



Василий Геннадьевич Дядичко закончил в 2005 году Биологический факультет Одесского Национального Университета им. И.И. Мечникова. В настоящее время — сотрудник Одесского филиала Института Биологии Южных морей НАН Украины им. А.О. Ковалевского, под руководством академика НАНУ Ю.П. Зайцева готовится к защите диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Автор и соавтор 30 научных публикаций, большинство из которых посвящены жукам группы Hydradephaga.

В. Г. ДЯДИЧКО

ВОДНЫЕ ПЛОТОЯДНЫЕ ЖУКИ



CYSTER LATERALMARGINALIS (DE GEER, 1774)



HYGROTUS PALLIDULUS (AUBÉ, 1850)



ORCTOCHILUS VILLOSUS (O.F. MÜLLER, 1776)

ВОДНЫЕ ПЛОТОЯДНЫЕ ЖУКИ (COLEOPTERA, HYDRADERPHAGA)
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

В. Г. ДЯДИЧКО

(COLEOPTERA, HYDRADERPHAGA)
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

В.Г. Дядичко

**ВОДНЫЕ ПЛОТОЯДНЫЕ ЖУКИ
(COLEOPTERA, HYDRADERMAGA)
СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ**



УДК 595.762.14/.17[(262.5)+(1-16)]

Научный редактор: Зайцев Ювеналий Петрович – доктор биологических наук, профессор, академик НАН Украины

Рецензенты:

Зайцев Ювеналий Петрович – доктор биологических наук, профессор, академик НАН Украины

Виноградов Александр Константинович – доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник

Ковалишина Светлана Петровна – кандидат биологических наук, заведующая сектором

Печатается по решению ученого совета Одесского Филиала Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины

Одесса
«Астропринт»
2009

Аннотация

Монография представляет собой первое обобщение сведений о водных жуках подотряда Aderphaga Северо-Западного Причерноморья (Одесская, Николаевская и, частично, Херсонская области Украины). Описан видовой состав Hydradephaga, приведены новые данные о фауне района исследований. Составлен очерк биологии и экологии водных плотоядных жуков: рассмотрены особенности биотопического распределения, жизненные циклы и фенология, сезонные изменения видового состава и количественных характеристик, размерные классы имаго, особенности экоморфологии, взаимоотношения с другими гидробионтами и аэробонтами. Даны рекомендации по охране Hydradephaga и использованию стенобионтных видов в качестве биоиндикаторов состояния водной среды. Для гидробиологов, энтомологов, экологов, преподавателей и студентов биологических специальностей ВУЗов, любителей природы. 21 рисунок, 35 таблиц, библиография – 262 источника.

Дядичко Василий Геннадьевич

Анотація

У монографії вперше узагальнена інформація щодо водних Aderphaga Північно-Західного Причорномор'я (Одеська, Миколаївська та, частково, Херсонська області України). Описано видовий склад Hydradephaga, наведені нові дані про фауну району досліджень. Описані особливості біології та екології водних жуків: біотопічний розподіл, життєві цикли та фенологія, сезонні зміни якісних та кількісних показників таксоценозів, розмірні класи імаго, особливості екоморфології, взаємовідносини з іншими гідробіонтами та аеробіонтами. Наведені рекомендації щодо охорони Hydradephaga та використання стенобіонтних видів в якості біоіндикаторів стану водного середовища. Для гідробіологів, ентомологів, екологів, викладачів та студентів біологічних спеціальностей ВНЗів, любителів природи. 21 малюнок, 35 таблиць, бібліографія – 262 джерела.

Дядичко Василь Геннадійович

Annotation

Information on the Hydradephaga of the north-western Black Sea Region (Odessa, Nikolaev, and partly Kherson Areas of Ukraine) is for the first time summarized in this monograph. Species composition, biotopic distribution, life cycles and phenology, aspects of ecomorphology, relations of Hydradephaga with other organisms are discussed. Seasonal changes of species composition, abundance, and biomass of the Hydradephaga of the region are described. Recommendations for the protection of Hydradephaga and for the usage of stenoecic species as bioindicators of water quality are given. The book is

intended for hydrobiologists, entomologists, ecologists, university teachers and students of biology, as well as for amateur naturalists. 21 figs, 35 tables, 262 references.

Vasily G. Dyadichko

СОДЕРЖАНИЕ
Contents

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ	
List of abbreviations	9
ВВЕДЕНИЕ	
Introduction	10
БЛАГОДАРНОСТИ	
Acknowledgements	13
Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	
Chapter 1. Materials and methods	15
Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ	
Chapter 2. Description of the studied region	
Краткий физико-географический очерк СЗП	
Brief physiographic review	
of the north-western Black Sea Region (NWB)	21
Характеристика исследованных	
ВО как местообитаний Hydradephaga	
Studied water-bodies (WB) as habitats of Hydradephaga	
<i>ВО украинской части дельты</i>	
<i>Дуная и смежных территорий</i>	
<i>WB of the Ukrainian part of the Danube`s</i>	
<i>delta and adjacent territories</i>	22
<i>ВО низовьев Будаковского лимана.</i>	
<i>WB of the lower reaches of the Budaksky liman</i>	23
<i>ВО нижнего течения Днестра и</i>	
<i>Днестровского лимана.</i>	
<i>WB of the lower reaches of the Dniestr river and</i>	
<i>the Dnestrovsky liman</i>	24
<i>ВО Одессы и её окрестностей.</i>	
<i>WB of Odessa city and its environs</i>	26
<i>ВО бассейна реки Большой Куяльник</i>	
<i>и верховьев Куяльницкого лимана.</i>	
<i>WB of the Bolshoy Kuyalnik river basin and</i>	
<i>of the Kuyalnitsky liman</i>	28
<i>ВО бассейна реки Тилигул и Тилигульского лимана.</i>	
<i>WB of the Tiligul river basin</i>	
<i>and of the Tiligulsky liman</i>	30
<i>ВО нижнего течения рек Сасык и</i>	
<i>Березанка и Березанского лимана.</i>	
<i>WB of the lower reaches of the rivers</i>	
<i>Sasyk and Berezanka and of the Berezansky liman</i>	32
<i>ВО бассейна реки Южный Буг и ее притоков</i>	

<i>WB of the South Bug river basin and its tributaries</i>	33
<i>ВО нижнего течения Днепра, Днепроовско-Бугского лимана и Кинбурнского полуострова.</i>	
<i>WB of the lower reaches of the Dnieper river, the Dneprovsko-Bugsky liman, and of the Kinburnsky peninsula</i>	35
Глава 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ HYDRADEPHAGA СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ	
Chapter 3. Species composition of the Hydradephaga of NWB	
История изучения водных плотоядных жуков СЗП	
The history of studying the Hydradephaga of NWB	38
Общая характеристика видового состава Hydradephaga СЗП.	
Новые сведения о фауне региона	
General description of the species composition of Hydradephaga of NWB. New information on the region's fauna	39
Особенности формирования видового состава Hydradephaga СЗП под влиянием некоторых факторов водной среды	
Peculiarities of the formation of Hydradephaga species composition under the influence of some factors of water environment	42
<i>Отношение Hydradephaga к проточности.</i>	
<i>Attitude of Hydradephaga to flow of water</i>	44
<i>Отношение Hydradephaga к температуре</i>	
<i>Attitude of Hydradephaga to temperature</i>	44
<i>Отношение Hydradephaga к солености</i>	
<i>Attitude of Hydradephaga to salinity</i>	44
<i>Отношение Hydradephaga к характеру грунта</i>	
<i>Attitude of Hydradephaga to the type of bottom substratum</i>	45
<i>Отношение Hydradephaga к активной реакции среды (pH)</i>	
<i>Attitude of Hydradephaga to the hydrogen ion exponent (pH)</i>	46
<i>Влияние характера водной и околоводной растительности на формирование видового состава Hydradephaga в ВО региона</i>	
<i>Aquatic and riparian vegetation as a factor influencing the formation of Hydradephaga species composition in NW</i>	46
Особенности видового состава Hydradephaga различных ВО региона	
Species composition of Hydradephaga of different WB of the region	50
<i>Родники и ручьи</i>	
<i>Springs and streams</i>	50

<i>Степные пересыхающие реки (на примере Тилигула и Большого Куяльника) Steppe intermittent rivers (by the examples of the Tiligul and the Bolshoy Kuyalnik)</i>	52
<i>Малые непересыхающие реки (на примере Савранки и Кодымы) Small non-intermittent rivers (by the examples of the Savranka and Kodyma)</i>	56
<i>Низовья больших равнинных рек (на примере Дуная, Днестра, Южного Буга и Днепра). Lower reaches of the large lowland rivers (by the example of the Danube, Dniester, South Bug, and Dnieper)</i>	57
<i>Лиманы СЗП. Limans of NWB</i>	63
<i>Стоячие водоемы Кинбурнского п-ова. Stagnant WB of the Kinburnsky peninsula</i>	65
Фаунистическое сходство и структурная организация таксоценозов Hydradephaga СЗП Faunal similarity and structural organization of Hydradephaga taxocenoses in NWB	67
Рекомендации по использованию некоторых стенобионтных видов Hydradephaga СЗП в качестве биоиндикаторов качества водной среды Some stenoecic species of the Hydradephaga of NWB as bioindicators of water quality	74
Некоторые общие закономерности формирования видового состава Hydradephaga СЗП Some general patterns of the formation of Hydradephaga species composition in NWB	79
Глава 4. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА, ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ HYDRADERPHAGA СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ Chapter 4. Seasonal changes of the species composition, numbers and biomass of the Hydradephaga of NWB	
Краткая история вопроса Brief background	81
Экзогенные и эндогенные причины сезонных изменений в таксоценозах Hydradephaga Exogenous and endogenous causes of seasonal changes in Hydradephaga taxocenoses	81
Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы Hydradephaga малых	

пересыхающих и низовий больших равнинных рек СЗП	
Seasonal changes of the species composition, abundance, and biomass of the Hydradephaga in different types of rivers of NWB	82
Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы Hydradephaga родников и ручьев СЗП	
Seasonal changes of the species composition, abundance, and biomass of Hydradephaga in springs and streams of NWB	99
Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы Hydradephaga некоторых соленых водоемов СЗП	
Seasonal changes of the species composition, abundance, and biomass of Hydradephaga in some saline WB of NWB	101
Глава 5. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ HYDRADERPHAGA СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ	
Chapter 5. Some aspects of the biology of the Hydradephaga of NWB	
ЖЦ Hydradephaga региона	
Life cycles (LC) of the Hydradephaga of the region	103
<i>Семейство Hygrobiidae [= Paelobiidae]</i>	
<i>Family Hygrobiidae [= Paelobiidae]</i>	103
<i>Семейство Haliplidae</i>	
<i>Family Haliplidae</i>	104
<i>Семейство Noteridae.</i>	
<i>Family Noteridae</i>	106
<i>Семейство Dytiscidae.</i>	
<i>Family Dytiscidae</i>	107
<i>Семейство Gyrinidae.</i>	
<i>Family Gyrinidae</i>	111
Связь типа ЖЦ с биотопической приуроченностью Hydradephaga	
Relationship between the type of LC and habitat preferences of the Hydradephaga	112
Размерные классы имаго водных плотоядных жуков региона	
Size groups in adults of the Hydradephaga species of the region	114
Особенности экоморфологии и питания региональных видов Hydradephaga, связанные с их распределением по классам водных сообществ	
Aspects of ecomorphology and dietary habits of regional Hydradephaga species in connection with their distribution in types of aquatic communities	116
Глава 6. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ХИЩНИКОВ, ПАРАЗИТОВ И КОММЕНСАЛОВ ВОДНЫХ ПЛОТОЯДНЫХ ЖУКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ	

Chapter 6. Preliminary results of the studies of predators, parasites, and commensals of the Hydradephaga of NWB	126
Hydradephaga региона как компонент питания хищных беспозвоночных	
The Hydradephaga of NWB as food for predatory invertebrates	126
Hydradephaga региона как компонент питания позвоночных	
The Hydradephaga of NWB as food for vertebrates	128
Таксономический состав паразитов и комменсалов Hydradephaga региона	
Taxonomic composition of parasites and commensals of the Hydradephaga of the region	131
<i>Fungi</i>	131
<i>Algae</i>	132
<i>Ciliophora</i>	133
<i>Trematoda</i>	133
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	
Conclusion	136
ЛИТЕРАТУРА	
References	143
Приложение 1	
Appendix 1	166
Приложение 2	
Appendix 2	175
Приложение 3	
Appendix 3	194
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	
Index	196

ПЕРЕЧЕНЬ УСЛОВНЫХ СОКРАЩЕНИЙ

ВО Водный объект

ВБУ Водно-болотные угодья

ЖЦ Жизненный цикл

ОНУ Одесский Национальный Университет им. И.И. Мечникова

ОФ ИнБЮМ Одесский Филиал Института Биологии Южных Морей НАН
Украины им. А.О. Ковалевского

СЗП Северо-Западное Причерноморье

СЗЧМ Северо-западная часть Черного моря

В Биомасса

D Индекс плотности Броцкой-Зенкевича

I_{CS} Индекс сходства Чекановского-Сьеренсена

N Численность

p встречаемость

W Мера включения

ВВЕДЕНИЕ

Водные насекомые представляют собой большую группу гидробионтов, экология которых изучена довольно слабо. Между тем, представители этого класса на разных стадиях развития образуют важный компонент биоценозов нейстали, пелагиали и бентали ВБУ Азово-Черноморского бассейна и прибрежной зоны моря [260]. Отсюда следует, что недостаток исследований водной энтомофауны Украины создает существенный пробел в современных знаниях о водных экосистемах. Благодаря принадлежности к двум или даже к трем средам обитания водные насекомые входят в сферу интересов не только гидробиологии, но и других областей биологической науки (почвенной биологии, энтомологии и др.). Поэтому они становятся интересным объектом для самостоятельного изучения с применением подходов и методов разных наук. Основная роль водных насекомых, присущая кроме них лишь связанным с водой птицам, анемохорным водным растениям и некоторым группам беспозвоночных (Rotatoria, Branchiopoda), покоящиеся стадии которых могут переносить длительное пребывание на воздухе, обусловлена их способностью к полету и состоит в переносе органических веществ, связанной в них энергии и различных организмов (эпи- и эндобионтов) по воздуху из одного водоема в другой, а также в наземные экосистемы. Тем самым осуществляется взаимодействие между сообществами удаленных ВО и их объединение в целостный структурно-функциональный комплекс, что повышает стабильность биосферы как системы. В.Н. Беклемишев [10] указывал на первостепенную роль миграций водоплавающих птиц и связанных с водой насекомых в установлении связей между водоемами различных архитектонических комплексов путем «переноса зачатков сообщества». Между тем, в СЗП (Одесская, Николаевская и, частично, Херсонская области Украины) специальные исследования большинства групп водных насекомых практически не проводились, а литературные данные по этому вопросу весьма скудны.

Охватить с достаточной полнотой в рамках одного исследования все богатство водной энтомофауны региона не представляется возможным, поэтому настоящая работа посвящена лишь одному из ее компонентов – жукам подотряда Aderphaga.

Отряд жесткокрылые или жуки (Coleoptera) – крупнейший отряд не только класса насекомых (Insecta), но и вообще живых организмов, насчитывающий более 400 000 описанных видов. Он включает 4 подотряда, наиболее многочисленные из которых плотоядные жуки (Aderphaga) и разноядные жуки (Polyphaga) [179]. К подотряду Aderphaga относятся 11 современных семейств, 8 из них объединяются в группу Hydraderphaga и представлены облигатно или преимущественно водными

жуками. Это семейства амфизоиды (*Amphizoidae*), меруиды (*Meruidae*), аспидитиды (*Aspidytidae*), болотники (*Hygrobiiidae*), плавунчики (*Halipidae*), вертячки (*Gyrinidae*), толстоусы (*Noteridae*) и плавунцы (*Dytiscidae*) [177, 185, 215, 216, 251, 258]. В Европе известны представители 5 последних семейств [127, 214]. Для семейства болотники в некоторых современных работах употребляется также название *Paelobiidae* [226], однако его сложно пока назвать общепринятым. Точное число видов *Hydradephaga* в фауне Украины еще не установлено, но предположительно, составляет 190-220 видов.

Современная экология рассматривает водную экосистему как единство ВО и его водосборной площади [64]. С этой точки зрения формирование полноценных представлений об экосистеме Черного моря невозможно без изучения ассоциированных с ним континентальных ВО. В условиях засушливого климата Причерноморской низменности наибольший интерес в этой связи представляют пойменные экосистемы и лиманы, в которых сосредоточено большое количество видов водных и околоводных организмов. Нельзя оставлять без внимания и малые ВО: родники и лужи, с их исключительно своеобразным населением. Во всех этих ВБУ *Hydradephaga* многочисленны, представлены большим числом видов (свыше 100) и играют важную экологическую роль как регуляторы численности других гидробионтов, кормовые объекты хищных беспозвоночных и позвоночных животных и передаточное звено в потоке веществ и энергии между водными и наземными экосистемами.

Тем не менее, рассматриваемая группа гидробионтов на территории СЗП до недавнего времени практически не была исследована, что обуславливает актуальность и необходимость их всестороннего изучения.

Результаты подобных исследований представляют интерес с точки зрения инвентаризации биоты этой территории, что напрямую связано с такой важной научно-практической проблемой как сохранение биологического разнообразия. В первую очередь это относится к ВБУ Международного значения и объектам природно-заповедного фонда Украины (низовья Дуная, Днестра, р. Тилигул и Тилигульский лиман, каньон р. Южный Буг и др.). Исследования *Hydradephaga* пойменных экосистем проливают свет на пути формирования биоразнообразия региона, поскольку долины рек служат «экологическими коридорами» для распространения видов из иных ландшафтно-климатических областей [34, 38]. Изучение населения пересыхающих и гипергалинных ВО может оказаться полезным для раскрытия механизмов адаптации гидробионтов к жизни в экстремальных условиях. Исследования особенностей заселения жуками искусственных или трансформированных человеком водных биотопов способствуют углублению знаний о воздействии антропогенных факторов на водные организмы. Выявление среди региональных видов *Hydradephaga* стенобионтных форм служит предпосылкой для их

использования в биоиндикации, что позволяет более полно подойти к оценке качества водной среды. Поскольку настоящая работа представляет собой первое специальное исследование Hydradephaga СЗП, она может послужить отправной точкой для регистрации возможных изменений их биоразнообразия под действием природных и антропогенных факторов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарит д.б.н., проф., акад. НАН Украины Ю.П. Зайцева за помощь, ценные советы и замечания при подготовке настоящей монографии и ряда предшествующих публикаций.

За предоставление литературы, материала, помощь в его определении и критические замечания при работе над книгой и предыдущими работами автор благодарен своим коллегам, энтомологам и гидробиологам: к.б.н., доц. В.Н. Грамме (Харьковское Энтомологическое общество, Харьков), к.б.н. А.А. Прокину (Воронежский Государственный Ун-т, г. Воронеж, Россия), к.б.н. П.Н. Петрову (Московская гимназия на Юго-Западе, Москва), к.б.н., доц. О.Г. Брехову (Волгоградский Государственный университет, Волгоград), д.б.н., проф. А.А. Протасову (Ин-т Гидробиологии НАНУ, Киев), д.б.н. А.В. Пучкову (Ин-т Зоологии им. Шмальгаузена НАНУ, Киев), д.б.н., проф. Б.Г. Александрову, д.б.н. А.К. Виноградову, д.б.н. Л.В. Воробьевой, к.б.н., доц. С.Е. Дятлову (ОФ ИнБЮМ), П.Н. Шешураку (Нежинский Государственный Ун-т, г. Нежин, Украина), И.С. Турбанову (Государственная экологическая инспекция, Севастополь), Н.Н. Беляшевскому (Киевский Национальный Ун-т, Киев), проф. А.Н. Нильссону (Университет Умеа, Швеция), д-ру Б.Дж. ван Вонделю (Музей Природы Роттердам, Нидерланды), к.б.н. Е.А. Исаченко-Боме (Тюмень), Н.С. Лебедевой (Инженерно-технологический ин-т «Биотехника», Одесса), А.В. Гонтаренко (Эколого-Натуралистический центр Суворовского р-на, Одесса), д.б.н. А.В. Крылову, Н.Н. Жгаревой (Ин-т Биологии внутренних вод РАН, пос. Борок, Россия), М.И. Шаповалову (Адыгейский Государственный Ун-т, г. Майкоп, Россия), к.б.н. С.П. Ковалишиной (Украинский научный центр Экологии моря, Одесса), А.А. Тарасенко (Гидробиологическая станция ОНУ), Н.Н. Мындре (Одесский Государственный Педагогический Ун-т).

За помощь в проведении полевых и лабораторных исследований, предоставление материала и фотоиллюстраций автор глубоко признателен к.б.н. Н.В. Роженко, к.б.н. В.А. Трачу, С.М. Снигиреву, ныне покойному В.Н. Чичкину, Е.С. Дятловой (ОНУ), к.б.н., доц. С.Ю. Утевскому (Харьковский Национальный Ун-т, Харьков), М.А. Грандовой (Украинский научный центр Экологии моря), В.В. Поляк (Инженерно-технологический ин-т «Биотехника»), Д.В. Ахраменко, С.П. Начвинову (Одесский Противочумный ин-т, Одесса), М.О. Сону, С.А. Кудренко, И.А. Синегубу, к.б.н. А.В. Курилову, к.б.н. Ю.В. Квачу, к.б.н. Н.И. Копытиной, д.б.н. Г.Г. Миничевой, А.В. Швец (ОФ ИнБЮМ), М.В. Малых и ее семье (г. Килия, Украина), В.В. Ясинскому (Одесса), А.В. Мартынову (Донецкий Национальный Ун-т, Донецк), А.В. Черевичко, В.И. Иванову и В.Н. Егорову (Государственный Природный заповедник «Полистовский», пос. Цевло, Россия).

За помощь в оформлении списка литературы автор благодарит сотрудников библиотеки Одесского Национального Медицинского Ун-та А.П. Ясинскую и Н.Ф. Дорофееву.

Верстку книги и подготовку оригинал-макета провела Р.В. Мигас (ОФИнБЮМ), за что автор ей глубоко признателен.

Глава 1 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для настоящей работы послужили качественные и количественные пробы *Hydradephaga*, собранные автором в ходе экспедиционных выездов 1999 – 2008 гг. (Табл. 1).

Таблица 1

Экспедиции автора в период с 1999 по 2008 гг.

Название ВО или их системы	Годы исследования	Примечание
Дельта Дуная и смежные ВО	2003, 2005 – 2007	Только качественные пробы
Шаболатский лиман и смежные ВО	2007	То же
ВО нижнего течения Днестра и Днестровского лимана	2001 – 2008	Качественные и количественные пробы
ВО Одессы и ее окрестностей	1999-2007	То же
ВО бассейна р. Большой Куяльник и верховьев Куяльницкого лимана	2002, 2004 – 2008	То же
ВО бассейна р. Тилигул и Тилигульского лимана	2000 – 2008	То же
ВО нижнего течения р. Сасык, р. Березанка и Березанского лимана	2007	Только качественные пробы
ВО бассейна р. Южный Буг и ее притоков (р. Савранка и р. Кодыма)	2001 – 2003, 2005, 2007, 2008	То же
ВО нижнего течения Днепра, Днепроовско-Бугского лимана и Кинбурнского п-ова	2006, 2007	Качественные и количественные пробы

Кроме того, при подготовке работы были изучены любезно предоставленные для обработки фонды Зоологического музея ОНУ, частная коллекция А.В. Гонтаренко, и материалы А.В. Мартынова, В.А. Трача, Е.С. Дятловой, С.М. Снигирева, И.А. Синегуба и М.О. Сона и ныне покойного В.Н. Чичкина.

Сравнительный материал был собран в верхнем и среднем течении р. Днестр (Ивано-Франковская, Тернопольская и Винницкая обл., Украина), в Чернолесском сфагновом болоте (Кировоградская обл., Украина), на юго-западе Крымского п-ова (Байдарская долина, бассейн р. Черная), в бассейне р. Десна (Черниговская обл., Украина), в ВО Государственного Природного заповедника «Полистовский» (Псковская обл., Российская Федерация) и в бассейне р. Воньга (республика Карелия, Российская Федерация).

Всего (с учетом полевых наблюдений) за период исследований было изучено более 50000 экземпляров имаго и преимагинальных стадий развития (яйца, личинки, куколки) *Hydradephaga*. Большая часть собранного материала хранится в коллекции автора.

Основными методами сбора качественных проб имаго и личинок *Hydradephaga* послужили кошение гидробиологическим сачком Бальфура-Брауна со стороной 30 см [143], и установка безприманочных ловушек типа верши, изготовленных из пластиковых емкостей [143, 174]. При исследованиях сезонной динамики видового состава водных жуков ловушки находились в изучаемом ВО на протяжении всего периода исследования и проверялись каждые 7-14 сут. Одновременно с проверкой ловушек проводили кошения гидробиологическим сачком.

Куколок, окукливающихся личинок и зимующих на суше имаго собирали в почве, лесной подстилке, трухлявой древесине, под камнями, мхом и на дне пересохших водоемов. Вспомогательными методами изучения видового состава служили ручной сбор в штормовых выбросах на берегу моря и лиманов, на плывущих по реке или уже вынесенных в море скоплениях плавника и макрофитов (т.н. «плавучих островах») и привлечение на свет дроссельной ртутно-люминисцентной лампы (ДРЛ) мощностью 250 Вт.

Собранных жуков умерщвляли погружением в горячую воду (60-80°C), после чего просушивали некоторое время на бумаге и укладывали на ватные матрасики. Монтировали жуков, накалывая их на энтомологические булавки или наклеивая на картонные или полимерные пластинки. Препарирование генитальных аппаратов самцов и самок осуществляли по стандартной методике [143, 253, 256,]. Личинок и куколок фиксировали по общепринятым методам [127, 203, 204].

Известно, что вследствие высокой подвижности и скрытного образа жизни многих видов *Hydradephaga*, они плохо улавливаются стандартными гидробиологическими методами [68, 82]. В этой связи на передний план выходит разработка такого орудия лова и методики учета, которые позволят получать репрезентативные данные о численности и биомассе жуков, выраженных в общепринятых в гидробиологии единицах (экз./м² и мг/м²).

Для сбора количественных проб *Hydradephaga* автором сконструирована специальная драга ДГЭ (Государственный патент Украины №36317, выдан 27.10.2008), прототипом которой послужил трал Сигсби-Горбунова [79], видоизмененный Ю.Н. Макаровым [104]. Это орудие лова и предложенный метод учета водных плотоядных жуков могут быть применены при исследованиях других групп гидробионтов (водных клопов, личинок стрекоз, не прикрепляющихся ручейников, некоторых ракообразных, пиявок и т.д.).

Драга состоит из прямоугольной металлической рамы с гибкой нижней подборой и мешка из мельничного газа (Ø отверстий 0,4 – 1,0 мм) соединенного с рамой посредством полоски брезента. Размеры входного отверстия драги 0,5×0,3 м. Нижняя подбора изготовлена из снабженной

свинцовыми грузилами веревки. В рабочем состоянии орудие лова крепится к линю диаметром 8-10 мм, размеченному через 1 м (Рис. 1).

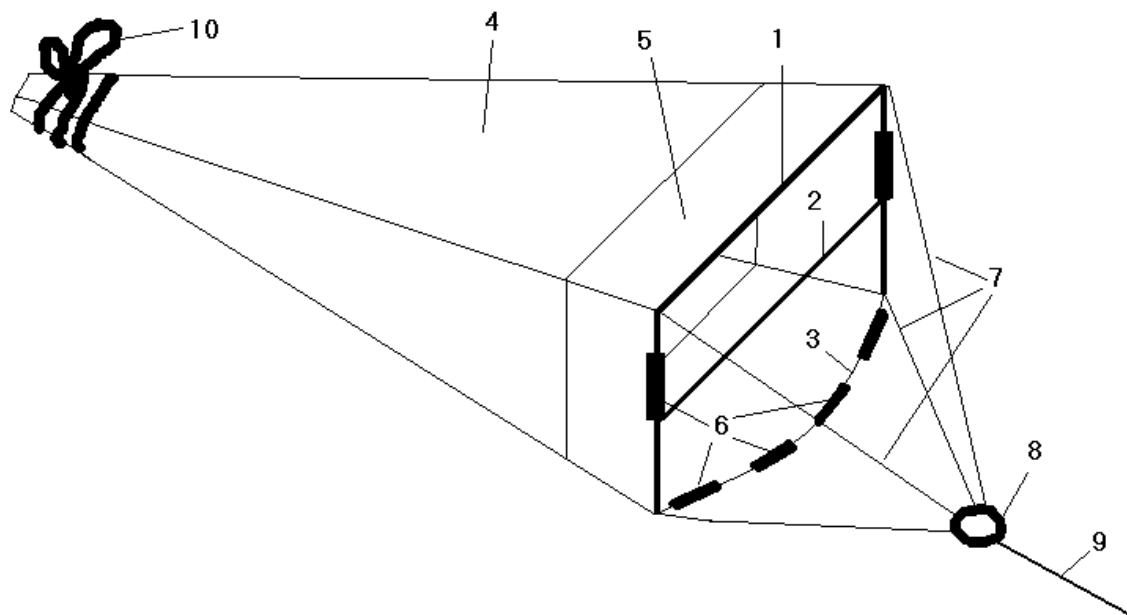


Рис. 1. Драга гидроэнтомологическая ДГЭ: 1 – рама, 2 – ребро жесткости, 3 – гибкая нижняя подбора, 4 – ловчий мешок из мельничного газа, 5 – полоска брезента, 6 – грузила, 7 – поводки, 8 – огон, 9 – буксировочный линь, 10 – тесемка.

Для взятия пробы драгу заносили в воду, затем по возможно более широкой дуге обходили облавливаемый участок, одновременно разматывая линь и замеряя его длину по отметкам. Орудие лова при этом оставалось на месте. Остановившись в конечной точке зоны лова, подтягивали драгу к себе, выбирая линь со скоростью 0,6-1,2 м/с. В зависимости от характера водной растительности и донных отложений площадь облавливаемого участка колебалась от 3 до 22,5 м². В тех случаях, когда глубина в месте взятия пробы не превышала 0,05 м (в родниках и мелких пойменных лужах) вместо драги использовался гидробиологический сачок Бальфура-Брауна. Передний край сачка прижимали к поверхности грунта и проводили им вдоль натянутой веревки известной длины. В этом случае облавливаемая площадь составляла 1,2-3,6 м².

Взятые пробы промывали и разбирали по стандартным методам, разработанным для макрозообентоса [22]. Расчет численности организмов проводили по формуле:

$$N=n/k \times L \quad (1)$$

где N – численность, экз./м², n – число экземпляров в пробе, k – ширина, и L – длина облавливаемой полосы дна, м. Биомассу рассчитывали по формуле:

$$B=b/k \times L \quad (2)$$

где B – биомасса, $\text{мг}/\text{м}^2$, b – суммарная масса особей данного вида в пробе, мг , прочие обозначения как в формуле 1. Массу организмов определяли по общепринятым методикам [140], путем взвешивания на торсионных весах с точностью до 1 мг .

В пойменных экосистемах и некоторых соленых водоемах отбор количественных проб проводили ежемесячно, в родниках – раз в 2 месяца. Всего было обработано более 80 количественных проб *Hydradephaga*.

Определение материала проводили с использованием бинокулярных микроскопов (МБС-9, МБС-10) по фундаментальным отечественным и зарубежным работам [31, 35, 71, 126, 127, 234, 143, 189, 203, 204, 213, 252, 253, 256, 257]. Правильность определений проверена В.Н. Граммой и П.Н. Петровым. Названия видов и система *Hydradephaga* приведены по работам А.Н. Нильссона, Б.Дж. ван Вондела и других ведущих специалистов [224, 225, 226, 229, 230, 232, 235, 256, 257]. Поскольку в Приложениях приведены полные названия всех региональных видов, в основном тексте книги употребляются сокращенные названия. Полные названия в тексте приводятся для видов, не известных в регионе или для организмов других таксономических групп.

Для изучения особенностей ЖЦ или для более точного определения личинок некоторых видов проводили опыты по содержанию и разведению *Hydradephaga* в лаборатории по методам, описанным в работах Е.В. Шавердо [162], К. Галевского [204], Б.Дж. ван Вондела [254], А.Н. Нильссона и М. Хольмена [234]. При описании сезонных изменений видового состава, численности и биомассы жуков в пойменных экосистемах региона использована предложенная автором периодизация календарного года [58, 61], которая будет рассмотрена в Главе 4.

Классификация типов ЖЦ приведена по А.Н. Нильссону [231]:

1 тип ЖЦ – зимовка в фазе имаго, развитие преимагинальных стадий проходит в течение весны, лета и осени;

2 тип ЖЦ – зимовка в фазе яйца, в течение теплого периода года проходит развитие преимагинальных стадий, имаго откладывает яйца и погибает;

3 тип ЖЦ – двухгодичный цикл, первая зимовка в фазе яйца, с весны до осени проходят преимагинальные стадии развития, имаго зимует и на следующий год приступает к размножению;

4 тип ЖЦ – также двухгодичный, откладка яиц происходит летом и осенью, в течение осени личинки выходят из яиц и зимуют, на следующий год претерпевают метаморфоз, летом и осенью появляются имаго, которые зимуют второй раз и на втором году жизни приступают к размножению;

5 тип ЖЦ – откладка яиц наблюдается в течение всего года, в результате чего зимуют имаго, яйца и личинки.

В работе принято деление имаго *Hydradephaga* на размерные классы, предложенное П.Н. Петровым [131]:

- 1 класс – виды со средней длиной тела 2–5 мм;
- 2 класс – виды со средней длиной тела 7–18 мм;
- 3 класс – виды со средней длиной тела 26–41 мм.

При изучении структуры доминирования в таксоценозах Hydradephaga применяли общепринятый в гидробиологии индекс плотности Брочкой-Зенкевича [8, 21, 26, 94, 84]:

$$D = \sqrt{Bp} \quad (3),$$

где D – доминирование, B – биомасса, мг/м^2 , p – встречаемость, %.

Для оценки сходства видового состава различных биотопов использован индекс Чекановского-Сьеренсена [129]:

$$I_{CS} = 2c/a + b \quad (4),$$

где c – число видов, отмеченных в обоих сравниваемых биотопах, a и b – общее число видов в каждом из них. По результатам расчетов были построены неориентированные графы (плеяды П. В. Терентьева), отображающие взаимосвязи между населенными сравниваемых биотопов при разных уровнях сходства [102, 129, 170]. Необходимо отметить, что метод плеяд Терентьева показывает только наличие (отсутствие) и интенсивность обмена видами между населенными различными биотопов, но не отображает направления этого взаимодействия [42]. Поэтому наряду с ним при изучении структурной организации таксоценозов Hydradephaga был использован метод ориентированных графов, построенных на основании расчета величины меры включения [87, 88, 119, 249]:

$$W_{(A \rightarrow B)} = c/a ; W_{(B \rightarrow A)} = c/b \quad (5),$$

где W – мера включения, прочие обозначения как в формуле (4).

Расчеты и создание диаграмм проводились с использованием программы Microsoft® Excel.

При описании характера растительности ВО и их участков использовали классификацию степеней зарастания, предложенную С.К. Рындевичем [143]:

0 степень – макрофиты отсутствуют или представлены единичными экземплярами;

1 степень – макрофиты занимают до 25% общей площади биотопа;

2 степень – макрофиты покрывают до 50% площади;

3 степень – макрофиты занимают до 75% площади;

4 степень – макрофиты занимают до 100% площади.

Соленость воды определяли в полевых условиях органолептически, или использовали литературные данные, перечисленные в Главе 2. В первом случае выделяли 4 класса солености воды: «пресный», «солончатый», «солёный», «сверхсолёный». Несмотря на очевидное несовершенство этого метода, он вполне пригоден для *предварительной* оценки влияния фактора солености на распределение жуков, поскольку среди них пока неизвестны виды, живущие в очень узких диапазонах этого фактора. Значение активной реакции среды (рН) измеряли универсальной

индикаторной бумагой («Биофан 3» и др.). Скорость течения оценивали приблизительно, сплавляя по поверхности какой-нибудь легкий предмет и засекая время прохождения участка известной длины.

Глава 2 ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Краткий физико-географический очерк СЗП. В настоящей работе под СЗП подразумевается южная часть междуречья Дунай-Днепр, лежащая в пределах Одесской, Николаевской и Херсонской административных областей Украины. За северную границу региона приняты северные границы этих областей, за южную – Черное море, на западе регион отграничен государственной границей с Молдовой, на юго-западе – рекой Дунай и на востоке – рекой Днепр.

Большая часть региона лежит на Причерноморской низменности, представляющей собой равнину с уклоном к морю. Кроме нее, из крупных геоморфологических структур в районе исследований расположены отроги Подольской, Приднепровской и Южно-Молдавской возвышенностей. Основные формы рельефа – речные долины и балки, представляют собой результат водной и ветровой эрозии [5]. Район исследований характеризуется развитой гидрографической сетью [92]. Водотоки региона могут быть разделены на следующие группы: родники, ручьи, малые пересыхающие реки, малые непересыхающие реки, большие равнинные реки, искусственные водотоки [65, 128, 143]. Наиболее распространены родники, малые пересыхающие реки и искусственные водотоки. Ручьи и малые непересыхающие реки располагаются преимущественно на севере исследуемой территории. Больших равнинных рек в регионе 6, 4 из них (Дунай, Днестр, Южный Буг и Днепр) формируют около 80% всего речного стока СЗЧМ [16]. К стоячим континентальным ВО региона относятся лиманы, лагуны, озера, старицы, лужи, пруды (карьерные, рыбоводные и другие), водохранилища и отстойники.

Рассматриваемая территория лежит в степной и лесостепной зонах, граница между ними в Одесской области совпадает с южной границей Ананьевского р-на и постепенно смещается к северу по мере приближения к Днепру. Климат СЗП умеренно-континентальный, среднемесячная температура января $-2 - -5^{\circ}\text{C}$, июля $+21 - +23^{\circ}\text{C}$. Среднегодовое количество осадков составляет 403-438 мм. Максимум осадков приходится на июнь [78, 89].

СЗЧМ мелководная, средняя глубина не превышает 50 м. Шельфовые воды сильно опреснены речным стоком, соленость не более 20 ‰. Летом вода может прогреваться до $+25 - +27^{\circ}\text{C}$, а зимой охлаждаться до $-0,4^{\circ}\text{C}$ и покрываться льдом [172].

Таким образом, район исследований характеризуется значительным разнообразием ландшафтов и довольно большим количеством ВО, отличающихся друг от друга по гидрологическим и гидрохимическим показателям.

Характеристика исследованных ВО как местообитаний Hydradephaga. ВО украинской части дельты Дуная и смежных территорий. Дунай относится к большим равнинным рекам, после Волги это вторая по величине река Европы. Она берет начало на восточных склонах гор Шварцвальд и впадает в Черное море. Общая протяженность Дуная 2850 км, в регионе – 144 км, площадь водосбора 817000 км². Немного выше г. Измаила Дунай разделяется на Килийское и Тульчинское гирла, последнее ветвится на Сулинский и Георгиевский рукава. Из особо охраняемых природных территорий в дельте Дуная расположен Дунайский Биосферный Заповедник. Вдоль всего украинского участка реки располагаются озера-лиманы: Китай, Картал, Ялпуг, Катлабух, Кагул, Сафьян и Кугурлуй. Кроме них к бассейну Дуная относится также лиман Сасык, связанный с ним искусственным каналом [65].

В Придунавье сборами были охвачены русловые станции Дуная, его разливы, различные пойменные водоемы и старица в окрестностях г. Килия, мелиоративные каналы, Стенцовско-Жебриянские плавни и примыкающие к ним участки морского побережья, включая временные водоемы в зоне заплеска, принесенные рекой плавучие скопления макрофитов и штормовые выбросы в окрестностях с. Приморское Килийского района Одесской области. Из придунайских озер-лиманов были исследованы низовья озера Китай и ассоциированные с ним водоемы, озеро Ялпуг в окрестностях с. Криничное Болградского района Одесской области и верховья лимана Сасык в окрестностях г. Татарбунары.

В русловых биотопах Дуная вода содержит большое количество взвеси (в теплое время года прозрачность не превышает 0,3-0,5 м), скорость течения до 0,5 м/с, чаще 0,1-0,3 м/с, глубина на станциях отбора проб не превышала 1 м, чаще всего составляла 0,1–0,6 м. Дно илистое, растительность представлена сальвинией плавающей, рогозами, тростником, осоками, стрелолистом, ежеголовником и аиром, рдестами, роголистниками, элодеей и нитчатыми водорослями. Старица в окрестностях г. Килия имеет протяженность около 10 км, ширина достигает 50–100 м, глубина у берега не более 1 м. Течение очень слабое, местами отсутствует, дно глинисто-илистое. Растительность представлена осоками, ирисом, рогозом, различными злаками, роголистником, рдестами, кубышкой жёлтой, чилимом, рясками и др. Из пойменных водоемов заслуживают отдельного рассмотрения пресные и солоноватые лужи, озёра и каналы, расположенные между нижней частью озера Китай и берегом Дуная. Площадь этих водоёмов 50–500 м², глубина 0,1–1,5 м, дно илистое. Растительность представлена нитчатыми и харовыми водорослями, роголистником, осоками, водокрасом, тростником и рдестами.

В нижней (приморской) части Стенцовско-Жебриянских плавней были изучены следующие водоёмы:

- Лужи на берегу моря, образовавшиеся после сильных штормов. Площадь луж 2–20 м², глубина 0,1–0,8 м, дно песчаное, растительности нет;
- Мелководные пресные плавневые озёра с илистым дном. Занимают значительную площадь (до нескольких квадратных километров), глубина не превышает 1 м (чаще 0,2–0,5 м). Растительность представлена тростником, ирисом, рогозом, осоками, камышом, роголистником, ряской и харовыми водорослями;
- Мелководные солоноватые озёра с песчаным дном. Также занимают значительную площадь, глубина везде около 0,5–0,7 м. Преобладают разреженные заросли тростника, высота которого из-за солоноватой воды не превышает 1–1,5 м. Кроме тростника на отдельных участках встречаются роголистник, нитчатые и харовые водоросли;
- Озёра, заросшие харовыми водорослями (пресные и солоноватые). Площадь озёр 100–300 м², глубина до 2–3 м, у берега — 0,5–1,0 м. Кроме харовых водорослей в прибрежной зоне в небольшом количестве растут тростник и осоки.

В озере Ялпуг отбор проб проводили на прибрежных мелководьях и в лужах на его берегу. Вода озера слегка солоноватая, дно глинисто-илистое или глинисто-каменистое, глубина в местах сбора материала не превышала 1 м. Растительность бедная, представлена тростником, рдестами, роголистником, и различными водорослями. Дождевые лужи формируются в низких местах берега. Площадь луж 5–30 м², глубина до 0,5 м. Дно глинисто-илистое, растительность представлена наземными злаками и нитчатыми водорослями.

В озере Китай сборы жуков были проведены на прибрежных мелководьях в нижней части водоема, недалеко от канала Дунай – Китай. На исследованных участках глубина не превышала 0,7 м, вода пресная, температура достигала 23–25°С. Дно илистое, местами илисто-песчаное. Растительность обильная, представлена тростником, осоками, роголистником, перистолистником, нитчатыми водорослями и рясками.

Лиман Сасык мелководный (максимальная глубина 3,3 м), образовался в результате затопления морем устьевой части общей долины рек Когильник и Сарата. Сборами были охвачены участки прибрежной зоны лимана в его верхней части. На станциях отбора проб глубина колебалась от 0,1 до 0,5 м, температура достигала 26°С, вода солоноватая. Дно глинисто-илистое, растительность представлена тростником, рдестами и нитчатыми водорослями.

ВО низовьев Будаковского лимана. Будацкий лиман – мелководный водоем, представляющий собой отделенный песчаной пересыпью морской залив длиной 17 и шириной до 2,5 км. Соленость воды по данным за 2003 г. составляла 13,5–15,5 ‰. Лиман периодически сообщается с морем через прорву в пересыпи и постоянно связан с Днестровским лиманом через 2 искусственных канала [23, 103].

Сборами были охвачены прибрежные мелководья в нижней части лимана, штормовые выбросы на его берегу, солоноватые озера на пересыпи и штормовые выбросы со стороны моря. В лимане на исследованном участке глубина достигала 0,3-0,7 м, дно песчаное, местами покрытое слоем растительных остатков. Возле самого берега местами имеются небольшие по площади заросли тростника и рдестов. Озера на пересыпи небольшие (площадь 100-200 м²), глубина до 2 м, дно илисто-песчаное, растительность представлена тростником, рдестами, слоевищными и нитчатыми зелеными водорослями.

ВО нижнего течения Днестра и Днестровского лимана. Днестр – большая равнинная река, одна из крупнейших рек региона. Берет начало на северных склонах Карпат (в окрестностях горы Говерла) и впадает в Днестровский лиман. Общая протяженность реки – 1410 км, в пределах региона – 45 км, площадь водосбора 72000 км². Кроме основного русла Днестра в регионе расположен его рукав Турунчук, протяженностью около 70 км [171, 172]. В междуречье Днестра и Турунчука, а также в дельте реки и верховьях Днестровского лимана находится ряд водно-болотных угодий Международного значения [259]. Днестровский лиман относится к открытому типу, обладает постоянной связью с морем через Цареградское гирло. Протяженность лимана 42 км, максимальная ширина 11,4 км. Преобладают глубины до 1,5-2 м, соленость воды колеблется от 0,2 – 1‰ в верховьях до 17‰ в судоходном канале, в среднем 2-5‰ [171].

В дельте Днестра сборами были охвачены участок реки от автомобильного моста близ пгт. Маяки до государственной границы с Молдовой, плавни, протоки и озера (Белое и др.) в междуречье Днестр-Турунчук, рукав Турунчук от с. Троицкое до устья, а также старица Мертвый Турунчук и прилежащие участки плавней по правому берегу реки ниже пгт. Маяки.

В русловых биотопах Днестра и Турунчука вода содержит большое количество взвешенных частиц, прозрачность в теплое время года не превышает 0,3-0,5 м, скорость течения до 0,5 м/с, глубина в прибрежной зоне до 1,5 м, чаще 0,1–0,6 м, на середине реки – до 6-10 м. Дно илистое, полупогруженная растительность представлена рогозами, тростником, осоками, частухой, сусаком зонтичным, стрелолистом, ирисом и аиром. В погруженном поясе отмечены рдесты, роголистник, перистолистники и нитчатые водоросли. Во время весеннего (конец февраля–июнь) а в некоторые годы и летнего (июль) паводка река затапливает прибрежные луга, заросшие злаковой растительностью и осоками. Дно здесь почти не заиленное, на поверхности воды много растительных остатков (плавника). Преобладают глубины 0,2-0,4 м, проточность воды и температура колеблются в зависимости от расстояния до русла, рельефа дна и степени зарастания макрофитами.

Пойменные водоемы, остающиеся после высыхания разливов или образующиеся в результате просачивания речной воды через почву в близлежащие низменности очень разнообразны по площади (от 0,5 до нескольких сотен м²) и глубине (0,05-0,7 м). Дно илистое, растительность представлена хвощами, осоками, мхами, нитчатыми водорослями, перистолистниками, роголистником, рдестами, ирисом, рогозом, камышом, частухой, стрелолистом и тростником. Большинство из них в период межени пересыхают, но некоторые сохраняют воду на протяжении всего года.

Плавни Днестра и других рек региона представляют собой обширные заросли влаголюбивой растительности, большую часть года (а в ряде случаев и круглогодично) залитые водой [171]. Здесь преобладают глубины менее 1 м, дно илистое, с большим количеством растительных остатков. Доминируют тростниковые ассоциации, но представлены и другие сообщества (осоковые и рогозовые). Местами среди сплошных зарослей располагаются участки свободной воды – плавневые озера (Белое, Тудорово, Писарское и др.). Эти озера мелководные (0,5-1,5 м), дно илистое, реже илисто-песчаное, вода прозрачная, здесь преобладают ассоциации кубышки, кувшинки, ряски и сальвинии. На возвышенных участках плавней (грядах) произрастают ивовые и тополевы плавневые леса. Болота и лужи в этих лесах характеризуются значительным затемнением, низкими значениями температуры и кислой реакцией воды (рН = 5–6). Дно илистое, покрыто толстым слоем опавшей листвы. Растительность представлена рясками, осоками, камышом, тростником, ирисом и рогозом. В летние месяцы при низком уровне воды в реке часть из них высыхает, другие сохраняют воду в течение всего года.

Старица Мертвый Турунчук ориентирована параллельно основному руслу Днестра и расположена на небольшом удалении от него. Водообмен с рекой осуществляется через протоки и через плавни. Протяженность старицы около 10 км, ширина 20-50 м, глубина до 3-5 м. Дно илисто-песчаное, вода прозрачная, течение очень слабое. Растительность представлена тростником, рогозом, осоками, кубышкой желтой, кувшинкой, водокрасом, рясками, сальвинией, чилимом, роголистником, перистолистниками, рдестами и нитчатыми водорослями.

Большинство проток, соединяющих различные пойменные водоемы между собой или с руслом реки, характеризуются слабым течением (0,1–0,3 м/с), высокой прозрачностью и низкой температурой воды (даже в июле–августе не более 22 °С). Глубина не превышает 2 м, дно илистое. Растительность обильная, представлена осоками, рогозом, ирисом, стрелолистом, рдестами, роголистником, перистолистником, водокрасом, кубышкой жёлтой, сальвинией, нитчатыми водорослями и рясками.

На Днестровском лимане сборами были охвачены прибрежные мелководья, принесенные рекой плавучие скопления макрофитов и

штормовые выбросы в верхней, средней и нижней частях лимана, в родниковых ручьях на его склонах в окрестностях г. Овидиополь, а также в соленых озерах на пересыпи лимана и в штормовых выбросах на берегу моря.

В лимане в местах отбора проб глубина не превышала 1 м, дно илистое, илисто-песчаное, песчаное, глинистое или каменистое, растительность представлена тростником, рдестами, роголистником и различными водорослями.

Ручьи на склонах лимана имеют протяженность 200-500 м, глубину до 0,5 м, скорость течения до 0,5 м/с. Дно глинистое или каменисто-песчаное, вода пресная или слегка солоноватая, температура 5-15°C. Растительность развита преимущественно на более спокойных участках, представлена поручейником, лютиковыми, злаками, нитчатыми и слоевищными зелеными водорослями.

Соленые озера пересыпи Днестровского лимана довольно большие (площадь 800-1000 м²), глубокие (до 3-4 м), вода солоноватая или соленая, дно песчаное. В прибрежной зоне местами растут тростник, нитчатые и слоевищные зеленые водоросли.

ВО Одессы и её окрестностей. В черте города Одесса сборами были охвачены прибрежная зона Черного моря и штормовые выбросы на его берегу, уличные бассейны и канализационный ручей. Под окрестностями Одессы автор понимает территорию в радиусе 30 км от границ города. Здесь были изучены следующие водные биотопы:

- прибрежные воды Черного моря и различные лужи с морской водой в зоне заплеска на участке от с. Лески до устья Малого Аджалыкского лимана. Сборы проводились как в воде, так и в штормовых выбросах на берегу.
- реокреновые и лимнокреновые родники в окрестностях с. Фонтанка и г. Южное. Вытекают из-под обрывов на первой от моря террасе. Вода слегка солоноватая, скорость течения не превышает 0,1 м/с, глубина до 0,2-0,3 м, рН =6, температура воды не более 15°C. Дно глинистое, слабо заиленное. Растительность бедная, представлена нитчатыми и слоевищными зелеными водорослями.
- родниковое болото в окрестностях с. Лески. Площадь болота около 300 м², глубина 0,1-0,7 м, рН=5-6,5. Дно илистое, с мощным слоем отмершей растительности. Растительность представлена ряской, нитчатыми водорослями, осоками, рогозом, злаками, калужницей болотной и другими лютиковыми. Проточность воды и площадь водного зеркала существенно меняются в течение года.
- гелокрены и родниковые болота в окрестностях с. Фонтанка. Весьма сходны с предыдущим, но отличаются слегка солоноватой водой и глинисто-илистым грунтом. Глубина, рН и растительность аналогичны только что описанным.

- лимнокрены и родниковые водоемы в окрестностях с. Фонтанка. Представляют собой каналы, заполненные частично трансформировавшейся родниковой и дождевой водой. Дно глинистое или глинисто-илистое, глубина до 1,5-1,7 м, рН=6,5-7 растительность представлена осоками, нитчатыми и иногда харовыми водорослями.
- прибрежные мелководья и штормовые выбросы низовий Куяльницкого лимана. Вода лимана характеризуется очень высокой соленостью – до 335‰ [101]. У берега глубина 0,05-0,4 м, дно илисто-песчаное, без растительности.
- родниковый колодец на правом берегу Куяльницкого лимана у низовий. Глубина колодца до 2 м, стенки из ракушечника, вода слегка солоноватая, рН=6-7. Растительность представлена нитчатыми водорослями. В 2004 г. берег лимана был трансформирован, в результате чего колодец оказался заполнен соленой водой.
- соленые озера и лужи на побережье Куяльницкого лимана. Образовались в низких местах берега и заполнены лиманной водой, просочившейся через почву. Площадь этих водоемов не превышает 300 м², глубина 0,1-1,0 м, рН=6-7,5. Дно песчаное или илисто-песчаное, местами покрыто матами одноклеточных водорослей. Соленость существенно меняется в течение года – весной и после обильных дождей вода становится почти пресной, а в наиболее сухое и жаркое время (во второй декаде июля – августе) в зоне уреза воды начинается кристаллизация соли. Растительность представлена нитчатыми водорослями, высшие растения отсутствуют.
- реокреновые и лимнокреновые родники и вытекающие из них ручьи на левом берегу Куяльницкого лимана севернее с. Красноселка. Максимальная глубина этих водотоков достигает 1,2 м, средняя не превышает 0,5 м. Скорость течения сильно меняется в течение года, летом ручьи высыхают, вода остается только в лимнокренах. Дно илистое, местами глинистое, растительность представлена харовыми и нитчатыми водорослями, осоками, камышом, тростником, рогозом, злаками, рясками, вольфией и лютиковыми.
- пресноводные озера и лужи с песчаным дном в окрестностях с. Усатово и на правом берегу Куяльницкого лимана. Образовались на месте добычи песка. Площадь озер 100-400 м², глубина до 2-3 м, у берега 0,1-0,7 м, рН=6-7. Растительность бедная, представлена главным образом нитчатыми водорослями в толще воды и матами одноклеточных водорослей на дне. У берега в отдельных местах имеются разреженные заросли тростника, площадью до нескольких квадратных метров. На берегах этих озер весной образуются лужи площадью до 3-5 м² и глубиной до 0,3 м. Вода очень прозрачная, дно часто покрыто матом одноклеточных водорослей, высшая растительность отсутствует. В июне - июле эти лужи обычно высыхают.

- прибрежные мелководья низовий Хаджибейского лимана и его штормовые выбросы. Хаджибейский лиман относится к закрытому типу и представляет собой затопленную морем устьевую область р. Малый Куяльник. Вода солоноватая, соленость не превышает 5-6 ‰ [69, 103]. Сборы проводились в прибрежной 10-метровой зоне, на глубине до 1 м. Дно песчаное, иногда илисто-песчаное, местами каменистое, растительность представлена нитчатыми и слоевищными зелеными водорослями и рдестами. На некоторых участках (в окрестностях с. Усатово) имеются незначительные заросли тростника.
- пруды в окрестностях сел Лески и Усатово. Эти водоемы имеют смешанное питание с преобладанием дождевого, в жаркое лето они почти полностью высыхают. Площадь пруда в окр. с. Лески около 400 м², глубина до 2 м, в прибрежной 20-метровой зоне не более 0,7-0,9 м, дно суглинистое, слабо заиленное, рН=6,5-7,5. Растительность бедная, представлена осоками, лютиками и различными водорослями. Пруд в окр. с. Усатово имел площадь около 200 м² и плотное глинисто-илисто-песчаное дно, покрытое небольшим (0,05-0,1 м) слоем мертвой растительности. В зоне отбора проб глубина не превышала 0,5-0,6 м, рН=6-7, растительность была представлена осоками, тростником, рясками, роголистником и нитчатыми водорослями. В 2002-2003 году при строительстве дороги этот пруд был засыпан.
- Александровский пруд и впадающий в него ручей в верховьях Большого Аджалыкского (Дофиновского) лимана. Пруд представляет собой мелководный залив лимана, отделенный от него дамбой. Площадь этого водоема около 3 км², глубина до 3 м, у берега не более 1 м, дно илистое или глинистое, преобладают тростниковые и роголистниковые растительные ассоциации. Ручей протяженностью около 6 км имеет ширину до 5 м, глубину 0,1-1,0 м, дно илистое, растительность представлена нитчатыми водорослями, тростником, рогозом, осоками и лютиковыми. Воды пруда и ручей сильно загрязнены бытовыми стоками.
- озера и пруды в окр. ж/д платформы «Сухой лиман». Также имеют смешанное питание. Площадь исследованных водоемов не превышает 500 м². Дно илистое, покрыто толстым слоем мертвой растительности. Глубина не превышает 1 м, рН=6-6,5. Растительность представлена ряской трехлистной, роголистником, тростником, хвощами, осоками, рогозом, лютиками и нитчатыми водорослями.

ВО бассейна р. Большой Куяльник и верховьев Куяльницкого лимана. Большой Куяльник – пересыхающая степная река протяженностью 150 км. Берет начало на Подольской возвышенности в Ананьевском р-не и впадает в Куяльницкий лиман. Общая площадь водосбора – 1860 км², средний уклон составляет 0,68% [65]. Сборами были охвачены 2 участка реки: в верхнем течении, в окрестностях с. Долинское

Ананьевского р-на и в низовьях, в окрестностях с. Севериновка Ивановского р-на Одесской области.

На первом участке сборы были проведены в русловых стациях реки и пойменных водоемах. Ширина русла достигает здесь 10 м, глубина до 1,5 м. Скорость течения на стрежне не превышает 0,3 м/с, у берега течение практически отсутствует. Дно слабоилистое, растительность представлена тростником, рогозом, осоками, рдестами, роголистником, перистолистником, затопленными наземными злаками и нитчатыми водорослями. Площадь пойменных луж колебалась от 1 до 50 м², глубина – от 0,05 до 0,5 м. Дно илистое, растительность представлена наземными злаками, рдестами, роголистником, перистолистником, осоками, мхами, хвощами, лютиками и камышом. На этом участке, в особенности в черте с. Долинское, река испытывает значительную антропогенную нагрузку, связанную с ненормированным выпасом скота в пойме. Русло и пойменные водоемы здесь сильно загрязнены навозом.

На втором участке сборами были охвачены русловые стации реки, ее разливы, пойменные водоемы, приречные водоемы в песчаных и глиняных карьерах и 2 родниковых ручья, один из которых впадает в реку, а второй – в Куяльницкий лиман. В нижнем течении Большой Куяльник характеризуется гораздо меньшим уровнем загрязнения, однако здесь река течет по искусственно спрямленному руслу, и лишь перед впадением в лиман сохранился небольшой участок с нормальным меандрированием. Ширина русла достигает 10-20 м, глубина в среднем около 1 м, местами до 1,5 м, скорость течения зависит от уровня воды: во время паводка она достигает до 0,3-0,5 м/с, а при низком уровне течение прекращается. Дно илисто-песчаное, в растительности преобладают тростниково-рогозовые ассоциации, местами встречаются заросли осок и камыша. В погруженном поясе растут перистолистники, рдесты, роголистники, нитчатые и харовые водоросли. В холодную зиму (например в 2005-2006 гг.) река промерзает до дна, а в жаркое лето (2006, 2007) полностью пересыхает. Во время весеннего паводка ширина затопляемой поймы может достигать 1 км, в разливах течение очень слабое или отсутствует, глубина колеблется от 0,05 до 0,6 м, дно слабо заиленное, плотное, растительность представлена главным образом осоками и злаками.

В целом, для приустьевого участка Большого Куяльника характерны сильные межгодовые колебания солености и проточности, связанные с уровнем воды в реке. Так, в 2004-2006 гг. в весенние месяцы в связи с высоким или нормальным уровнем вода в реке была пресной. Весной 2007 г. течение в реке отсутствовало, уже в начале мае она практически пересохла. В 2008 г. во второй декаде марта русло реки представляло собой цепь сообщающихся между собой неглубоких луж с соленой водой принесенной из лимана нагонными ветрами и через почву.

Водоемы в карьерах небольшие (10-600 м²), мелководные (0,1-0,7 м), дно глинистое, илистое, илисто-песчаное или песчаное, растительность представлена осоками, рогозом, калужницей болотной, перистолистником, рдестами и харовыми водорослями. В июне-июле эти водоемы обычно высыхают. В 2006 г. вода здесь была пресной, в 2008 – солоноватой.

Первый из двух исследованных здесь родниковых ручьев пресноводный, берет начало на склонах речной долины. Ширина ручья – 1-5 м, протяженность около 600 м, глубина – 0,05-0,3 м, течение очень медленное, температура 10-17°C. Дно слабо илистое, растительность отсутствует. Второй ручей солоноватый, течет по склонам лимана. Протяженность ручья до 1 км, ширина 1-10 м, глубина 0,05-0,4 м, скорость течения до 0,5 м/с, температура 5-15°C дно глинисто-илистое, песчаное или каменистое, в спокойных местах илистое. Растительность имеется только на спокойных участках и представлена злаками, лютиковыми, пушицей и нитчатými водорослями.

ВО бассейна р. Тилигул и Тилигульского лимана. Как и Большой Куяльник, Тилигул – пересыхающая степная река, подверженная значительным сезонным колебаниям уровня воды – с октября по май она разливается, а летом почти или полностью (как в 2002–2004, 2007 гг.) пересыхает. Она берет начало на Подольской возвышенности, в северо-западных окрестностях г. Котовска Одесской области и впадает в Тилигульский лиман, протяженность составляет 168 км, площадь бассейна – 3550 км² [65]. Тилигульский лиман – наиболее глубоководный в СЗП, его максимальная глубина достигает 21 м [97]. Протяженность лимана составляет 60 км, ширина – до 4,5 км. Соленость воды в последние годы колеблется от 17 ‰ в верховьях до 21 ‰ в низовьях [25, 147]. Этот лиман имеет периодическую связь с морем через искусственный канал.

На реке Тилигул сборами были охвачены 3 участка: 1) выше Березовского леса в окрестностях г. Березовка; 2) в пределах леса и немного ниже его; 3) перед впадением в лиман в окрестностях с. Волково Березовского р-на Одесской области.

На первом участке река протекает по открытой местности, ширина русла здесь достигает 10-15 м, поймы – около 3-х км. В русле глубина до 1-1,5 м, скорость течения 0,1-0,3 м/с, дно илистое. Здесь преобладают тростниковые, осоковые и рогозовые растительные ассоциации, встречаются мята, сусак зонтичный, камыш, конский щавель и ирис, в погруженном поясе растут роголистник, перистолистники, рдесты, и нитчатые водоросли. Во время паводка река затапливает луга, покрытые злаковой растительностью. В разливах дно плотное, слабо илистое, глубина не более 0,7 м, в мае 2000 г днем температура воды достигала 20-25 °С, рН = 6,5–7,5.

На втором участке пойменная экосистема Тилигула испытывает влияние Березовского леса, которое проявляется в затемнении реки и в

поступлении листового опада, что изменяет ее гидрохимический и температурный режим. Ширина поймы достигает здесь 5 км. На этом участке были изучены следующие биотопы:

- Русло реки. Ширина русла до 20 м, дно илисто-песчаное, на участках с более быстрым течением – песчаное, местами покрыто слоем опавших листьев. Скорость течения до 0,5 м/с, глубина у берега резко увеличивается до 0,7 м. Растительность представлена болотными (рогоз, тростник, стрелолист, частуха) и водными формами (рдесты, роголистник, перистолистники, мхи, нитчатые и харовые водоросли). В жаркое сухое лето (2003, 2005, 2007) в русле вначале прекращается течение (конец мая – июнь), затем оно распадается на цепь луж (конец июня – июль), а в конце июля – августе полностью пересыхает. Осенью происходит повторное обводнение русла, в зависимости от количества осадков проточность восстанавливается в конце сентября – начале декабря.

- Высокие заливные луга, заросшие злаковой растительностью. Затопливаются при высоком уровне воды и высыхают первыми, уже в начале мая. Дно почти не заиленное, на поверхности воды много растительных остатков.

- Низкорасположенные луговины. В растительности, наряду с наземными, появляются болотные и водные формы (камыш, осоки, роголистник, мхи). Дно характеризуется гораздо большей заиленностью, а высыхают они позже, в середине мая – июне.

- Пойменные лужи, остающиеся после высыхания разливов. Растительность представлена осоками, мхами, камышом. Площадь этих луж составляет 2–15 м², глубина не превышает 0,3 м, дно очень сильно заилено. В конце июня эти лужи, как правило, полностью высыхают.

- Рукав реки, берега которого густо заросли ивами и тополями, что влияет на характер грунта и растительности: дно покрыто слоем опавших листьев, а растительность резко обеднена в связи с низкой освещённостью. По сравнению с другими биотопами русло и рукава прогреваются значительно медленнее, в 2000–2001 гг. дневная температура достигала 20 °С лишь в начале мая.

- Песчаные карьеры, заполненные речной водой, просочившейся через почву. Площадь образовавшихся таким образом озёр не превышает 200 м², глубина достигает 2–3 м, но у берега имеется мелководная полоса, шириной до 5 м и глубиной около 0,3 м. Растительность бедная, представлена тростником, местами – перистолистниками, мхами и роголистником. Эти водоёмы не пересыхают даже в самое жаркое лето. По берегам озёр весной образуются лужи площадью до 3–5 м² и глубиной до 0,3 м. Вода очень прозрачная, дно часто покрыто матом зелёных одноклеточных водорослей, высшая растительность отсутствует. В июне эти лужи обычно высыхают.

- Весенняя лесная лужа с дождевой и снеговой водой, высыхающая в конце апреля. Площадь около 1 м², глубина – до 0,2 м. Дно илистое, покрыто мощным слоем опавших листьев, растительности нет.

На третьем (приустьевом) участке реки наблюдаются колебания солёности и уровня воды, связанные с направлением ветра: при северных ветрах из реки поступает много пресной воды, уровень и солёность при этом понижаются. При южных ветрах из лимана поднимается солёная вода, что сопровождается повышением уровня (вплоть до 1,2 м). Пойма здесь узкая, не более 200 м, зато ширина русла достигает почти 1 км. Течение очень слабое, его скорость у берега не более 0,1–0,2 м/с. Дно илистое, растительность представлена тростником и роголистником. При падении уровня воды в понижениях берега образуются лужи, площадь которых достигает 10 м², глубина до 0,5 м. Дно илистое, растительность представлена осокой, рдестами, роголистником, перистолистником и нитчатыми водорослями.

Кроме реки, на этом участке был исследован родниковый ручей, берущий начало на склонах Тилигульского лимана. Протяженность ручья около 300 м, ширина до 3–5 м, глубина 0,05–0,4 м. Течение очень быстрое, дно глинисто-каменистое, местами глинисто-песчаное, вода слегка солоноватая, температура 6–15 °С, растительность имеется только в спокойных местах, представлена слоевищными и нитчатыми зелёными водорослями.

В Тилигульском лимане сборами были охвачены прибрежные мелководья в его верхней, средней и нижней части, а также прибрежная зона канала и различные временные водоемы, расположенные на пересыпи, отделяющей лиман от моря. На станциях отбора проб в лимане и канале глубина не превышала 1 м, дно глинистое, глинисто-каменистое, каменисто-песчаное или песчаное, растительность представлена различными водорослями, рдестами и тростником. Временные водоемы пересыпи солоноватые или соленые, площадь от 1 до 500 м², глубина 0,05–1,0 м, дно илисто-песчаное или песчаное, растительность представлена матами одноклеточных водорослей и зарослями нитчатых и слоевищных зеленых водорослей. В жаркое лето эти водоемы пересыхают. На склонах лимана в районе его пересыпи расположен небольшой пресноводный родник реокренового типа. Протяженность этого водотока до 20 м, глубина до 0,5 м, температура не более 15 °С. Дно глинисто-илистое, растительность бедная, представлена пушицей, осоками, тростником и рогозом, в погруженном поясе – нитчатыми водорослями.

ВО нижнего течения рек Сасык и Березанка и Березанского лимана. Сасык и Березанка – пересыхающие степные реки, впадающие в Березанский лиман. Последний относится к открытому типу, обладает постоянной связью с морем. Протяженность лимана составляет 20-25 км, ширина 2-3 км, максимальная глубина до 15 м, средняя 3,3 м [30, 97, 148].

Сборами были охвачены приустьевые участки обеих рек, прибрежные мелководья лимана, впадающие в них ручьи и пруды в их бассейнах.

На исследованных участках рек ширина русла не превышала 20 м, глубина 0,1-0,7 м, течение слабое (менее 0,2 м/с), дно илистое. Большая часть русла заросла тростником, осоками, рогозом, рдестами, лютиковыми, рясками и нитчатыми водорослями. Ручьи берут начало в родниках на склонах речной долины и сливаются друг с другом в общий поток протяженностью около 4 км. Вода ручьев солоноватая, скорость течения 0,1-0,5 м/с, глубина до 1 м, дно песчаное, илистое, местами каменистое. Растительность представлена тростником, рогозом, осоками, нитчатыми и слоевищными водорослями. В верхней части балки расположена цепь прудов площадью до 2 км², глубиной 1-3 м. Дно глинисто-илистое, здесь растут тростник, рогоз, харовые и слоевищные зеленые водоросли.

В лимане на станциях отбора проб глубина не превышала 0,5 м, дно илистое, местами глинисто-каменистое, вода солоноватая, растительность бедная, представлены рдестами и различными водорослями, на многих участках отсутствует.

ВО бассейна реки Южный Буг и ее притоков. Южный Буг – большая равнинная река, берет начало на Подольской возвышенности и впадает в Бугский лиман. Общая протяженность реки – 857 км, в регионе проходят ее среднее и нижнее течение [65]. Сборы жуков были проведены на участке между городами Первомайск и Южноукраинск в Николаевской области (регионально-ландшафтный парк (РЛП) «Гранитно-степное Побужье») и на 5 километровой участке ниже впадения р. Савранка (Одесская область, Савранский район).

РЛП «Гранитно-степное Побужье» расположен в южной части Украинского кристаллического щита, в пределах Первомайского, Арбузинского, Доманевского и Вознесенского административных районов Николаевской области. Парк занимает площадь около 6,5 тыс. га и включает каньон реки Южный Буг и устьевые участки рек Мертвовод, Большая Корабельная и Бакшала [90]. Сборами были охвачены прибрежные мелководья Южного Буга, временные пойменные водоемы на его берегах, впадающие в реку ручьи, террасные родниковые водоемы и дождевые лужи.

В русловых стациях реки дно песчаное, местами илисто-песчаное, на перекатах – каменистое. Скорость течения у берега в среднем до 0,3-0,5 м/с, но на перекатах до 1-3 м/с. Вода довольно прозрачная, глубина в зоне лова не превышала 1 м. Растительность представлена тростником, осоками, камышом, мятами, лютиковыми, рдестами, роголистником, приростлистниками, нитчатыми водорослями и мхами.

Пойменные лужи образуются на пониженных участках каменистых берегов. Площадь луж до 100 м², глубина до 1 м дно гранитное с

небольшим слоем детрита, местами глинисто-илистое. Растительность представлена осоками, злаками, рогозом, тростником, перистолистником, мхами и нитчатыми водорослями.

Ручьи, впадающие в реку делятся на постоянные и временные, возникающие после обильных дождей и пересыхающие через несколько дней. Постоянные ручьи парка солоноватые или пресноводные, неглубокие (не более 0,5 м), скорость течения до 0,7-1 м/с, дно глинистое, каменистое или песчаное, температура 10-15 °С. Растительность бедная, представлена осоками, хвощами, нитчатыми и слоевищными зелеными водорослями. На некоторых быстротекущих участках с песчаным и глинистым дном растительность совершенно отсутствует. Временные ручьи также неглубокие, различной скорости течения (0,1-0,3 м/с), всегда пресноводные, дно каменистое, песчаное или глинистое, растительность отсутствует, температура не превышает 20 °С.

Террасные родники лимнокренового типа, образуются в местах выхода подземных вод в скальные ниши. Площадь этих водоемов 1-100 м², глубина до 1 м, температура 10-18 °С. Дно каменистое, местами илистое, растительность представлена осоками, рогозом, рясками, рдестами, мхами и нитчатыми водорослями.

Дождевые лужи пересыхают в течение 3-10 дней, их площадь не превышает 100 м², глубина до 0,3 м, дно илистое, глинистое или песчаное. Растительность представлена затопленными наземными формами, матами одноклеточных водорослей и нитчатыми водорослями.

Из притоков Южного Буга были исследованы Савранка и Кодыма. Савранка – малая непересыхающая река, берет начало на крайнем юге Винницкой области, на Подольской возвышенности. Протяженность реки 98 км, площадь водосбора 1767 км² [65]. В 2002 сборами был охвачен ее приустьевой 5-километровый участок. Кроме русловых стаций реки были изучены впадающий в нее ручей и степной родник лимнокренового типа. На исследованном участке реки ширина русла достигает 20 м, глубина до 1–2 м, скорость течения около 0,5 м/с дно песчаное, местами каменистое, вода прозрачная, благодаря гуминовым кислотам окрашена в слабый жёлто-коричневый цвет. Берега крутые, густо поросшие ивами, благодаря чему прибрежные участки чаще всего затемнены. Водная растительность представлена стрелолистом, кубышкой жёлтой, рдестами, роголистником, рясками (в спокойных местах) и мхами.

Ручей имеет смешанный характер питания, с преобладанием дождевого. Ширина ручья 1–5 м, глубина 0,2–0,5 м, дно илисто-песчаное, скорость течения около 0,1–0,2 м/с. Растительность представлена осоками, рогозом, стрелолистом, роголистником, рдестами и ряской.

Лимнокрен расположен в степной балке, примыкающей к Савранскому лесу. Площадь водоёма 20 м², глубина 0,1–1,0 м, температура

колебалась в пределах 15–26 °С. Дно илистое, растительность бедная, представлена ряской трехлистной, осоками и нитчатыми водорослями.

В бассейне р. Кодыма отбор проб проводился в окрестностях города Балта и с. Харетиновка Балтского района Одесской области. Кодыма – малая непересыхающая река, берет начало на Подольской возвышенности на севере Одесской области и впадает в Южный Буг несколько выше города Первомайска Николаевской области. Протяженность реки составляет 149 км, водосборная площадь 2480 км² [65].

Непосредственно в черте города Балта и на прилегающих к нему участках река загрязнена бытовыми стоками. Вода здесь слабо прозрачная (не более 0,7 м), скорость течения до 0,3-0,5 м/с, глубина до 2 м, берега обрывистые, заросшие ивами, тополями и ясенем, водная растительность бедная или отсутствует. Кроме русловых стаций реки были исследованы связанное с ней искусственное озеро и различные пойменные водоёмы.

Озеро большое, площадь зеркала не менее 10 км², глубина у берега до 1 м, дно песчаное, местами илисто-песчаное, растительность представлена тростником, осоками, рогозом, стрелолистом, хвощами, роголистником, рдестами, рясками и нитчатыми водорослями. Пойменные водоемы площадью 0,5-100 м², глубиной 0,05-1,0 м, дно илистое, местами глинистое, рН=6-6,5, растительность представлена злаками, осоками, рогозом, ирисом, хвощами, мхами, рясками и нитчатыми водорослями.

В окрестностях с. Харетиновка были исследованы лимнокреновые и гелокреновые родники, а также питаемые ими болото и лесной ручей. Берега одного из исследованных лимнокренов обложены каменными плитами, площадь его около 50 м², глубина 0,5-1,0 м, температура 12-15 °С, дно илисто-песчаное, растительность представлена рогозом, осоками, калужницей болотной, рясками и нитчатыми водорослями. Из этого родника вытекает лесной ручей протяженностью около 700 м, шириной до 3 м, глубина не превышает 0,3 м, температура 12-16°С. Дно песчаное, у берега покрыто слоем опавших листьев, растительность отсутствует. Другие изученные здесь родники расположены в широкой долине и стекают в болото, площадью около 900 м² и глубиной до 1 м. Дно илистое, температура воды не превышает 20 °С, растительность представлена осоками, рогозом, калужницей болотной, различными злаками, рясками и нитчатыми водорослями.

ВО нижнего течения Днепра, Днепровско-Бугского лимана и Кинбурнского п-ова. Днепр – крупнейшая река Украины, сток которой сегодня зарегулирован каскадом водохранилищ. Берет начало на Валдайской возвышенности (Смоленская область, Россия) и впадает в Днепровско-Бугский лиман. Протяженность Днепра 2285 км, площадь водосбора 503 000 км² [81]. В исследуемом регионе расположено нижнее течение реки и Днепровско-Бугский лиман. Последний относится к группе открытых лиманов, обладает свободным водообменом с морем через

Кинбурнский пролив шириной 4 км. Протяженность лимана 63 км, максимальная ширина 15, минимальная – 4 км. Преобладают глубины до 6 м, максимальная – 12 м [97, 103]. Кинбурнская коса, точнее, полуостров, образует южный и, частично, восточный берега лимана. В дельте Днепра сбор материала проводился на ее левобережном участке между городом Голая Пристань и селом Новая Збурьевка (рукав Конка). Ширина русла здесь достигает 30-50 м, глубина у берега до 1 м, скорость течения не более 0,1 м/с. Дно илисто-песчаное, растительность представлена тростником, осоками, роголистником, рдестами, перистолистником, рясками и нитчатыми водорослями.

На Кинбурнской косе были изучены пресноводные степные поды, болота в березово-ольховых рощах (колках), солоноватые и соленые озера и лужи, прибрежные мелководья Днепровско-Бугского лимана, мелководные морские лагуны и штормовые выбросы на берегу лимана, моря и Егорлыцкого залива.

Степные поды – блюдцеобразные понижения рельефа, периодически заполняемые водой. Большинство из них высыхают в середине лета. Площадь исследованных подов не превышала 200 м², глубина достигала 1-1,2 м, дно илисто-песчаное или песчаное, растительность представлена осоками, перистолистниками, тростником, харовыми и нитчатыми водорослями.

Болота в колках имеют площадь от 200 до 2000 м², глубину 0,05-1,5 м, дно илистое, покрыто слоем опавших листьев. Растительность бедная из-за низкой освещенности, представлена единичными куртинами осок, ириса, рогоза и тростника. На некоторых хорошо освещенных участках изредка встречаются перистолистники, ряски и нитчатые водоросли.

Солоноватые озера и лужи различной площади (1-200 м²), глубиной до 1 м, дно песчаное, реже илисто-песчаное, соленость 8-20‰ [37], растительность представлена тростником, нитчатыми и слоевищными зелеными водорослями. Среди них особое внимание обращают на себя водоемы северной оконечности косы, образовавшиеся в результате просачивания через почву и смешения вод Черного моря и Днепровско-Бугского лимана.

На всем полуострове со стороны моря и залива расположены длинные (до нескольких км) мелководные (не более 1 м) морские лагуны. Соленость здесь несколько выше морской, дно песчаное, растительность представлена слоевищными и нитчатыми зелеными водорослями или отсутствует (0-1 степень зарастания). Часть этих водоемов летом отшнуровываются от моря, другие имеют с ним постоянную связь.

Соленые и гипергалинные водоемы косы располагаются, как правило, на удалении от моря и лимана. Площадь исследованных озер и луж этого типа составляла 10-300 м², глубина 0,1-1,0 м, дно песчаное, растительность представлена преимущественно нитчатыми и

слоевищными зелеными водорослями, реже матами одноклеточных водорослей или вовсе отсутствует. На некоторых участках, в особенности вблизи крутых склонов, откуда, очевидно, идет подток пресных грунтовых вод имеются разреженные заросли тростника и осок. В водоемах этого типа с пологими берегами указанные растения всегда растут на некотором удалении от уреза воды.

Таким образом, исследованные ВО весьма разнообразны по условиям обитания гидробионтов, что делает их удобным полигоном для выяснения роли перечисленных факторов водной среды в формировании видового состава и количественных характеристик Hydradephaga. Особый интерес представляет изучение ВБУ, входящих в Природно-Заповедный Фонд Украины (дельта Дуная, каньон р. Южный Буг) или имеющих статус Международного значения (озеро Белое в дельте Днестра).

ГЛАВА 3

ВИДОВОЙ СОСТАВ HYDRADERPHAGA СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

История изучения водных плотоядных жуков СЗП. Несмотря на то, что Hydraderphaga Украины имеют долгую историю изучения, начало которой было положено еще во второй половине XIX века работами М. Новицкого [236], М. Ломницкого [219-222] и Н. Черкунова [158], в СЗП эта группа гидробионтов долгое время оставалась практически не изученной.

Первые сведения о жуках г. Одессы и его окрестностей приводит Е.А. Куликовский [98]. Его работа содержит аннотированный список Hydraderphaga, включающий 1 вид плавунчиков, 1 вид толстоусов, 19 видов плавунцов и 1 вид вертячек. Для некоторых видов указаны относительная частота встречаемости и предпочитаемый тип ВО.

Д.В. Знойко [85] приводит список жуков (в том числе и Hydraderphaga) Гросс-Либентальской низменности в окрестностях г. Одессы. Им указаны 2 вида плавунчиков, 22 вида плавунцов и 2 вида вертячек. Приведены сведения о встречаемости и биотопической приуроченности собранных видов. Вызывает сомнение указание *Bidessus pumilus* Aubè, 1836, распространенного в Западном Средиземноморье, на Балканском полуострове и в Югославии [31].

В фундаментальной работе Ф.А. Зайцева [71], посвященной Hydraderphaga фауны СССР содержатся лишь самые общие сведения о распространении большинства видов. Для черноморского побережья (без обозначения региона) указан только *H. pallidulus*, а с учетом более широких указаний, таких как «Юг Европейской части СССР» или «Вся Европейская часть СССР», «Вся Палеарктика» и т.д. к фауне СЗП можно отнести 90 видов жуков.

Данные о распределении плавунцов в нейстали СЗЧМ содержатся в монографии Ю.П. Зайцева [74]. На приведенных картах находки плавунцов сконцентрированы преимущественно в районе дельты Дуная и устья Днестровского лимана.

В монографии В.В. Полищука [132] содержится список Hydraderphaga, зарегистрированных им в водоемах украинской части дельты Дуная. Всего приводятся 35 видов (5 видов плавунчиков, 2 вида толстоусов, 25 видов плавунцов и 3 вида вертячек), описано их биотопическое распределение.

Некоторые сведения о Hydraderphaga бассейна Днепра приводит Л.Н. Зимбалевская [82, 83]. Для нижнего течения реки и Днепровско-Бугского лимана в ее работах указаны 2 вида: *H. ruficollis* и *G. marinus*.

В работе В.А. Трача [149] указано 3 вида плавунцов, собранных им на острове Змеином.

В 2001 г. вышел 5 том «Определителя пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» [127], посвященный высшим насекомым, в том числе и жукам. Для побережья Черного моря и Одесской области в этой работе указаны 3 вида жуков: *H. hermanni*, *Haliphus micronatus* Stephens, 1828 и *H. pallidulus*. С учетом более широких указаний к региональной фауне можно отнести 115 видов Hydradephaga.

Специальные исследования водных Aderphaga в пределах СЗП были проведены только в водоемах Черноморского заповедника [36, 37]. В.Н. Грамма [36] изучал сезонные изменения водной энтомофауны заповедника. Работа [37] содержит список 59 видов Hydradephaga (6 плавунчиков, 50 плавунцов, 2 толстоусов и 1 вертячек), собранных В.Н. Граммой и А.Г. Шатровским в период с 1971 по 1986 год. Дана эколого-зоогеографическая характеристика собранных видов, проанализированы особенности населения различных водоемов заповедника.

Таким образом, Hydradephaga СЗП долгое время оставались малоизученной группой гидробионтов, специальные исследования которой были проведены лишь в немногих ВО.

Общая характеристика видового состава Hydradephaga СЗП. Новые сведения о фауне региона. По итогам проведенных автором исследований и анализа литературных данных в регионе зарегистрировано 103 вида Hydradephaga, принадлежащих к 30 родам из 5 семейств: Hygrobiidae – 1, Haliplidae – 15, Noteridae – 2, Dytiscidae – 75, Gyrinidae – 10 видов (Табл. 2).

Таблица 2

Таксономический состав Hydradephaga СЗП

Семейства	Роды (их количество)	Число видов		
		О	А	Л, М
Hygrobiidae	<i>Hygrobia</i> (1)	1	0	1
Haliplidae	<i>Peltodytes</i> , <i>Haliphus</i> (2)	15	1 5	0
Noteridae	<i>Noterus</i> (1)	2	2	0
Dytiscidae	<i>Liopterus</i> , <i>Bidessus</i> , <i>Hydroglyphus</i> , <i>Herophydrus</i> , <i>Hygrotus</i> , <i>Hydroporus</i> , <i>Suphrodytes</i> , <i>Porhydrus</i> , <i>Graptodytes</i> , <i>Nebrioporus</i> , <i>Hydrovatus</i> , <i>Hyphydrus</i> , <i>Platambus</i> , <i>Agabus</i> , <i>Ilybius</i> , <i>Rhantus</i> , <i>Colymbetes</i> , <i>Laccophilus</i> , <i>Acilius</i> , <i>Graphoderus</i> , <i>Cybister</i> , <i>Dytiscus</i> , <i>Hydaticus</i> (23)	75	6 6	9
Gyrinidae	<i>Aulonogyrus</i> , <i>Gyrinus</i> , <i>Orectochilus</i> (3)	10	7	3

Примечание. Число видов в регионе: О – общее, А – данные автора, Л, М – число видов, известных только по литературным данным и музейным коллекциям.

90 видов жуков были собраны автором, 1 вид – *A. concinnus* известен пока только по музейным коллекциям (Зоологический музей ОНУ). Еще 12

видов (*H. hermanni*, *H. quinquelineatus*, *H. corpulentus*, *H. flaviventris*, *H. erythrocephalus*, *H. striola*, *H. obscurus*, *H. tristis*, *G. granularis*, *A. lineatus*, *G. marinus*, *G. colymbus*) приводятся по литературным данным [37, 82, 83, 85, 98, 127, 132]. Необходимо отметить, что в этот перечень вошли только те виды, которые указаны конкретно для района исследований (Одесская, Николаевская и, частично, Херсонская области). С учетом данных «Фауны СССР» Ф.А. Зайцева [71] и «Определителя пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» [127], где распространение большинства видов описано в общих терминах, в регионе возможно обнаружение еще 36 видов Hydradephaga: *Haliphus lineolatus* Mannerheim, 1844, *H. mucronatus* Stephens, 1928, *H. dalmatinus* J. Müller, 1990, *Bidessus minutissimus* (Germar, 1824), *B. delicatulus* (Schaum, 1844), *B. alienus* Zimmermann, 1919, *Nebrioporus canaliculatus* (Lacordaire, 1835), *N. airumilus* (Kolenati, 1845), *N. luctuosus* (Aubè, 1838), *N. elegans* (Panzer, 1794), *Hygrotus polonicus* (Aubè, 1842), *H. marklini* (Gyllenhal, 1813), *H. nigrolineatus* (Steven in Schünherr, 1808), *H. caspius* (Wehncke, 1873), *H. saginatus* (Schaum, 1857), *H. pectoralis* (Motschulsky, 1859), *Hydroporus umbrosus* (Gyllenhal, 1808), *H. obsoletus* Aubè, 1836, *H. marginatus* (Duftschmid, 1805), *H. tessellatus* Drapiez, 1819, *Scarodytes halensis* (Fabricius, 1787), *Porhydrus obliquesignatus* (Bielz, 1852), *Hyphydrus sanctus* Sharp, 1882, *Agabus guttatus* (Paykull, 1798), *A. dilatatus* (Brullè, 1832), *A. sturmii* (Gyllenhal, 1808), *A. amoenus* Solsky, 1874, *A. zimmermanni* Scholz, 1920, *Ilybius cinctus* Sharp, 1882, *Rhantus suturellus* (Harris, 1828), *R. notaticollis* (Aubè, 1837), *R. consputus* (Sturm, 1834), *Eretes griseus* (Fabricius, 1781), *Hydaticus continentalis* J. Balfour-Browne, 1944, *Dytiscus persicus* Wehncke, 1876.

Исходя из неоднородной изученности различных ВО региона и рассмотренных выше литературных данных можно ожидать расширения списка видов Hydradephaga, прежде всего за счет плавунцов.

Из собранных автором видов 11 впервые приводятся для района исследований: *H. immaculatus*, *H. sibiricus*, *H. maculatus*, *H. discretus*, *A. paludosus*, *A. fuscipennis*, *A. didymus*, *I. fenestratus*, *I. similis*, *R. latitans*, *R. exsoletus*.

Еще 3 вида – *H. zacharenkoi*, *H. musicus* и *H. pallidulus* - впервые приводятся для Правобережной Украины. Виды *A. fuscipennis*, *A. didymus* и *R. exsoletus*, впервые приведены для степной зоны Украины.

Полный перечень зарегистрированных видов и их встречаемость в различных биотопах региона представлены в таблицах (Приложения 1 и 2).

Сравнение полученных сведений о населении Hydradephaga СЗП с литературными данными для других территорий материковой Украины (ландшафтными зонами Левобережья [38], Украинскими Карпатами и Закарпатьем [106, 107, 111], правобережным Полесьем и лесостепью [11, 12]) показало, что эти регионы отличаются друг от друга как по видовому

составу, так и по общему числу видов водных плотоядных жуков (Табл. 3). Вероятно, это связано с неоднородной изученностью Hydradephaga разных территорий Украины и с различиями в их географическом положении и природных условиях, особенно в ландшафтном разнообразии.

Таблица 3

Сравнительная характеристика таксономического состава Hydradephaga СЗП и некоторых других регионов Украины (цифры обозначают число видов)

Семейства	ЗК	УК	СЗП	ПП	ПП+ПЛ	ЛБУ		
						Л	ЛС	С
Hydrobiidae	0	0	1	1	1	0	0	0
Haliplidae	15	16	15	10	16	-	-	-
Noteridae	2	2	2	2	2	-	-	-
Dytiscidae	95	122	75	90	121	-	-	-
Gyrinidae	6	6	10	6	13	-	-	-
Всего	118	146	103	108	153	96	115	98
Источник данных	[106]	[111]	А, [37, 82, 83, 85, 98, 132, 127]	[12, 82]	[11, 12, 82]	[38]		

Примечание. А – данные автора, - — отсутствие данных, обозначения регионов: ЗК – Закарпатье, УК – Украинские Карпаты, ПП – правобережное Полесье, ПЛ – правобережная лесостепь, ЛБУ – Левобережная Украина: Л – лесная зона, ЛС – лесостепная зона, С – степная зона.

Из таблицы видно, что наиболее богатый видовой состав Hydradephaga отмечен в лесной и лесостепной зонах Правобережной Украины, а также в Украинских Карпатах. В СЗП эти гидробионты представлены беднее, по числу видов Hydradephaga район исследований сравним со степной зоной Левобережной Украины. Такое положение вещей может объясняться засушливостью климата региона и его геологической историей. Известно [72, 75, 261], что в сравнительно недалеком геологическом прошлом (1,5-2 млн. лет назад) территория современного СЗП была покрыта водами Понтического моря, а до этого (2-7 млн. лет назад) – Сарматского и Меотического морей. Таким образом, континентальная гидрофауна региона (в том числе и население Hydradephaga) выглядит довольно молодой и формирующейся, что, возможно, и обуславливает ее относительную бедность. В пользу такого суждения в какой-то мере говорит тот факт, что в СЗП преобладают широко распространенные виды этих жуков, отмеченные во многих частях Палеарктики или даже Голарктики. Впрочем, преобладание широко распространенных видов Hydradephaga представляет собой характерную черту их населения в большинстве регионов [38, 131].

Другое возможное объяснение более бедного (по сравнению с другими регионами Украины) видового состава Hydradephaga СЗП связано с предполагаемым вымиранием ряда видов вследствие коренных изменений условий их обитания после распашки целинной степи, а также с антропогенным преобразованием и загрязнением многих ВО. К

сожалению, скудность литературных данных по региональному населению Hydradephaga за период до начала исследований автора не позволяет проверить достоверность этого суждения.

Обобщив вышеизложенное можно констатировать, что видовой состав Hydradephaga СЗП изучен еще не полностью. Дальнейшие исследования в этом направлении могут способствовать обнаружению новых для региона видов жуков, что позволит уточнить границы их распространения на юге Украины. Настоящая работа может послужить отправной точкой для регистрации возможных изменений биоразнообразия Hydradephaga СЗП под действием природных и антропогенных факторов.

Особенности формирования видового состава Hydradephaga СЗП под влиянием некоторых факторов водной среды. В работах первой половины XX века по водным плотоядным жукам их экологии уделялось, как правило, недостаточно внимания. Так, в «Фауне СССР» Ф.А. Зайцева [71] в общей части дан довольно краткий очерк биологии и экологии различных семейств Hydradephaga, приведены некоторые сведения о стенобионтных видах. В специальной части книги лишь для отдельных видов жуков указаны особенности экологии, как правило, также очень кратко.

Начало нового этапа формирования представлений об экологии рассматриваемых гидробионтов было положено во второй половине XX века благодаря работам В.Н. Граммы [38, 39], который впервые проанализировал влияние различных факторов водной среды на распределение жуков и выделил среди них экологические группы в зависимости от предпочитаемого типа местообитаний. Были изучены закономерности формирования видового состава Hydradephaga Левобережной Украины в зависимости от природной зоны и типа ВО. Взгляды В.Н. Граммы получили дальнейшее развитие в работах М.Ф. Мателешко [106, 107], В.А. Миноранского и Н.Б. Джумайло [114], Н.Н. Беляшевского [12], А.Ю. Мателешко [111], М.Д. Мороза [120, 121], С.К. Рындевича [141-144], В.И. Алексеева [4], П.Н. Петрова [131] и других исследователей. Было установлено, что в каждой местности существуют свои специфические типы водных местообитаний и связанные с ними экологические группы водных жуков. Это обстоятельство препятствует созданию единой классификации экологических групп Hydradephaga и не позволяет безоговорочно применять результаты исследований, проведенных в одном регионе к ВО другого.

Определенную трудность представляет выбор критериев для отнесения вида к той или иной экологической группе. М.Ф. Мателешко [106] предлагает использовать для этого данные по распределению личинок, а не имаго, поскольку последние у многих видов способны к

полету, вследствие чего могут быть обнаружены в нетипичных для них местообитаниях. С этой точкой зрения можно согласиться лишь отчасти, т.к. у ряда видов экологические предпочтения имаго и личинок могут отличаться, на что указывает далее сама М.Ф. Мателешко. Кроме того, при отнесении вида к той или иной экологической группе используются результаты повторяющихся наблюдений, а не единичные находки [131].

Таким образом, состав и соотношение экологических групп Hydradephaga в каждом отдельно взятом регионе требуют самостоятельного изучения. СЗП с этой точки зрения выглядит на карте белым пятном, т.к. лишь в водоемах Черноморского заповедника изучена экологическая структура населения водных плотоядных жуков [37].

Поскольку большая часть жизни Hydradephaga проходит в воде, роль абиотических и биотических факторов водной среды в формировании их видового состава первостепенна по сравнению с факторами наземно-воздушной среды. Известно [12, 38, 39, 106, 115, 143, 234], что ведущую роль в этом процессе играют проточность ВО, его температура, соленость и тип грунта, а из биотических факторов – характер водной и прибрежной растительности. Логично предполагать, что на распределение жуков может влиять также значение рН, однако по этому поводу в литературе имеется ряд разногласий, которые будут рассмотрены ниже.

Исследования В.Н. Граммы [38] показали, что экологические предпочтения одного и того же вида жуков в различных регионах могут существенно отличаться, что в дальнейшем получило подтверждение в работах других авторов (см. выше). В связи с этим изучение влияния перечисленных выше факторов на распределение Hydradephaga в ВО каждого региона (включая СЗП) представляет самостоятельный интерес.

Как уже отмечалось выше, единой классификации групп жуков по отношению к факторам водной среды не существует. В настоящей работе использована терминология В.Н. Граммы [38], М.Ф. Мателешко [106], Н.Н. Беляшевского [12], П.Н. Петрова [131] и С.К. Рындевича [143] с некоторыми изменениями. Необходимо отметить, что даже в пределах такого сравнительно небольшого по площади региона, как СЗП, отношение одного и того же вида к факторам среды может меняться в зависимости от географического положения ВО и его гидролого-гидрохимических характеристик. Особенно часто меняется отношение вида к проточности и температуре. Поскольку эти факторы зачастую тесно связаны друг с другом (проточные ВО в большинстве случаев характеризуются более низкими и более стабильными значениями температуры), изменение температурных предпочтений вида может сопровождаться изменением отношения к проточности и наоборот. Это явление (смена стадий) было детально изучено В.Н. Граммой [38] у Hydradephaga Левобережной Украины. Вследствие смены стадий один и тот же вид в ряде случаев может принадлежать к нескольким группам.

Разумеется, предлагаемая ниже схема в значительной мере условна и лишь приблизительно отображает реальную картину формирования видового состава Hydradephaga под действием факторов водной среды. Это только упрощенная рабочая модель, требующая дальнейшего усовершенствования и проверки. На сегодняшний день она с определенной погрешностью позволяет описывать экологическую структуру населения Hydradephaga как отдельно взятого ВО, так и региона в целом.

Отношение Hydradephaga к проточности. По отношению к фактору проточности водные плотоядные жуки СЗП могут быть разделены на следующие экологические группы:

1) *Реофилы* – обитатели проточных ВО (водотоков и некоторых проточных водоемов). В зависимости от типа водотока среди них можно выделить 4 подгруппы:

1а) *Речные реофилы* – обитатели русловых биотопов рек;

1б) *Ручьевые реофилы* – обитатели ручьев;

1в) *Инундантофилы* (от лат. *inundantio* – разлив, пойма) – обитатели разливов рек и новообразованных пойменных водоемов, особенно имеющих прямую связь с рекой. Представляют собой переходную группу между реофильными и лимнофильными формами. Ранее [39, 46, 49, 51, 54, 62, 63] эту группу называли *потамофилы*, что не совсем удачно в силу крайне широкой трактовки этого термина у разных авторов;

1г) *Кренофилы* (кренобионты) – обитатели родников, родниковых болот и водоемов.

2) *Лимнофилы* – обитатели стоячих водоемов или стоячих участков водотоков. В зависимости от предпочитаемого типа водоемов лимнофилы делятся на 2 подгруппы:

2а) *Политопные лимнофилы* – населяют широкий спектр стоячих водоемов;

2б) *Олиготопные лимнофилы* – виды, предпочитающие стоячие водоемы определенного типа (например, определенного размера, или *тельматофилы* (*A. lineatus*) – обитатели пересыхающих (временных) водоемов).

Отношение Hydradephaga к температуре. По отношению к температуре воды среди региональных видов Hydradephaga можно выделить три группы:

1) *Криофилы* – виды, предпочитающие холодную воду (как правило, не более 15-20°C);

2) *Термофилы* – виды, предпочитающие тепловодные местообитания (более 15°C);

3) *Эвритермные* виды, одинаково охотно заселяющие ВО различной температуры.

Отношение Hydradephaga к солености. По отношению к фактору солености водные плотоядные жуки СЗП делятся на четыре группы:

1) *Галофилы (солонководные виды)* – обитатели соленых и гипергалинных водоемов (более 20‰, в ряде случаев до 60‰);

2) *Пресноводно-солонатоводные виды* (т.н. «слабые галофилы») – обитатели пресных и солонатовых ВО (не более 15-18‰, чаще всего до 5‰).

Представители этих двух групп часто живут в небольших по площади и глубине водоемах, которым свойственны периодические колебания солености. При сильном распреснении воды галофильные виды перелетают в более соленые водоемы. Так, в начале июля 2007 года на Кинбурнском полуострове автор наблюдал множество особей галофильного плавунца *H. enneagrammus*, покидавших соленую лужу, ставшую практически пресной после сильного дождя. Напротив, представители второй группы отправляются на поиски более благоприятных условий при обмелении водоема и связанного с этим повышения солености воды.

3) *Эвригалинные формы* (1 вид *H. geminus*) заселяют и способны размножаться в ВО различной солености (от пресноводных до гипергалинных);

4) *Пресноводные виды (галофобы)* предпочитают ВО с соленостью не более 0,5-2‰.

Следует отметить, что отдельные особи имаго галофильных видов время от времени залетают и в пресноводные ВО, а галофобы могут быть встречены в соленой воде, однако ни те, ни другие не размножаются в подобных биотопах. У некоторых видов имаго и личинки демонстрируют различное отношение к фактору солености. Так имаго видов *H. ovatus*, *H. inaequalis*, *I. subaeneus*, *H. seminiger*, *H. transversalis* охотно заселяют как пресные, так и солонатовые ВО, однако их личинки были отмечены только в пресноводных объектах. У пресноводно-солонатоводного вида *H. pallidulus* размножение и развитие личинок проходит, по-видимому, только в солонатовой воде. Впрочем, биология этого вида в условиях региона изучена еще довольно слабо и сделать окончательные выводы по этому вопросу пока невозможно.

Отношение Hydradephaga к характеру грунта. В зависимости от предпочитаемого типа грунта среди водных плотоядных жуков региона можно выделить четыре экологических группы:

1) *Псаммофилы* – виды, отдающие предпочтение песчаному или смешанному грунту с преобладанием песка;

2) *Аргиллофилы* – обитатели водоемов с глинистым дном;

3) *Пелофилы* – виды, предпочитающие илистые грунты;

4) *Эвриэдафические виды*, индифферентные к характеру грунта. Сюда относятся большинство региональных представителей *Hydradephaga*.

В целом, виды, предпочитающие песчаное дно, часто встречаются также на каменистом и глинистом субстрате, а на илистом грунте гораздо реже.

Отношение Hydradephaga к активной реакции среды (pH). По поводу роли pH среды в формировании видового состава Hydradephaga в литературе нет единого мнения. Одни авторы (В.Н. Грамма [38], М.Ф. Мателешко [106]) считают, что pH воды оказывает важное формирующее влияние на видовой состав водных плотоядных жуков, другие (Н.Н. Беляшевский [12]) утверждают, что своеобразие колеоптерофауны ВО с кислой средой (прежде всего, торфяных болот) обусловлено не значением pH, а совместным действием многих факторов среды, определяющих общий облик этих экосистем. В пользу такого утверждения Н.Н. Беляшевский приводит тот факт, что большинство найденных им в болотах Полесья специализированных обитателей этих ВО отсутствовали в других биотопах, хотя они и не отличались по значению pH. Автор настоящей работы также придерживается этой точки зрения, поскольку не располагает материалами, которые подтверждали бы первое из рассмотренных мнений.

В таблице (Приложение 1) представлены данные о принадлежности региональных видов Hydradephaga к перечисленным выше группам. Долевое участие этих групп в формировании населения района исследований иллюстрируют диаграммы (Рис. 2).

Влияние характера водной и околоводной растительности на формирование видового состава Hydradephaga в ВО региона. Таксономический состав водной и околоводной растительности, а также степень зарастания ВО относятся к числу важнейших факторов, определяющих видовое разнообразие и количественные характеристики Hydradephaga. Этот вопрос довольно широко освещен в литературе [12, 120, 143, 203, 234], однако на территории СЗП подобные исследования ранее не проводились.

Будучи компонентом биоты, водная и околоводная растительность зависит от абиотических факторов среды, в то же время она может существенно их изменять. Поэтому влияние характера растительности ВО на формирование его животного населения (в т.ч. и Hydradephaga) проявляется двояко. В одних случаях оно опосредованно через то сочетание абиотических факторов (например, освещенности, температуры, скорости течения), которое наблюдается в данной растительной ассоциации. В других случаях растительность напрямую определяет видовой состав жуков, т.к. они используют ее в пищу или как субстрат для откладки яиц.

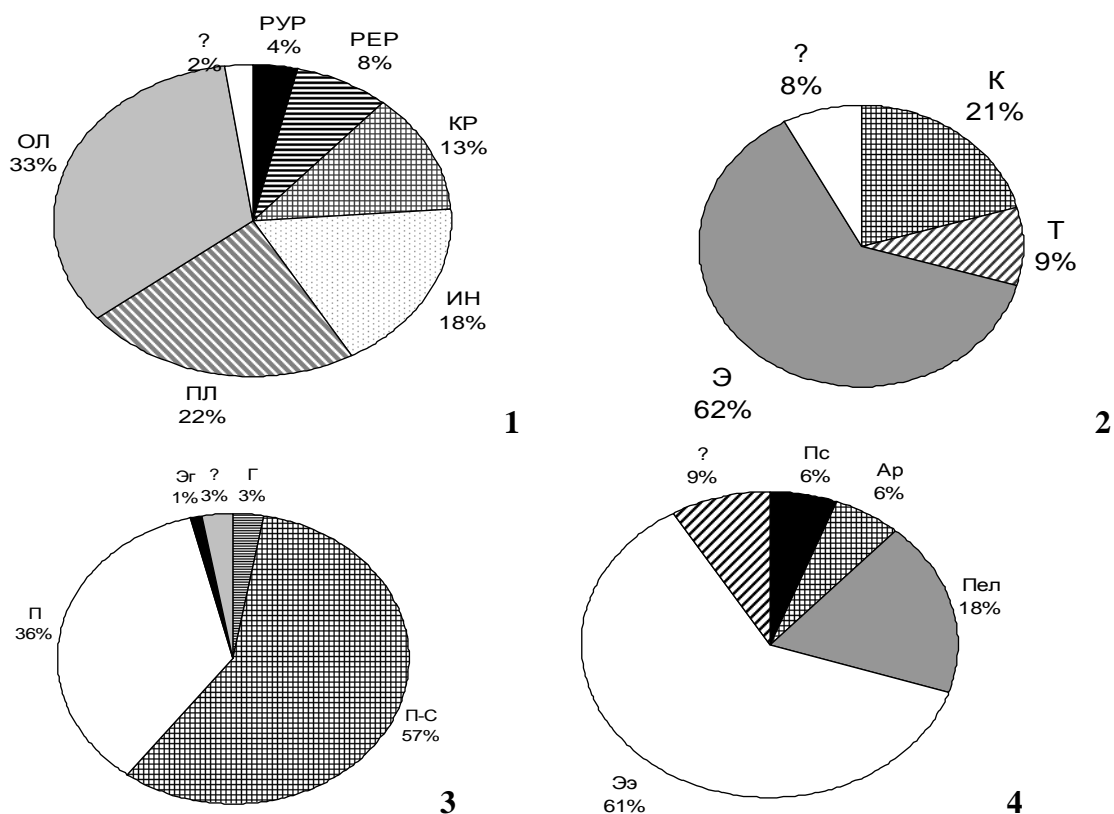


Рис. 2. Долевое участие групп Hydradephaga по отношению к проточности (1), температуре (2), солености (3) и характеру грунта (4) в формировании видового состава СЗП. Условные обозначения: ОЛ – олиготопные лимнофилы, ПЛ – политопные лимнофилы, ИН – инундантофилы, КР – кренобионты, РУР – ручьевые реофилы, РЕР – речные реофилы, К – криофилы, Т – термофилы, Э – эвритермные, П – пресноводные, П-С – пресноводно-солонатоводные, Г – галофильные, Эг – эвригалинные, Пс – псаммофильные, Ар – аргиллофильные, Пел – пелофильные, Ээ – эвриэдафические виды, ? – виды, отношение которых к данному фактору среды в регионе неизвестно.

В.Н. Беклемишев [10] разработал классификацию взаимоотношений между организмами биоценоза. Согласно этой классификации, взаимоотношения водных плотоядных жуков и растений можно разделить на следующие группы.

1) *Топические* взаимоотношения – жуки и их личинки живут в зарослях растений и находят здесь убежище от хищников и более благоприятные (по сравнению с незаросшими участками) условия среды, например, более слабое течение или затемнение. Так, *O. villosus* предпочитает держаться в тени нависающих над водой деревьев, поскольку этот вид вертячек избегает яркого солнечного освещения. Другие виды семейства Gyridae (*G. caspius*, *G. suffriani*, *G. distinctus*) часто образуют скопления в разреженных зарослях тростника (*Phragmites spp.*) и других полупогруженных растений, или плавают на открытой поверхности вблизи них. В крупных водоемах, в том числе и в прибрежной зоне моря, Hydradephaga встречаются главным образом среди зарослей водорослей и высших растений, т.к. здесь значительно слабее сказывается

неблагоприятное для жуков воздействие волн. В реках на густо заросших макрофитами прибрежных участках течение практически отсутствует, что создает условия для развития лимнофильных форм Hydradephaga (*A. sulcatus*, *G. cinereus*, *R. suturalis*, *H. impressopunctatus*). С другой стороны, чрезмерное затемнение и связанная с этим низкая температура воды, наблюдаемые под сплошным ковром различных плавающих растений (*Lemna*, *Potamogeton*) нередко оказывают неблагоприятное воздействие на Hydradephaga, их видовой состав в подобных водоемах, как правило, беднее, чем в менее заросших. Личинкам некоторых видов из семейства Dytiscidae (большинство *Agabus*, *Ilybius*, многие Hydroporinae), ноги которых лишены плавательных волосков, в зарослях гораздо легче добраться к поверхности воды для пополнения запаса воздуха. Большинство видов водных плотоядных жуков откладывают яйца на поверхность растений или внутрь растительных тканей, поэтому их топическая приуроченность к тем или иным растительным ассоциациям может быть обусловлена поиском подходящего субстрата для откладки яиц. Яркий пример подобных отношений демонстрируют *D. dimidiatus* и *D. circumflexus*, образующие в период размножения (вторая декада февраля – первая декада мая) значительные скопления в зарослях осоки (*Carex spp.*). В целом, при топических отношениях видовой состав растительности не играет существенной роли в формировании населения Hydradephaga, на передний план выходит степень зарастания ВО и соотношение жизненных форм растений.

2) *Трофические* взаимоотношения – имаго и личинки большинства видов плавунчиков относятся к фитофагам и питаются нитчатыми, харовыми и другими водорослями и некоторыми высшими растениями. На распределение этих жуков гораздо сильнее влияет видовой состав водной растительности. Так, *H. obliquus*, *H. variegatus* и *H. maculatus* предпочитают заселять заросли харовых водорослей (Charophyta), среди которых наблюдается их наибольшая численность (до 50 экз./м²). В отсутствие харовых водорослей *H. variegatus* и *H. maculatus* поселяются в зарослях роголистника (*Ceratophyllum spp.*) и перистолистника (*Myriophyllum spp.*), или на нитчатых водорослях, покрывающих затопленные наземные растения. Косвенные трофические связи между растениями и Hydradephaga проявляются в том, что жуки и их личинки находят в зарослях обильную пищу (различных беспозвоночных и мелких позвоночных). Рацион плохо плавающих личинок некоторых видов плавунцов среди растений обогащается за счет различных пелагических животных (ракообразных, личинок комаров), которые недоступны им вне зарослей.

3) *Фабрические* взаимоотношения – растения используются жуками для строительства каких-либо убежищ. Это довольно редкий пример взаимоотношений между рассматриваемыми гидробионтами, с некоторой

натяжкой сюда можно отнести строительство коконов личинками вертячек, использующих не только секрет своих желез, но и различные окружающие предметы, в том числе части растений.

4) *Форические* взаимоотношения – сидящие на свободно плавающих растениях жуки могут переноситься на значительное расстояние, их может выносить в море. С другой стороны, жуки и их личинки тоже участвуют в переносе растений, а именно различных водорослей, поселяющихся на поверхности их тел. Так на личинке плавунца *G. cinereus*, пойманной 28 октября 2007 года в реке Тилигул были обнаружены макрофиты, определенные Г.Г. Миничевой и А.В. Швец (ОФИНБЮМ) как *Stigeoclonium sp.*, а также диатомовые водоросли (Bacillariophyta) с клетками игловидной формы (Рис. 3).

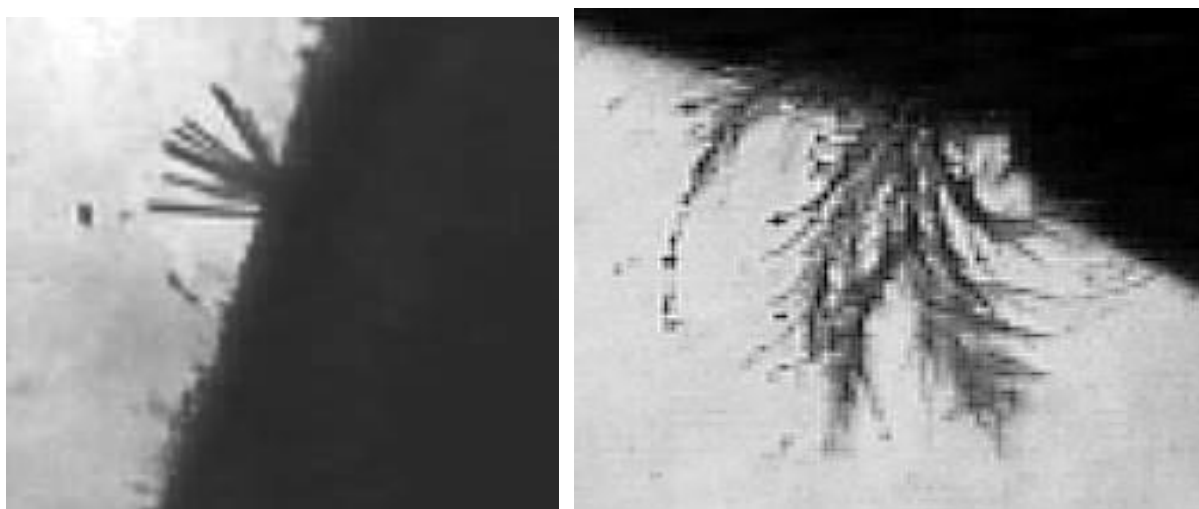


Рис. 3. Колония диатомовых водорослей (слева) и зеленая водоросль *Stigeoclonium sp.* (справа) на переднеспинке личинки плавунца *G. cinereus*. Фото автора.

Как правило, слабо заросшие или вовсе лишенные растительности водоемы и их участки (0 – 1 степень зарастания) характеризуются более бедным видовым составом Hydradephaga, чем густо заросшие ВО. Это означает, что водная растительность оказывает важное формирующее влияние на видовой состав водных плотоядных жуков. Не меньшую роль играет и характер береговой растительности, особенно древесно-кустарниковой. Воздействие наземной прибрежной растительности проявляется в затемнении ВО и изменении характера донных отложений за счет накопления листового опада. Последний при разложении изменяет кислородный режим и другие гидрохимические показатели ВО, что создает благоприятные условия для одних видов жуков и неблагоприятные для других. В рассматриваемом регионе к водоемам лесистых территорий приурочены *H. fulvicollis*, *H. decoratus*, *H. palustris* и *A. undulatus*, которые лишь изредка встречаются на значительном удалении от лесных массивов. Напротив, такие виды как *H. maculatus*, *H. variegatus*, *H. confluens*, *H. parallelogrammus*, *A. conspersus*, *A. nebulosus*, *H. grammicus* явно избегают

лесных водоемов с большим количеством опавших листьев на дне и характерны преимущественно для открытых ландшафтов. В таблице (Приложение 3) представлены данные о распределении Hydradephaga нижнего течения р. Тилигул в 2000-2003 гг. в зависимости от проточности и доминантных форм водной растительности. Из таблицы видно, что в зарослях тростника в стоячей воде наблюдается бедный видовой состав водных жуков (11 видов), что, возможно, связано с дистрофностью подобных местообитаний. По мнению А.А. Прокина (личное сообщение) можно предположить и влияние фитонцидов. Несколько богаче (15 видов) было население дождевых луж с песчаным дном, растительность которых представлена матами одноклеточных водорослей. Наиболее богатый видовой состав Hydradephaga (49 видов) отмечен среди затопленной наземной злаковой растительности на проточных участках разливов реки.

Подводя итог изложенным здесь материалам можно сделать вывод о том, что видовой состав Hydradephaga определяется чаще всего не каким-то одним фактором, а совместным действием всех факторов водной среды. В одних случаях удается установить ключевую роль того или иного фактора для выбора видом местообитания, но чаще всего этот выбор, очевидно, продиктован совместным, *системным*, действием многих факторов среды, определяющих общий облик ВО или его участка.

Особенности видового состава Hydradephaga различных типов ВО региона. Изучение собранных автором материалов и анализ литературных данных [4, 12, 38, 39, 106, 115, 131, 141] показали, что разнотипные ВО района исследований, как и других территорий, отличаются друг от друга по видовому составу Hydradephaga [47, 49, 51, 53, 54, 62, 63]. Кроме того, население однотипных ВО в различных регионах хотя и имеет немало общих черт, все же не полностью одинаково. В связи с этим представляется целесообразным дать подробное описание видового состава Hydradephaga изученных автором водных биотопов.

Родники и ручьи. Родники относятся к числу наиболее распространенных в регионе ВО. Вдали от больших рек и крупных стоячих водоемов родники и пересыхающие степные реки часто оказываются единственными источниками воды, и играют роль рефугиумов для водных и связанных с водой организмов, поэтому их значение для поддержания биоразнообразия гидробионтов в условиях засушливого климата очень велико [50, 61]. Согласно общепринятой классификации ВО [128], родники региона делятся на 3 типа: гело-, лимно-, и реокреновые. По температурному режиму все исследованные родники принадлежат к холодному типу [143], вода в них пресная или солоноватая. Ручьи в СЗП не так многочисленны, как родники, их больше в северной части региона.

Всего в родниках и ручьях района исследований отмечено 63 вида Hydradephaga, 4 из которых: *H. sibiricus*, *A. biguttatus*, *I. chalconatus* и *D. marginalis* зарегистрированы только в местообитаниях этого типа. Еще 4 вида: *H. lineatocollis*, *H. discretus*, *A. paludosus* и *A. bipustulatus* живут преимущественно здесь и редки в остальных биотопах.

Таксономический состав Hydradephaga родников и ручьев региона представлен в таблице (Табл. 4), а полный перечень зарегистрированных здесь видов – в приложении 2.

Таблица 4

Таксономический состав Hydradephaga родников и ручьев СЗП (цифры обозначают число видов)

Семейства	Ручьи		Родники					
	П	С	Гелокрен		Лимнокрен		Реокрен	
			П	С	П	С	П	С
Haliplidae	4	2	3	1	8	5	1	1
Noteridae	2	0	1	1	1	1	1	1
Dytiscidae	33	13	35	21	44	24	28	22
Gyrinidae	3	0	0	0	4	2	0	0
Всего	42	15	39	23	57	32	30	24

Примечание. П – пресные, С – солоноватые

Из таблицы видно, что наиболее богатый видовой состав Hydradephaga (57 видов) отмечен в пресноводных лимнокреновых родниках. Вероятно, это можно объяснить более высокой, чем в других родниках температурой и низкой скоростью течения, вследствие чего здесь возникают благоприятные условия для развития как специализированных родниковых видов (кренобионтов), так и обитателей других типов ВО: стоячих водоемов (лимнофилов), разливов рек (инундантофилов) и высокопластичных (политопных) видов жуков, малотребовательных к среде обитания.

В пресноводных ручьях население Hydradephaga тоже разнообразно (42 вида). Большинство видов предпочитают слабопроточные хорошо освещенные участки ручьев с густыми зарослями макрофитов (3-4 степень зарастания).

Население солоноватых родников, и, особенно, ручьев значительно беднее и очень своеобразно. Здесь встречаются преимущественно специализированные виды жуков (кренобионты и ручьевые реофилы: *H. lineatocollis*, *H. discretus*, *A. biguttatus*, *P. maculatus*) и, реже, высокопластичные формы, характерные для многих биотопов, такие как *H. geminus*, *H. planus*, *L. minutus*, *R. suturalis* и *C. fuscus*.

В одном отдельно взятом роднике или ручье число видов Hydradephaga колебалось от 0 до 35, что близко к родникам и ручьям юго-восточной Украины [34] и в 3,5 раза больше, чем приводит С.К. Рындевич [143] для аналогичных ВО Беларуси. Вероятно, это объясняется засушливостью климата СЗП и юго-восточной Украины, что заставляет

жуков концентрироваться в любых сколько-нибудь пригодных для их развития биотопах. В Беларуси разнообразие ВО и их число на единицу площади значительно выше, поэтому разные виды Hydradephaga могут выбирать наиболее благоприятные для них условия и снижать межвидовую конкуренцию занимая разнотипные местообитания. Количество видов жуков в отдельно взятом ВО при этом сокращается.

Примечательно нахождение в родниках СЗП спорадически встречающегося в регионе вида *H. obliquus*, а также видов, более характерных для лесной и лесостепной зон: *H. heydeni*, *H. sibiricus*, *H. palustris*, *H. memnonius*, *L. hyalinus*, *P. maculatus*, *D. marginalis*, *G. paykulli*. Нахождение этих видов позволяет говорить о рассматриваемых биотопах как о рефугиумах для северной фауны в степной зоне, что согласуется с выводами других исследователей. Так, А.А. Конев [91] указывает на нахождение некоторых бореальных видов (*H. decoratus*, *H. striola*, *H. erythrocephalus*, *A. fuscipennis*, *Agabus adpressus* Aubé, 1837, *A. sturmii* (Gyllenhal, 1808), *Colymbetes paykulli* Erichson, 1837) в родниках Центрального Казахстана. В.Н. Грамма [34] приводит целый ряд нехарактерных для степной зоны видов Hydradephaga (*H. lineolatus*, *H. flavicollis*, *L. hyalinus*, *I. chalconatus*, *D. marginalis*, *G. marinus*) для родников и ручьев заповедников «Провальская степь» (Ворошиловоградская область) и «Каменные могилы» (Донецкая область). Развитию таких видов жуков, по-видимому, способствует постоянная и низкая (не более 20°C) температура воды рассматриваемых ВО.

Таким образом, в родниках и ручьях обитает более половины региональных видов Hydradephaga, часть из которых встречаются исключительно или преимущественно здесь. Этот факт, а также нахождение в этих ВО ряда северных видов жуков позволяет утверждать, что родники и ручьи играют важную роль в формировании и сохранении биоразнообразия рассматриваемых гидробионтов на юге Украины.

Степные пересыхающие реки (на примере Тилигула и Большого Куяльника). Наряду с родниками пересыхающие реки принадлежат к числу наиболее распространенных водотоков Причерноморской низменности. Известно [38], что речные долины играют роль «экологических коридоров» для распространения видов из разных ландшафтно-климатических зон. Это справедливо и для пересыхающих рек региона, в том числе изученных автором Тилигула и Большого Куяльника, поскольку они берут начало в лесостепной зоне и текут затем с севера на юг по степи. Вследствие этого в их долинах возникают условия для совместного обитания видов различного распространения, что позволяет говорить о них как об интразональных биотопах.

Всего в бассейнах исследованных пересыхающих рек отмечено 78 видов Hydradephaga, что составляет 76% их видового состава в СЗП. Интересно отметить, что по общему числу видов жуков изученные реки

почти не отличаются друг от друга, хотя видовой состав Hydradephaga в них не идентичен (Табл. 5, Приложение 2).

Таблица 5

Таксономический состав Hydradephaga степных пересыхающих рек Тилигул и Большой Куяльник (цифры обозначают число видов)

Семейства	Тилигул				Большой Куяльник			
	Рус	Раз	ПВ	ВВО	Рус	Раз	ПВ	ВВО
Haliplidae	12	11	7	7	5	6	7	8
Noteridae	2	2	2	2	2	2	2	2
Dytiscidae	41	47	41	39	39	39	38	47
Gyrinidae	4	4	4	3	3	3	2	5
Всего	59	64	54	51	49	50	49	62
		70			69			

Примечание. Рус – русловые биотопы, Раз – разливы, ПВ – пойменные водоемы, ВВО – внепойменные ВО водосборного бассейна

К типичным обитателям пересыхающих рек, редким в других биотопах региона, относятся *H. zacharenkoi*, *P. lineatus*, *R. bistriatus* и *D. circumflexus*. Для приустьевых участков весьма характерны также *H. parallelogrammus* и *H. cuspidatus* заселяющие преимущественно разливы и разнообразные стоячие водоемы (пресные и солоноватые).

В бассейне Тилигула наибольшее количество видов Hydradephaga (64) отмечено в его разливах. Вероятно, это связано с необычайной мозаичностью поймы этой реки, что позволяет развиваться видам с различными требованиями к среде обитания. Примечательно нахождение здесь некоторых родниковых видов (*A. paludosus* и *H. temnonius*), которые не встречались в других биотопах бассейна Тилигула, а также плавунца *R. latitans*, более обычного в экосистемах больших равнинных рек и редкого в остальных ВО региона. Русловые биотопы Тилигула также населены очень богато (59 видов жуков), только здесь встречается реофильный вид *H. fluviatilis*. В пойменных водоемах рассматриваемой реки отмечено 54 вида Hydradephaga, их население очень сходно с таковым разливов и русловых биотопов (I_{CS} составляет 0,89 и 0,88 соответственно). Кроме перечисленных выше ВО, слагающих собственно пойменную экосистему Тилигула, в пределах его долины располагаются ручьи и различные стоячие водоемы внепойменного происхождения (карьерные пруды, террасные дождевые лужи), население которых также целесообразно рассмотреть при описании видового состава Hydradephaga р. Тилигул, поскольку они относятся к ее водосборному бассейну. В этих ВО зарегистрирован 51 вид жуков из рассматриваемых семейств. Только здесь в пределах бассейна Тилигула отмечены кренобионты *H. discretus* и *A. biguttatus* (в родниковых ручьях), а также галофильный *H. enneagrammus*, населяющий солоноватые и соленые водоемы на приустьевом участке реки и на побережье Тилигульского лимана вплоть до его пересыпи.

С точки зрения фаунистики представляет интерес обнаружение в бассейне р. Тилигул ряда видов Hydradephaga, более характерных для лесной и лесостепной зон Украины, а на юге приуроченных к интразональным биотопам, вне которых они встречаются редко или отсутствуют. Это *H. fulvicollis*, *H. heydeni*, *H. flavicollis*, *H. fulvus*, *H. palustris*, *H. decoratus*, *A. undulatus*, *R. exsoletus*, *C. striatus* и *G. zonatus*. Из них *R. exsoletus* в СЗП отмечен только в бассейне Тилигула. Вероятно, развитию северных видов благоприятствуют значительная протяженность долины Тилигула в пределах лесостепной зоны и влияние на его пойменную экосистему близлежащего Березовского леса.

В отличие от Тилигула в бассейне р. Большой Куяльник наиболее богатый видовой состав Hydradephaga (62 вида) отмечен во внепойменных ВО. Только здесь в пределах рассматриваемого бассейна зарегистрированы *N. ceresyi* (в соленых водоемах), *H. immaculatus*, *H. obliquus*, *H. enneagrammus*, *A. didymus*, *A. paludosus*, *I. ater*, *R. grapii*, *G. natator*, *G. substriatus*. Из них *A. didymus*, впервые указанный автором для степной зоны Украины [52] известен в регионе только в бассейне Большого Куяльника. Между населением этих водоемов и других биотопов рассматриваемого бассейна происходит активный обмен видами, что подтверждается высокими значениями величины *W* и направлением ребер ориентированного графа (Табл. 6, Рис. 4). Из поймы сюда залетают такие виды как *C. lateralimarginalis*, *D. dimidiatus*, *D. circumflexus* и *A. labiatus*, которые в русле реки и ее разливах встречаются в большом количестве (до 10-30 экз./ловушку в сутки), тогда как в карьерных прудах представлены только единичными экземплярами. В тоже время, виды *R. bistriatus* и *H. grammicus*, обычные в карьерных прудах, в пойменных биотопах Большого Куяльника встречались намного реже.

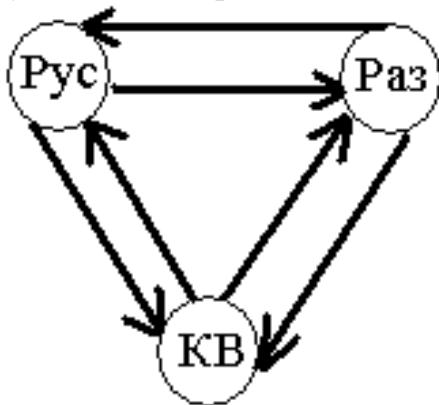


Рис. 4. Структурная организация таксоценозов Hydradephaga приустьевое участка реки Большой Куяльник (порог меры включения 75%). Обозначения биотопов как в Табл. 6.

Таблица 6

Мера включения (*W*, %) таксоценозов Hydradephaga приустьевое участка реки Большой Куяльник

	Рус	Раз	КВ
Рус	-	90,0	78,0
Раз	92,0	-	79,0
КВ	92,0	92,0	-

Примечание. Рус – русловые биотопы, Раз – разливы, КВ – внепойменные стоячие водоемы в карьерах

Указанные выше особенности населения Hydradephaga карьерных водоемов в бассейне Большого Куяльника позволяют сделать вывод о том, что влияние антропогенных факторов на водных жуков не всегда

носит негативный характер. Обитание здесь ряда видов, отсутствующих в других биотопах бассейна рассматриваемой реки и региона в целом, указывает на то, что возникновение карьерных прудов служит предпосылкой для обогащения видового состава Hydradephaga вследствие повышения ландшафтного разнообразия территории и появления новых местообитаний. Мелководные пересыхающие карьерные водоемы по условиям обитания гидробионтов приближаются к степным подам Левобережья, в частности, Кинбурнской косы (полуострова). В пользу этого утверждения свидетельствует высокий процент сходства между населением Hydradephaga этих ВО ($I_{CS}=0,77$).

По сравнению с Тилигулом, русловые станции, разливы и пойменные водоемы Большого Куяльника населены значительно беднее (Табл. 5). В русловых биотопах этой реки отмечено 49 видов Hydradephaga, только здесь собран реофильный вид плавунцов *L. hyalinus*. Более бедное по сравнению с Тилигулом население Hydradephaga в этом биотопе, возможно, объясняется тем, что русло Большого Куяльника на значительном протяжении спрямлено, в результате чего условия обитания жуков здесь сильно ухудшились. В разливах рассматриваемой реки отмечено 50 видов Hydradephaga, из них *C. striatus* и *R. latitans* не встречались нигде более в пределах ее бассейна.

В 2006 г. в разливах и русле этой реки был отмечен впервые приводимый для степной зоны Украины вид *A. fuscipennis*, который неизвестен в регионе вне рассматриваемого бассейна [52]. Пойменные водоемы Большого Куяльника населены богато (49 видов), хотя и беднее аналогичных биотопов Тилигула. Только здесь в пределах этого речного бассейна зарегистрированы *H. fulvus* и *B. unistriatus*.

Таким образом, степные пересыхающие реки характеризуются очень богатым видовым составом Hydradephaga. Часть отмеченных здесь видов неизвестны в других биотопах региона. Эти факты, а также обитание в бассейнах пересыхающих рек целого ряда видов, нехарактерных для степной зоны Украины позволяет говорить об этих водотоках как об одном из главных источников формирования и поддержания регионального биоразнообразия водных плотоядных жуков. Хозяйственное использование степных рек может иметь для Hydradephaga как положительное, так и отрицательное значение. К негативным видам антропогенного воздействия на степные реки и их биоту относятся спрямление русел, зарегулирование стока, распашка долин без соблюдения водоохранных зон, ненормированный выпас скота в пойме и загрязнение воды промышленными, бытовыми и сельскохозяйственными стоками. Эти факторы, особенно при совместном действии приводят к сильному обеднению видового состава Hydradephaga, что согласуется с литературными данными для других регионов [17, 19, 32, 33, 38, 39, 115, 76, 151-153]. Вместе с тем, добыча песка и глины на надпойменных

террасах речной долины в некоторых случаях способствует увеличению биоразнообразия водных жесткокрылых, поскольку в образующихся при этом водоемах складываются благоприятные для них условия среды, близкие к таковым степных подов. Некоторые из зарегистрированных здесь видов жуков неизвестны в других ВО региона.

Малые непересыхающие реки (на примере Савранки и Кодымы). В отличие пересыхающих степных рек, малые непересыхающие реки характеризуются более бедным видовым составом Hydradephaga, однако здесь много стенобионтных реофильных видов, неизвестных в других биотопах региона. Особенно это касается реки Савранки.

Всего в бассейнах Савранки и Кодымы зарегистрировано 56 видов Hydradephaga (Табл. 7, Приложение 2).

Таблица 7

Таксономический состав Hydradephaga малых непересыхающих рек Савранка и Кодыма (цифры обозначают число видов)

Семейства	Савранка			Кодыма		
	Рус	ВР	РВП	Рус	ПВ	РВП
Haliplidae	5	5	5	2	4	2
Noteridae	2	2	1	2	2	1
Dytiscidae	22	24	21	14	31	28
Gyrinidae	2	1	2	0	0	0
Всего	31	32	29	18	37	31
		46			44	

Примечание. Рус – русловые биотопы, ПВ – пойменные водоемы, ВР – ручьи, впадающие в реку, РВП – родники водосборной площади, не имеющие прямой связи с рекой

Как видно из приведенных таблиц, различные ВО бассейна р. Савранки почти не отличаются друг от друга по числу видов Hydradephaga, хотя население каждого из них характеризуется наличием комплекса видов, не найденных в других биотопах. Так, из 31 вида жуков, отмеченных в русле этой реки, только здесь встречались реофильные *H. versicolor*, *P. maculatus* и *O. villosus*, последний из которых нигде более в регионе не известен. Во впадающих в реку ручьях отмечено 32 вида Hydradephaga, один из которых (*A. undulatus*) не встречался в других биотопах ее бассейна. В лимнокреновых родниках на прилегающих к Савранке территориях обнаружено 29 видов жуков, почти половина из них (12 видов) отсутствовали в остальных ВО бассейна. Это *H. lineatocollis*, *H. sibiricus*, *H. discretus*, *H. memnonius*, *L. haemorrhoidalis*, *A. bipustulatus*, *A. paludosus*, *I. chalconatus*, *I. fuliginosus*, *I. subaeneus*, *G. natator*. Среди этих видов особое внимание обращают на себя *H. sibiricus*, не найденный более нигде в регионе и *I. chalconatus*, который по данным Д.В. Знойко [85] ранее был обычным видом в окрестностях Одессы, однако автору в СЗП известен исключительно из бассейна р. Савранка.

В фауне рассматриваемой реки много стенобионтных реофильных видов, которые легко могут исчезнуть при трансформации их местообитаний. В связи с этим необходимо принять меры по охране этой экосистемы и ни в коем случае не допускать увеличения уровня антропогенной нагрузки.

По сравнению с Савранкой, фауна русловых биотопов р. Кодымы очень сильно обеднена и характеризуется полным отсутствием специализированных речных реофильных видов жуков, что связано, скорее всего, с ее загрязнением. Здесь было обнаружено только 18 видов Hydradephaga. В противоположность руслу реки, пойменные водоемы Кодымы населены довольно богато (37 видов жуков). Обращает на себя внимание массовое развитие здесь вида *H. memnonius*, который в остальных частях региона предпочитает родники и встречается всегда в небольшом количестве.

Поскольку р. Кодыма протекает в лесостепной зоне региона, видовой состав Hydradephaga ее бассейна характеризуется наличием ряда видов, свойственных этой и более северным природным зонам. Таковы *H. heydeni*, *H. palustris*, *H. memnonius*, *L. hyalinus*, *I. ater*, *I. similis*, *C. striatus*, *D. marginalis*. Последний вид в СЗП нигде более неизвестен, а остальные редки в степной зоне региона.

Таким образом, малые непересыхающие реки и ВО их бассейнов характеризуются своеобразным населением Hydradephaga, в состав которого входит ряд редких или совершенно отсутствующих в других биотопах региона видов жуков. Особенно большую ценность с точки зрения сохранения биоразнообразия рассматриваемых гидробионтов представляют русловые биотопы Савранки и родники водосборных площадей обеих рек.

Низовья больших равнинных рек (на примере Дуная, Днестра, Южного Буга и Днепра). Видовой состав Hydradephaga больших рек СЗП и ассоциированных с ними ВО очень богат и насчитывает 75 видов (Табл. 8, Приложение 2). Наиболее полно изучены Hydradephaga низовьев Днестра, несколько хуже – Дуная, а по населению Южного Буга и нижнего Днепра получены только предварительные данные.

В русловых биотопах Днестра отмечено 34 вида жуков, 22 из которых встречаются здесь регулярно, а прочие («случайные» виды, более обычные в других местообитаниях) представлены в сборах единичными экземплярами.

Только в русле реки в пределах рассматриваемого бассейна был найден *D. circumflexus* (сборщик В.Н. Чичкин). Протоки в днестровских плавнях населены довольно богато (49 видов жуков). Примечательно нахождение здесь преимущественно родникового вида *H. lineatocollis*, отсутствующего в других биотопах дельты.

Таблица 8

Таксономический состав Hydradephaga низовьев больших равнинных рек СЗП (цифры обозначают число видов)

Семейства	Дунай			Днестр		Южный Буг			Днепр	
	РБ	ВОП	ПО-Л	РБ	ВОП	РБ	ПВ	РВП	РБ	ПВ
Haliplidae	2	8	2	5	12	4	1	4	1	1
Noteridae	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
Dytiscidae	13	39	21	22	38	13	15	21	13	25
Gyrinidae	0	5	1	5	6	0	0	0	0	2
Всего	17	54	26	34	58	19	18	27	16	30
		58			61		33			30

Примечание. РБ – русловые биотопы, ВОП – ВО поймы (разливы, протоки, плавни, стоячие водоемы), ПО-Л – придунайские озера-лиманы (Сасык, Китай и Ялпуг), ПВ – пойменные водоемы, РВП – родники и ручьи водосборной площади

Развитию этого криофильного вида, вероятно, способствует относительно низкая температура воды проток, которая даже в летние месяцы редко превышает 22°C, а у дна не более 20°C. Русло реки и протоки – основные местообитания реофильных видов плавунчиков: *H. fluviatilis*, *H. immaculatus*, *H. heydeni* и *H. flavicollis*. Здесь же в наибольшем количестве встречаются вертячки *G. distinctus*, *G. natator*, *G. substriatus*, *G. suffriani*, *G. caspius*. Обычно вертячки образуют скопления из 10-100 особей среди разреженных зарослей тростника и других полупогруженных растений или в тени нависающих деревьев. *G. suffriani* в период с 2001 по 2005 год встречался редко, однако в конце лета и осенью 2006 года в дельте Днестра была отмечена вспышка численности этого вида, в результате чего он занял тогда доминирующее положение среди видов этого семейства ($p=100\%$, $N=6-22$ экз./м²). В разливах Днестра отмечен 51 вид жуков, в пойменных водоемах 58. Из собранных здесь видов представляют интерес находки редких в регионе *H. fulvicollis*, *H. pubescens*, *D. circumcinctus*, *G. suffriani*, *G. paykulli* (отмечен также в протоках), и видов *H. furcatus*, *H. variegatus*, *H. zacharenkoi*, *H. cuspidatus*, *H. parallelogrammus* и *A. bipustulatus*, не известных в других биотопах дельты. Во всех ВО нижнего Днестра, кроме русловых биотопов реки, в большом количестве встречается *R. latitans*, обычный также в дельте Дуная. В других ВБУ региона этот вид редок. Среди пойменных водоемов днестровской дельты особое внимание обращает на себя озеро Белое, принадлежащее к числу ВБУ Международного значения [259]. На значительном протяжении озеро не имеет постоянных берегов, от реки его отделяют заросли тростника и других плавневых растений. При падении уровня воды в северной, наиболее мелководной части водоема на непродолжительное время могут образовываться островки суши, которые при повышении уровня снова оказываются затопленными. По этой причине подавляющее большинство видов Hydradephaga не находят здесь

подходящих для развития условий. Всего в озере отмечено 19 видов водных плотоядных жуков, из которых нормально развиваются лишь толстоусы (*N. crassicornis* и *N. clavicornis*), личинки которых окукливаются в подводных коконах [127] и вертячки (*G. distinctus*, *G. suffriani*), личинки которых способны окукливаться на выступающих из воды частях растений или кусочках плавника [71, 127]. Кроме них в озере, по-видимому, нормально проходит развитие *C. lateralimarginalis*, чьи личинки ежегодно встречаются здесь в большом количестве. Возможно, что крупные размеры и высокая подвижность позволяют им благополучно добираться до берега. Остальные виды Hydradephaga известны из озера по немногочисленным находкам.

Всего в низовьях Днестра отмечен 61 вид водных плотоядных жуков. С фаунистической точки зрения интересны находки ряда северных видов, нехарактерных для степной зоны СЗП: *H. flavicollis*, *H. fulvicollis*, *H. heydeni*, *H. decoratus*, *H. pubescens*, *R. grapii*, *D. circumcinctus* и *G. paykulli*. Богатый видовой состав (60% региональной фауны Hydradephaga) и совместное обитание видов из различных природных зон показывают важную роль дельты Днестра в формировании и сохранении регионального биоразнообразия этих гидробионтов. К сожалению, будущее этой территории и ее биоты вызывает серьезные опасения, поскольку в настоящее время она испытывает сильную и все возрастающую антропогенную нагрузку, связанную с проведением в плавнях строительных работ, рубкой плавневых лесов и загрязнением воды бытовыми стоками и мусором. Крайне негативно на состоянии дельтовой экосистемы сказывается работа Днестровского гидроузла и Дубоссарской ГЭС и связанные с ней нарушения паводкового режима. Вследствие этого в маловодные годы (2007) паводок вообще не наблюдается, многие пойменные водоемы при этом не образуются вовсе или высыхают слишком быстро, что отрицательно отражается на их населении. В будущем все названные причины могут вызвать сильное обеднение видового состава Hydradephaga и других организмов и деградацию экосистемы в целом, в результате чего дельта Днестра потеряет свое значение как резерват биологического разнообразия.

В украинской части дельты Дуная и смежных ВО Hydradephaga представлены практически так же богато, как и в низовьях Днестра. Здесь зарегистрировано 58 видов жуков, 52 из которых собраны автором, а еще 6 (*H. tristis*, *H. obscurus*, *H. pubescens*, *H. versicolor*, *H. quinquelineatus* и *G. marinus*) приводятся по указаниям В.В. Полищука [132] (Приложение 2). Только здесь в пределах региона отмечен плавунец *H. musicus*, впервые приводимый автором для Правобережной Украины [56]. Населения Днестра и Дуная похожи ($I_{CS}=0,78$), однако в Придунавье неизвестны некоторые виды, приуроченные в СЗП к водоемам лесистых территорий (*H. decoratus*, *A. undulatus* и *A. sulcatus*). Обнаружение этих видов

возможно в водоемах плавневых лесов в окрестностях городов Измаила и Вилково. За счет большого разнообразия солоноватых водоемов в Придунавье часто встречаются пресноводно-солоноватоводные (слабогалофильные) виды жуков (*B. nasutus*, *H. parallelogrammus*, *H. confluens*, *H. pallidulus*, *H. cuspidatus*, *G. caspius*) которые не находят в дельте Днестра подходящих для развития водоемов и встречаются редко или вовсе отсутствуют (*H. confluens*, *H. pallidulus*). Благодаря наличию таких пресноводно-солоноватоводных видов население нижнего Дуная сходно с таковым степных пересыхающих рек на их приустьевых участках. Характерная особенность дунайских плавней – обилие водоемов с зарослями харовых водорослей (Charophyta) – создает предпосылки для развития ряда видов плавунчиков (*H. obliquus*, *H. flavicollis*, *H. maculatus*, *H. variegatus*), трофически связанных этими макрофитами. В низовьях Днестра подобных водоемов нет, поэтому *H. flavicollis*, *H. maculatus* и *H. variegatus* здесь редки, а *H. obliquus*, совершенно отсутствует. Местообитания специализированных видов жуков требуют охраны как уникальные ландшафты региона.

В русловых биотопах Дуная отмечен 21 вид Hydradephaga, в разливах 29, в пойменных водоемах – 54. Примечательно массовое развитие в последних плавунца *H. grammicus*, который на Днестре известен только из сборов на свет лампы ДРЛ-250. Небогатый, по сравнению с Днестром, видовой состав Hydradephaga в разливах Дуная объясняется, скорее всего, недостаточной изученностью этого биотопа. Общие тенденции формирования видового состава водных жуков различных ВО Придунавья аналогичны описанным выше для других рек региона: наиболее богаты видами пойменные водоемы и разливы реки, а русловые биотопы населены значительно беднее. Интересно отметить, что в мелиоративных каналах Придунавья Hydradephaga представлены очень бедно (всего 10 высокопластичных видов), что резко отличает их от аналогичных водоемов Беларуси [120] и Закарпатской области [110].

Из крупных придунайских озер-лиманов сборами были охвачены Китай и Ялпуг. Кроме того, в эту группу правомерно отнести также лиман Сасык, поскольку он связан с рекой каналом.

Всего в этих водоемах отмечено 26 видов Hydradephaga, 1 из которых (*L. hyalinus*) приводится по литературным данным [132]. Наиболее богатый видовой состав (21 вид) был отмечен в низовьях оз. Китай. Вероятно, это связано с мелководностью изученного участка этого озера и обилием макрофитов (2-4 степень зарастания), тогда как на исследованных участках оз. Ялпуг макрофиты почти отсутствовали (0-1 степень зарастания), здесь найдено только 14 видов жуков. Как уже отмечалось выше, в крупных водоемах Hydradephaga тяготеют к заросшим прибрежным участкам, поскольку при волнении они неспособны пополнять запас воздуха и погибают. Возможно также, что здесь их

личинки не находят необходимых убежищ и выедаются рыбами. В пользу этого суждения свидетельствует тот факт, что в ямах с дождевой водой на берегу озера, где рыб нет, а растительность обильная, население жуков значительно разнообразнее – здесь было обнаружено 23 вида. Большую часть видового состава Hydradephaga озер-лиманов образуют высокопластичные формы, обычные во многих биотопах Придунавья и региона в целом. Поскольку вода лимана Сасык солоноватая, его население оказалось наиболее своеобразным. Здесь отмечено 16 видов жуков, 7 из которых – пресноводно-солоноватоводные виды. С фаунистической точки зрения интересна находка ранее не указанного для Правобережной Украины плавунца *H. pallidulus*.

Заканчивая обзор видового состава Hydradephaga украинской части Дуная и смежных водоемов необходимо отметить, что его долина (наряду с долинами рассмотренных выше рек) служит коридором для проникновения в степную зону ряда видов из иных ландшафтно-климатических областей. По этой причине, а также в связи со значительным разнообразием ВО на территории Придунавья, здесь сложилось богатое население Hydradephaga (56% видов известных в регионе), включающее немало видов жуков из разных природных зон. Некоторые из них (*H. obliquus*, *H. flavicollis*, *H. pubescens*, *H. obscurus*, *H. tristis*, *H. quinquelineatus*, *H. versicolor*, *G. marinus*) на юге Украины известны только в интразональных биотопах, а их основной ареал лежит гораздо севернее – в лесной и лесостепной зонах. Еще южнее – в Болгарии – эти жуки также приурочены к долине Дуная и вне ее встречаются довольно редко [31]. Проникновение северных видов жуков в дельтовую область идет, вероятно, двумя путями: по долине самого Дуная, текущего через большую часть Европы и по долине его притока – Прута, берущего начало в Восточных Карпатах и текущего почти строго с севера на юг. Наряду с северными видами, в Придунавье многочисленны также южные виды, развитию которых благоприятствуют климатические условия этого региона. Таковы *H. variegatus*, *H. zacharenkoi*, *H. maculatus*, *B. nasutus*, *H. parallelogrammus*, *H. confluens*, *H. pallidulus*, *H. musicus*, *H. cuspidatus*, *L. poecilus*, *H. grammicus*, *C. lateralimarginalis*, *G. caspius*, *G. distinctus*, *G. suffriani*. Эти особенности населения дельты Дуная показывают ее важную роль в формировании регионального биоразнообразия Hydradephaga.

Таким образом, в низовьях Дуная сложился уникальный для степной зоны Украины видовой состав водных плотоядных жуков, который нуждается в охране и требует дальнейшего изучения.

Как уже было сказано выше, Hydradephaga нижнего течения Днепра изучены еще очень слабо. Здесь зарегистрирован 31 вид водных плотоядных жуков, 1 из которых – *G. marinus* - приводится по данным Л.Н. Зимбалевской [82, 83]. В русловых биотопах Днепра обнаружено 16 видов Hydradephaga, обычных и в других крупных реках региона

(Приложение 2). В пойменных водоемах этой реки отмечено 30 видов жуков, примечательно нахождение здесь редкого в регионе вида *D. circumcinctus* (сборщик Сон М.О.). Находка этого северного вида подтверждает справедливость представлений В.Н. Граммы [37, 38] о долине Днепра как об интразональном биотопе и проводнике северных элементов фауны на территорию Черноморского заповедника и Кинбурнского полуострова.

В реке Южный Буг и ВО ее долины отмечено 33 вида Hydradephaga. В русловых биотопах реки обнаружено 19 видов жуков, 5 из них – реофилы (*H. flavicollis*, *H. fluviatilis*, *H. immaculatus*, *L. hyalinus*, *P. maculatus*). По сравнению с руслами других крупных рек СЗП Южный Буг характеризуется наибольшей долей реофилов от общего числа зарегистрированных видов (26%), что сближает его население с таковым русловых биотопов р. Савранки, где реофилы также составляют 26% видового состава Hydradephaga. По мнению автора, обилие реофилов свидетельствует о невысоком уровне загрязнения обеих рек, что согласуется с выводами других исследователей [38, 131, 143]. В пойменных водоемах бассейна Южного Буга отмечено 18 видов жуков, большинство из них – высокопластичные лимнофильные формы. Бедный по сравнению с другими рассмотренными реками видовой состав этих ВО, вероятно, обусловлен их специфическими условиями: это ямы на берегу реки различной площади и глубины с каменистым, местами заиленным дном, как правило без растительности или с бедной растительностью. Большинство из них к тому же быстро высыхают и поэтому не успевают в полной мере заселиться водными жуками. Наиболее разнообразным в пределах долины Южного Буга оказалось население террасных родников и ручьев. Здесь отмечено 27 видов Hydradephaga (Приложение 2). С точки зрения фаунистики интересны находки редких на юге Украины видов *H. flavicollis*, *H. palustris*, *L. hyalinus* и *P. maculatus*. В целом, Hydradephaga Южного Буга изучены еще довольно слабо, в дальнейшем можно ожидать заметного расширения списка видов его бассейна.

Обобщив приведенные сведения о видовом составе Hydradephaga крупных рек СЗП можно заключить, что эти экосистемы играют столь же важную роль в формировании биоразнообразия водных плотоядных жуков региона, как и рассмотренные выше малые реки и родники. Здесь сосредоточено 74% известных в СЗП видов рассматриваемых гидробионтов, т.е. лишь немногим меньше, чем в пересыхающих реках. Многочисленные случаи обнаружения северных видов Hydradephaga в бассейнах всех изученных рек и обитание вместе с ними типичных представителей южной фауны подтверждает правильность представлений о речных долинах как об интразональных биотопах и «экологических коридорах» для распространения видов из различных ландшафтно-климатических областей [9, 38].

Лиманы СЗП. Как уже отмечалось выше, в СЗП Hydradephaga избегают крупных стоячих водоемов, в особенности с бедной растительностью. Это в полной мере применимо и к лиманам, в которых видовой состав водных плотоядных жуков очень сильно обеднен по сравнению со впадающими в них реками (Приложение 2). Лиманы региона очень неоднородны по условиям обитания гидробионтов, поэтому целесообразно рассмотреть их по отдельности.

В Днестровском лимане и ассоциированных с ним ВО отмечено 26 видов Hydradephaga. В верховьях этого лимана вода пресная, здесь (особенно в Карагольском заливе) много мелководных участков с обильной растительностью (2-4 степень зарастания), что создает благоприятные условия для развития выносимых рекой или залетающих сюда Hydradephaga. По мере продвижения вниз по лиману количество пригодных для жизни жуков мест сокращается и их видовой состав сильно беднеет. Так, в средней части лимана регулярно встречаются 2 вида жуков (*N. clavicornis* и *C. lateralimarginalis*), а в нижней – только 1 вид (*C. lateralimarginalis*). Этот крупный и очень подвижный вид плавунцов хорошо переносит как повышение солености воды, так и небольшое волнение, что позволяет ему жить во многих больших водоемах региона. Кроме самого лимана, Hydradephaga населяют и ассоциированные с ним ВО – ручьи на склонах и соленые водоемы пересыпи. В ручьях в окрестностях г. Овидиополь отмечено 2 криофильных вида: *A. bipustulatus* и *H. discretus*. В озерах на пересыпи зарегистрировано 3 вида жуков: галофильный *H. enneagrammus*, эвригалинный *H. geminus* и пресноводно-солонатоводный *C. lateralimarginalis*.

Сходная картина распределения видов Hydradephaga наблюдается и в Тилигульском лимане. Всего здесь известен 31 вид этих жуков, наиболее богата видами верхняя часть лимана, на расстоянии до 1 км от устья реки Тилигул. В средней части лимана отмечено 2 вида плавунцов (*G. cinereus* и *C. lateralimarginalis*), в низовьях – 2 вида вертячек (*G. caspius* и *G. distinctus*). В соленых лужах на пересыпи обычен *H. enneagrammus*, а в пресных водоемах встречаются 4 вида жуков (*H. geminus*, *H. planus*, *A. conspersus* и *R. suturalis*). В родниках, впадающих в Тилигульский лиман, рассматриваемые гидробионты представлены 6 видами: *H. lineatocollis*, *H. zacharenkoi*, *H. cuspidatus*, *H. discretus*, *H. planus* и *A. biguttatus*.

Реки Днестр и Тилигул принадлежат к числу наиболее богатых видами Hydradephaga ВО региона, неудивительно поэтому, что и в их лиманах эти жуки представлены богаче чем в других (Табл. 9).

В Большом Аджалыкском (Дофиновском) лимане Hydradephaga практически отсутствуют. Изредка здесь встречаются единичные особи *C. lateralimarginalis*. В связанном с лиманом Александровском пруду и впадающем в него ручье отмечено 22 вида жуков. Эти ВО сильно загрязнены бытовыми стоками, что и обуславливает бедность видового

состава Hydradephaga, все собранные здесь виды принадлежат к политопным лимнофилам.

Таблица 9

Таксономический состав Hydradephaga некоторых лиманов СЗП (цифры обозначают число видов)

Семейства	Д		БУ		Т		Б		Х	Д-Б	БА	
	1	2	1	2	1	2	1	2			1	2
Haliplidae	1	0	0	0	2	0	0	3	0	1	0	0
Noteridae	2	0	0	0	2	0	0	1	0	1	0	1
Dytiscidae	18	5	2	2	17	6	3	21	10	11	1	19
Gyrinidae	2	0	1	1	3	0	0	0	1	0	0	2
Всего	23	5	3	3	24	6	3	25	11	13	1	22
	26		3		31		25				22	

Примечание. Обозначения лиманов: Д – Днестровский, БУ – Будаковский, Т – Тилигульский, Б – Березанский, Х – Хаджибейский, Д-Б – Днепровско-Бугский, БА – Большой Аджалыкский (1 – собственно лиман, 2 – ассоциированные ВО (для Березанского лимана – родники и ручьи, для Днестровского и Тилигульского – родники, ручьи на склонах и стоячие водоемы пересыпи, для Большого Аджалыкского – Александровский пруд и впадающий в него ручей, для остальных – пресные, солоноватые и соленые лужи на берегу).

В низовьях Хаджибейского лимана отмечено 11 видов Hydradephaga, представленных в сборах единичными экземплярами. В этой части водоема практически нет зарослей макрофитов, достаточно мощных, чтобы уменьшить силу волн, поэтому большинство залетевших в лиман жуков не выживают и тем более не могут в нем размножаться.

В связи с чрезвычайно высокой соленостью Куяльницкого лимана и полным отсутствием в нем гасящих волны макрофитов, Hydradephaga (в том числе и специализированные галофилы) не могут здесь развиваться. Они находят благоприятные условия в лужах на берегу лимана и во впадающих в него родниках. Особенно интересно население соленых луж, в которых постоянно встречаются 4 вида плавунцов: эвригалинный *H. geminus*, пресноводно-солоноватоводный *A. conspersus* и галофильные *H. enneagrammus* и *N. ceresyi*. Кроме них при опреснении воды после сильных дождей здесь встречаются пресноводные жуки *H. impressopunctatus*, *H. inaequalis* и *R. suturalis*, а также пресноводно-солоноватоводный вид *H. confluens*. В родниках впадающих в Куяльницкий лиман отмечено 24 вида Hydradephaga, примечательно нахождение здесь редкого в степной зоне вида *H. memnonius*.

В низовьях Шаболатского (Будацкого) лимана и в водоемах его пересыпи зарегистрировано 3 вида водных плотоядных жуков: эвригалинный *H. geminus*, пресноводно-солоноватоводный *G. caspius* и пресноводный *R. suturalis*. Последний вид известен по единственному экземпляру. Поскольку в низовьях этого лимана отсутствуют опресненные

участки, большинство пресноводных и пресноводно-солонатоводных видов жуков не могут здесь развиваться.

Столь же бедно (3 вида) представлены Hydradephaga и в Березанском лимане. Все они были собраны в штормовых выбросах в верхней части лимана, недалеко от устья реки Сасык. В родниковых ручьях и прудах в бассейне лимана и впадающих в него рек отмечено 25 видов жуков. Представляет интерес обитание здесь редкого в регионе вида *H. obliquus*, развитию которого благоприятствует обилие в этих ВО харовых водорослей.

Hydradephaga Днепровско-Бугского лимана изучены хуже, чем в вышеперечисленных лиманах. Здесь отмечено 13 массовых в регионе видов жуков, все они известны и в дельте Днепра. В дальнейшем можно ожидать расширения этого списка, поскольку в верхней части лимана есть подходящие для развития жуков мелководные участки с обильными зарослями макрофитов.

Таким образом, для причерноморских лиманов характерен относительно небогатый видовой состав Hydradephaga, основу которого составляют хорошо летающие высокопластичные виды, встречающиеся во многих биотопах региогна. На примере Днестровского и Тилигульского лиманов показано, что более разнообразно население верхней части водоема, поскольку здесь сказывается близость впадающей реки и в полной мере проявляется эффект «сгущения жизни» на границе раздела река-лиман [40]. По мере продвижения вниз по лиману количество видов жуков быстро сокращается. Бедность видového состава Hydradephaga в этих ВО можно объяснить тем, что при волнении жуки не могут пополнять запас воздуха и погибают. В лиманах региона достаточно мощные для эффективного уменьшения силы волн заросли макрофитов имеются далеко не везде, поэтому в них мало подходящих для развития жуков местообитаний. Неудивительно поэтому, что наиболее обычный здесь вид жуков – крупный и подвижный пресноводно-солонатоводный вид плавунцов *C. lateralimarginalis*.

В отличие от собственно лиманов в ассоциированных с ними ВО Hydradephaga представлены значительно богаче, здесь встречается ряд стенобионтных видов, специфичных для каждого из этих биотопов. Таковы например стенофаг харовых водорослей *H. obliquus* известный в родниковых водоемах в бассейне Березанского лимана, галофилы *H. enneagrammus* и *N. ceresyi*, населяющие соленые водоемы на побережье Куяльницкого, Тилигульского Днестровского и Будакского лиманов и кренобионты, живущие в родниках и ручьях на склонах этих лиманов (*H. lineatocollis*, *H. discretus*, *H. memnonius*, *A. biguttatus*).

Стоячие водоемы Кинбурнского п-ова. Кинбурнский полуостров характеризуется очень высоким разнообразием ВО и резко выделяется среди других территорий СЗП по условиям обитания

Hydradephaga. Население этих водоемов настолько своеобразно, что заслуживает самостоятельного рассмотрения. К основным местообитаниям водных жуков на полуострове относятся пресные степные поды, болота в колках, солоноватые озера, соленые озера и мелководные морские заливы. Водная колеоптерофауна материковой части полуострова, входящей в состав Черноморского заповедника, была изучена В.Н. Граммой и А.Г. Шатровским [36, 37, 38], однако на его западной оконечности, удаленной от материка, исследования Hydradephaga ранее не проводились.

Всего здесь зарегистрирован 61 вид водных плотоядных жуков, 35 из которых собраны автором, а 26 приводятся по литературным данным [37]. 2 вида (*G. natator* и *N. ceresyi*) впервые приводятся для этой территории (Табл. 10, Приложение 2)

Таблица 10

Таксономический состав Hydradephaga ВО Кинбурнского п-ова (цифры обозначают число видов)

Семейства	П		Б		СВ		С		МЗ
	А	Л	А	Л	А	Л	А	Л	А
Haliplidae	4	5	2	4	2	4	0	2	0
Noteridae	2	2	2	2	1	2	0	2	0
Dytiscidae	23	37	21	39	21	30	4	15	3
Gyrinidae	2	1	0	0	1	1	0	1	1
Всего	31	45	25	45	25	37	4	20	4
	47		46		38		21		

Примечание. Обозначения водоемов: П – степные поды, Б – болота в колках, СВ – солоноватые водоемы, С – соленые и гипергалинные водоемы, МЗ – мелководные морские заливы. А – данные автора, Л – литературные данные [37].

Как видно из таблицы, наиболее богатый видовой состав Hydradephaga (47 видов) отмечен в степных подых. Только здесь встречаются *A. sulcatus*, *A. lineatus* и *G. natator*. Болота в колках также населены богато (46 видов), только здесь зарегистрированы *A. canaliculatus*, *A. undulatus*, *H. fulvicollis*, *H. erythrocephalus*, *H. palustris*, *H. tristis*, *L. hyalinus*, *R. bistriatus*, *R. grapii*. По сравнению с пресноводными объектами, солоноватые и соленые водоемы полуострова населены значительно беднее (соответственно 39 и 21 вид), однако здесь встречается ряд галофильных видов, отсутствующих или малочисленных в пресных водоемах этой территории. Таковы *H. corpulentus*, *H. pallidulus*, *H. flaviventris*, *H. enneagrammus*, *N. ceresyi*, *A. conspersus*, *H. grammicus*. Примечательно постоянное обитание в соленых и солоноватых водоемах полуострова ряда видов жуков, которые на территории остального СЗП и Украины в целом предпочитают пресноводные биотопы и в соленой воде встречаются редко. Таковы *H. furcatus*, *N. crassicornis*, *L. haemorrhoidalis*, *B. unistriatus*, *H. ovatus*, *H. inaequalis*, *S. dorsalis*, *A. labiatus*, *I. quadriguttatus*, *C. fuscus*, *G. austriacus*, *H. grammicus*, *H. seminiger*, *H. transversalis*, *D. dimidiatus*. Обитание этих видов в нетипичных для них

местообитаниях связано, скорее всего, с небольшим количеством пресноводных водоемов на полуострове и высокой конкуренцией между населяющими их организмами. Наиболее бедный на рассматриваемой территории видовой состав Hydradephaga (4 вида) отмечен в мелководных морских заливах, причем все найденные здесь виды были представлены единичными экземплярами и встречались в самых мелководных участках, так или иначе защищенных от действия волн. У открытых берегов этих заливов, а также на берегу моря, нижней части Днепровско-Бугского лимана и Ягорлыцкого залива Hydradephaga (главным образом мертвые особи) были найдены только в штормовых выбросах.

В целом, население ВО Кинбурнского полуострова характеризуется разнообразием южных, типично степных, видов жуков, совместно с которыми обитает ряд северных видов лесной и лесостепной зон. Эта особенность была впервые описана В.Н. Граммой и А.Г. Шатровским [37, 38] и обусловлена, по их мнению, близостью крупного интразонального биотопа – долины Днепра, по которому проникли на юг северные виды. Южная группа видов включает *H. variegatus*, *H. zacharenkoi*, *B. nasutus*, *H. cuspidatus*, *H. corpulentus*, *H. pallidulus*, *H. confluens*, *H. flaviventris*, *H. enneagrammus*, *H. parallelogrammus*, *N. ceresyi*, *L. poecilus*, *A. conspersus*, *A. lineatus*, *H. grammicus*, *C. lateralimarginalis*, *G. caspius*. К северной группе принадлежат виды *H. fulvicollis*, *S. dorsalis*, *H. erythrocephalus*, *H. palustris*, *H. pubescens*, *H. striola*, *H. tristis*, *L. hyalinus*, *R. grapii*, *G. zonatus*. Из них *H. corpulentus*, *H. flaviventris*, *S. dorsalis*, *H. erythrocephalus*, *H. striola* и *A. lineatus* в СЗП известны только в водоемах Кинбурнского полуострова.

Таким образом, рассмотренные ВО нуждаются в охране как местообитания уникального комплекса видов Hydradephaga. И если водоемам материковой части полуострова, входящей в состав Черноморского заповедника, пока ничто не угрожает, то будущее водоемов его западной (морской) оконечности, вызывает серьезные опасения в связи с высокими темпами хозяйственного освоения этой территории.

Фаунистическое сходство и структурная организация таксоценозов Hydradephaga СЗП. Как отмечает А.С. Константинов [93], в основе структурно-функциональной организации биосферы лежит принцип иерархичности, согласно которому всякая биологическая система состоит из соподчиненных подсистем меньшего порядка. По мнению М.Д. Мороза [119], это положение полностью применимо и к таксоценозам Hydradephaga. При помощи расчета величины W [249] и последующего построения ориентированных графов он показал, что сообщества различных ВО верхнего течения р. Неман образуют единый комплекс, элементы которого взаимосвязаны и взаимодействуют друг с другом путем обмена видами. Сообщества стариц оказались ядром комплекса, остальные

элементы формируют его периферическую часть. За счет населения ядра происходит пополнение видами сообществ периферической части комплекса. Обмен видами между сообществами может происходить непосредственно через водную среду (например, между рекой и впадающим в нее ручьем) или по воздуху, благодаря способности жуков к полету. Подобные исследования были проведены также в водоемах Калмыкии [87, 88]. В СЗП особенности структурной организации таксоценозов Hydradephaga до настоящего времени не были изучены.

Оценка сходства населения различных биотопов и анализ структурной организации таксоценозов служат одним из методов изучения путей формирования видового разнообразия какой-либо экосистемы или региона. Сегодня в этой области накоплен немалый опыт, известно много публикаций, авторы которых основывают свои фауно- (флоро-) генетические представления на расчете показателей сходства различных сообществ и построении на основе этих расчетов графических моделей (главным образом, дендрограмм, неориентированных или ориентированных графов) [42, 63, 87, 88, 119, 139, 150, 164].

Результаты сравнения видовых списков Hydradephaga различных водных биотопов СЗП при помощи индекса I_{CS} представлены в таблице (Табл. 11).

Таблица 11

Фаунистическое сходство (I_{CS}) таксоценозов Hydradephaga различных типов ВО региона

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	0,66	0,81	0,81	0,66	0,83	0,61	0,62	0,77	0,11	0,72	0,44
2	-	0,67	0,64	0,85	0,71	0,75	0,56	0,63	0,14	0,60	0,46
3		-	0,90	0,59	0,92	0,64	0,68	0,83	0,13	0,74	0,44
4			-	0,56	0,88	0,61	0,70	0,85	0,12	0,77	0,44
5				-	0,63	0,72	0,58	0,53	0,14	0,51	0,45
6					-	0,68	0,67	0,83	0,14	0,79	0,47
7						-	0,64	0,65	0,14	0,68	0,54
8							-	0,71	0,08	0,67	0,46
9								-	0,08	0,83	0,53
10									-	0,10	0,17
11										-	0,64

Примечание. Типы ВО: 1 – родники и ручьи, 2 – русла больших рек, 3 – разливы рек, 4 – пойменные водоемы, 5 – русла непересыхающих малых рек, 6 – русла пересыхающих малых рек, 7 – лиманы и большие озера, 8 – болота в колках, 9 – малые внепойменные пресные водоемы (поды, карьеры, дождевые лужи и др.), 10 – морские мелководья и лужи в зоне заплеска, 11 – малые солоноватые водоемы, 12 – малые соленые и гипергалинные водоемы.

Из таблицы видно, что наименьшими значениями I_{CS} характеризуются таксоценозы Hydradephaga морских мелководий и луж морского побережья в зоне заплеска. Поскольку подавляющее большинство видов Hydradephaga избегают этих местообитаний, их

пребывание здесь носит вынужденный и временный характер, что обуславливает бедность видового состава и низкие значения индекса сходства с населенными остальными типами ВО. Наибольшее значение I_{CS} для этого биотопа составляет 0,17 и относится к малым соленым водоемам. Этот факт можно объяснить обитанием в мелководных морских заливах галофильных и эвригаллиных видов жуков, характерных также и для соленых континентальных водоемов.

Наиболее высокими значениями I_{CS} характеризуются следующие пары биотопов: «разливы рек – пойменные водоемы» (0,90), «непересыхающие малые реки – русловые биотопы больших рек» (0,85), «русловые биотопы пересыхающих рек – разливы рек» (0,92), «пойменные водоемы – русловые биотопы пересыхающих рек» (0,88), «пойменные водоемы – малые внепойменные водоемы» (0,85). Сходство видового состава Hydradephaga каждой из этих пар биотопов можно объяснить подобием их экологических условий а в ряде случаев – также общим происхождением. Так, к общим чертам русловых биотопов пересыхающих рек и речных разливов относится эфемерность этих ВО, и те и другие периодически пересыхают. В паре «непересыхающие малые реки – русловые биотопы больших рек» к общим условиям относятся круглогодичное наличие течения, постоянство их существования и близкий температурный режим. В паре «разливы рек – пойменные водоемы» сходство видового состава можно объяснить общим генезисом этих ВО (и те и другие содержат в той или иной степени трансформированную речную воду), кроме того, часть пойменных водоемов образуется непосредственно из разливов после падения уровня воды. К общим чертам пары биотопов «пойменные водоемы – русловые биотопы пересыхающих рек» можно отнести то, что в жаркое и сухое время года течение в пересыхающих реках прекращается, в результате чего их русла в это время представляют собой уже не водотоки, а водоемы с речной водой, т.е. пойменные водоемы. В паре «пойменные водоемы – малые внепойменные водоемы» сходство видового состава связано, вероятно, с тем, что и те и другие представляют собой небольшие по площади мелководные стоячие ВО с близким температурным режимом. Кроме того, эти ВО часто расположены недалеко друг от друга, что делает возможным обмен видами между ними путем перелетов.

Среднее значение I_{CS} в рассматриваемом регионе составляет 0,57. Это означает, что более половины видов Hydradephaga встречаются в большинстве изученных биотопов. Эта особенность отличает СЗП от более северных территорий, например, Беларуси, где, по данным С.К. Рындевича [143], среднее значение I_{CS} составляет 0,45, а максимальное не превышает 0,78. Вероятно, высокую однородность распределения видов Hydradephaga в СЗП можно объяснить засушливостью климата этой территории, и небольшим (по сравнению с Беларусью) количеством ВО на единицу

площади, в результате чего разные виды жуков вынуждены заселять любые доступные местообитания, занимая в них те участки, которые по условиям среды приближаются к предпочитаемым ими типам ВО. В то же время, высокие значения I_{CS} можно объяснить преобладанием в регионе хорошо летающих видов Hydradephaga, развивающихся зачастую в пересыхающих водоемах. При наступлении неблагоприятных условий или во время сезонных максимумов численности жуков, когда конкуренция между ними резко усиливается, они начинают переселяться из одного местообитания в другое, что приводит к относительно однородному распределению видов по биотопам региона. Благодаря таким миграциям между населенными большинством ВО устанавливаются связи по обмену видами (Рис. 5, 6).

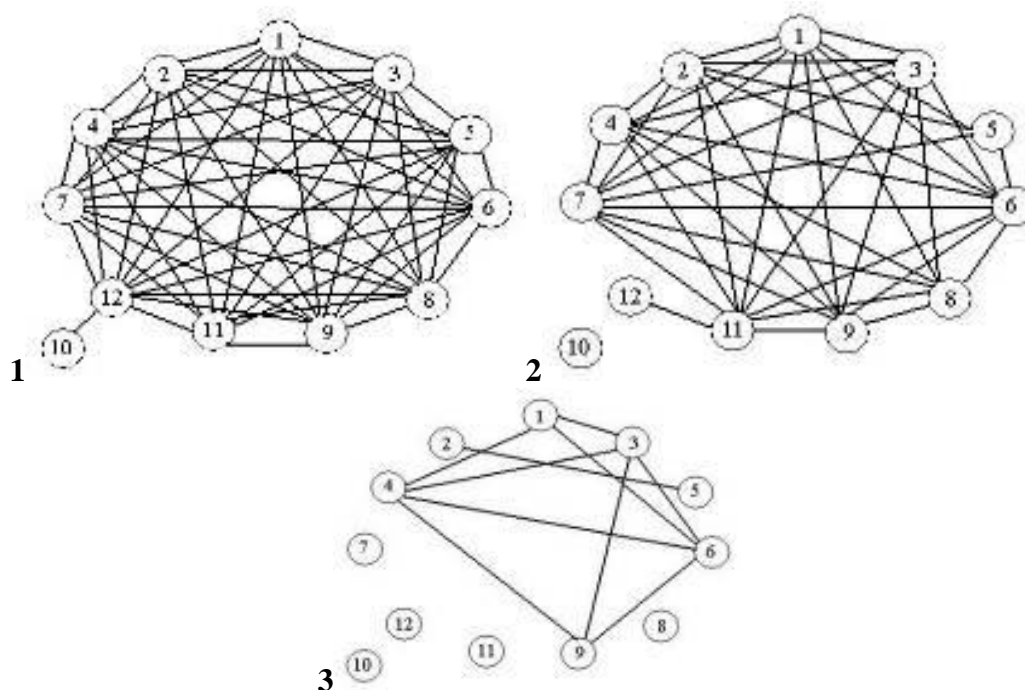


Рис. 5. Плеяды Терентьева, иллюстрирующие взаимосвязи между населенными Hydradephaga различных водных биотопов СЗП. 1 – порог сходства 0,15, 2 – 0,6, 3 – 0,8. Обозначения биотопов как в Табл. 11

Как видно из рисунка, при пороге сходства 0,15 населения всех исследованных биотопов, кроме морских мелководий и луж в зоне заплеска взаимосвязаны друг с другом. Это означает, что около 15% видового состава Hydradephaga СЗП образуют наиболее высокопластичные формы, нетребовательные при выборе местообитаний. Население морских мелководий при этом значении порога формирует единственную связь с таксоценозами малых континентальных соленых и гипергалинных водоемов, что уже обсуждалось выше. При увеличении порога I_{CS} до 0,6 число связей между вершинами графа заметно сокращается, таксоценозы соленых водоемов при этом пороге образуют единственную связь с населением солоноватых водоемов, а население морских мелководий

оказывается в изоляции. Наконец, при пороге сходства 0,8 связи сохраняются лишь между наиболее богатыми видами биотопами, сходными между собой по тем или иным условиям обитания жуков (обособленная от остальных пара «непересыхающие малые реки – большие равнинные реки» и комплекс «родники – малые пересыхающие реки – разливы рек – пойменные водоемы – внепойменные пресные водоемы»). Наличие связей между населенными этими ВО даже на столь высоком уровне сходства можно объяснить следующими причинами:

- Родники и пересыхающие малые реки на большей части территории региона оказываются единственными возможными местообитаниями Hydradephaga, что вызывает их концентрацию в этих ВО;
- Разливы рек и пойменные водоемы представляют собой части единого архитектурного комплекса (терминология В.Н. Беклемишева [10]) той или иной речной долины, что обуславливает общее происхождение их населения;
- Высокое разнообразие условий обитания жуков на затопляемой во время паводка территории служит одной из предпосылок для совместного обитания многих видов жуков с различными экологическими предпочтениями, большинство которых известно и в других типах ВО;
- Малые внепойменные водоемы, особенно расположенные в непосредственной близости от реки, активно заселяются обитателями поймы и сами служат донорами некоторых видов, что было рассмотрено на примере карьерных водоемов бассейна р. Большой Куяльник (см. выше);
- Родники и ручьи часто служат источниками питания степных рек, вследствие чего на некоторых участках русла возникают условия близкие к родникам. В подобных местах развиваются многие родниковые виды Hydradephaga;
- В мелководных слабопроточных лимно- и гелокреновых родниках открытых территорий часто возникают условия сходные с таковыми небольших стоячих водоемов и благоприятные для многих лимнофильных видов жуков.

В отличие от только что рассмотренных таксоценозов, имеющих связи даже на высоком уровне фаунистического сходства, населения лиманов и больших озер, болот в колках, морских мелководий, малых солоноватых и малых соленых континентальных водоемов гораздо сильнее отличаются как между собой, так и от населения других биотопов, что обуславливает более низкие значения I_{CS} и изолированное положение соответствующих им вершин графа (вершины 7, 8, 10, 11 и 12 на Рис. 5 при пороге 0,8).

Как уже отмечалось выше, метод плеяд Терентьева показывает только наличие (отсутствие) и интенсивность обмена видами между населенными различными биотопами, но не отображает направления этого

взаимодействия. Поэтому для установления возможного направления обмена видами между таксоценозами различных ВО региона был построен ориентированный граф, основанный на расчете величины W (Табл. 12).

Таблица 12

Мера включения (W , %) таксоценозов Hydradephaga различных типов ВО региона

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1	-	89,2	77,9	73,7	94,1	81,5	85,7	73,9	74,6	57,1	76,8	71,4
2	52,4	-	51,5	47,4	88,2	55,4	77,1	50,0	49,3	42,9	50,0	53,6
3	84,1	94,6	-	85,5	88,2	93,8	94,3	84,8	83,6	71,4	82,1	75,0
4	88,9	97,3	95,6	-	91,2	95,4	97,1	93,5	91,0	71,4	91,1	82,1
5	50,8	81,1	44,1	40,8	-	47,7	71,4	50,0	40,3	42,9	41,1	50,0
6	84,1	97,3	89,7	81,6	91,2	-	97,1	80,4	82,1	71,4	85,7	78,6
7	47,6	73,0	48,5	44,7	73,5	52,3	-	56,5	49,3	42,9	55,4	60,7
8	54,0	62,2	57,4	56,6	67,6	56,9	74,3	-	59,7	28,6	60,7	60,7
9	79,4	89,2	82,4	80,3	79,4	84,6	94,3	87,0	-	42,9	91,1	89,3
10	6,3	8,1	7,4	6,6	8,8	7,7	8,6	4,3	4,5	-	5,4	10,7
11	68,3	75,7	67,6	67,1	67,6	73,8	88,6	73,9	76,1	42,9	-	96,4
12	31,7	40,5	30,9	30,3	41,2	33,8	48,6	37,0	37,3	42,9	48,2	-

Примечание. Обозначения типов ВО как в Табл. 11.

Из таблицы видно, что СЗП характеризуется высокими значениями W между таксоценозами Hydradephaga большинства типов ВО, средняя величина индекса составляет 63%. Этот факт указывает на относительно однородное распределение видов Hydradephaga по типам ВО региона, что можно расценивать как следствие интенсивного обмена видами между населением различных биотопов и хорошо согласуется с выводами, сделанными на основании расчета I_{CS} . Родники, пойменные экосистемы, малые солоноватые водоемы и малые внепойменные пресные водоемы можно рассматривать как центр формирования видового разнообразия Hydradephaga СЗП, поскольку их население дает наибольшую величину W в население остальных биотопов. На ориентированном графе (Рис. 6) вершины, соответствующие этим биотопам обладают наибольшим количеством исходящих ребер, направленных ко всем его вершинам.

Из Рис. 6 следует, что даже при пороге $W=70\%$ таксоценозы Hydradephaga всех ВО региона связаны в единый комплекс и взаимодействуют друг с другом путем обмена видами. В соответствии с терминологией М.Д. Мороза [119], в составе этого комплекса можно выделить ядро и периферическую часть. На рассматриваемом графе ядром оказываются таксоценозы родников, разливов рек, пойменных водоемов, русловых биотопов пересыхающих рек, малых внепойменных стоячих водоемов и малых солоноватых водоемов (вершины 1, 3, 4, 6, 9 и 11, оконтуренные двойной рамкой). Все элементы ядра связаны между собой двунаправленными связями, что указывает на значительное сходство их видового состава и интенсивный характер обмена видами. Имаго хорошо

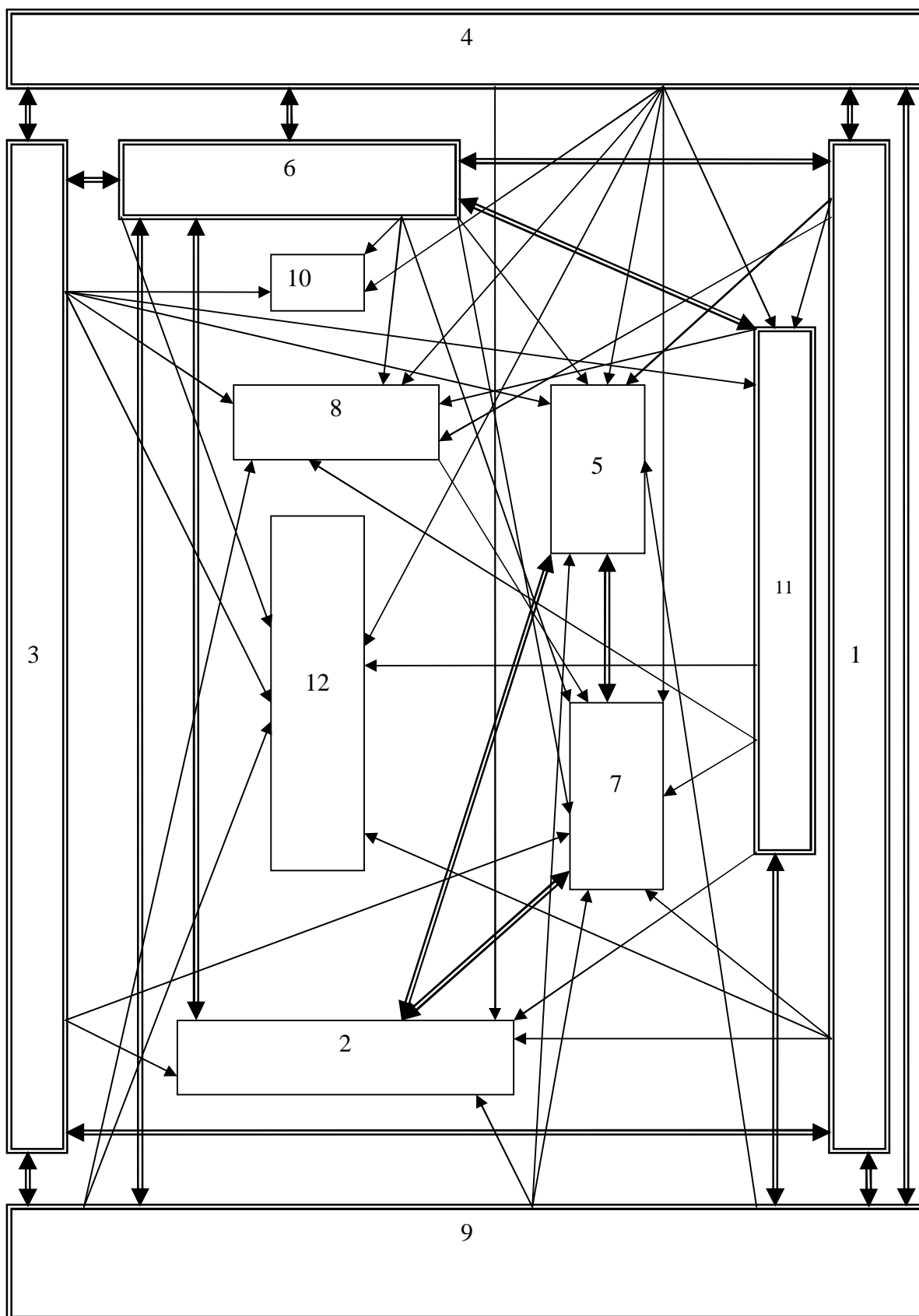


Рис. 6. Ориентированный граф, иллюстрирующий направление обмена видами между таксоценозами Hydraderphaga различных типов ВО региона. Порог меры включения – 70%. Обозначения биотопов как в Табл. 11.

летающих видов жуков, размножающихся в ВО ядра, расселяются по биотопам периферической части комплекса, о чем свидетельствует направление исходящих ребер. В составе периферической части обращает на себя внимание подсистема «русловые биотопы крупных рек – русловые биотопы малых непересыхающих рек – крупные стоячие водоемы» (вершины 2, 5 и 7), элементы которой обнаруживают значительное сходство видового состава и при выбранном пороге W связаны между собой двойными связями. Через население русловых биотопов крупных рек (вершина 2) эта подсистема соединена двойной связью с ядром комплекса, а именно с русловыми биотопами пересыхающих малых рек (вершина 6).

Население Hydradephaga болот в колках (вершина 8), малых соленых и гипергалинных водоемов (12) и морских мелководий включает много специализированных видов, отсутствующих в других биотопах, благодаря чему вершины графа, соответствующие этим ВО, практически не имеют исходящих ребер. В тоже время, здесь регулярно отмечаются различные виды, залетающие из других биотопов, что отражается на графе соответствующими входящими ребрами.

Таким образом, I_{CS} и W служат взаимодополняющими друг друга показателями, позволяющими построить модель взаимодействия таксоценозов Hydradephaga различных ВО и оценить роль населения конкретного биотопа в формировании видового состава других экосистем и региона в целом. Результаты расчета этих индексов и построение графических моделей подтверждают высказанные выше предположения о первостепенной роли родников и пойменных экосистем в формировании видового состава водных плотоядных жуков района исследований.

Рекомендации по использованию некоторых стенобионтных видов Hydradephaga СЗП в качестве биоиндикаторов качества водной среды. Первые сведения об изменении видового состава Hydradephaga фауны Украины под действием антропогенного преобразования водных экосистем содержатся в работах В.Н. Граммы [38, 39]. Было установлено, что при загрязнении рек бытовыми и сельскохозяйственными стоками наблюдается обеднение видового состава и сокращение численности Hydradephaga, в первую очередь, реофильных видов вплоть до их полного исчезновения. Так, в реках г. Харькова им был отмечен чрезвычайно бедный видовой состав и низкие значения численности водных плотоядных жуков, преобладали высокопластичные лимнофильные виды. Выпадение реофильных элементов наблюдается и при зарегулировании рек [76]. На основании обобщения подобных наблюдений было предложено использовать стенобионтные виды Hydradephaga в качестве индикаторов чистоты воды [32, 33, 38], составлен список биоиндикаторов олигосапробной зоны [38].

На Правобережной Украине исследования биоиндикаторной роли водных жуков, в том числе Hydradephaga, были проведены М.Ф. и А.Ю. Мателешко в Закарпатье и Украинских Карпатах. Были изучены изменения фауны жуков под действием антропогенных факторов [108, 109, 106, 112, 113], составлен список индикаторных видов [108], показано отрицательное влияние мелиоративных работ на болотную колеоптерофауну.

За пределами Украины, в особенности в России, исследованиям воздействия антропогенных факторов на Hydradephaga и биоиндикаторной роли этих жуков уделяется большое внимание.

В работах В.А. Миноранского и Н.Б. Джумайло [114, 115] рассмотрено влияние загрязнения рек на водных жуков Ростовской области.

В.М. Емец [66, 67] изучал различия размерной, половой, возрастной и пространственной структуры популяций плавунца *A. canaliculatus* в озерах рекреационных и заповедных территорий. Сходные исследования провел О.Г. Брехов [20] в водоемах г. Волгограда и его окрестностей. Было установлено, что у плавунца *L. roecilus* в водоемах города самцов может быть в 2 раза больше чем самок, тогда как вне города соотношение полов составляет примерно 1:1. Линейные размеры самцов в черте города превышают таковые в водоемах неурбанизированных территорий. М.И. Шаповалов [165] при исследовании популяций плавунца *R. suturalis* в водоемах Республики Адыгея обнаружил, что в городских водоемах у этого вида преобладают более мелкие особи по сравнению с внегородскими популяциями.

Д.В. Федоров и О.Г. Брехов [17, 19, 151, 152, 154] отмечают, что при загрязнении ВО наблюдаются снижение общей численности жуков, обеднение видового состава и замена стенобионтных видов на эврибионтов. В качестве биоиндикаторов чистоты ВО предложено использовать стенотермных реофильных Hydradephaga: *Brychius elevatus* (Panzer, 1794), *Hydroporus nigrita* (Fabricius, 1792), *G. granularis*, *Nebrioporus airumilus* (Kolenati, 1845), *Deronectes latus* (Stephens, 1829), *A. paludosus*, *I. fenestratus*, *L. hyalinus*, *L. minutus*, *P. maculatus*. Авторы считают, что о загрязнении водотоков свидетельствует обитание в них плавунцов *G. bilineatus*, *H. angustatus* и *I. fuliginosus*. В качестве видов-индикаторов загрязнения стоячих ВО они приводят *H. ruficollis*, *N. crassicornis*, *H. ovatus*, *H. inaequalis*, *H. impressopunctatus*.

В противоположность им, П.Н. Петров [131] и А.А. Прокин [133, 135] предлагают судить о загрязнении ВО не по присутствию в нем каких-либо видов, а по отсутствию стенобионтных организмов, что согласуется с рассмотренными выше выводами В.Н. Граммы, М.Ф. и А.Ю. Мателешко. Этой же точки зрения придерживается и автор настоящей монографии.

В работах А.А. Прокина [133, 135] сделана попытка биоиндикации состояния рек и стоячих водоемов юга Воронежской области и по составу и структуре фауны водных жуков и клопов (Heteroptera). Автор отмечает, что для использования вида в качестве биоиндикатора необходимо тщательное изучение его экологических и биологических особенностей в условиях того или иного региона. В качестве основных критериев чистоты воды предложено использовать сложность трофической и экологической структуры водной энтомофауны. Показано, что в малых реках наибольшее видовое разнообразие и наиболее сложная трофическая структура в сочетании с высокими значениями численности насекомых наблюдаются на ненарушенных участках. При загрязнении воды видовой состав беднеет, численность сокращается, а трофическая структура упрощается.

В Белоруссии исследования биоиндикаторной роли Hydradephaga проводили М.Д. Мороз, И.К. Лопатин и С.К. Рындевич. В качестве индикаторов загрязнения в работе [118] предложены *C. paykulli*, *A. sulcatus*, *A. canaliculatus* и *H. ruficollis*. С.К. Рындевич [141, 143] описывает изменения видовой состава водных жуков под действием антропогенной трансформации местообитаний (загрязнения азотными удобрениями, спрямления и углубления русел рек, рекреационной нагрузки и др.). В качестве биоиндикаторов чистоты крупных стоячих водоемов он рекомендует использовать виды *Dytiscus latissimus* Linnaeus, 1758 и *G. paykulli*, а водотоков – *B. elevatus*, *Oreodytes sanmarkii* (C.R. Sahlberg, 1826), *D. latus*, *O. villosus*.

В СЗП исследования биоиндикаторной роли водных плотоядных жуков не проводились, литературные данные о влиянии хозяйственной деятельности человека на Hydradephaga этого региона отсутствуют. Необходимость подобных исследований обусловлена тем, что, как уже отмечалось выше, экологические предпочтения одного и того же вида водных плотоядных жуков в разных регионах могут существенно меняться, вследствие чего меняются и его свойства как биоиндикатора.

С учетом всего вышеизложенного, а также накопленных автором данных по экологии Hydradephaga региона, в СЗП к использованию в биоиндикации могут быть рекомендованы следующие виды: *H. obliquus* – для пресных и солоноватых ВО с харовыми водорослями, *H. lineatocollis*, *H. discretus*, *A. paludosus* – для родников, ручьев и пересыхающих рек, *H. fulvicollis*, *H. furcatus*, *H. decoratus* – для русловых биотопов и разливов пересыхающих рек, разливов, проток и пойменных водоемов в бассейнах крупных рек, *H. immaculatus* – для русловых биотопов рек, проток и пресных постоянных стоячих водоемов с песчаным дном, *H. heydeni* – для ручьев, родников, рек, их разливов и пойменных водоемов, *H. zacharenkoi* – для степных пересыхающих рек, пресных и солоноватых пойменных водоемов, *H. flavicollis*, *H. fulvus*, *H. maculatus* – для рек, их разливов, проток и крупных стоячих водоемов с харовыми водорослями (пресных и

солончатых), *B. nasutus*, *B. unistriatus*, *H. parallelogrammus* – для пересыхающих рек, их разливов и временных стоячих водоемов (пресных и солончатых), *H. confluens* – постоянных и временных стоячих водоемов с песчаным и глинистым дном (пресных и солончатых), лимнокреновых родников, *H. pallidulus*, *H. enneagrammus*, *N. ceresyi* – для соленых и солончатых стоячих водоемов, *H. memnonius* – в степной зоне: для родников, ручьев и пересыхающих рек, в лесостепной – для родников, ручьев, небольших пойменных и лесных водоемов, *A. biguttatus*, *I. chalconatus* – для родников и ручьев, *H. fluviatilis*, *H. versicolor*, *L. hyalinus*, *P. maculatus*, *I. fenestratus* – для русловых биотопов рек, их разливов, проток, крупных пойменных водоемов, больших пресных лимнокреновых родников и ручьев, *R. bistriatus* – для русловых биотопов пересыхающих рек, разливов и пойменных водоемов крупных рек, внепойменных стоячих водоемов с песчаным дном, *R. latitans* – для проток, разливов и пойменных водоемов больших рек, разливов и русловых биотопов пересыхающих рек, *H. grammicus* – для небольших стоячих водоемов, *G. caspius*, *G. paykulli*, *G. natator*, *G. substriatus*, *G. suffriani*, *G. distinctus* – для русловых биотопов рек, проток, разливов, пресных и солончатых (кроме *G. paykulli*) стоячих водоемов, *O. villosus* – для больших равнинных и малых непересыхающих рек.

Все эти виды более или менее чувствительно реагируют на загрязнение и другие виды антропогенного преобразования своих местообитаний. Так, в сильнозагрязненной в черте г. Балта реке Кодыма (Одесская область) не выявлен ни один из типичных для малых непересыхающих рек видов жуков, хотя в весьма сходной по гидрологическим параметрам, но гораздо более чистой реке Савранке реофильные *Hydradephaga* и другие реофильные организмы представлены очень богато (см. выше). В 2001-2002 гг. после сброса большого количества бытового и строительного мусора в одно из родниковых болот в окрестностях Одессы из него вначале полностью исчезли ранее обычные здесь кренобионты *H. lineatocollis* и *A. paludosus*, а затем и ряд других, более пластичных видов (*P. caesus*, *H. inaequalis*, *L. poecilus*, *I. fuliginosus*, *I. subaeneus*, *I. quadriguttatus*, *R. frontalis*, *D. circumflexus*, виды родов *Graphoderus* и *Hydaticus*). Сохранились лишь наиболее высокопластичные виды: *N. clavicornis*, *L. minutus*, *A. bipustulatus*, *R. suturalis* и *C. fuscus*.

Для использования в биоиндикации особенно удобны те виды, которые достигают в типичных биотопах высокой численности и относительно легко поддаются сбору и определению. С этой точки зрения весьма интересен *O. villosus*, рекомендуемый и другими авторами (см. выше). К его достоинствам относятся очень высокая чувствительность к загрязнению и регулированию рек, доступность для сбора (образует большие скопления на проточных участках в тени крутых берегов или нависающих деревьев) и простота определения. Вследствие своеобразного

внешнего облика этот вид может быть легко определен неспециалистом (Рис. 7).

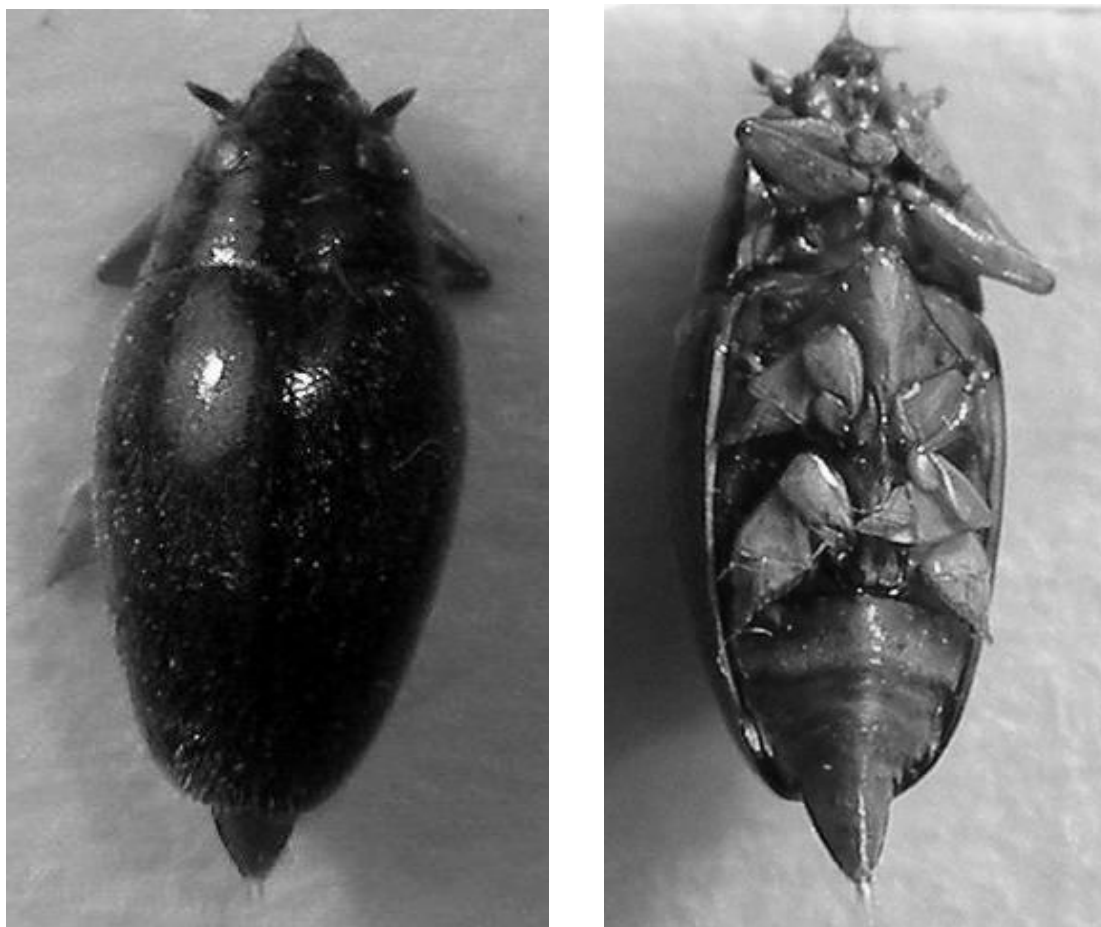


Рис. 7. *Orectochilus villosus* (O.F. Müller, 1776). Имаго сверху и снизу. На снимке слева хорошо видны волоски на надкрыльях и переднеспинке, позволяющие надежно отличать этот вид от прочих вертячек региона. Фото Д.В. Ахраменко.

Таким образом, в СЗП богато представлены стенобионтные виды Hydradephaga, перспективные для использования в биоиндикации как проточных так и стоячих ВО. Исследования в этом направлении только начаты, благодаря чему многие из возникающих вопросов пока остаются без ответа. В частности, большой интерес представляет определение пределов чувствительности жуков-биоиндикаторов к различным видам загрязнения, их сравнение с другими группами индикаторных организмов а также сравнение результатов оценки качества водной среды по показателям развития Hydradephaga и других гидробионтов.

Чувствительность стенобионтных видов жуков к трансформации местообитаний делает их уязвимыми и обуславливает необходимость охраны. Наиболее действенной мерой по сохранению биоразнообразия Hydradephaga служит заповедание, или, по крайней мере, ограничение хозяйственного использования населенных ими ВО [47].

Некоторые общие закономерности формирования видового состава Hydradephaga СЗП. Большую часть видового состава Hydradephaga СЗП образуют эвритермные, эвриэдафические пресноводно-солонатоводные лимнофильные формы, известные во многих регионах Палеарктики. Население большинства ВО состоит из специализированных видов, приспособленных к обитанию именно в этих условиях и большего или меньшего количества политоппных видов, нетребовательных при выборе местообитаний. Доля стенобионтных видов в ненарушенных экосистемах увеличивается (вплоть до 100%) в тех ВО, которые радикально отличаются от других по каким-либо параметрам среды (например, холодноводные быстротекущие ручьи, соленые и гипергалинные озера, быстровысыхающие водоемы и т.д.). В подобных биотопах всегда встречается небольшое число видов жуков, в некоторых случаях наряду со специализированными видами в них на отдельных участках живут и наиболее высокопластичные. При антропогенной трансформации ВО разнообразие стенобионтных видов уменьшается и снижается их доля от общего числа видов.

Наибольшее количество видов Hydradephaga встречается в местообитаниях с высоким разнообразием условий среды, изменчивых в пространстве (неоднородных на различных участках) и во времени (по сезонам или по годам). В регионе этому требованию отвечают, в первую очередь, пойменные экосистемы в которых сосредоточено свыше 75% видового состава Hydradephaga. Население пойменных экосистем носит смешанный характер, здесь совместно встречаются виды, свойственные разным ландшафтно-климатическим зонам. Эти факты показывают, что реки и ассоциированные с ними ВО играют первостепенную роль в формировании и поддержании регионального биоразнообразия Hydradephaga. Второе место после пойменных экосистем по числу видов Hydradephaga в СЗП занимают родники, служащие рефугиумами для водных жуков в условиях засушливого климата.

Видовой состав Hydradephaga отдельно взятой водной экосистемы формируется под влиянием совместного, *системного*, действия многих факторов среды обитания, определяющих общий облик ВО или его участка.

Благодаря способности многих видов водных жуков к полету, населения всех ВО региона взаимосвязаны между собой в единый комплекс и взаимодействуют друг с другом путем обмена видами. При этом роль разных элементов комплекса (таксоценозов отдельных ВО) в этом процессе различна. Одни из них (таксоценозы ядра, в первую очередь, пойменных экосистем) выполняют функцию донора, поскольку здесь имеются благоприятные условия для размножения многих видов жуков. За счет населения биотопов ядра происходит формирование видового состава остальных биотопов, в том числе и более сложных для

заселения ВО, таких как крупные стоячие водоемы или искусственные и загрязненные объекты. Таксоценозы экстремальных ВО (например, гипергалинных водоемов), состоящие почти исключительно из стенобионтных видов жуков, находятся в относительной изоляции от других элементов комплекса и не оказывают на них ощутимого влияния, хотя при смягчении условий среды (например, при сезонном распреснении воды после сильных дождей) они могут выступать акцепторами высокопластичных видов, залетающих сюда из ВО ядра. Изолированное положение таких сообществ делает их уязвимыми и обуславливает необходимость охраны.

Таким образом, для района исследований характерен высокий процент пресноводно-солонатоводных видов Hydradephaga, богатое население родников и сосредоточение большей части видового состава водных жуков в пойменных экосистемах. По мнению автора, это обусловлено физико-географическими особенностями СЗП: засушливостью климата, значительным разнообразием солонатовых ВО и относительно небольшим количеством пресноводных, среди которых преобладают реки и родники.

В целом, описанные выше особенности формирования видового состава Hydradephaga СЗП хорошо согласуются с выводами В.Н. Граммы [38] который установил сходные закономерности формирования фауны водных плотоядных жуков на территории Левобережной Украины, в особенности, ее степной зоны. Вероятно, эти закономерности применимы и к другим группам вторичноводных беспозвоночных, населяющих ВО южных районов умеренного пояса Евразии. Эта гипотеза может быть проверена только путем подробных эколого-фаунистических исследований по различным группам вторичноводных беспозвоночных (другим семействам водных жуков, водным клопам, амфибиотическим насекомым и др.) во многих отдельно взятых регионах.

Глава 4

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА, ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ HYDRADEPHAGA СЕВЕРО- ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

Краткая история вопроса. В Украине специальные исследования сезонных изменений видового состава Hydradephaga были проведены только в стоячих водоемах Черноморского заповедника [36]. Сведения о зимовке 5 видов плавунцов среднего течения Днепра приводит А.П. Крышталь [95]. В целом сезонные изменения видового состава Hydradephaga фауны Украины практически не изучены. Никаких данных о ЖЦ, особенностях зимовки и сезонной динамике численности и биомассы Hydradephaga СЗП в литературе нет.

Первые попытки оценить численность водных плотоядных жуков в водоемах Украины предпринимались В.Н. Граммой [38] и М.Ф. Мателешко [106], которые использовали для учета метод кошени гидробиологическим сачком и выражали численность в относительных единицах (в экз./пробу). Свои исследования В.Н. Грамма проводил на Левобережной Украине, а М.Ф. Мателешко – в Закарпатье.

Литературные данные о численности и биомассе Hydradephaga сопредельных с Украиной стран также немногочисленны. На территории России исследования количественных характеристик Hydradephaga в водоемах Урала и Западной Сибири были проведены П.Н. Петровым [131]. Описано распределение численности жуков по профилю мезотрофного озера. Кроме того, были изучены изменения биомассы Hydradephaga при переходе от зоны тундры к зоне тайги. Сезонную динамику численности плавунцов и толстоусов в водоемах г. Волгограда изучал О.Г. Брехов [18]. Сведения о сезонной динамике биомассы одного вида плавунцов из рода *Hydroporus* в соленом озере Горьком Курганской области России приведены в работе Н.К. Дексбах [41].

В СЗП специальные исследования количественных характеристик Hydradephaga не проводились, и только в работе И.А. Синегуба [145] по макрозообентосу дельты Дуная приведены данные о численности и биомассе 2 видов жуков (*P. caesus* и *A. sulcatus*).

Экзогенные и эндогенные причины сезонных изменений в таксоценозах Hydradephaga Проведенные исследования показали, что видовой состав и количественные характеристики Hydradephaga подвержены глубоким сезонным изменениям. Причины этих изменений в сообществах гидробионтов можно разделить на две большие группы: эндогенные и экзогенные. Эндогенные причины связаны с биологическими особенностями организмов и не зависят от внешних факторов. Так, летний минимум численности Hydradephaga, наблюдаемый в экосистемах

пересыхающих рек связан с тем, что в это время многие виды находятся на стадии куколки в почве, и поэтому отсутствуют в водоемах. Факторы внешней среды могут определять сроки прохождения метаморфоза и продолжительность наземной фазы ЖЦ, но сам факт выхода личинок на сушу обусловлен исключительно их физиологическими особенностями, которые не позволяют им окукливаться в водной среде. К основным эндогенным факторам сезонной динамики относятся различия в протекании ЖЦ и требованиях к среде обитания, предъявляемых разными видами жуков. Напротив, экзогенные причины связаны с изменениями условий существования организмов и не зависят от их биологии. Например, увеличение видового разнообразия и численности жуков в русловых биотопах рек и некоторых стоячих водоемах в конце апреля – начале мая связано только с изменением внешних условий, а именно с сокращением общей площади водных биотопов поймы при снижении уровня воды, что вызывает концентрацию *Hydradephaga* в оставшихся ВО. К первостепенным экзогенным факторам следует отнести периодические колебания уровня воды, изменения продолжительности светового дня и погодно-климатические условия, динамику численности кормовых организмов, смертность жуков от болезней и хищников.

Действуя совместно, эндогенные и экзогенные факторы приводят к сезонным колебаниям качественных и количественных характеристик водных плотоядных жуков, причем общая картина этих изменений зависит от типа ВО и условий конкретно взятого года. К наиболее динамичным ВБУ региона принадлежат пойменные экосистемы.

Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы *Hydradephaga* малых пересыхающих и низовий больших равнинных рек СЗП. Главная особенность поймы – периодические колебания уровня воды в реке и связанные с этим изменения условий существования организмов (в т.ч. и жуков) на приречных территориях и в придаточных водоемах. Именно паводковый режим, наличие двух резко отличающихся друг от друга фаз – «обводненного и осушенного аспектов» (терминология В.Н. Беклемишева [10]) придает пойменным экосистемам их характерный облик и определяет ряд ярко выраженных этапов сезонной сукцессии с присущими им маркерными видами.

Большие равнинные и малые пересыхающие реки существенно отличаются друг от друга по гидрологическому режиму, поэтому сроки наступления отдельных периодов и их продолжительность для этих двух типов водотоков часто не совпадают. По мнению А.В. Крылова [96], экосистемы малых рек представляют собой «раневые экотоны», в которых основная роль в формировании структурно-функциональной организации сообществ принадлежит резким изменениям условий среды в пространственном и временном аспектах (т.н. «нарушениям»). На

пересыхающих реках эти изменения выражены особенно сильно, т.к. в течение одного года их экосистемы проходят через несколько быстро сменяющих друг друга стадий от промерзания до дна (в годы с холодной зимой), до полного высыхания в жаркое лето, с последующим повторным наполнением водой осенью. Высокая скорость сукцессионных процессов при малой продолжительности отдельных этапов сезонной сукцессии, а также значительные отличия между начальным (промерзание) и конечным (пересыхание) состояниями экосистемы относятся к главным особенностям рассматриваемых водотоков и сильно отличают их от крупных равнинных рек (Днестр, Дунай и др.), в которых эти процессы растянуты во времени и протекают более плавно, а различия между крайними состояниями не столь значительны.

Для пересыхающих рек предложена следующая периодизация календарного года [58, 61]:

Ранневесенний период – от схода льда и образования разливов в конце февраля – начале марта до начала вегетации высшей водной растительности в конце марта – апреле, при продолжительности светового дня 10,9-12,3 ч. В годы с более мягкой зимой (например, в 2001 г.), когда река не замерзает полностью, началом ранневесеннего периода предложено считать прогрев воды до $+5 - +7^{\circ}\text{C}$, что происходит, обычно, во второй декаде февраля.

Весенний период – от начала вегетации высшей водной растительности в конце марта до снижения уровня воды в пойме и начала роста тростника и рогоза в конце апреля, световой день 12,4-14,2 ч, температура воды $12-15^{\circ}\text{C}$.

Поздневесенний период – конец апреля – май, высыхание разливов, вегетация тростника и рогоза, цветение ириса ложноаировидного, нормальный уровень воды в русле, световой день 14,3-15,4 ч, температура воды, как правило, превышает 15°C .

Летне-осенний период – обмеление русла, вплоть до полного его пересыхания, высыхание многих стоячих водоемов (июнь – начало октября). В июне на исследованных участках рек течение очень слабое или отсутствует, вода прогревается до $24-30^{\circ}\text{C}$, сильно разрастается полупогруженная растительность (*Carex* spp., *Typha* spp., *Phragmites* spp.), а также нитчатые водоросли. Позже (в конце июня – начале августа) русло реки вначале распадается на цепь луж, а затем полностью пересыхает (конец июля – сентябрь).

Осенне-зимний период – от повторного наполнения русла в сентябре – ноябре, до ледостава в декабре – середине февраля.

В ранневесенний период количество видов Hydradephaga определяется погодными условиями предшествующей зимы. В годы с мягкой зимой реки не промерзают до дна, и видовой состав жуков в начале весны бывает довольно богатым. Так, в конце февраля – начале марта 2001

г. в бассейне р. Тилигул наибольшее количество видов (37) отмечалось в разливах реки, в русловых биотопах было собрано 26 видов, а в стоячих водоемах – 24. Большую часть населения всех станций в этот период составляли виды, зимующие в воде в активном состоянии (*H. zacharenkoï*, *H. planus*, *A. bipustulatus*, *C. fuscus*, *A. sulcatus*, *D. dimidiatus* и др.). Только в это время встречается *H. fulvicollis*. Ранняя весна – время наибольшей численности имаго *H. planus* и видов рода *Dytiscus*, особенно значительные скопления они образуют в зарослях отмершей осоки, что можно объяснить поиском подходящего субстрата для откладки яиц (см. Главу 3).

В годы с холодной зимой (2006), когда реки промерзают до дна, видовой состав Hydradephaga в ранневесенний период бывает сильно обедненным. Так, в конце февраля 2006 г. в русловых биотопах и разливах приустьевом участка р. Большой Куяльник было обнаружено только 2 вида жуков: *H. planus* и *A. labiatus*. Позже (в первую декаду марта) здесь же отмечено по 6 видов Hydradephaga (*H. planus*, *A. labiatus*, *C. fuscus*, *D. dimidiatus*, *D. circumflexus*, *C. lateralimarginalis* в русле и *A. bipustulatus*, *A. conspersus*, *A. labiatus*, *C. fuscus*, *D. dimidiatus*, *D. circumflexus* в разливах). Во вторую декаду марта водоемы в карьерах освободились ото льда, и вода в них прогрелась до 10°C, здесь было отмечено 8 видов водных плотоядных жуков (*N. clavicornis*, *N. crassicornis*, *H. planus*, *H. angustatus*, *H. inaequalis*, *H. impressopunctatus*, *G. bilineatus*, *A. labiatus*). В разливах реки в это время наблюдался сходный видовой состав, а в русле он был значительно беднее (4 вида), что связано с увеличением скорости течения и более низкой (по сравнению другими биотопами) температурой воды (8,5°C). Таким образом, промерзание реки ввергает по крайней мере часть ее биоты в стрессовое состояние, из которого она выходит по мере прогрева воды.

В ранневесенний период 2007 г. в р. Тилигул и Большой Куяльник значения количественных характеристик Hydradephaga были очень низкими (Табл. 13).

Таблица 13

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga пересыхающих рек в ранневесенний период 2007 г.

Семейства	р. Тилигул				р. Большой Куяльник			
	Русло		Разливы		Русло		Разливы и стоячие водоемы	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Haliplidae, imago	0,00	0,00	0,04	0,10	0,43	0,86	0,14	0,31
Noteridae, imago	0,50	2,17	0,09	0,43	0,00	0,00	0,21	1,66
Dytiscidae, imago	0,17	0,17	0,47	2,28	0,00	0,00	0,29	37,96
Dytiscidae, larvae	0,00	0,00	0,04	1,09	0,14	2,57	0,06	2,03
Суммарные величины	0,67	2,33	0,64	3,90	0,57	3,42	0,70	41,97

В различных биотопах р. Тилигул численность жуков колебалась от 0,30 до 1,10 экз./м², биомасса от 2,30 до 4,62 мг/м². В разливах реки основу численности составлял *G. bilineatus*, в русловых станциях *N. crassicornis* и *N. clavicornis*. По биомассе в разливах доминировали *A. labiatus* и личинки *Ilybius spp.*, в русле – толстоусы. Эти же организмы доминировали и по индексу плотности ($D=1,04$, $0,85$ и $1,0$ соответственно). В р. Большой Куяльник значения общей численности жуков приближались к таковым р. Тилигул, однако биомасса здесь была значительно выше ($3,43 - 95,52$ мг/м²). В русле реки по численности преобладал *H. zacharenkoi*, а по биомассе и индексу плотности – личинки *Ilybius spp.* ($D=1,13$). В разливах р. Большой Куяльник и близлежащих стоячих водоемах по численности доминировали Noteridae, *H. zacharenkoi* и *A. labiatus*, по биомассе и индексу плотности – *D. dimidiatus* ($D=5,57$).

В весенний период количество видов жуков быстро возрастает, что можно объяснить увеличением продолжительности светового дня и повышением температуры воды. В это время пробуждаются от зимовки виды родов *Hydraticus*, *Graphoderus* и *Rhantus*, а также некоторые Haliplidae (*H. obliquus*, *H. immaculatus*, *H. variegatus* и, особенно, *H. furcatus*, который встречается с середины марта по конец мая). Еще один характерный вид весеннего периода – *P. lineatus*, как правило малочисленный в остальные сезоны. Наиболее значительные изменения в рассматриваемый период происходят в населении разливов и стоячих водоемов. В первых числах апреля 2006 г. в разливах р. Большой Куяльник был отмечен 21 вид Hydradephaga, т.е. почти в 3 раза больше, чем во вторую декаду марта. В стоячих водоемах в это же время видовой состав водных Adephega стал в 2 раза богаче (16 видов). Такое быстрое увеличение видового разнообразия жуков в этих биотопах можно объяснить их хорошим прогревом в светлое время суток (до 12-19°C) и вегетацией водорослей и высших водных растений.

В дальнейшем темпы увеличения числа видов Hydradephaga снижаются (09.04.2006 в разливах отмечено 24 вида, в стоячих водоемах – 23). В связи с более медленным прогревом русловых станций, резкое увеличение видового разнообразия жуков здесь происходит на неделю позже, чем в разливах и временных водоемах. В период со 2 по 9 апреля 2006 года число видов Hydradephaga в русле р. Большой Куяльник увеличилось в 3 раза, с 7 до 21 вида, появилось много лимнофилов (*N. crassicornis*, *N. clavicornis*, *H. angustatus*, *H. impressopunctatus*, *H. parallelogrammus*, *H. inaequalis*, *H. geminus*, *B. nasutus*, *L. minutus*, *R. bistriatus*, *G. cinereus*).

Сравнение данных, полученных в апреле 2006 года на р. Большой Куяльник с результатами исследований, проведенных на р. Тилигул весной 2001 года показало, что после зимнего промерзания реки весенний «скачок» видового разнообразия жуков в разливах и стоячих водоемах

отодвигается на 7-14 дней, а в русловых биотопах – даже на 15-20 дней. Многие виды, которые в годы с мягкой зимой активны круглогодично (*P. caesus*, *H. zacharenkoi*, *H. parallelogrammus*, *R. suturalis*, *A. sulcatus* и др.) после промерзания реки появляются лишь в апреле. Вертячка *G. distinctus* и плавунцы *B. nasutus*, *R. frontalis* и *A. canaliculatus*, в 2001 году регистрировалась с начала марта, а в 2006 – только со 2 апреля. В конце весеннего периода (22 и 29.04.2006) во временных водоемах в долине Большого Куяльника был отмечен редкий вид вертячек *G. suffriani*.

В весенний период 2007 г. в разливах обеих рассматриваемых рек, близлежащих стоячих водоемах и русловых станциях р. Тилигул произошло резкое увеличение количественных характеристик Hydradephaga. В русловых станциях Большого Куяльника численность и биомасса изменились не столь сильно (Табл. 14).

Таблица 14

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga пересыхающих рек в весенний период 2007 г.

Семейства	р. Тилигул				р. Большой Куяльник			
	Русло		Разливы		Русло		Разливы и стоячие водоемы	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Haliplidae, imago	0,33	0,93	0,20	0,64	0,00	0,00	0,36	0,96
Gyrinidae, imago	0,00	0,00	0,17	1,73	0,00	0,00	0,54	5,15
Noteridae, imago	1,87	8,73	1,73	7,96	0,00	0,00	0,33	2,63
Dytiscidae, imago	0,20	15,60	4,63	37,42	0,53	5,33	3,52	95,98
Dytiscidae, larvae	0,00	0,00	0,07	2,20	0,00	0,00	0,34	23,48
Суммарные величины	2,40	25,26	6,80	49,95	0,53	5,33	5,09	128,21

Из таблицы видно, что значения общей численности жуков в разливах сравниваемых рек почти не отличались, однако биомасса Hydradephaga в р. Большой Куяльник была гораздо выше, чем в р. Тилигул, что связано с лучшей представленностью здесь крупных и средних видов плавунцов, а также их личинок старших возрастов. Ускоренное (по сравнению с Тилигулом) развитие последних объясняется хорошим прогревом воды вследствие ее низкого уровня и почти полного отсутствия течения.

В русловых станциях р. Тилигул по численности доминировал *N. crassicornis*, по биомассе *G. cinereus*. Эти же виды демонстрировали наибольшие значения D (2,49 и 3,90 соответственно). В разливах этой реки основу численности составлял *B. unistriatus*, субдоминантами по численности выступали *N. crassicornis*, *G. bilineatus*, *H. impressopunctatus* и *H. inaequalis*. Основу биомассы Hydradephaga в разливах формировали *L. haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787) а также представители родов *Rhantus* и *Hydaticus*. По индексу плотности доминировали *N. crassicornis* (D=2,49), *H.*

impressopunctatus (D=2,56), *L. haemorrhoidalis* (D=3,03) и *R. frontalis* (D=3,56). В русловых биотопах р. Большой Куяльник по численности преобладал *G. bilineatus*, а по биомассе и индексу плотности – *R. frontalis* (D=2,15). В разливах и стоячих водоемах наибольшей численности достигал *G. bilineatus*, основа биомассы здесь приходилась на крупных и средних плавунцов и их личинок (*C. fuscus*, виды родов *Rhantus*, *Ilybius*, *A. canaliculatus*, *C. lateralimarginalis*). Наибольшими значениями D в этих биотопах обладали *A. canaliculatus* (4,45), и *C. lateralimarginalis* (7,11).

Характерная особенность поздневесеннего периода – выход из куколок и появление в водоемах имаго *A. fuscipennis*, а также пробуждение от зимовки *H. grammicus* и видов рода *Ilybius*. В 2006 году на р. Большой Куяльник в это же время пробудился от зимовки вид плавунчиков *H. maculatus*, хотя в 2000-2001 и 2008 гг. на р. Тилигул этот вид появлялся значительно раньше – со второй декады марта. С конца апреля до второй декады мая население Hydradephaga разливов и стоячих водоемов незначительно обогащается за счет вышеперечисленных поздневесенних форм. Во второй-третьей декаде мая разливы и небольшие пойменные водоемы полностью высыхают, и обитавшие в них жуки переселяются в русловые станции рек и оставшиеся стоячие водоемы. Так, 20 мая 2006 года в русловых станциях р. Большой Куяльник и близлежащих водоемах было отмечено максимальное для этого года и типа ВО число видов Hydradephaga (соответственно 29 и 34).

В последующем, уровень воды в русле реки сильно снижается, течение практически прекращается, а погруженная водная растительность на некоторых участках начинает отмирать, что приводит к обеднению населения водных плотоядных жуков. Сходные изменения происходят и в стоячих водоемах (Рис. 8).

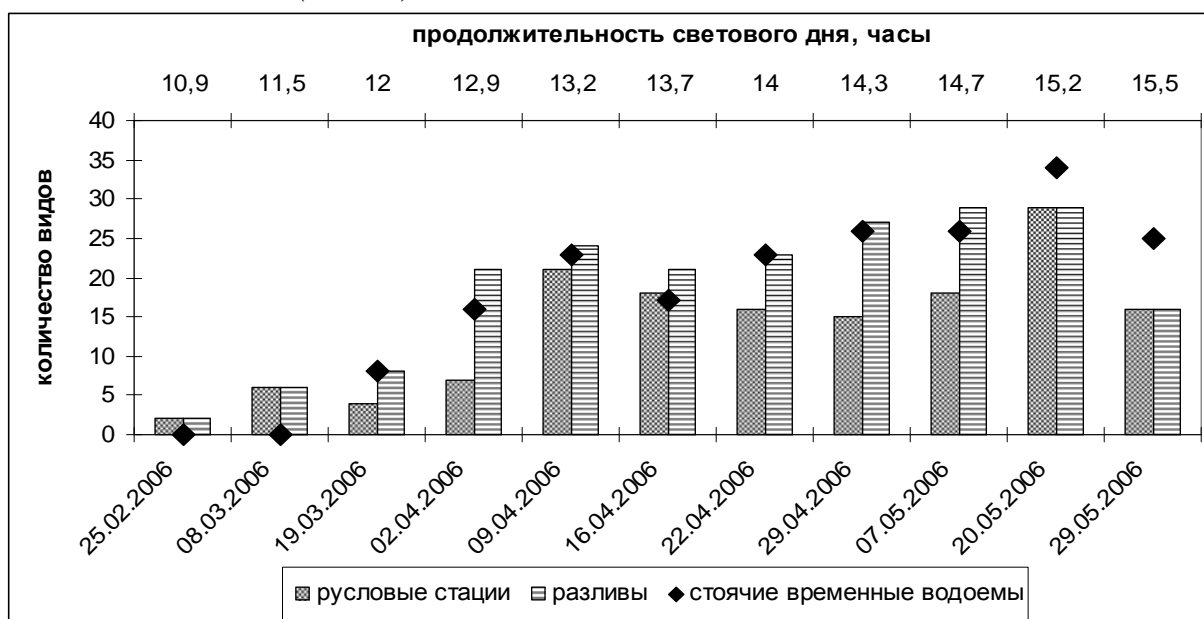


Рис. 8. Изменения количества видов Hydradephaga в низовьях р. Большой Куяльник весной 2006 г.

В мае 2007 г. р. Большой Куяльник пересохла. В р. Тилигул в это время уровень воды снизился почти вдвое, сильно уменьшилась скорость течения. В оставшихся участках разливов по численности доминировал плавунец *H. inaequalis*, по биомассе и индексу плотности – *H. inaequalis* и *H. impressopunctatus* (для обоих видов $D=1,91$). Наибольшие значения численности и биомассы Hydradephaga были отмечены в русловых станциях реки и пойменных лужах, причем в последних по обоим показателям доминировали плавунцы (*B. nasutus*, *H. decoratus*, *H. inaequalis*, *H. impressopunctatus*, *G. bilineatus*, *L. poecilus*), тогда как в русловых станциях по численности незначительно преобладали толстоусы (Табл. 15), а по биомассе и индексу плотности – плавунцы (*C. lateralimarginalis*, $D=12,75$).

Таблица 15

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga пересыхающей р. Тилигул в поздневесенний период 2007 г.

Семейства	Русло		Разливы		Пойменные лужи	
	N	B	N	B	N	B
Haliplidae, imago	1,04	2,66	0,50	1,00	2,82	5,64
Haliplidae, larvae	0,17	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00
Noteridae, imago	17,74	52,55	0,50	1,67	4,62	22,56
Dytiscidae, imago	14,26	216,91	2,17	8,50	18,97	84,10
Dytiscidae, larvae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,26	4,62
Суммарные величины	33,21	272,45	3,17	11,17	26,67	116,92

Резкое снижение общей численности и биомассы Hydradephaga в разливах объясняется их пересыханием, при этом обитавшие здесь жуки переселяются в русловые биотопы реки и пойменные водоемы. Это явление, уже описанное выше на качественном уровне, получило здесь количественную оценку.

Летом и в начале осени в более глубоких местах русла, где сохраняется течение, видовой состав жуков мало отличается от поздневесеннего, его основу составляют лимнофильные формы (*P. caesus*, *N. clavicornis*, *N. crassicornis*, *H. angustatus*, *H. planus*, *B. nasutus*, *H. geminus*, *L. minutus*, *L. poecilus*, *I. obscurus*, *I. similis*, *I. fuliginosus*, *C. fuscus*, *R. suturalis*, *H. transversalis*, *G. cinereus*). К концу июня временные водоемы в карьерах высыхают, но в русловых станциях реки и глубоких карьерных водоемах вода сохраняется еще довольно долго, и жуки обитают в них вплоть до полного высыхания, что в разные годы бывает в июле – сентябре. Вдали от больших рек и крупных стоячих водоемов роль пересыхающих рек и родников как резерватов биоразнообразия водных и околородных организмов в степной зоне особенно велика.

В летний период 2007 г. в р. Тилигул вначале прекратилось течение, затем река распалась на цепь луж, а в августе полностью пересохла, вода осталась лишь в наиболее глубоких придаточных водоемах,

расположенных в прирусловых песчаных карьерах. Численность Hydradephaga волнообразно изменялась с июня по август, а биомасса в это время непрерывно возрастала (Табл. 16).

Таблица 16
Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga пересыхающей р. Тилигул в летний период 2007 г.

Семейства	Остаточные водоемы русла				Водоемы в карьерах	
	Июнь		Июль		Август	
	N	B	N	B	N	B
Halplidae, imago	0,39	1,24	2,70	6,30	0,00	0,00
Noteridae, imago	0,50	1,75	0,25	1,00	0,00	0,00
Dytiscidae, imago	1,27	174,70	18,98	944,68	2,03	1232,81
Dytiscidae, larvae	0,81	120,61	0,00	0,00	0,00	0,00
Суммарные величины	2,97	298,30	21,93	951,98	2,03	1232,81

В июне наибольшей численности достигали личинки *C. lateralimarginalis*, хотя суммарная численность имаго плавунцов была большей. По биомассе и по индексу плотности ($D=10,59$) доминировали имаго *D. dimidiatus*. В июле и августе основу численности формировали недавно вышедшие из куколок имаго мелких видов плавунцов *H. inaequalis* и *P. lineatus*. По биомассе и индексу плотности в эти месяцы доминировали крупные плавунцы *C. lateralimarginalis* и *D. dimidiatus* ($D=23,33$ и $18,6$ соответственно).

Осенью (как правило, в октябре, реже в сентябре) происходит повторное наполнение русел пересыхающих рек и некоторых стоячих водоемов, однако видовой состав Hydradephaga остается довольно бедным. Как и летом, в таксоценозах преобладают лимнофильные формы (*H. inaequalis*, *C. fuscus*, *H. transversalis*). Характерная особенность осеннего периода – массовый выход из куколок имаго *A. labiatus* и *C. lateralimarginalis*. В третью декаду октября – первую декаду ноября плавунцы *I. obscurus*, *I. similis*, *I. fuliginosus*, *I. subaeneus*, *R. bistriatus*, *R. latitans*, *H. transversalis* и *H. seminiger* покидают водоемы и залегают на зимовку под камнями, мхом, в почве, лесной подстилке и трухлявой древесине. Жуки занимают любые доступные укрытия, не отдавая предпочтения какому-либо определенному субстрату или виду убежищ. Виды, зимующие на дне водоемов в пассивном состоянии (*I. fenestratus*, *C. lateralimarginalis*), устраиваются на зимовку несколько позже – во второй-третьей декаде ноября. В декабре 2000 г., перед ледоставом, в русловых биотопах р. Тилигул были отмечены только виды, зимующие в воде в активном состоянии (*H. zacharenkoi*, *P. caesus*, *N. crassicornis*, *N. clavicornis*, *H. planus*, *H. impressopunctatus*, *H. parallelogrammus*, *G. bilineatus*, *H. geminus*, *H. ovatus*, *L. minutus*, *L. poecilus*, *L. haemorrhoidalis*,

A. undulatus, *A. labiatus*, *A. bipustulatus*, *C. fuscus*, *R. suturalis*, *D. dimidiatus*, *A. sulcatus*).

В осенний период 2007 г русло р. Тилигул наполнилось повторно, однако вода в нем была стоячей. Русло р. Большой Куяльник в это время оставалась безводным. В сентябре в русловых биотопах р. Тилигул было отмечено массовое размножение плавунцов *H. geminus*, *H. impressopunctatus*, *G. cinereus* и *H. transversalis*, личинки которых в это время составляли основу численности Hydradephaga. В формировании биомассы значительную роль играли также имаго *C. lateralimarginalis*. По индексу плотности доминировали личинки *G. cinereus* (D=7,38) и имаго *C. lateralimarginalis* (D=9,17). В октябре количественные характеристики водных плотоядных жуков увеличились примерно вдвое (Табл. 17), основу численности составляли личинки плавунцов рода *Ilybius*, *C. fuscus* и *R. suturalis*. Биомассу Hydradephaga практически в равных долях формировали личинки вышеперечисленных видов и *G. cinereus*, а также недавно вышедшие имаго *H. transversalis*, *G. cinereus* и *G. austriacus*.

Таблица 17

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga пересыхающей р. Тилигул в осенний период 2007 г.

Семейства	Русловые станции			
	Сентябрь		Октябрь	
	N	B	N	B
Haliplidae, imago	2,30	5,80	0,40	1,60
Haliplidae, larvae	0,00	0,00	0,18	0,66
Dytiscidae, imago	1,76	132,92	3,93	273,67
Dytiscidae, larvae	8,40	105,05	25,27	262,31
Суммарные величины	12,46	243,77	29,78	538,23

По индексу плотности в это время доминировали имаго *G. cinereus* (D=13,46), личинки *C. fuscus* (D=10,15) и *R. suturalis* (D=10,17).

Таким образом, изменения видового состава, численности и биомассы водных Aderphaga в различных ВО бассейнов пересыхающих рек происходят не одновременно. В разливах и стоячих водоемах в конце марта – начале апреля наблюдается резкое увеличение видового разнообразия жуков. В русловых биотопах это происходит на 7-10 сут. позже, что объясняется высокой скоростью течения и относительно большой (до 1-1,5 м) глубиной, благодаря чему вода здесь прогревается гораздо медленнее.

В годы с холодной зимой (2006) видовой состав Hydradephaga в начале весны бывает сильно обедненным. Зимнее промерзание реки вызывает задержку появления многих видов на 2-5 недель по сравнению с более теплыми годами (2001), когда часть видов остаются активными на протяжении всей зимы.

Наиболее богатый видовой состав жуков во всех биотопах пересыхающих рек наблюдается во время весеннего паводка и сразу после него, в период с середины апреля по конец мая. Летом, осенью и зимой количество видов жуков сильно сокращается, в это время в их таксоценозах преобладают высокопластичные лимнофильные формы.

Для пересыхающих рек характерно волнообразное изменение численности и биомассы водных жуков с несколькими сезонными максимумами и минимумами значений (Рис. 9).

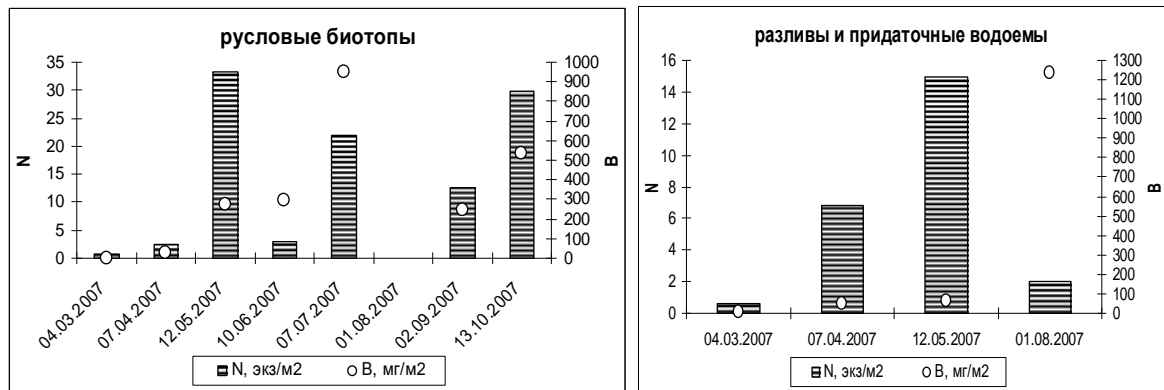


Рис. 9. Сезонная динамика численности и биомассы Hydradephaga нижнего течения р. Тилигул в 2007 г.

Ранневесенний минимум численности и биомассы жуков в пересыхающих реках связан с тем, что многие виды в это время еще не пробудились от зимовки. За ним следует весенний максимум, когда большинство видов пробуждаются от зимовки и приступают к размножению.

При переходе от поздней весны к лету многие виды жуков проходят стадию куколки и поэтому отсутствуют в водоемах. В июле выход имаго из куколок обуславливает летний максимум количественных характеристик. В августе численность жуков опять резко сокращается в связи с пересыханием большинства водоемов. Осенью в рассматриваемых реках наблюдается увеличение численности и биомассы Hydradephaga, связанное как с выходом имаго из куколок, так и с размножением ряда видов (*H. impressopunctatus*, *R. suturalis*, *Ilybius spp.* и некоторых других).

Гидрологический режим больших рек сильно отличается от такового рассмотренных выше пересыхающих водотоков, поэтому сезонные изменения в таксоценозах Hydradephaga здесь протекают иначе. Колебания уровня воды и связанные с ними сукцессионные процессы в экосистемах крупных рек растянуты во времени и протекают более плавно, а различия между отдельными состояниями не столь значительны. Практически не выражен поздневесенний период. В некоторые годы (2001, 2005, 2006, 2008) здесь наблюдаются высокие и продолжительные летние паводки, что также радикально отличает большие реки от пересыхающих водотоков.

Вместе эти особенности заставляют принять для больших равнинных рек иную периодизацию календарного года.

Ранневесенний период (вторая декада февраля – вторая декада марта). Характеризуется незначительным повышением уровня воды в реке и образованием большого количества временных водоемов с талой и дождевой водой.

Весенний период (третья декада марта – третья декада мая) характеризуется значительным повышением уровня воды в реке, затоплением береговых территорий и началом активной вегетации водной растительности.

Летний период (июнь-август) характеризуется снижением уровня воды в реке, высыханием разливов и многих пойменных водоемов в годы с жарким и сухим летом (2003, 2007). В многоводные годы (2001, 2005, 2006, 2008) в июне – июле наблюдается высокий уровень воды, разливы и пойменные водоемы при этом не пересыхают, граница весеннего и летнего периодов в таком случае практически не заметна.

Осенний период (сентябрь-ноябрь) характеризуется, как правило, низким уровнем воды в реке, медленным течением в русловых стациях и протоках, а также прекращением вегетации водной растительности. После дождей в середине осени наполняются водой некоторые пойменные водоемы, количество местообитаний, пригодных для жизни жуков увеличивается, и возникает ситуация, сходная с ранневесенней.

Зимний период (конец ноября – конец февраля). Характеризуется низким или нормальным уровнем воды в русле, в холодные годы (2006) – образованием ледового покрова. В более теплые годы русло реки может оставаться открытым на протяжении всей зимы или замерзнуть на непродолжительное время. Стоячие водоемы замерзают почти ежегодно.

В ранневесенний период во всех биотопах дельты Днестра наблюдается бедный видовой состав *Hydradephaga*, что можно объяснить низкой температурой воды и отсутствием растительности. Только в это время были отмечены *H. fulvicollis*, *H. pubescens* и *D. circumcinctus*. Важная особенность ранневесеннего периода в экосистемах крупных рек – пробуждение от зимовки *R. grapii*, *R. latitans*, *H. transversalis*, *H. seminiger* и, особенно, видов рода *Ilybius*, которые в других ВБУ региона появляются обычно лишь в апреле (*Rhantus*, *Hydaticus*) и в мае (*Ilybius*). Такое раннее появление этих жуков в водоемах плавней Днестра связано с тем, что разливающаяся река затапливает их зимовочные укрытия в лесной подстилке и древесной трухе.

В марте 2007 г. на различных станциях в дельте Днестра численность *Hydradephaga* колебалась от 0,10 до 6,55 экз./м³, биомасса – от 0,90 до 31,75 мг/м³. Во всех исследованных биотопах по численности и биомассе доминировали *Noteridae* (Табл. 18). По индексу плотности доминировали *N. crassicornis* (D=2,54) и *A. undulatus* (D=2,30).

Таблица 18

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga дельты Днестра в ранневесенний период 2007 г.

Семейства	Русловые биотопы		Пойменные водоемы и плавни	
	N	B	N	B
Haliplidae, imago	0,00	0,00	0,54	1,91
Haliplidae, larvae	0,00	0,00	0,05	0,19
Noteridae, imago	0,67	4,67	3,13	14,51
Dytiscidae, imago	0,13	1,33	0,60	7,41
Суммарные величины	0,80	6,00	4,32	24,03

Из таблицы видно, что количественные характеристики водных плотоядных жуков в плавнях и пойменных водоемах более чем в 4 раза превышали таковые в русловых биотопах. Это можно объяснить более низкой температурой воды в русле реки (4-6°C, тогда как в стоячих ВО – 7-9°C, а в наиболее мелководных местах в полдень даже до 12°C) и малым количеством макрофитов, кроме тростника, заросли которого плохо заселяются видами Hydradephaga (см. выше).

В весенний период в плавнях Днестра наблюдается максимальное разнообразие видов Hydradephaga, у большинства из них это период спаривания и откладки яиц. Как и в экосистемах пересыхающих рек, для этого времени характерен *H. furcatus*, который не регистрировался позже конца мая. Подъем уровня воды способствует повышению скорости течения в протоках, русловых стациях и разливах реки, что выравнивает условия среды в этих биотопах и обуславливает относительно однородное распределение водных плотоядных жуков, прежде всего реофильных форм, инундантофилов и ряда лимнофилов. Так, во всех биотопах в это время встречаются *P. caesus*, *H. ruficollis*, *H. heydeni*, *H. fluviatilis*, *H. immaculatus*, *P. lineatus*, *H. ovatus*, *A. undulatus*, *A. labiatus*, *I. fenestratus*, *R. frontalis*, *R. latitans*, *C. fuscus*, *D. dimidiatus*, *C. lateralimarginalis*. В стоячих пойменных водоемах, которых в весенний период становится еще больше за счет просачивания речной воды через почву в различные низменности, развиваются лимнофилы *H. inaequalis*, *I. subaeneus*, *I. quadriguttatus*, *I. similis*, *A. canaliculatus*, *A. sulcatus*).

В весенний период 2007 г. во всех биотопах дельты наблюдалось значительное увеличение количественных характеристик Hydradephaga. В апреле в пойменных водоемах и плавнях по численности, биомассе и индексу плотности доминировал *N. crassicornis* (D=7,20). В мае в русловых стациях реки основу численности составляли имаго *H. fluviatilis*, по биомассе и индексу плотности преобладал *C. lateralimarginalis* (D=16,93). В пойменных водоемах и плавнях в это время наблюдалось сокращение численности Hydradephaga, в особенности толстоусов и плавунчиков. Руководящая роль в формировании количественных показателей

постепенно переходила к плавунцам, таким как *H. ovatus* и *R. latitans* (Табл. 19).

Таблица 19

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga дельты Днестра в весенний период 2007 г.

Семейства	Апрель		Май			
	Пойменные водоемы и плавни		Русловые биотопы		Пойменные водоемы и плавни	
	N	B	N	B	N	B
Haliplidae, imago	3,11	9,40	7,60	10,40	0,90	3,80
Noteridae, imago	12,95	60,09	0,00	0,00	2,00	8,40
Dytiscidae, imago	2,77	65,02	0,40	288,13	1,90	42,75
Gyrinidae, imago	0,13	1,67	0,00	0,00	0,00	0,00
Суммарные величины	18,96	136,18	8,00	298,53	4,80	54,95

В летний период в годы со средней или низкой водностью (2002, 2004, 2007, 2008 гг.) в связи с падением уровня воды наблюдается сокращение количества мест пригодных для жизни Hydradephaga, что приводит к частичному обеднению их видового состава. В многоводные годы (2001, 2005, 2006 гг.) июле наступал летний паводок, и возникала ситуация сходная с весенней. В эти годы некоторые виды успевали дать 2 генерации (*R. latitans*, *A. labiatus*). Именно во время летнего паводка 2001 и 2006 года были собраны редкие для нижнего Днестра *H. zacharenkoii* и *G. raykulli*. Если же летний разлив реки не происходит, видовой состав водных плотоядных жуков к августу беднеет, часть из них закапываются в грунт высыхающих водоемов и остаются там до весны или до осенних дождей.

В летний период 2007 г. в дельте Днестра наблюдалось снижение количественных показателей развития Hydradephaga. В июне в русловых стациях реки основу численности составляли личинки плавунчиков *P. caesus* и *H. fluviatilis*, по биомассе и индексу плотности доминировали имаго *C. lateralimarginalis* (D=13,72). В пойменных водоемах по численности преобладали имаго *H. inaequalis*, по биомассе и индексу плотности – личинки *C. lateralimarginalis* (D=4,90). В июле в русловых стациях реки численность и биомасса Hydradephaga сильно уменьшились. Снижение численности связано с выходом доминировавших в июне личинок плавунчиков на сушу для окукливания. В пойменных водоемах в это время появилось большое количество неокрепших имаго *H. inaequalis*, *P. lineatus* и *L. roecilus*, что обусловило почти семикратное увеличение общей численности жуков (Табл. 20). Основу биомассы здесь формировали имаго *C. lateralimarginalis*, они же доминировали по индексу плотности (D=15,03).

Таблица 20

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga дельты Днестра в летний период 2007 г.

Семейства	Июнь				Июль			
	Русловые станции		Пойменные водоемы		Русловые станции		Пойменные водоемы	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Haliplidae, imago	1,00	3,20	0,10	0,40	0,30	0,60	0,80	2,20
Haliplidae, larvae	4,62	12,19	0,00	0,00	1,20	1,00	0,00	0,00
Noteridae, imago	0,00	0,00	0,20	1,00	0,00	0,00	0,60	2,40
Dytiscidae, imago	0,17	376,67	0,80	4,20	0,10	0,40	6,50	240,30
Dytiscidae, larvae	1,58	4,69	0,10	24,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Суммарные величины	7,37	396,75	1,20	29,60	1,60	2,00	7,90	244,90

В августе рассматриваемые пойменные водоемы полностью пересохли, сильно снизился уровень воды в русле реки, на отдельных участках отмечалось отмирание водной и полупогруженной растительности. Такие неблагоприятные условия среды, в сочетании с прохождением в это время наземной куколочной стадии у многих видов жуков привели к очень сильному снижению количественных характеристик Hydradephaga. 3.08.2007 в количественных пробах жуки отсутствовали, а в качественных пробах, любезно предоставленных А.В. Мартыновым, были обнаружены лишь единичные экземпляры.

В осенний период после сильных дождей повторно наполняются водой некоторые пойменные водоемы, количество подходящих для жуков местообитаний повышается, и возникает ситуация, сходная с ранневесенней. В сентябре – начале октября в русловых биотопах Днестра наблюдается наибольшее для них число видов жуков, что связано с концентрацией на прибрежных мелководьях выходящих из куколок жуков, в частности плавунчиков (*H. ruficollis*, *H. fluviatilis*) и вертячек (*G. natator*, *G. substriatus*, *G. distinctus*, *G. caspius*, *G. suffriani*). Вертячки образуют скопления из 10-100 особей на слабом течении вблизи крутых берегов в тени нависающих деревьев или в разреженных зарослях полупогруженной растительности. В конце сентября - начале октября наблюдается выход из куколок *C. lateralimarginalis*; покинувшие почву жуки скапливаются в протоках и пойменных водоемах среди зарослей осоки и других растений на глубине 0,3-1,0 м. Во второй-третьей декаде октября виды родов *Ilybius* (кроме *I. fenestratus*), *Rhantus* (кроме *R. suturalis*) и *Hydaticus* покидают водоемы и залегают на зимовку в лесную подстилку или в трухлявую древесину.

В осенний период 2007 года в дельте Днестра наблюдалось незначительное повышение уровня воды (сентябрь) и повторное наполнение пойменных водоемов (октябрь). В сентябре в русловых

биотопах реки были отмечены имаго *H. fluviatilis*, достигавшие численности 1,3 экз./м² при биомассе 2,8 мг/м² (Табл. 21).

Таблица 21

Численность (N, экз./м²) и биомасса (B, мг/м²) семейств Hydradephaga дельты Днестра в осенний период 2007 г.

Семейства	Сентябрь		Октябрь	
	Русловые станции		Пойменные водоемы	
	N	B	N	B
Haliplidae, imago	1,30	2,80	0,50	2,50
Dytiscidae, imago	0,00	0,00	6,08	609,67
Dytiscidae, larvae	0,00	0,00	0,25	8,75
Суммарные величины	1,30	2,80	6,83	620,92

В октябре в русле реки пробы не отбирались по техническим причинам. В пойменных водоемах в это время по численности доминировали имаго *P. lineatus* (до 11,75 экз./м²) по биомассе и индексу плотности – имаго *C. lateralimarginalis* (B до 1490,00 мг/м², D=24,32). Высокая численность первого вида примечательна, т.к. в другие годы он встречался преимущественно в марте-апреле. Осенний максимум численности *P. lineatus* в 2007 году связан с необычайной маловодностью и жарким летом этого года, в результате чего развитие его личинок проходило очень быстро и с весны до осени в некоторых водоемах успело смениться до 3 поколений.

Таким образом, сезонные изменения количественных характеристик Hydradephaga в больших реках протекают иначе, чем в пересыхающих реках (Рис. 10).

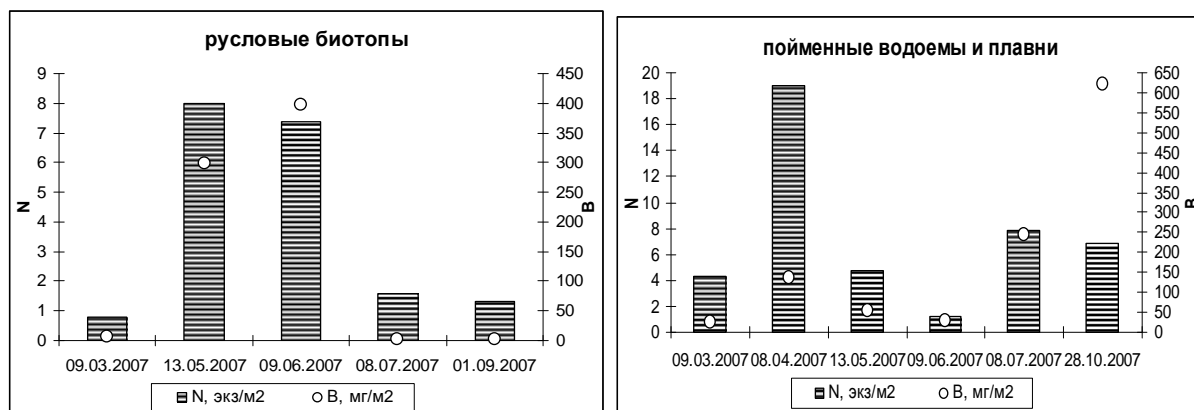


Рис. 10. Сезонная динамика численности и биомассы Hydradephaga дельты Днестра в 2007 г.

Как следует из рисунка, в русловых биотопах Днестра в течение года наблюдаются 2 сезонных максимума численности и биомассы жуков: весенний (в мае) и летний (в июне). Необходимо отметить, что в пойменных водоемах и плавнях в это же время отмечены минимальные

значения количественных показателей. Максимум численности жуков в этих ВО отмечен в апреле и связан с массовым пробуждением *Hydradephaga* от зимовки. Наибольшая биомасса жуков в пойменных водоемах отмечена в октябре и обусловлена массовым выходом из куколок имаго крупного вида плавунцов *C. lateralimarginalis*.

Отличия сезонной динамики численности и биомассы *Hydradephaga* больших равнинных и малых пересыхающих рек заключаются в несовпадении летнего максимума значений этих показателей. В русловых биотопах Днестра он наблюдается в июне, а в р. Тилигул – в июле (см. выше).

Наряду с динамикой видового состава и количественных характеристик представляют интерес также сезонные изменения структурной организации таксоценозов *Hydradephaga* различных ВО дельты Днестра (Рис. 11).

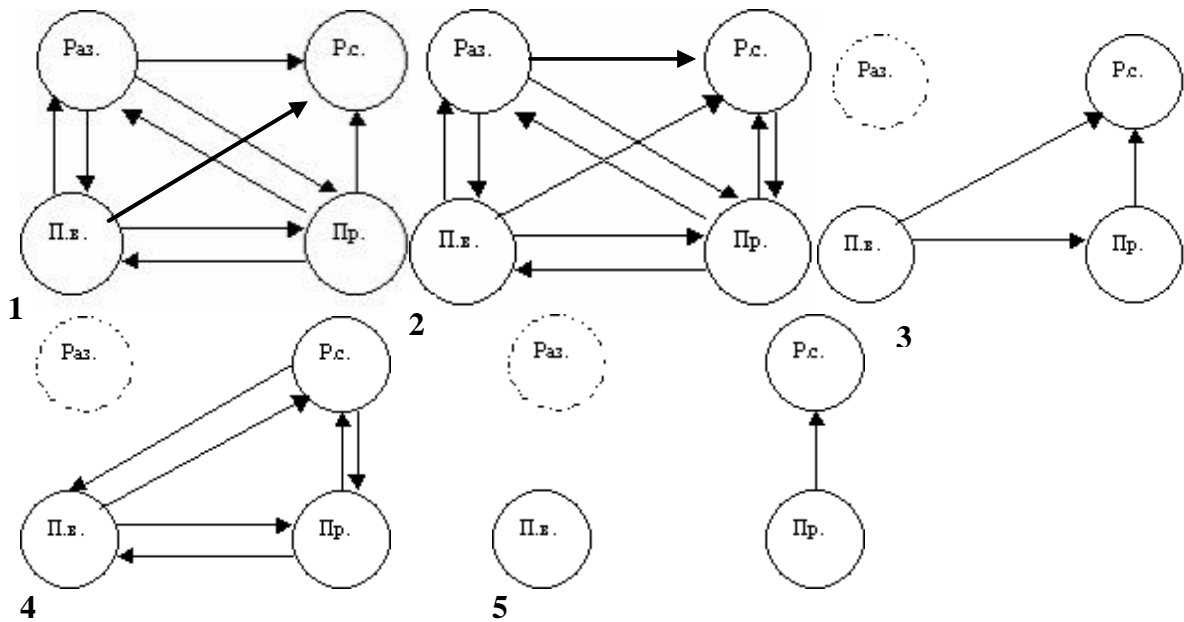


Рис. 11. Сезонные изменения структурной организации таксоценозов *Hydradephaga* больших рек СЗП на примере дельты Днестра: 1 – ранневесенний период (порог $W=55\%$), 2 – весенний период (порог $W=55\%$), 3 – летний период в маловодный год (порог $W=80\%$), 4 – осенний период (сентябрь – октябрь, порог $W=60\%$), 5 – осенний период (ноябрь, порог $W=100\%$). Обозначения биотопов: Раз. – разливы, Пр. – протоки, П.в. – пойменные водоемы, Р.с. – русловые станции.

Из рисунка видно, что большую часть года таксоценозы *Hydradephaga* всех ВО дельты Днестра образуют единый структурный комплекс, ядро которого составляют обитатели разливов реки и пойменных водоемов. Двустороннее направление ребер графа отмечает значительное сходство населения этих биотопов и указывает на интенсивный характер обмена видами. В весенний период в состав ядра входит также население протоков, а поздней осенью таксоценозы *Hydradephaga* пойменных водоемов оказываются изолированными от остальных элементов комплекса, и граф

становится несвязанным. Периферическую часть комплекса образует население русловых биотопов реки, которые в ранневесенний и весенний период начинают заселяться реофильными видами (*H. fluviatilis*), инундантиофилами (*D. dimidiatus*, *A. labiatus*) и политопными (*R. suturalis*) видами жуков, перезимовывшими в протоках и постоянных пойменных водоемах. Со второй декады марта из разливов и пойменных водоемов в русло начинают переселяться лимнофилы, такие как *A. sulcatus* и *G. cinereus*. В начале ранневесеннего периода из-за низкой температуры расселение жуков идет в основном по воде, а позже и путем перелетов.

В весенний период наблюдается выравнивание условий среды в протоках и русле, что приводит к однородному распределению видов Hydradephaga и отражается на ориентированном графе появлением дополнительной связи, направленной из русловых станций в протоки. Миграционная активность жуков в это время очень высокая, что обуславливает интенсивный обмен видами между населением различных ВО дельты. В маловодные годы в конце весны уровень воды падает, и обитавшие в разливах жуки переселяются в протоки, русловые станции реки и пойменные водоемы. В дальнейшем (если нет летнего паводка) многие пойменные водоемы также пересыхают, и обитавшие в них жуки переселяются в протоки и русловые биотопы реки, т.е. в ВО периферической части комплекса.

В жаркое и маловодное лето (например в 2003 г.) течение во многих протоках прекращается, и реофильные виды переходят из них в русловые станции реки. Увеличение порога W с 55 до 80% связано с обеднением видового состава Hydradephaga и его однородностью в разных биотопах. Высокая температура и пересыхание значительной части ВО обуславливают высокую миграционную активность жуков, что подтверждается их массовым ночным летом на свет. В первую половину осени, перед уходом на зимовку, жуки еще очень активны и часто перелетают из водоема в водоем. Кроме того, между русловыми станциями и протоками в местах их впадения в реку обмен видами происходит напрямую, поскольку жуки могут переплывать из протоки в реку и обратно. Видовой состав Hydradephaga в разных биотопах дельты в это время отличается незначительно, на что указывает двустороннее направление ребер графа. С третьей декады октября (при отрицательных ночных температурах) жуки практически перестают перелетать из водоема в водоем, что приводит к изоляции населения пойменных луж и непроточных озер от обитателей русловых станций и протоков (граф становится несвязанным). Однако между сообществами протоков и русла Днестра еще возможен непосредственный обмен видами через водную среду. В это время в русловых биотопах почти не остается живой растительности, что приводит к обеднению видового состава Hydradephaga, их биоразнообразие пополняется за счет населения протоков.

Таким образом, ориентированные графы, построенные при разных порогах меры включения, отображают сезонные изменения структурной организации таксоценозов Hydradephaga различных биотопов дельты Днестра и путей обмена видами между ними.

Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы Hydradephaga родников и ручьев СЗП. В отличие от пойменных экосистем, родники и ручьи характеризуются гораздо более стабильными на протяжении года условиями обитания гидробионтов. В связи с этим видовой состав Hydradephaga здесь незначительно изменяется по сезонам, а динамика их количественных характеристик отличается от описанной выше для пойменных экосистем. В качестве примера рассмотрим лимнокреновые и реокреновые родники на побережье Куяльницкого лимана.

В этих родниках численность Hydradephaga колебалась на разных станциях от 1,15 до 81,20 экз./м², биомасса – от 13,08 до 1162,00 мг/м². Ранней весной 2007 г. здесь было отмечено наибольшее среди всех исследованных за этот период биотопов значение биомассы – 1002,40 мг/м². В марте основу численности формировал *H. geminus*, по биомассе и индексу плотности доминировали личинки плавунцов рода *Ilybius* (D=21,25) и имаго *A. bipustulatus* (D=9,24). В мае по численности также преобладал *H. geminus*, а наибольшей биомассой обладали крупные и средние по размеру виды плавунцов: *C. fuscus* и *C. lateralimarginalis*. Эти виды доминировали также по индексу плотности (D=12,70 и 15,00 соответственно). В июле исследуемые родники практически пересохли. Вода осталась лишь в самых глубоких лимнокренах. Средняя численность жуков в это время составляла 29,32 экз./м², биомасса 396,80 мг/м². Доминирующим видом по численности оставался *H. geminus*, по биомассе и индексу плотности – *C. fuscus* (D=12,47) и *R. suturalis* (D=10,13). В дальнейшем, в связи с чрезвычайно жаркой и сухой погодой родники высохли полностью, их повторное наполнение водой произошло лишь в сентябре-октябре. В конце октября в пробах присутствовали немногочисленные личинки *C. fuscus*, *A. bipustulatus* и видов рода *Ilybius*, а также имаго *H. lineatocollis*, *A. bipustulatus*, *H. geminus* (Табл. 22). В это время наблюдались минимальные значения количественных характеристик Hydradephaga.

Таким образом, значения общей численности и биомассы водных плотоядных жуков в изученных родниках убывали от весны к осени. Увеличение численности в июле обусловлено массовым выходом из куколок имаго *H. geminus*. Кроме того, имела место концентрация жуков в оставшихся лимнокренах.

Таблица 22

Сезонная динамика численности (N, экз./м²) и биомассы (B, мг/м²) основных групп Hydradephaga родников на побережье Куяльницкого лимана в 2007 г.

Семейства	Март		Май		Июль		Октябрь	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Haliplidae, imago	3,64	10,91	0,91	2,72	0,93	2,80	0,47	1,88
Haliplidae, larvae	0,67	2,00	1,81	3,14	2,56	4,37	0,00	0,00
Noteridae, imago	1,00	9,67	1,56	8,07	1,44	8,67	0,00	0,00
Dytiscidae, imago	25,95	138,89	11,49	495,05	20,20	287,49	1,11	51,11
Dytiscidae, larvae	17,17	514,70	2,55	54,93	4,19	93,48	4,83	124,10
Суммарные величины	48,43	676,17	18,32	563,90	29,32	396,80	6,41	177,09

Лимнокреновые и реокреновые родники сильно отличались друг от друга как значениями общей численности и биомассы, так и доминирующими таксонами Hydradephaga. В лимнокреновых родниках численность была в несколько раз большей, чем в реокренах (Табл. 23).

Таблица 23

Численность (N, экз./м²), биомасса (B, мг/м²) и доминирующие таксоны Hydradephaga в родниках разного типа

Тип родника	N общая		B общая		Доминирующий таксон	
	III	V	III	V	III	V
Л	81,20	20,22	1002,40	361,68	По N: <i>H. geminus</i> , по B и D: <i>Ilybius</i> spp., larvae	По N: <i>H. geminus</i> , по B и D: <i>C. fuscus</i>
Р	10,30	9,00	327,30	1162,00	По N: <i>Ilybius</i> spp., larvae, <i>A. bipustulatus</i> , larvae. По B и D: <i>Ilybius</i> spp., larvae	По N: <i>N. clavicornis</i> , <i>H. cuspidatus</i> По B и D: <i>C. lateralimarginalis</i>

Примечание. Типы родников: Л – лимнокрен, Р – реокрен. Римские цифры обозначают месяцы.

Таким образом, общая картина сезонных изменений количественных характеристик Hydradephaga в разнотипных водотоках региона выглядит по-разному. В изученных реках численность и биомасса водных жуков изменяются волнообразно, тогда как в родниках эти показатели постепенно убывают с весны до осени, хотя в июле наблюдается их незначительное увеличение. (Рис. 12).

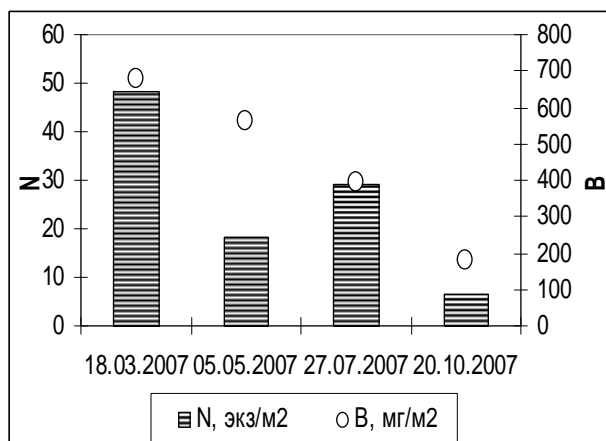


Рис. 12. Сезонная динамика численности и биомассы Hydradephaga в родниках на побережье Куяльницкого лимана.

Сезонные изменения видового состава, численности и биомассы Hydradephaga некоторых соленых водоемов СЗП. К основным экзогенным факторам сезонных изменений видового состава и количественных характеристик Hydradephaga ВО этого типа относятся колебания уровня воды и ее солености, которые определяют в первую очередь количеством осадков. После обильных дождей весной и осенью в соленых водоемах на

побережье Куяльницкого и Тилигульского лиманов и Кинбурнского п-ова часто отмечаются пресноводные и пресноводно-солонатоводные виды жуков, а в летние месяцы, когда соленость воды максимальна, население этих водоемов составляют 3 вида плавунцов: эвригалинный *H. geminus* и галофильные *H. enneagrammus* и *N. ceresyi*. Первый вид в периоды наибольшей солености воды становится редким и встречается только в качественных пробах. *H. enneagrammus* встречается с марта по ноябрь, а *N. ceresyi* – круглогодично. Наиболее разнообразный видовой состав в этих водоемах наблюдается весной и осенью, максимум количественных характеристик Hydradephaga приходится на летние месяцы (Табл. 24).

Таблица 24

Видовой состав и количественные показатели развития Hydradephaga некоторых соленых водоемов СЗП в 2007 г.

Вид	КЛ						Тил.		Кин.	
	18.03.		05.05.		02.06.		17.03.		01.07.	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>H. enneagrammus</i>	4,80	24,80	0,80	4,00	8,00	18,00	1,2	4,7	31,33	161,99
<i>H. enneagrammus</i> , larvae	0,80	7,87	1,60	16,00	3,00	18,00	-	-	42,00	252,00
<i>N. ceresyi</i>	0,80	7,87	1,60	16,00	3,00	18,00	-	-	-	-
<i>N. ceresyi</i> , larvae	0,93	3,47	4,80	23,20	4,00	22,00	-	-	-	-
<i>A. conspersus</i>	-	-	-	-	2,00	46,00	-	-	-	-
Всего	6,53	36,13	7,20	43,20	17,00	104,00	1,2	4,7	73,33	413,99

Примечание: КЛ – водоемы на побережье Куяльницкого лимана, Тил. – водоемы пересыпи Тилигульского лимана, Кин. – озера Кинбурнского п-ова.

Из таблицы видно, что в 2007 г. в соленых водоемах на побережье Куяльницкого лимана общая численность и биомасса Hydradephaga возрастали в период с марта по июнь. В марте по численности биомассе и

индексу плотности доминировали имаго *H. enneagrammus* ($D=4,98$). В мае численность имаго этого вида сократилась, а его личинок – увеличилась вдвое. Руководящую роль в формировании количественных характеристик в это время играли личинки *N. ceresyi* ($D=4,82$). В июне начался выход личинок этого вида на сушу для окукливания, в связи с чем их численность несколько сократилась. Одновременно с этим происходил выход из куколок имаго *N. ceresyi*, их численность увеличилась почти в 2 раза (с 1,60 до 3,00 экз./м²). Основу численности Hydradephaga в это время составляли недавно вышедшие из куколок имаго *H. enneagrammus*, по биомассе и индексу плотности доминировали имаго *A. conspersus* ($D=6,78$). Позже (в третью декаду июня) эти водоемы пересохли и до конца года больше не наполнялись, что не позволило проследить динамику количественных характеристик водных плотоядных жуков во второй половине лета и осенью. Таким образом, сезонные изменения численности и биомассы Hydradephaga в соленых водоемах СЗП изучены еще не полностью, в будущем планируются дальнейшие исследования в этом направлении.

Подводя итог материалам этого раздела можно сделать вывод о том, что общая картина сезонных изменений видового состава и количественных характеристик Hydradephaga в различных ВО региона выглядит по-разному. Относительно стабильные на протяжении года условия среды наблюдаются в родниках, в связи с чем видовой состав водных плотоядных жуков этих ВО незначительно изменяется по сезонам. Напротив, чрезвычайная динамичность пойменных экосистем (в особенности пересыхающих рек) вызывает очень сильные сезонные изменения видового состава и количественных показателей рассматриваемых гидробионтов.

Наиболее богатый видовой состав Hydradephaga во всех типах ВО региона отмечен в период с конца марта по конец мая, что можно объяснить наибольшим разнообразием водных биотопов в это время и благоприятным температурным, гидрологическим и гидрохимическим режимом. В зимние, летние и осенние месяцы наблюдается более бедный видовой состав водных жуков.

Численность и биомасса Hydradephaga в пойменных экосистемах изменяются волнообразно и образуют несколько сезонных максимумов и минимумов значений, связанных, как с изменениями условий среды так и со сменой фаз ЖЦ доминирующих видов. В родниках и ручьях количественные показатели развития водных плотоядных жуков постепенно уменьшаются от весны к осени. В исследованных соленых водоемах в период с марта по июнь было отмечено увеличение численности и биомассы Hydradephaga. В целом, полученные данные о сезонной динамике численности и биомассы рассматриваемых гидробионтов носят предварительный характер, поскольку специальными исследованиями был охвачен только один год и лишь некоторые типы ВО.

Глава 5

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ HYDRADERPHAGA СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

ЖЦ Hydradephaga региона. ЖЦ, зимовка и фенология Hydradephaga относятся к наименее изученным аспектам их биологии. Эти вопросы привлекают пристальное внимание специалистов, однако в СЗП подобные исследования ранее не проводились. Фенология водных плотоядных жуков Болгарии хорошо освещена у В.Б. Георгиева [31]. Для большинства рассматриваемых видов приведены данные о сроках активности имагинальной фазы. Особенности зимовки и фенологии Hydradephaga фауны России изучали Ф.А. Зайцев [70] (тогдашняя Новгородская губерния), Г.И. Юферев [173] (Кировская область), Д.В. Федоров [153] (Ульяновская область), П.Н. Петров и Н.Б. Никитский [130] (Московская область), М.Н. Цуриков [157] (Среднерусская лесостепь). Сведения о зимовке, ЖЦ и сроках активности имаго и личинок Hydradephaga Беларуси, содержатся в работах Е.В. Шавердо [161-163], М.Д. Мороза [117] и С.К. Рындевича [141]. В водоемах Польши аналогичные исследования были проведены К. Галевским [195-210] и Э. Трандой [253]. ЖЦ, зимовка и фенология Hydradephaga Скандинавского полуострова и смежных территорий описаны в работах А.Н. Нильссона, М. Хольмена и К. Данеля [213, 231, 233, 234].

А.Н. Нильссон [231] разработал классификацию типов ЖЦ плавунцов на примере северно-европейских представителей трибы Agabini. В дальнейшем эта классификация получила признание и нашла применение в работах ряда специалистов [131, 162, 163, 234]. Она же использована и в настоящей работе.

Изучение ЖЦ Hydradephaga важно для понимания особенностей экологии и этологии этих гидробионтов, таких как выбор местообитаний, сезонные миграции, динамика видового состава и количественных показателей развития и т.д. Все это, в свою очередь, способствует углублению знаний о структуре и функционировании экосистем и роли их отдельных компонентов в круговороте вещества и энергии в биосфере. Ниже приведен обзор накопленных за период 1999-2008 гг. сведений о ЖЦ, особенностях зимовки и фенологии Hydradephaga региона. Для удобства изложения материал сгруппирован по семействам.

Семейство Hygrobiidae [= Paelobiidae]. В регионе это семейство представлено единственным видом *H. hermanni*, известным только по неподтвержденным пока литературным данным (Приложение 1). Ф.А. Зайцев [71] и К. Галевски [204] указывают, что этот вид откладывает яйца в мае-июне на стебли погруженных растений, в течение лета и осени проходит развитие личинок и их метаморфоз, вышедшие из куколок имаго еще около недели остаются в кукольных камерах, после чего покидают

почву и переходят к жизни в водоеме, где и зимуют в пассивном состоянии на дне. Таким образом, ЖЦ *H. hermanni* относится к первому типу.

Семейство Haliplidae. ЖЦ плавунчиков в условиях региона изучены еще очень слабо. Сопоставление результатов полевых наблюдений и опытов автора по разведению этих жуков в лаборатории с литературными данными [71, 204] позволило установить следующие особенности.

P. caesus размножается один, очень редко два раза в год. Самка откладывает яйца на поверхность водных растений, в частности *Elodea* и *Ceratophyllum* [71]. Максимум численности личинок третьего возраста наблюдается в июне-июле, в июле-августе они выходят на сушу для окукливания. Осенью в водоемах отмечаются вышедшие из куколок жуки. В аномально теплом и сухом 2007 году в р. Тилигул наблюдалось повторное размножение этого вида, в октябре отмечены немногочисленные личинки второго-третьего возрастов. Неизвестно, успевают ли они в таком случае завершить метаморфоз до наступления холодов или же остаются зимовать, подобно другим представителям семейства [204]. Имаго зимует преимущественно в воде, в активном состоянии. Таким образом, ЖЦ этого вида в типичном случае может быть отнесен к первому типу, а если личинка все же зимует – к четвертому.

Преимущественно родниковый вид *H. lineatocollis* в различных родниках размножается один – три раза в год. Зимуют как имаго, так и личинки различных возрастов, в воде, в активном состоянии. Круглогодичная встречаемость личинок младших возрастов дает основание предполагать круглогодичную откладку яиц этого вида, что позволяет отнести его ЖЦ к пятому типу.

H. fulvicollis – ранневесенний вид, встречается чаще всего в марте, единичные особи – в апреле. Вероятно, личинки развиваются в течение весны, летом и осенью претерпевают метаморфоз, и зимовка происходит на стадии имаго, на суше (первый тип ЖЦ). Не исключено, что часть особей зимует на стадии личинки третьего возраста, которая окукливается в конце февраля – начале марта, а имаго выходит в конце марта – начале апреля. В более северных регионах Украины (в Кировоградской и Черниговской областях) имаго *H. fulvicollis* встречаются гораздо дольше – до конца мая, вероятно, в этом случае преобладает зимовка на стадии личинки и ЖЦ относится к четвертому типу.

H. furcatus – весенний вид, в обычные годы имаго отмечается с марта по конец мая, однако в 2007 году в р. Тилигул он был активен также в начале сентября. Вероятно, зимовка этого вида проходит как на стадии имаго, так и личинок, ЖЦ, скорее всего, четвертого типа.

H. ruficollis и *H. fluviatilis* дают в течение года одно, реже два поколения, ЖЦ проходит по первому или по четвертому типу. Зимуют имаго на суше (в почве недалеко от уреза воды, под мхом, камнями или

корой упавших деревьев), у *H. ruficollis* отмечена также зимовка единичных личинок 3 возраста в воде. *H. ruficollis* откладывает яйца в толщу тканей *Juncus* и *Phragmites*, прогрызая челюстями или прокалывая яйцекладом стенку растения [71]. Максимум численности личинок третьего возраста у обоих видов приходится на июнь-июль, окукливание происходит в июле-августе. В конце августа и, особенно, в сентябре появляются имаго второй генерации. Как отмечает К. Галевски [204], в Средней Европе имаго плавунчиков становятся половозрелыми и приступают к размножению только после зимовки, т.е. на втором году жизни (считая от момента откладки яиц). Есть основания полагать, что в условиях более теплого климата юга Украины, по крайней мере, часть особей второго поколения созревают быстрее, чем в более высоких широтах, и могут размножаться в том же году, до зимовки.

ЖЦ *H. heydeni* изучен недостаточно, вероятно, в течение года у него развивается одно неполное поколение. Зимуют, предположительно, личинки третьего возраста на суше и завершают развитие в начале следующей весны. Очень редко, в хорошо прогреваемых пойменных лужах в дельте Днестра у этого вида развивается второе поколение, тогда зимуют также и имаго. Приведенные факты позволяют, предварительно, отнести ЖЦ *H. heydeni* к четвертому типу.

H. immaculatus в СЗП размножается один раз в год. В водоемах степной зоны личинки успевают пройти метаморфоз в течение лета и ранней осени, по крайней мере, в теплые годы (2002). Осенью появляются имаго следующего поколения, которые зимуют, вероятно, на суше. Поскольку автор не располагает данными о зимовке этого вида на других стадиях ЖЦ, он относит его к первому типу.

ЖЦ *H. zacharenkoi* практически не изучен, его преимагинальные стадии не описаны [241]. Полевые наблюдения показали, что в годы с мягкой зимой (2000-2001, 2006-2007) имаго этого вида активны круглогодично. Автором впервые проведены лабораторные опыты по разведению *H. zacharenkoi* в аквариуме, в результате чего были выведены его личинки (Рис. 13.). Оказалось, что в лабораторных условиях развитие личинок не завершается в год их появления из яиц, однако так ли это в природе, пока не известно.

H. maculatus принадлежит к весенне-летней фенологической группе, имаго встречаются с марта по октябрь. Личинка этого вида не описана, никаких сведений о ЖЦ пока нет. Как в условиях региона протекают ЖЦ *H. obliquus*, *H. variegatus*, *H. fulvus*, *H. flavicollis* и *H. sibiricus* пока не известно, имаго этих видов активны обычно с марта по октябрь. Личинки третьего возраста *H. variegatus* и *H. flavicollis* в дельте Дуная отмечены в мае-июне. Зимой эти виды отсутствуют в водоемах, однако на какой стадии происходит у них зимовка, пока также не известно.

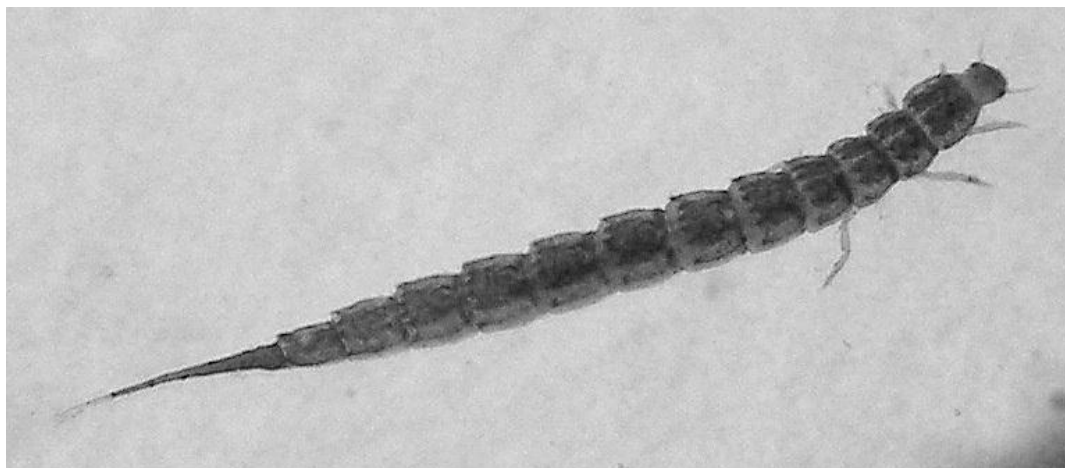


Рис. 13. *Haliplus zacharenkoi* Gramma et Prisny, 1973 – личинка. Фото Д.В. Ахраменко.

Таким образом, среди плавунчиков региона отмечены виды с первым, четвертым и, вероятно, пятым типом ЖЦ, зимующие на стадии имаго, личинок, а возможно, также и яиц. Зимовка происходит чаще на суше, имаго трех видов (*P. caesus*, *H. lineatocollis*, *H. zacharenkoi*) зимуют в воде в активном состоянии. Чаще всего виды этого семейства размножаются один раз в год, у *P. caesus*, *H. ruficollis*, *H. fluviatilis*, *H. heydeni* и *H. furcatus* известны случаи двукратного размножения, а у *H. lineatocollis* – трехкратного. По литературным данным плавунчики откладывают яйца либо на поверхность водных растений (*Peltodytes*), либо внутрь растительных тканей (*Haliplus*) [71, 204]. Развитие одного поколения продолжается в среднем чуть более одного года, но у некоторых видов возможно развитие двух генераций в году (Приложение 1).

Семейство Noteridae. Насчитывает в региональной фауне 2 вида: *N. crassicornis* и *N. clavicornis*. Оба вида близки экологически, часто встречаются вместе. *N. crassicornis* более обычен в пойменных экосистемах, редок в загрязненных ВО. *N. clavicornis* – один из наиболее пластичных видов Hydradeptera, обычен во всех типах стоячих и слабопроточных пресноводных и олигогалинных ВО. Хорошо переносит органическое загрязнение (нередок в выходах на поверхность канализационных вод). В пойменных экосистемах он встречается несколько реже предыдущего вида, но в остальных местообитаниях превосходит его по численности.

Оба вида зимуют на стадии имаго, в воде, в активном состоянии. Спаривание происходит в конце марта – мае, в зависимости от хода весны и температурного режима ВО. Личинки ведут скрытный образ жизни [127, 203], встречаются с конца марта до июня. Окукливание происходит в воде, в коконах прикрепленных на растениях. Выход имаго начинается в конце июня и продолжается до конца ноября. В течение года развивается только

1 поколение. Приведенные особенности позволяют отнести ЖЦ толстоусов к первому типу (Приложение 1).

Семейство Dytiscidae. Среди плавунцов региона известны все 5 типов ЖЦ. Как и в более северных регионах (в Белоруссии [162], Польше [203], Северо-Западной Европе [234]), в СЗП большинство видов этого семейства обладают первым типом ЖЦ и зимуют на стадии имаго. Однако в отличие от вышеуказанных регионов, где даже 2 поколения в год составляют редкое исключение [162], в районе исследований автора некоторые виды этого семейства могут давать до 5 генераций в год. На этом основании среди видов с первым типом ЖЦ можно выделить следующие группы:

1. Виды, всегда дающие только 1 поколение (30 видов): *L. haemorrhoidalis*, *B. unistriatus*, *B. nasutus*, *H. versicolor*, *H. decoratus*, *H. discretus*, *H. pubescens*, *H. palustris*, *H. erythrocephalus*, *H. striola*, *H. tristis*, *S. dorsalis*, *G. bilineatus*, *H. cuspidatus*, *A. paludosus*, *A. undulatus*, *R. grapii*, *R. bistriatus*, *C. striatus*, *L. hyalinus*, *H. seminiger*, *H. grammicus*, *G. zonatus*, *D. dimidiatus*, *D. marginalis*, *D. circumflexus*, *D. circumcinctus*, *C. lateralimarginalis*. Вероятно, сюда же относятся *A. didymus* и *R. exsoletus*, известные в регионе лишь по единичным находкам автора. А.Н. Нильссон и М. Хольмен [234] указывают, что в других частях ареала у этих двух видов развивается 1 поколение в год. Разные виды этой группы откладывают яйца в период с конца февраля до конца мая, изредка также в июне, личинки развиваются преимущественно с апреля по июнь (у *H. seminiger* до середины июля, у *C. lateralimarginalis* – до конца августа). Личинки претерпевают метаморфоз с конца апреля по июнь, в мае-августе происходит выход имаго. У *C. lateralimarginalis* имаго появляются обычно позже – с конца сентября по ноябрь с максимумом в первую-третью декаду октября.

Весь цикл развития у рассматриваемых видов по времени, как правило, не превышает 5 месяцев, а у более мелких видов составляет 2-4 месяца (Приложение 1). В случае жаркой и сухой погоды часть особей имаго не покидают почву сразу после выхода из куколки, а остаются в куколочной колыбельке на более или менее длительный срок (изредка даже до следующей весны). Часть видов этой группы зимуют в воде в активном состоянии (*L. haemorrhoidalis*, *G. bilineatus*, *A. undulatus*, виды рода *Dytiscus*), другие – в пассивном, зарывшись в донные отложения (*C. lateralimarginalis*, возможно *A. paludosus*). Виды родов *Rhantus* и *Hydaticus* зимуют на суше, особенности зимовки остальных представителей в условиях региона еще не выяснены.

2. Виды, обычно дающие одну генерацию в год, но способные при благоприятных условиях давать две: *H. angustatus*, *H. ovatus*, *A. labiatus*, *R. frontalis*, *R. latitans*, *C. fuscus*, *A. sulcatus*, *A. canaliculatus*, *H. transversalis* (9 видов). У *H. angustatus* две генерации были отмечены в

2002 году в небольших хорошо прогреваемых озерах в окрестностях Одессы. Ключевую роль сыграла, вероятно, теплая и ранняя весна этого года, что позволило личинкам первого поколения быстрее пройти метаморфоз, а имаго – достичь половой зрелости. Успешному развитию личинок второго поколения способствовала теплая, затяжная осень. Особенности зимовки этого вида не выяснены, но его отсутствие в зимних пробах дает основание полагать, что зимовка *H. angustatus* проходит на суше. *A. labiatus* и *R. latitans* дают две генерации в год в экосистемах крупных рек (Дунай, Днестр) при условии летнего паводка в конце июня – июле [54].

В экосистемах малых пересыхающих рек (Тилигул, Большой Куяльник) *A. labiatus* дает вторую генерацию в случае теплой и дождливой погоды в конце весны и в начале лета (2000, 2006 гг.). Имаго второго поколения появляются в водоемах в октябре – начале декабря. *A. labiatus* зимует в активном состоянии в воде, *R. latitans* – на суше. У видов рода *Acilius* повторное размножение наблюдается очень редко, и только у немногих особей. В частности, оно было отмечено в 2007 г. в хорошо прогреваемых стоячих водоемах в глубоких песчаных карьерах в бассейне р. Тилигул. Только что вышедшие из куколок имаго второй генерации попадались в конце октября. Эти виды зимуют в воде, в активном состоянии.

Вторая генерация у *H. ovatus*, *R. frontalis*, *C. fuscus* и *H. transversalis* была отмечена в р. Тилигул в 2007 году. Обычно эти виды размножаются весной, с начала марта (*C. fuscus*) до мая (*H. ovatus*, *H. transversalis*), имаго появляются летом и осенью. Однако в 2007 году из-за чрезвычайно теплой зимы первое поколение этих видов успело развиваться очень быстро (у *C. fuscus* спаривания были отмечены 10 февраля, окукливание личинок началось в конце марта). В конце августа прошли сильные дожди, наполнившие русло Тилигула, после чего установилась теплая погода. Наполнение русла водой, по видимому, послужило толчком для повторного размножения рассматриваемых видов, а высокая температура и обилие кормовых организмов (Cladocera, личинки Diptera) способствовали очень быстрому развитию личинок. Второго сентября, всего лишь через неделю после наполнения русла, личинки *H. transversalis* уже достигли третьего возраста, а 13 октября появились вышедшие из куколок жуки с мягкими покровами. *H. ovatus*, *R. frontalis* и *C. fuscus* приступили к повторному размножению в середине сентября, в октябре были отмечены их многочисленные ($N=6,5-13,9$ экз./м²) личинки 1 – 3 возрастов. Вышедшие из куколок имаго отмечены 28 октября. *H. ovatus* и *C. fuscus* зимуют в воде, в активном состоянии, *R. frontalis* и *H. transversalis* – на суше, подобно рассмотренным выше представителям этих родов.

3. Виды, обычно дающие одну – две генерации, но при благоприятных условиях способные давать три: *H. enneagrammus*, *P.*

lineatus, *A. conspersus*, *A. nebulosus*, *L. poecilus*, *G. cinereus*, *G. austriacus*. (7 видов). Как и в предыдущем случае, число генераций в году определяется в основном температурой и количеством осадков. *A. conspersus*, *A. nebulosus* и *L. poecilus* зимуют в активном состоянии, в воде, остальные виды – преимущественно на суше (под мхом, камнями, в почве и т.д.), хотя у представителей рода *Graphoderus* известны случаи зимовки в водоемах [203, 234]. Особого внимания заслуживает *P. lineatus*, у которого в 2007 году в бассейне р. Тилигул и в дельте Днестра отмечено развитие трех генераций, тогда как во все остальные годы он давал лишь одно поколение, причем имаго отмечались преимущественно ранней весной [63]. Вероятно, это объясняется маловодностью 2007 года, в результате чего характерные биотопы *P. lineatus* (пойменные лужи и небольшие озера, разливы рек и русловые станции пересыхающих рек) прогревались гораздо сильнее обычного, что ускоряло развитие личинок.

4. Виды, дающие обычно две генерации в год, но способные в ряде случаев давать четыре (5 видов): *H. geminus*, *H. inaequalis*, *H. impressopunctatus*, *H. parallelogrammus*, *H. confluens*. Все они населяют главным образом мелководные, часто временные ВО: дождевые лужи и небольшие озера в песчаных карьерах, разливы рек (кроме *H. confluens*), небольшие пойменные водоемы (пресные и солоноватые), пересыхающие степные реки. Как правило, вода в подобных местообитаниях хорошо прогревается, для них характерны высокие значения численности и биомассы различных беспозвоночных, служащих кормом для жуков и их личинок. Совместно эти факторы сильно ускоряют развитие личинок и созревание имаго, что и позволяет рассматриваемым видам размножаться несколько раз за теплый сезон. *H. confluens* зимует на суше, остальные виды – в воде, в активном состоянии.

5. У *R. suturalis* в отдельных мелководных, хорошо прогреваемых и высококормных водоемах в некоторые годы (2006) развиваются пять поколений, а обычное число генераций составляет две – три. Этот вид зимует в воде, в активном состоянии. Еще южнее (в республике Адыгея, Российская Федерация), по устному сообщению М.И. Шаповалова, *R. suturalis* размножается круглогодично, т.е. происходит смена типа ЖЦ с первого на пятый. Аналогичную тенденцию демонстрирует и *C. fuscus*, у которого в Северной, и Средней Европе [162, 201, 234] развивается всегда одно поколение в году, на юге Украины изредка отмечаются две генерации в год (см. выше), а во Франции [178] наблюдается круглогодичное размножение, т.е. ЖЦ пятого типа.

Второй тип ЖЦ характерен для вида *A. fuscipennis* [162, 234]. В СЗП имаго этого вида встречаются с конца апреля по конец мая, с максимумом численности в первой – второй декаде мая. Как и в других частях ареала, *A. fuscipennis* зимует в нашем регионе на стадии яйца, развитие личинок и метаморфоз проходит в марте-апреле. Чрезвычайно короткоживущие

имаго откладывают яйца во второй половине мая и погибают в июне. Т.о., в условиях степного климата у этого вида хотя и не меняется тип ЖЦ, но происходит существенное сокращение продолжительности личиночного развития, стадии куколки и жизни имаго.

Третий тип ЖЦ присущ виду *I. chalconatus* (Panzer, 1796) [234]. Е.В. Шавердо [162] указывает, что у некоторых видов с третьим типом ЖЦ (*Ilybius wasastjernae* (Sahlberg, 1824)) в более теплом климате наблюдается сокращение времени диапаузы яиц и, по крайней мере, у части особей, первая зимовка проходит на стадии личинки первого возраста, т.е. имеет место постепенный переход от третьего типа ЖЦ к четвертому. Возможно, что этот вывод справедлив и для *I. chalconatus*, редкость которого в районе исследований не позволяет пока проследить его ЖЦ в природе.

Четвертым типом ЖЦ в фауне региона обладают 7 видов плавунцов: *P. maculatus*, *I. fenestratus*, *I. fuliginosus*, *I. ater*, *I. similis*, *I. quadriguttatus*, *I. subaeneus*. ЖЦ *P. maculatus* в условиях региона еще не прослежен, его отнесение в эту группу основано на литературных данных [203]. Относящиеся сюда виды рода *Ilybius* откладывают яйца в конце августа – сентябре, в сентябре и октябре появляется большое количество личинок первого – второго возрастов, к началу декабря многие из них достигают третьего возраста. Личинки зимуют в воде, в активном состоянии, весной заканчивают развитие и во второй-третьей декаде апреля, а частично также и в мае, выходят на сушу для окукливания. В конце мая – июне в водоемах отмечаются вышедшие из куколок жуки с мягкими покровами. Часть из них приступают к размножению в том же году, другие – только на следующий год, после зимовки. Имаго *I. fenestratus* зимуют в водоемах, на дне в пассивном состоянии, остальные виды рода – на суше, в лесной подстилке, почве, трухлявой древесине, подо мхом или под камнями, нередко на значительном удалении от основных местообитаний. Обычно имаго пробуждаются от зимовки в конце апреля – мае, единичные особи отмечаются в начале апреля, иногда даже в конце марта. В дельте Днестра при высоком весеннем паводке разливающаяся река затапливает их зимовочные укрытия, в таком случае переход к активности наблюдается уже в начале марта (см. Главу 4).

Пятый тип ЖЦ. В регионе зарегистрировано 6 видов плавунцов, у которых отмечено автором или известно по литературным данным [234] круглогодичное размножение и зимовка на всех стадиях ЖЦ, кроме куколки: *H. planus*, *H. memnonius*, *N. ceresyi*, *A. bipustulatus*, *A. biguttatus*, *L. minutus*.

H. planus, *N. ceresyi* и *L. minutus* характеризуются очень коротким периодом развития (около 25 дней при температуре 23-28°C), что позволяет им при благоприятных условиях давать до четырех – пяти поколений за год. Необходимо отметить, что в Белоруссии [162] и Северо-Западной Европе [234] ЖЦ *L. minutus* относится к первому типу, в течение

года у него развивается лишь одна генерация. *H. planus* и *L. minutus* принадлежат к числу наиболее высокопластичных видов плавунцов, многочисленных практически во всех пресных и олигогалинных ВО региона, за исключением быстротекущих ручьев.

N. ceresyi – облигатный галофил, отмечен в соленых и гипергалинных лужах и небольших озерах на побережье Куяльницкого лимана и на Кинбурнской косе. *A. bipustulatus* – криофильный, преимущественно родниковый вид, хотя весной и осенью спектр заселяемых им биотопов сильно расширяется и включает дождевые и пойменные лужи, разливы рек, русловые станции степных пересыхающих рек, различные искусственные водоемы (пруды, водоемы в карьерах, бассейны под фонтанами, отстойники и т.д.). В зависимости от погодно-климатических условий года, а также гидрологического и температурного режима ВО, у этого вида могут развиваться одна – три генерации в году. Развитие от яйца до имаго занимает в среднем около трех месяцев, у особей зимней генерации – до пяти месяцев.

A. biguttatus – облигатный ручьевого реофил, отмечен в быстротекущих холодных ручьях (пресных и солоноватых) на склонах Тилигульского, Куяльницкого и Хаджибейского лиманов. Спаривание и откладка яиц у этого вида происходят главным образом в марте, хотя часть особей размножаются в течение всего года. Соответственно, максимум численности личинок приходится на апрель, в другое время встречаются только единичные экземпляры. При температуре воды 10-15°C их развитие занимает один – полтора месяца. Стадия куколки длится около трех недель, имаго, чаще всего, не покидают почву до затвердевания покровов. ЖЦ *H. temponius* в условиях СЗП еще не прослежен, особенности зимовки не выяснены. В лесостепной зоне региона этот вид отмечен в бассейнах рек Савранка и Кодыма, где населяет родники и небольшие пойменные лужи. В июне 2005 г. наряду с полностью сформировавшимися имаго были отмечены особи с мягкими, недоокрашенными покровами, недавно вышедшие из куколок. В степной зоне региона *H. temponius* редок, встречается только в родниках. А.Н. Нильссон и М. Хольмен [234] отмечают, что в Северо-Западной Европе этот вид размножается на протяжении всего года.

Семейство Gyrinidae. ЖЦ вертячек изучены еще далеко не полностью, у ряда видов не описаны преимагинальные стадии развития [127, 253]. Доподлинно известно лишь то, что все региональные виды зимуют на суше, на стадии имаго, на зимовку уходят в октябре – ноябре. Пробуждение от зимовки обычно начинается в марте, в годы с холодной зимой – в апреле. Спаривания у наших видов наблюдаются с марта по июнь (у реофильного *O. villosus* – до июля), развитие личинок занимает 20-40 дней. Ф.А. Зайцев [71] указывает, что *O. villosus*, ведет скрытный образ жизни, скрываясь в светлое время суток на дне и появляясь на поверхности

воды лишь в сумерках и ночью, однако в СЗП, по наблюдениям автора, рассматриваемый вид активен и днем, но избегает освещенных участков. Окукливание личинок вертячек происходит в коконах, на плавающих растениях, кусочках плавника или на берегу, в зоне псевдолиторали [71, 127]. С первой декады июня в водоемах встречаются только что вышедшие из куколок жуки с мягкими покровами, хотя пик выхода имаго приходится на период с конца августа по середину сентября. Таким образом, ЖЦ вертячек региона относятся, скорее всего, к первому типу.

Связь типа ЖЦ с биотопической приуроченностью Hydradephaga. Очевидно, что каждый из рассмотренных выше типов ЖЦ требует для своей реализации определенного сочетания факторов среды обитания. Так, для видов с четвертым типом ЖЦ с зимующими в воде личинками необходимо, чтобы ВО, в котором проходит развитие яиц и личинок, сохранял воду на протяжении осени, зимы и весны и (хотя бы на некоторых участках) не промерзал до дна. Этим требованиям в регионе удовлетворяют родники, в которых численность перезимовавших личинок рода *Plybius* ранней весной бывает довольно высокой (свыше 10 экз./м²). Напротив, виды со вторым типом ЖЦ (*A. fuscipennis*) могут развиваться в эфемерных ВО (например, в пересыхающих степных реках), т.к. их зимующие яйца хорошо переносят промерзание и высыхание [234]. Для большинства региональных видов с первым типом ЖЦ, размножающихся один раз в году, ограничивающим фактором служит продолжительность существования ВО в период размножения и развития личинок (весной и в начале лета). Поэтому относительно длинноцикличные виды этой группы (некоторые Haliplidae, *H. ovatus*, представители родов *Dytiscus* и *Cybister*) предпочитают заселять поздневысыхающие или постоянные ВО (реки и их разливы, плавни, родники, средние и крупные стоячие водоемы). Пятый тип ЖЦ предполагает обитание вида в непересыхающих ВО или (в случае короткоциклических видов) в регулярно наполняющихся временных водоемах, в последнем случае он становится возможным лишь при частых сильных дождях. Таким образом, нахождение вида в том или ином биотопе, по крайней мере, в период размножения, может объясняться поиском наиболее благоприятных условий для развития его личинок и, соответственно, для прохождения всего ЖЦ.

Обобщив вышеизложенное, можно констатировать, что в составе региональной фауны Hydradephaga выявлены представители всех пяти типов ЖЦ. В разных семействах наблюдается весьма неоднородное соотношение видов с различными типами ЖЦ. Так, в семействе Haliplidae известны виды с первым, четвертым и, вероятно, пятым типом ЖЦ, в семействе Dytiscidae отмечены все пять типов, у остальных семейств (Hygrobiidae, Noteridae и Gyridae) – только первый тип ЖЦ. Наиболее распространен первый тип ЖЦ (Рис. 14).

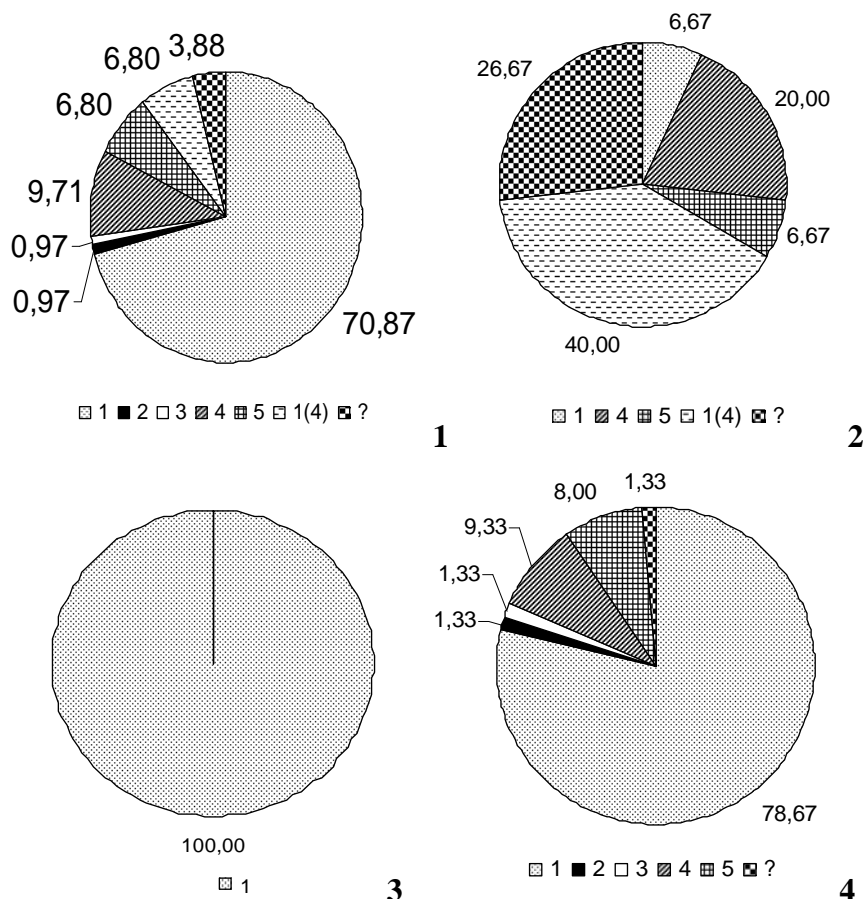


Рис. 14. Соотношение различных типов ЖЦ в региональной фауне Hydradephaga. 1 – вся региональная фауна, 2 – Haliplidae, 3 – Hygrobiidae, Noteridae, Gyridae, 4 – Dytiscidae. Значения рядом с секторами диаграммы указаны в процентах. Цифры в обозначениях легенды обозначают типы ЖЦ, ? – виды, ЖЦ которых не прослежен.

Большинство региональных видов Hydradephaga дают одно поколение в год, но у целого ряда видов при благоприятных условиях могут развиваться от двух до пяти генераций за год. Количество генераций зависит от погодно-климатических условий года и гидрологического режима ВО. У видов с третьим и четвертым типом ЖЦ развитие одного поколения может занимать почти два года.

У некоторых видов с первым типом ЖЦ (*C. fuscus*, *R. suturalis*, *L. minutus*) по мере продвижения с севера на юг наблюдается в начале увеличение числа генераций в году, а затем переход к круглогодичному размножению, т.е. происходит изменение типа ЖЦ на пятый.

В СЗП зимовка Hydradephaga может проходить на стадии имаго, яиц и личинок. Имаго могут зимовать на суше (ряд плавунчиков, плавунцов, все вертячки) или в воде, в пассивном (*H. hermanni*, ряд плавунцов) или активном состоянии (толстоусы, ряд плавунчиков и плавунцов). В случае зимовки на суше Hydradephaga занимают любые доступные укрытия (под камнями, мхом, в почве, лесной подстилке, трухлявой древесине и т.д.), не

отдавая предпочтения какому либо субстрату или виду убежищ [61]. Обычно при выходе на зимовку жуки не удаляются дальше 10 м от воды, но представители родов *Ilybius*, *Rhantus* и *Hydaticus* в ряде случаев зимуют на значительном удалении (до нескольких километров) от летних местообитаний. В этом случае имеют место сезонные перелеты к местам зимовки и обратно, известные у этих видов и в других частях ареала [234]. Зимовка в фазе личинки известна у плавунчиков и плавунцов с четвертым и пятым типами ЖЦ. У плавунчиков личинки зимуют на суше и в воде, у плавунцов – только в воде, в активном состоянии. Зимующие яйца известны у плавунцов со вторым, третьим и пятым типами ЖЦ. Из плавунчиков на этой стадии, вероятно, зимует *H. lineatocollis*.

Каждый тип ЖЦ требует для своей реализации определенного сочетания факторов среды обитания. Поиск таких условий, в ряде случаев, можно объяснить биотопическую приуроченность некоторых видов Hydradephaga, по крайней мере, в период размножения.

Размерные классы имаго водных плотоядных жуков региона. П.Н. Петров [131] показал, что имаго Hydradephaga Урала и Западной Сибири делятся на 3 неперекрывающихся размерных класса (2-5 мм, 7-18 мм, и 26-42 мм), представители которых отличаются характером питания. В рационе представителей первого класса преобладают ветвистоусые ракообразные и личинки двукрылых. Виды второго класса поедают преимущественно личинок двукрылых и других насекомых, доля ветвистоусых в их питании гораздо меньше. Наконец, представители третьего размерного класса часто нападают на позвоночных животных.

Исследования автора настоящей работы показали, что построения П.Н. Петрова полностью применимы и к водным плотоядным жукам СЗП, в регионе отмечены представители всех трех выделяемых им размерных классов (Табл. 25, Приложение 1).

Таблица 25

Размерные классы имаго Hydradephaga СЗП

Семейства, подсемейства и роды	РК	Длина тела имаго, мм	Число видов в регионе
Haliplidae	1	2,3-4,2	15
Noteridae	1	3,5-4,5	2
Gyrinidae	1	4,0-8,0	10
Dytiscidae: Hydroporinae, Laccophilinae	1	1,7-5,3	35
Hygrobiidae	2	8,5-10,0	1
Dytiscidae: Copelatinae, Agabinae, Colymbetinae, Dytiscinae: <i>Acilius</i> , <i>Graphoderus</i> , <i>Hydaticus</i> .	2	5,8-18,0	35
Dytiscidae: <i>Dytiscus</i> , <i>Cybister</i>	3	24,0-39,0	5

Примечание. РК – размерный класс по П.Н. Петрову [131]

Из таблицы видно, что имаго представителей семейств Haliplidae, Noteridae и Gyridae объединяются в один размерный класс – это организмы с длиной тела 2,3 – 8,0 мм. Имаго плавунцов региона принадлежат к трем обособленным размерным классам. Первый класс объединяет всех представителей подсемейств Hydroporinae и Laccophilinae, длина тела которых колеблется от 1,7 до 5,3 мм. Ко второму классу отнесены виды, имаго которых имеют длину тела от 5,8 до 18,0 мм. Это все представители подсемейств Copelatinae, Agabinae, Colymbetinae, а также трех родов подсемейства Dytiscinae: *Acilius*, *Graphoderus* и *Hydaticus*. Сюда же попадает и единственный представитель семейства Hygrobiidae – *H. hermanni*. Наиболее крупные представители подсемейства Dytiscinae – виды родов *Dytiscus* и *Cybister* образуют третий размерный класс (длина тела 24,0 – 39,0 мм).

Таким образом, большая часть региональных видов Hydradephaga принадлежит к первому и второму размерным классам (62 и 36 видов соответственно).

Известно [131, 194, 242], что принадлежность вида Hydradephaga к тому или иному размерному классу определяет особенности его питания и биотопическую приуроченность, в первую очередь, глубину обитания. Как правило, более крупные виды второго и особенно третьего размерного класса предпочитают заселять более крупные ВО и могут погружаться глубже, чем виды первого размерного класса. В СЗП эта особенность лучше прослеживается весной, осенью и зимой, а в летние месяцы нередко обратные примеры. Так, 5.07.2008 г. в русловых биотопах и стоячих водоемах нижнего течения р. Тилигул автор наблюдал концентрацию Hydradephaga всех трех размерных классов в зоне уреза воды, на глубинах менее 0,1 м среди густых зарослей макрофитов. Численность жуков достигала здесь 15-38 экз/м², тогда как глубже они были представлены в пробах единичными экземплярами или даже вовсе отсутствовали. Вероятно, такое распределение было связано с тем, что у большинства зарегистрированных в это время видов преобладали недавно вышедшие из куколок особи с мягкими и недоокрашенными покровами, которым требовалось адаптироваться к водному образу жизни, что и обуславливало их концентрацию на минимальной глубине. В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что немногочисленные экземпляры, отловленные в тех же ВО на большей глубине и на удалении от берега, были с уже полностью затвердевшими покровами. В июле 2005 г. в низовьях Днестра автор наблюдал концентрацию недавно вышедших из куколок имаго *D. dimidiatus* в небольших (площадью 2-10 м²) и мелководных (в среднем не более 0,15 м) дождевых лужах с обильной растительностью, хотя обычно этот вид предпочитает более крупные ВО и их участки с глубинами около 0,3-0,5 м. Как и в предыдущем примере здесь, вероятно, имел место адаптационный период недавно покинувших

почву жуков к водному образу жизни. Очевидно, что переход от наземной фазы ЖЦ к водной требует серьезной физиологической перестройки, наиболее благоприятные условия для которой складываются в зоне уреза воды. Гипотеза о том, что концентрация жуков с мягкими покровами в узкоприбрежной зоне могла быть обусловлена снижением угрозы со стороны хищников, представляется несостоятельной, поскольку известно немало видов птиц, добывающих пищу именно на урезе воды и наиболее мелководных прибрежных участках и имеющих для этого ряд специфических адаптаций. В регионе это в первую очередь различные кулики [260].

Особенности экоморфологии и питания региональных видов Hydradephaga как обитателей краевых водных биотопов. Термин «экоморфология» был впервые предложен Ю.Г. Алеевым [3] для обозначения отрасли биологической науки, изучающей экоморфы организмов. Экоморфа, согласно определению Ю.Г. Алеева и В.Д. Бурдак [2] представляет собой целостную систему взаимообусловленных эколого-морфологических адаптаций, определяющих общую конструкцию тела организма в соответствии с конкретным направлением эволюции вида в условиях конкретного биотопа. Эти же авторы предложили единую экоморфологическую систему организмов [2] и в общем виде описали изменения экоморфы в онтогенезе и цикле развития вида [3]. А.А. Протасов [136, 137] продолжил развитие идей Ю.Г. Алеева и ввел понятие ценоэкоморфы – «...совокупность адаптаций организменного и надорганизменного уровней, рассматриваемая в системе биоценологических отношений».

Hydradephaga относятся к вторичноводным гетеротопным гидробионтам, большая часть жизни которых проходит в водной среде [71, 203, 204, 234]. Разные виды этих жуков приспособились к жизни в разных типах ВО и входят в состав многих водных сообществ, в первую очередь, в краевых биотопах «водоем-берег», «водоем-атмосфера» и «водная толща-дно». С.К. Рындевич [142] на примере различных ВО Белоруссии показал, что по мере удаления от берега и увеличения глубины число видов водных жуков, в т.ч. и Hydradephaga быстро убывает. П.Н. Петров [131] отмечал наибольшие значения численности плавунцов *H. angustatus*, *H. striola* и *Hydroporus umbrosus* (Gyllenhal, 1808) в зоне уреза воды озера Кучак. Из европейских видов лишь *D. latissimus* и *Haliphus confinis* Stephens, 1829 нередки на глубинах до 2 м [143, 203], прочие виды предпочитают глубины до 1 м. Максимальная глубина, на которой были обнаружены Hydradephaga составляет 5 м [234]. Приведенные примеры показывают, что водные плотоядные жуки представляют собой специализированных обитателей краевого биотопа «водоем-берег». Это объясняется тем, что окукливание, а нередко и зимовка, большинства видов Hydradephaga

происходит на суше [43, 71, 127, 203, 204, 234, 253], а также высокой продуктивностью прибрежной зоны как контурного биотопа [1, 24, 73]. Избегание больших глубин А.А. Прокин и П.Н. Петров [134] связывают с высокими энергозатратами на погружение и угрозой со стороны хищников при перемещении в толще воды. В той же работе рассматривается адаптивное значение окраски среднеевропейских плавунцов.

Связь *Hydradephaga* с краевым биотопом «водоем-атмосфера» продиктована, как и в предыдущем случае, особенностями их происхождения и биологии (дыхания и питания). Так, имаго вертячек – специализированные плейстонные организмы, у которых в процессе эволюции выработался ряд адаптаций к жизни у поверхностной пленки воды [71, 127, 131, 142, 213, 253]. У остальных семейств водных плотоядных жуков связь с нейсталью обусловлена характером их дыхания и питания. Будучи вторичноводными организмами, имаго *Hydradephaga* не имеют специальных органов водного дыхания [71, 234]. Они дышат атмосферным воздухом, запас которого носят в полости под надкрыльями и периодически обновляют его, поднимаясь на поверхность воды. У многих плавунцов личинки (в особенности старших возрастов) также дышат атмосферным воздухом через заднюю пару дыхалец, для чего они выставляют из воды вершину брюшка, которая у многих видов оттянута в более или менее длинный отросток – сифон [203, 234]. В питании ряда видов плавунцов важную роль играют гипонейстонные личинки и куколки двукрылых (*Diptera*), а также упавшие на поверхность воды наземные насекомые, что заставляет этих жуков регулярно посещать приповерхностный слой воды [143, 201, 203, 234]. Таким образом, большинство видов *Hydradephaga* трофически и топически связаны с краевым биотопом «водоем-атмосфера».

В тоже время, у личинок плавунчиков из родов *Brychius* и *Haliphus* дыхание кожное, личинки *Peltodytes*, а также всех видов вертячек и болотников усваивают растворенный в воде кислород через нитевидные жабры и не поднимаются на поверхность воды [71, 127, 203, 204, 213, 253]. Кожное дыхание известно и у личинок плавунцов, в особенности у младших возрастов плохо плавающих видов и зимующих в воде личинок рода *Ilybius*, *Dytiscus semisulcatus* O.F. Müller, 1776 и некоторых других [203, 234]. Личинки плавунчиков не способны плавать, а только ползают по дну и водой растительности [71, 127, 203, 213]. Это справедливо и для личинок ряда плавунцов, у которых слабо развиты или совершенно отсутствуют плавательные волоски [71, 127, 203, 234]. Все эти особенности позволяют отнести перечисленных выше личинок к сообществу бентоса и обуславливают у них тесную связь с краевым биотопом «водная толща-дно». Имаго большинства плавунцов, толстоусов, болотников и плавунчиков также связаны с этим биотопом, поскольку здесь они находят убежище и пищу [4, 143, 203, 234]. Этим жуков, а также

хорошо плавающих личинок плавунцов (например из родов *Dytiscus*, *Cybister*, *Hydaticus*), добывающих пищу как на дне, так и в толще воды и у поверхности часто рассматривают как компонент нектона или нектобентоса [4, 131, 143].

Благодаря способности к полету, Hydradephaga, наряду с другими насекомыми, часто оказываются на поверхности моря [74]. Одни из них при этом погибают из-за неподходящих условий среды, другие выживают и могут даже размножаться в защищенных от действия волн мелководных заливах и прибрежных водоемах [71, 203, 234]. Несмотря на то, что среди Hydradephaga есть немало солоноватоводных форм [71, 127, 202, 204, 234], а ряд видов населяют исключительно соленые и гипергалинные водоемы, в море они представлены очень бедно, как правило, их пребывание здесь носит временный и вынужденный характер. Основным фактором, препятствующим освоению моря (и вообще крупных водоемов) водными плотоядными жуками оказывается их неспособность пополнять запас воздуха при волнении [223, 243].

Обобщив вышеизложенное можно констатировать, что Hydradephaga представляют собой специализированных обитателей краевых биотопов континентальных ВО и, в меньшей степени, морских экосистем.

Сведения о питании Hydradephaga приведены в большом количестве отечественных и зарубежных публикаций [4, 13-15, 38, 71, 131, 133, 143, 166, 176, 180, 181, 182, 184, 203, 204, 213, 234, 238, 239, 246-248, 253]. Среди этих жуков выделяют следующие трофические группы:

1. Зоофаги, питающиеся живыми и мертвыми животными (все виды плавунцов, болотников и вертячек, возможно, также толстоусы);
2. Зоофитофаги, питающиеся как животной, так и растительной пищей (виды рода *Haliphus* и, возможно, *Noterus*);
3. Фитофаги, питающиеся только живыми растениями (виды родов *Peltodytes* и *Brychius*, по некоторым данным - *Noterus*).

Случаи пищевой специализации у Hydradephaga редки и никогда не принимают характера строгой монофагии, можно говорить лишь о предпочтении пищи какого-либо вида остальным. Так, личинки плавунчиков предпочитают харовые и нитчатые зеленые водоросли. Личинки *D. semisulcatus* и *D. latissimus* питаются главным образом личинками ручейников, а *D. marginalis* – головастиками. В целом же плавунцы и их личинки относятся к хищникам-полифагам, нападающим на любую доступную добычу. В их питании отмечены различные черви, насекомые и их личинки (Heteroptera, Diptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Odonata, Coleoptera, Trichoptera и др.), ракообразные (Cladocera, Gammaridae, *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758)), моллюски (*Lymnaea*, Physidae), икра рыб и амфибий, личинки хвостатых и бесхвостых амфибий, мальки рыб и другие животные. Описан случай нападения крупной личинки плавунца из рода *Dytiscus* на змею *Thamnophis elegans* (Baird et

Girard, 1853) длиной 19 см [188]. Среди плавунцов широко распространен каннибализм. Размеры кормовых объектов и их таксономическое разнообразие зависят от размеров хищника и его стадии развития.

Воздействие хищных видов *Hydradephaga* на популяции жертв может быть весьма значительным. Так, по данным Н.А. Березиной [13], личинка *D. marginalis* за сутки потребляет до 14 мальков карпа длиной 21-25 мм, общая масса которых в 1,4 раза превышает ее собственную массу. Личинки *A. sulcatus*, *G. cinereus* и *Agabus sturmii* (Gyllenhal, 1808) за сутки съедают 225 – 260 дафний общей массой до 808 мг, что превосходит массу хищника в 5-11 раз.

Таким образом, место и роль *Hydradephaga* в водных экосистемах, а также их взаимоотношения с другими гидробионтами и аэробиионтами изучены еще далеко не полностью, а в СЗП подобные исследования вообще не проводились. С учетом того, что биология и экологические особенности водных жуков сильно зависят от региональных природных условий, изучение этих аспектов в СЗП представляется важным и актуальным.

Будучи вторичноводными гетеротопными организмами, *Hydradephaga* на разных стадиях ЖЦ принадлежат к разным классам сообществ (водных и наземных). Каждая из этих стадий характеризуется определенным набором адаптивных черт организации, определяющих ее общий облик и обусловленных спецификой той среды обитания, в которой она проходит. Таким образом, один и тот же вид *Hydradephaga* на разных стадиях своего ЖЦ входит в состав ряда сообществ и представлен разными экоморфами, адаптированными к условиям различных биотопов. При переходе из одного сообщества в другое и, соответственно, при смене экоморфы наблюдаются изменения способа передвижения, характера питания, а нередко и способа дыхания. В обобщенном и несколько упрощенном виде смена экоморф в ЖЦ *Hydradephaga* показана на Рис. 15.

На основании принадлежности региональных видов *Hydradephaga* к тем или иным классам сообществ среди них можно выделить ряд экологических групп.

Первую группу составляют *плейстонные* формы – организмы, одна часть тела которых находится над поверхностью воды, а другая погружена в воду [74, 80]. Это имаго всех видов семейства *Gyrinidae*. В водной среде плейстонные *Hydradephaga* передвигаются с помощью полидиплокопального (здесь и далее при описании движителей использована терминология Ю.Г. Алеева [3]) движителя, образованного средней и задней парами ног. Для них характерно дыхание атмосферным воздухом, в питании преобладают упавшие на воду наземные насекомые. Все региональные виды вертячек способны к полету и, в меньшей степени, к передвижению по твердому субстрату, как и у других жуков в первом случае используется моносклероортоптериальный движитель (задняя пара

крыльев), во втором – эуполидиплоэуподиальный, все три пары ног при этом функционируют как ходильные.

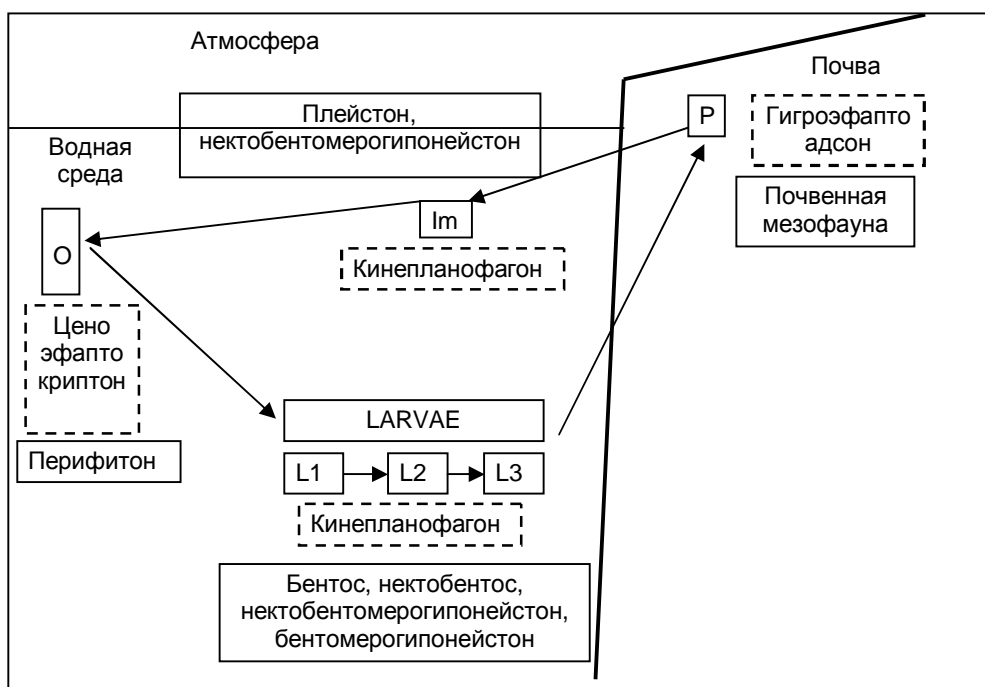


Рис. 15. Схема ЖЦ Hydradephaga. При смене стадий ЖЦ изменяется экоморфа (в пунктирной рамке) и сообщество, к которому принадлежит организм. Стадии ЖЦ: О – яйцо (Ovum), L1, L2, L3 – личинки (Larvae) первого, второго и третьего возрастов, Р – куколка (Pupa), Im – взрослая особь (Imago). Названия экоморф и ценоэкоморф даны по А.А. Протасову [137] и Ю.Г. Алееву [3].

Вторую группу образуют *нектобентомерогипонейстонные* организмы, активно передвигающиеся в толще воды, но топически и трофически связанные также с донными биоценозами и сообществом нейстона. Таковы имаго всех остальных семейств Hydradephaga, известных в СЗП, а также личинки второго и третьего возрастов *A. labiatus*, *A. undulatus*, всех видов из родов *Laccophilus*, *Rhantus* и *Colymbetes*, и личинки первого – третьего возрастов всех представителей подсемейства Dytiscinae. Для организмов этой группы характерна положительная или близкая к нейтральной плавучесть, в толще воды они передвигаются с помощью копиального и кимального (у личинок) движителей. У имаго плавунцов и толстоусов монодиплокопиальный движитель образован задней парой ног. Имаго плавунчиков и болотников плавают с помощью полидиплокопиального движителя, гребную функцию при этом выполняют не только задние, но и средние ноги.

Относящиеся сюда личинки сочетают полидиплокопиальный движитель, образованный тремя парами ног, несущих плавательные волоски, с аксокимальным движителем с плоской вертикальной локомоторной волной. Эффективность работы последнего у личинок из подсемейств Colymbetinae и Dytiscinae повышается благодаря рядом

плавательных волосков, расположенных на последних брюшных сегментах и (или) на церках (Рис. 16).

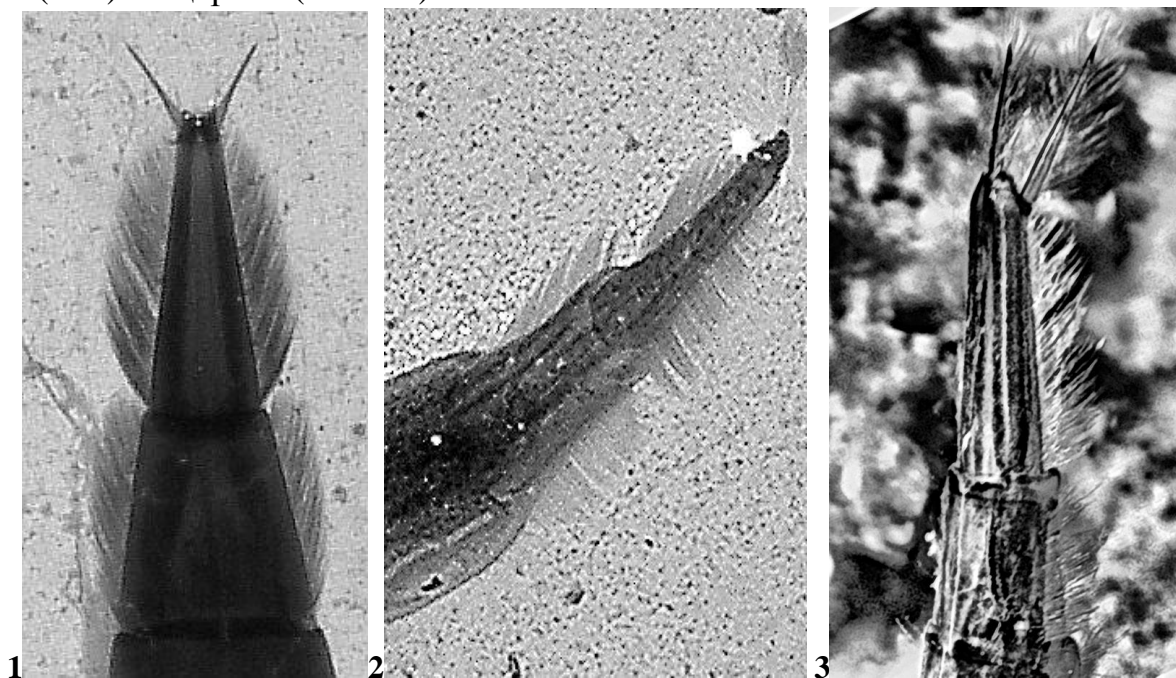


Рис. 16. Плавательные волоски на вершине брюшка и церках личинок плавунцов: 1 – *Graphoderus cinereus*, 2 – *Cybister lateralimarginalis*, 3 – *Dytiscus persicus*. Фото Д.В. Ахраменко (1,2) и И.С. Турбанова (3).

Для передвижения по твердой поверхности рассматриваемые формы используют эуполидиплоэуподиальный движитель, все три пары ног при этом функционируют как ходильные.

Разные представители этой большой экологической группы существенно отличаются друг от друга характером питания. Среди них есть преимущественно растительноядные формы (имаго Haliplidae), зоофаги, поедающие живых и мертвых животных (имаго Dytiscidae, Hygrobiidae), многоядные хищники, нападающие на любую живую добычу подходящего размера (личинки *A. undulatus*, *A. labiatus*, видов рода *Laccophilus*, *Hydaticus*, *D. dimidiatus*, *D. circumflexus*), и более-менее специализированные хищники: зоопланктофаги, отдающие предпочтение планктонным Cladocera (личинки *Acilius* и *Graphoderus*), куледицефаги (термин В.И. Алексеева [4], личинки *Rhantus* и *Colymbetes*), одонатофаги, поедающие преимущественно личинок стрекоз (личинки *C. lateralimarginalis*, Рис. 17).

Все нектобентомерогипонейстонные Hydradephaga дышат преимущественно атмосферным воздухом. Кроме того, имаго плавунчиков, плавунцов и толстоусов, возможно, также и болотников, способны усваивать растворенный в воде кислород при помощи так называемой «физической жабры» [127, 203, 204]. Не исключено, что у относящихся сюда личинок, по крайней мере, младших возрастов, имеет место и кожное дыхание, однако его роль незначительна.



Рис. 17. *Cybister lateralimarginalis* – личинка третьего возраста, поедающая личинку стрекозы. Фото Д.В. Ахраменко.

Третья экологическая группа – *бентомерогипонейстонные* формы [74], ведущие преимущественно донный образ жизни, плохо плавающие в водной толще, но периодически поднимающиеся к поверхности воды (чаще всего по растениям или другим выступающим из воды предметам). Из региональных Hydradephaga в эту группу попадают личинки толстоусов и преимущественно бентосные, плохо плавающие личинки ряда плавунцов, сочетающие кожное дыхание растворенным в воде кислородом с дыханием атмосферным воздухом. Из плавунцов сюда относятся личинки первого возраста из родов *Rhantus* и *Colymbetes*, а также старших возрастов из родов *Liopterus*, *Hygrotus*, *Ilybius*, *Agabus* (кроме *A. undulatus* и *A. labiatus*), *N. ceresyi*, *H. ovatus*, *H. cuspidatus*, возможно, также некоторых других Hydroporinae и *P. maculatus*. Обособленное положение среди представителей этой группы занимают личинки толстоусов, живущие на очень небольшой глубине у самого берега. Передний конец тела этих личинок погружен в толщу грунта, а вершина брюшка с концевыми дыхальцами слегка возвышается над водой [127].

Организмы рассматриваемой экологической группы имеют отрицательную плавучесть и большую часть времени передвигаются по дну и различным погруженным предметам с помощью эуполидиплоэуподиального движителя, состоящего из трех пар ног. В толще воды они плавают плохо, сочетая (как и личинки предыдущей

группы) гребные движения ногами с волнообразными изгибаниями тела в вертикальной плоскости (полидиплокопиальный и аксокимальный движители). Личинки *N. ceresyi*, *H. ovatus* и некоторых видов рода *Hygrotus* (*H. confluens*, *H. enneagrammus*) имеют на ногах плавательные волоски и плавают несколько лучше, однако прибегают к такому способу передвижения довольно редко.

По способу питания все региональные бентомерогипонейстонные Hydradephaga относятся к хищникам, сочетающим активный поиск добычи с охотой из засады. Вид и размер добычи зависит прежде всего от размеров хищника: более мелкие формы потребляют главным образом ветвистоусых (Cladocera) и ракушковых (Ostracoda) ракообразных и мелких личинок насекомых (в особенности, различных Diptera), более крупные личинки (*Ilybius*, *Agabus*) также в большом количестве (до 150% собственной массы за сутки) потребляют ветвистоусых и личинок двукрылых, но нередко нападают и на животных длиной до 10-12 мм, например, на водяных осликов (*A. aquaticus*), бокоплавов (Amphipoda), старших личинок поденок (Ephemeroptera), личинок стрекоз (Odonata), ручейников (Trichoptera), двукрылых (Diptera), нимф гребляков (Corixidae).

Четвертую экологическую группу Hydradephaga СЗП образуют *нектобентосные* формы – личинки вертячек и болотников, организмы, значительную часть времени проводящие на дне и способные к активному плаванию в водной толще, но не поднимающиеся в приповерхностный горизонт. Все представители этой группы дышат исключительно растворенным в воде кислородом, который усваивают при помощи специализированных придатков тела – трахейных жабр (см. выше). В толще воды личинки вертячек передвигаются при помощи анхелиаксокимального движителя, локомоторную функцию при этом выполняет все тело, волнообразно изгибающееся в вертикальной плоскости. Личинки *H. hermanni* используют полидиплокопиальный движитель, образованный тремя парами ног, несущих хорошо развитые плавательные волоски. Передвижение по твердому субстрату у рассматриваемых форм осуществляется с помощью эуполидиплоэуподиального движителя, аналогично представителям других групп.

Пищу личинок вертячек составляют, по наблюдениям автора, мелкие донные и придонные гидробионты (личинки хирономид, Cladocera, крупные коловратки (Rotatoria)). По данным Ф.А. Зайцева [71] они потребляют и мертвых животных. Личинки *H. hermanni*, по литературным данным [204], хищники, питаются малоцетинковыми червями рода *Tubifex*.

Пятая экологическая группа Hydradephaga объединяет *бентосные* формы – донные организмы, почти или совсем не способные плавать и не поднимающиеся к поверхности воды. В регионе к этой группе

принадлежат личинки всех видов плавунчиков, а также некоторых плавунцов: первого возраста *H. cuspidatus*, *N. ceresyi*, *H. ovatus*, *H. impressopunctatus*, *H. parallelogrammus*, *H. versicolor*, *H. decoratus*, *H. inaequalis*, видов рода *Liopterus*, *Ilybius*, *Agabus*, *P. maculatus* и всех возрастов многих Hydroporinae (роды *Hydroporus*, *Suphrodytes*, *Porhydrus*, *Graptodytes*, *Bidessus*, *Hydroglyphus*, *Herophydrus*).

Общепринято деление организмов бентоса на три группы в зависимости от линейных размеров [27, 28, 100, 159, 160]: микробентос (менее 0,1 мм), мейобентос (0,1-2,0 мм) и макробентос (более 2,0 мм). Линейные размеры бентосных личинок Hydradephaga региона позволяют отнести их к двум последним группам. В составе мейобентоса выделяют его постоянный – эвмейобентос и временный – псевдомейобентос компоненты [159]. Поскольку размеры бентосных личинок даже наиболее мелких региональных видов Hydradephaga перед окукливанием превышают 2,0 мм, а на других стадиях ЖЦ они входят в состав иных сообществ, эти гидробионты представляют собой именно псевдомейобентос. Из известных в регионе видов к этой группе относятся личинки первого и второго возрастов из родов *Bidessus*, *Hydroglyphus*, *Graptodytes*, а также наиболее мелкие личинки первого возраста видов рода *Haliplus*, *Peltodytes*, *Hygrotus*, *Hydroporus*, *Hydrovatus*, *Herophydrus*, *Porhydrus*, *Nebrioporus* и *Suphrodytes*. Старшие личинки этих жуков, вместе с личинками *Hyphyrus*, *Liopterus*, *Ilybius* и *Agabus* по своим линейным размерам относятся к макрозообентосу.

Для бентосных личинок Hydradephaga характерен эуполидиплоэуподиальный движитель и дыхание растворенным в воде кислородом, который они могут усваивать как через кожные жабры (*P. caesus*), так и непосредственно через покровы (остальные представители). Не исключено, что у бентосных личинок плавунцов, по крайней мере перед метаморфозом, имеет место и воздушное дыхание, однако достоверных наблюдений, подтверждающих это, пока нет. Возможно, что оно появляется у них лишь после выхода на сушу, непосредственно перед окукливанием.

Среди Hydradephaga рассматриваемой экологической группы в регионе известны альгофаги (личинки плавунчиков) и хищники (личинки плавунцов). Первые, по наблюдениям автора, употребляют в пищу преимущественно нитчатые и харовые водоросли, реже – некоторые высшие растения (водяные мхи, роголистник, перистолистник), вторые – различных беспозвоночных, главным образом личинок двукрылых и мелких ракообразных (Cladocera, Ostracoda, Harpacticoida, Cyclopoida, молодь *A. aquaticus*).

Шестую экологическую группу Hydradephaga СЗП образуют организмы *перифитона*. В состав этого сообщества входят представленные ценоэкоморфой ценоэфаптокриптон (по терминологии

А.А. Протасова [137]) яйца всех региональных видов водных плотоядных жуков, кроме представителей рода *Acilius*, у которых они развиваются в надводных частях полупогруженных растений, или во влажном мху вблизи воды [203].

Если выделять население зарослей макрофитов в специфический класс водных сообществ (называемый иногда термином «зоофитос» [82]), то в эту экологическую группу попадут практически все водные стадии ЖЦ подавляющего большинства региональных видов *Hydradephaga*, поскольку они топически, трофически, а в меньшей степени также форически и фабрически связаны с водной растительностью (см. Главу 3).

Наконец, куколки, окукливающиеся личинки и зимующие на суше или переживающие засуху в толще грунта пересохших водоемов имаго *Hydradephaga* относятся уже не к водным, а к наземным сообществам, их следует рассматривать как компонент почвенной мезофауны.

Таким образом, *Hydradephaga* входят в состав большинства традиционно выделяемых гидробиологами классов водных сообществ, за исключением планктона. На разных стадиях ЖЦ эти гидробионты (как и многие другие организмы) представлены разными экоморфами, сформировавшимися в результате адаптаций к условиям того или иного биотопа. Так, плейстонные формы (имаго вертячек) имеют разделенные на две половины глаза, что дает им возможность видеть одновременно и над и под поверхностью воды. Нектобентомерогипонейстонные имаго и некоторые личинки плавунцов дышат главным образом атмосферным воздухом и характеризуются положительной или близкой к нейтральной плавучестью, что облегчает им возвращение к поверхности воды после погружения. Напротив, бентосные личинки плавунчиков и ряда плавунцов имеют отрицательную плавучесть и ноги ходильного типа, а дышат преимущественно (или даже исключительно) растворенным в воде кислородом. В целом, наблюдаемые у современных *Hydradephaga* биологические и экоморфологические особенности можно объяснить их длительным приспособлением к жизни в условиях краевых водных биотопов.

Глава 6.
**ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ХИЩНИКОВ,
 ПАРАЗИТОВ И КОММЕНСАЛОВ ВОДНЫХ ПЛОТОЯДНЫХ
 ЖУКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ**

В некоторых небольших водоемах хищные виды Hydradephaga представляют собой вершину пищевой пирамиды, но чаще они находятся на ее промежуточных уровнях, т.к. сами используются в пищу различными позвоночными и беспозвоночными животными (Рис. 18).

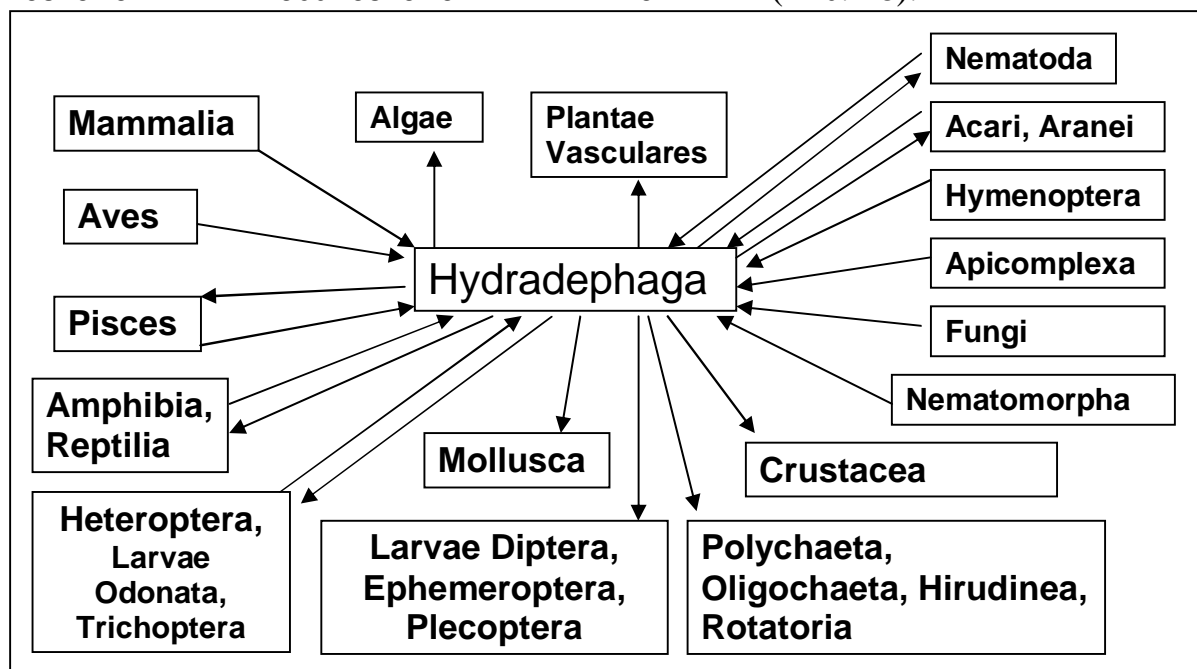


Рис. 18. Трофические связи Hydradephaga с другими организмами (по собственным и литературным данным).

Hydradephaga региона как компонент питания хищных беспозвоночных. Наблюдения автора показали, что Hydradephaga входят в рацион многих видов хищных водных беспозвоночных (включая самих Hydradephaga). Как и в других регионах [143, 166, 211, 234, 244], в СЗП неизвестны хищники, специализированные на водных плотоядных жуках. Не удалось выявить и таких хищников, у которых рассматриваемые гидробионты относились бы к предпочитаемым кормам. Тем не менее, в питании хищных беспозвоночных-полифагов, практически не проявляющих избирательности при выборе кормовых объектов, водные плотоядные жуки могут формировать заметную долю рациона.

В природе и в лабораторных условиях автор неоднократно наблюдал случаи нападения клопов водяного скорпиона (*Nepa cinerea* Linnaeus, 1758), ранатры (*Ranatra linearis* (Linnaeus, 1758)), плавта (*Ilyocoris cimicoides* (Linnaeus, 1758)), гладышей (*Notonecta glauca* Linnaeus, 1758 и *N. viridis* Delcourt, 1909) на имаго и личинок плавунчиков, толстоусов и плавунцов. Жертвами *N. cinerea* чаще оказывались личинки плавунцов из

родов *Hydroporus*, *Hygrotus*, *Agabus*, *Ilybius* и *Rhantus* с длиной тела до 10,0 мм, реже – имаго *P. caesus*, толстоусов и некоторых плавунцов (*H. planus* и *A. labiatus*). Вероятно, особенности работы хватательных ног этого клопа лишь в немногих случаях позволяют ему поймать и удержать высокоподвижных взрослых жуков, тогда как личинкам обычно не удается вырваться. В противоположность ему, другой вид семейства Nepidae – *R. linearis*, хватательные ноги которого устроены и функционируют иначе, чаще всего успешно ловит имаго Hydradephaga первого и второго размерного класса. Как показали лабораторные наблюдения, за сутки взрослый клоп длиной (без учета дыхательной трубки) 32 мм и массой 118 мг может съесть до 8 экземпляров мелких жуков или 1-3 особи более крупных видов, что составляет 12,2-150,8% массы хищника (табл. 26).

Таблица 26

Суточное потребление некоторых видов Hydradephaga водным клопом *Ranatra linearis* (по результатам лабораторных наблюдений)

Кормовые организмы	N max, экз.	l, мм	m, мг	M, мг	M/m _p , %
<i>H. zacharenkoi</i> , imago	8	2,8	2,0	16,0	13,6
<i>N. crassicornis</i> , imago	7	3,7	2,9	20,3	17,2
<i>H. inaequalis</i> , imago	6	3,3	2,5	15,0	12,7
<i>H. impressopunctatus</i> , imago	6	4,9	8,1	48,6	41,2
<i>P. lineatus</i> , imago	7	3,0	2,2	15,4	13,1
<i>L. minutus</i> , imago	5	4,4	3,0	15,0	12,7
<i>L. poecilus</i> , imago	6	3,6	2,4	14,4	12,2
<i>A. labiatus</i> , imago	3	6,2	35,7	107,1	90,8
<i>A. bipustulatus</i> , imago	2	10,2	89,0	178,0	150,8
<i>R. suturalis</i> , imago	2	11,1	76,7	153,4	130,0
<i>I. subaeneus</i> , imago	1	11,5	112,0	112,0	94,9
<i>G. austriacus</i> , imago	1	11,8	177,0	177,0	150,0

Примечание. N max – максимальное число особей жертвы данного вида, потребляемых клопом за сутки, l и m – средняя длина и, соответственно, масса тела съеденных организмов, M – общая масса съеденных организмов, m_p – масса хищника, мг.

При содержании в аквариуме клоп *I. cimicoides* употреблял в пищу личинок плавунцов *A. bipustulatus*, *C. fuscus* и видов рода *Ilybius*. Взрослый клоп за сутки съедал 1-3 личинки длиной 7,0-11,0 мм и массой 3,6-17,0 мг. Попытки нападения плавта на взрослых жуков чаще всего оказывались безрезультатными, лишь в немногих случаях ему удавалось удержать и высосать ткани имаго *N. clavicornis* и *L. minutus*. Особенности образа жизни этого клопа пока не позволяют выяснить роль Hydradephaga в его питании в естественных условиях.

При наблюдениях в природе за гладышами *N. glauca* и *N. viridis* в их питании отмечены имаго толстоуса *N. crassicornis* и плавунцов *H. impressopunctatus* и *H. inaequalis*. По литературным данным [211, 244] в

природе плавунцы составляют до 40% рациона имаго *N. glauca* и 10% рациона нимф 4-5 возраста *N. viridis*.

Личинки стрекоз рода *Aeshna* и *Anax imperator* (Leach, 1815) отмечены как хищники личинок различных плавунцов с длиной тела 5 – 14 мм. В лаборатории автор наблюдал попытки личинок *A. imperator* поймать взрослых плавунцов *H. impressopunctatus* и *A. labiatus*, которые, однако, не увенчались успехом, поскольку ловчие крючки маски личинки стрекозы не могли пробить твердые покровы жука. С.К. Рындевич [143], отмечает факты успешного нападения личинок стрекоз рода *Aeshna* на плавунцов *Agabus sturmii* (Gyllenhal, 1808) и *A. congener* (Thunberg, 1794). Возможно, что в рацион личинок стрекоз входят лишь недавно вышедшие из куколок имаго Hydradephaga с еще не полностью затвердевшими покровами.

В лабораторных условиях личинки плавунцов из родов *Hydroporus* и *Agabus* были отмечены как жертвы паука-серебрянки *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1757). По данным С.К. Рындевича [143] на плавунцов охотится также эпинеистонный паук *Dolomedes fimbriatus* (Clerck, 1758).

Плавунцы и их личинки часто нападают на имаго и личинок других Hydradephaga. Наблюдения в природе позволили зарегистрировать многочисленные случаи поедания личинок своего вида особями имаго у плавунцов *N. ceresyi*, *A. bipustulatus*, *A. labiatus*, *C. fuscus*, *R. suturalis*, *H. transversalis*, *D. dimidiatus*, *D. circumflexus*, *C. lateralimarginalis*. У личинок этих видов автор также неоднократно наблюдал случаи каннибализма. Имаго крупных плавунцов *D. dimidiatus* и *C. lateralimarginalis* в лабораторных условиях поедали имаго более мелких видов (*H. seminiger*, *R. suturalis*, *A. labiatus*) в количестве 1-4 экз. за сутки, а также личинок плавунцов рода *Agabus*, *Ilybius*, *Rhantus* и *C. fuscus* (1-11 экз. в сутки). Личинки плавунцов рода *Dytiscus*, по наблюдениям в природе и при содержании в аквариуме, нападают на личинок других плавунцов, нередко почти равных им по размерам. Эти результаты хорошо согласуются с данными других исследователей [234]. Можно предположить, что каннибализм и хищничество со стороны родственных видов играют важную роль в регуляции численности рассматриваемых гидробионтов.

Таким образом, Hydradephaga региона входят в рацион хищных водных насекомых и паукообразных. Особенно важную роль они играют в питании некоторых водных клопов (*R. linearis*, *N. glauca*), а также крупных плавунцов и их личинок. На суше Hydradephaga, выходящие для окукливания или зимовки, становятся добычей пауков, муравьев и жукелиц (Carabidae) [212, 234].

Hydradephaga региона как компонент питания позвоночных.

Согласно литературным данным водных плотоядных жуков поедают многие виды рыб: сиги (Coregonidae), хариусы (*Thymallus*), ленок (*Brachymystax lenok* (Pallas, 1773)), окунь речной (*Perca fluviatilis* (Linnaeus,

1758)), караси (*Carassius*), карп (*Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758)), плотва (*Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758)), жерех (*Aspius aspius* (Linnaeus, 1758)), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758)), густера (*Blicca bjoerkna* (Linnaeus, 1758)), язь (*Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758)) [77, 106, 138, 143, 169].

Проведенные автором исследования содержимого пищеварительного тракта щуки (*Esox lucius* Linnaeus, 1758), язя, голавля (*L. cephalus* (Linnaeus, 1758)), красноперки, сома (*Silurus glanis* Linnaeus, 1758) окуня и саргана (*Belone belone* (Linnaeus, 1761)) показали, что имаго и личинки водных плотоядных жуков регулярно, но всегда в небольшом количестве поедаются этими видами рыб.

В желудках щук, пойманных в 2004-2008 гг. в дельте Днестра, автором были обнаружены взрослые особи и личинки плавунцов рода *Graphoderus* и личинки *C. lateralimarginalis* (табл. 27).

Таблица 27

Hydradephaga, обнаруженные в желудках щук дельты Днестра.

Дата поимки рыбы	n	n ₁	Обнаруженные таксоны Hydradephaga и число их экземпляров
5.09.2004	4	2	<i>C. lateralimarginalis</i> (L3) – 2 экз., <i>Graphoderus</i> sp. (Im) – 1 экз.
12.09.2004	2	1	<i>Graphoderus</i> sp. (Im) – 1 экз.
28.08.2005	2	1	<i>C. lateralimarginalis</i> : L2 – 4 экз.; L3 – 1 экз.
24.06.2006	3	1	<i>C. lateralimarginalis</i> : L1 – 2 экз.; L2 – 1 экз.; L3 – 2 экз.
13.07.2008	5	3	<i>C. lateralimarginalis</i> : L2 – 3 экз.; L3 – 1 экз., <i>Graphoderus</i> sp. (L3) – 1 экз.

Примечание. n – число исследованных особей рыб, n₁ – число особей рыб, в желудках которых найдены Hydradephaga, Im – имаго, L1, L2, L3 – личинки первого – третьего возрастов.

Из таблицы видно, что личинки *C. lateralimarginalis* встречались в желудках щук чаще, чем имаго и личинки плавунцов рода *Graphoderus*. Вероятно, это объясняется тем, что в местах отлова изученных особей щук (оз. Белое и старица Мертвый Турунчук) личинки *C. lateralimarginalis* встречаются чаще остальных Hydradephaga. Можно также предположить, что крупные размеры этих личинок (30-80 мм) делают их удобным кормовым объектом для щуки. Редкость имаго плавунцов рода *Graphoderus* в желудках щуки может объясняться тем, что при опасности эти жуки (как и многие другие Hydradephaga) выделяют токсичные для позвоночных вещества [186].

В кишечнике карповых рыб (язя, голавля и красноперки), отловленных в 2004-2008 гг. в дельте Днестра и в р. Южный Буг были обнаружены остатки имаго и личинок плавунчиков рода *Halipilus* и *P. caesus*.

В питании сома отмечены личинки крупных плавунцов *D. dimidiatus* и *C. lateralimarginalis*. В низовьях Днестра и Дуная личинки плавунцов

используются рыболовами в качестве наживки для этой рыбы, кроме того, их остатки были обнаружены в желудках сомов, вскрытых автором в 2004 г.

В результате изучения содержимого желудков окуней, пойманных автором в 2001-2008 гг. в дельте Днестра, р. Южный Буг и Александровском пруду (бассейн Дофиновского лимана) в их питании были отмечены имаго 15 таксонов Hydradephaga: *P. caesus*, *H. fluviatilis*, *H. ruficollis*, *N. crassicornis*, *H. impressopunctatus*, *H. inaequalis*, *H. ovatus*, *A. labiatus*, *I. fuliginosus*, *I. quadriguttatus*, *R. suturalis*, *R. latitans*, *L. minutus*, *L. poecilus*, *Hydaticus* sp. Кроме того, в рацион этого вида входят личинки плавунцов рода *Hydaticus*, *Graphoderus* и *C. lateralimarginalis*. Высокое разнообразие имаго водных плотоядных жуков в рационе окуня позволяет предположить у него низкую чувствительность к действию их защитных секретов.

Из морских рыб региона водных плотоядных жуков изредка поедает сарган. В желудке одной особи этой рыбы длиной 32 см, пойманной автором в сентябре 2003 года в прибрежных водах г. Одессы, наряду с большим количеством крылатых муравьев и различных двукрылых был обнаружен плавунец *R. suturalis*.

Таким образом, роль водных плотоядных жуков региона в питании хищных и всеядных видов рыб изучена еще очень слабо. Предварительно можно констатировать, что в относительно большем количестве они потребляются окунем, личинки некоторых плавунцов входят в рацион щуки и сома. Плавунчики в небольшом количестве встречаются в рационе язя, голавля и красноперки. Падающие на поверхность моря Hydradephaga используются в пищу сарганом.

Из земноводных региона как хищники рассматриваемых гидробионтов отмечены лягушки рода *Rana*, у которых автор наблюдал в природе случаи нападения на имаго *R. suturalis*. Из рептилий СЗП на Hydradephaga охотится болотная черепаха *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758). По наблюдениям С.П. Начвинова (личное сообщение), при содержании в акватеррариуме черепахи поедали личинок различных плавунцов. Эти результаты хорошо согласуются с данными других исследователей [31, 105, 143, 166].

О роли водных плотоядных жуков в питании птиц региона известно немного. Литературные данные по этому вопросу довольно скудны. В качестве хищников Hydradephaga указаны аисты (*Ciconia*), цапли (*Ardea cinerea* Linnaeus, 1758, *Nycticorax nycticorax* (Linnaeus, 1758), *Isobrychus minutus* Linnaeus, 1758, *Botaurus stellaris* (Linnaeus, 1758)), поморник (*Stercorarius parasiticus* (Linnaeus, 1758)) утки (Anatidae), кулики (*Tringa glareola* Linnaeus, 1758, *T. erythropus* (Pallas, 1764) *Philomachus pugnax* (Linnaeus, 1758)) [6, 86, 143, 146, 234]. Личинки плавунцов, выходящие на сушу для окукливания оказываются, по данным И.М. Гани [29], важным

компонентом питания черного дрозда (*Turdus merula* Linnaeus, 1758). Автором отмечены факты питания цапель *A. cinerea*, *Egretta alba* (Linnaeus, 1758) и белого аиста (*Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758)) имаго и личинками плавунцов *D. circumflexus*, *D. dimidiatus* и *C. lateralimarginalis*. В низовьях р. Тилигул в летние месяцы эти виды составляют существенную часть рациона цапель, остатки плавунцов в большом количестве встречаются в их экскрементах.

Из млекопитающих на Hydradephaga охотятся летучие мыши [143] и землеройки [234].

Таксономический состав паразитов и комменсалов Hydradephaga региона. Паразиты и эпибионты Hydradephaga известны среди бактерий, грибов, водорослей, грегариин (Gregarinida: *Bothriopsides* sp., *Ancyrophora uncinata* Lèger, 1892), инфузорий (Ciliophora, Suctorina), нематод (Nematoda), волосатиков (Nematomorpha: *Gordius aquaticus* Linnaeus, 1758), трематод (Trematoda: *Pleurogenoides medians* (Olson, 1876), *Plagiorchis* sp.), клещей (Hydrachnida) и перепончатокрылых (Hymenoptera) [31, 44, 99, 154, 155, 190-193, 240, 234, 245, 250, 262]. Ф.Д. Мордухай-Болтовской [116] приводит факты нахождения мелких ракообразных на конечностях плавунцов и указывает на возможность их расселения таким образом.

Исследования паразитов и комменсалов водных плотоядных жуков региона были начаты автором совместно с сотрудниками ОФ ИнБЮМ А.В. Куриловым, Ю.В. Квачем, Н.И. Копытиной, Г.Г. Миничевой и А.В. Швец в 2007 году. Слабая изученность этого вопроса не только в районе исследований, но и в Украине в целом, а также в соседних странах, методические трудности обработки материала и нехватка пособий по определению отдельных таксономических групп паразитов водных жуков обуславливают очень медленное развитие начатой работы и скудность полученных к настоящему времени результатов. Ниже приведен перечень паразитов и комменсалов некоторых массовых видов водных плотоядных жуков СЗП.

Fungi. Вызываемые грибами болезни Hydradephaga известны широко, однако в доступной литературе нет ни одного указания на видовую или хотя бы родовую принадлежность паразитических грибов. Автор неоднократно регистрировал пораженных грибами плавунцов, чаще всего имаго *C. lateralimarginalis* и личинок *D. dimidiatus*. Реже микозы отмечались у других видов: имаго *H. planus*, *A. bipustulatus*, *C. fuscus* и личинок *H. seminiger*. У взрослых жуков колонии грибов обычно локализуются по средней линии задних тазиков, вдоль их заднего края и рядом с ними на поверхности брюшных стернитов. Реже они могут расти на переднегруди и на ногах, особенно если последние имеют какие-либо повреждения. Колонии имеют вид густого скопления серых или грязно-белых нитей длиной около 1 мм.

Н.И. Копытиной совместно с автором были изготовлены препараты и проведена идентификация гриба из сборной группы Deuteromycetes [=Fungi Imperfecti], снятого с самца *C. lateralimarginalis*, пойманного 9 июня 2007 г. в дельте Днестра (Рис. 19).

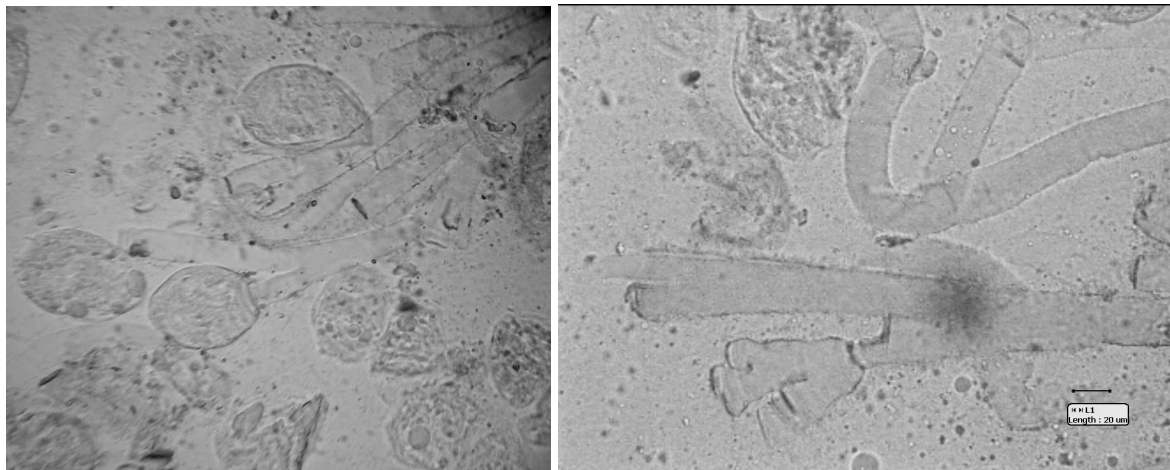


Рис. 19. Гриб из группы Deuteromycetes, снятый с плавунца *C. lateralimarginalis*. Видны спороносные структуры и нити мицелия. Фото Д.В. Ахраменко и Н.И. Копытиной

В популяциях *C. lateralimarginalis* пораженные грибами особи имаго составляют обычно около 1%, но в конце весны и летом 2007 году их доля возросла до 30%. Автор объясняет этот факт жаркой и чрезвычайно сухой погодой, в результате чего жуки сильно концентрировались, зачастую в небольших водоемах, а высокая температура и скученность хозяев, очевидно, благоприятствовали развитию грибов.

При содержании больных микозами взрослых плавунцов в лаборатории случаев их гибели отмечено не было, на 9-11 день развитие грибов замедлялось, позже колонии исчезали вовсе. Напротив, пораженные грибами личинки плавунцов всегда погибали на 6-8 день. К этому моменту все их тело покрывалось сплошным налетом грибов. Поскольку не известно, одинаковые или разные грибы поражают имаго и личинок и не изучены механизмы взаимодействия в рассматриваемой паре организмов, делать какие-либо выводы на основании приведенных фактов пока рано. Не исключено, что в приведенном примере грибы выступали в роли комменсалов, а не паразитов.

Algae. Одноклеточные и, реже, многоклеточные водоросли отделов Chlorophyta и Bacillariophyta неоднократно были отмечены автором как эпибионты личинок и, в меньшей степени, имаго водных плотоядных жуков (см. Главу 3). Поверхность тела взрослых жуков покрыта маслянистым водоотталкивающим веществом, предназначенным для защиты от микроорганизмов и уменьшающим трение об воду [218], по этому на них водоросли поселяются гораздо реже, чем на личинках. В

частности, диатомовые водоросли были отмечены зимой 2007 на зимующих в воде имаго *D. dimidiatus*. Водоросли прикреплялись к надкрыльям и переднеспинке, причем на самках они встречались чаще и в большем количестве, чем на самцах, очевидно, вследствие наличия у первых продольных бороздок на надкрыльях.

Ciliophora. Инфузории принадлежат к числу наиболее часто встречающихся и полно изученных (благодаря работам И.В. Довгала [44]) комменсалов Hydradephaga. Автор находил на личинках плавунцов рода *Dytiscus*, *Hydaticus* и *Graphoderus* (Рис. 20.) инфузорий из родов *Vorticella*, *Carchaesium* и *Zoothamnium* (определения А.В. Курилова).

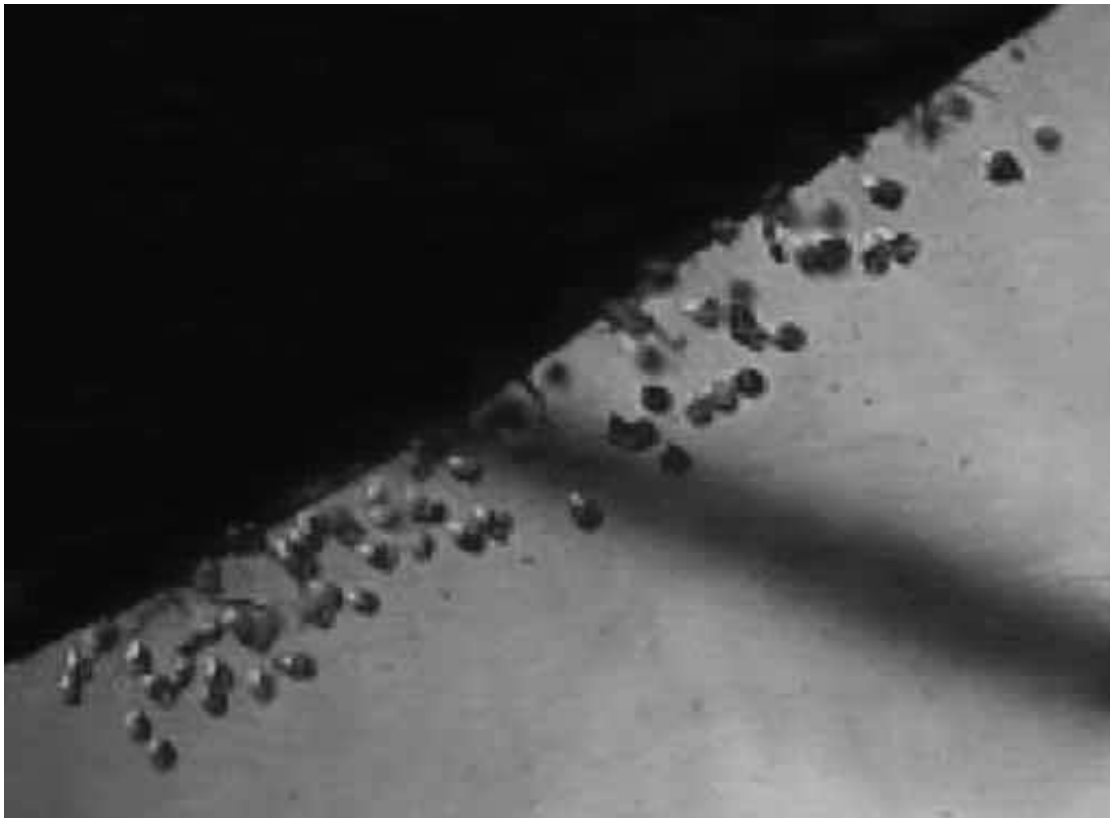


Рис. 20. Инфузории, прикрепившиеся к поверхности тела личинки *Graphoderus cinereus*. Фото автора.

В ряде случаев численность инфузорий была настолько высокой, что они закрывали практически всю поверхность тела личинки. Вероятно, эти организмы не причиняли личинкам какого-либо беспокойства, поскольку в лабораторных условиях такие особи нормально питались, росли и окукливались.

Trematoda. Представители этого класса червей, определенные Ю.В. Квачем как *Asimphilodora sp.*, отмечены как эндопаразиты плавунца *C. lateralimarginalis*. При исследовании 8 экземпляров *C. lateralimarginalis*, собранных автором 28 октября 2007 года в дельте Днестра у двух самок были выявлены метацеркарии асимфилодоры, локализованные на яйцевых

нитях. Примеры других трематод, паразитирующих на Hydradephaga по литературным данным, и краткий обзор литературы по остальным группам паразитов и комменсалов были рассмотрены выше.

Подводя итог материалам двух последних глав можно констатировать, что Hydradephaga обладают широким спектром трофических, топических, форических и, в меньшей степени, фабрических (по терминологии В.Н. Беклемишева [10]) связей с другими гидробионтами и аэробиионтами. Будучи преимущественно хищниками, они играют в водных экосистемах роль регуляторов численности тех животных, которыми питаются.

Хищничество большинства видов Hydradephaga определяет также их роль в хозяйственной деятельности человека. С одной стороны, крупные виды плавунцов при массовом размножении в рыбоводных прудах могут причинять вред [13, 14, 31, 38, 203]. С другой стороны, виды родов *Rhantus*, *Colymbetes*, *Agabus*, *Ilybius*, *Hydaticus*, *Acilius* приносят пользу, т.к. в большом количестве поедают личинок и куколок кровососущих комаров [7, 45, 122-125, 143, 167, 168, 175, 183, 187, 203, 217, 227, 228, 234, 237].

Как гетеротопные обитатели краевых водных биотопов, жуки служат одним из передаточных звеньев в потоке веществ и энергии между водными и наземными экосистемами (Рис. 21).

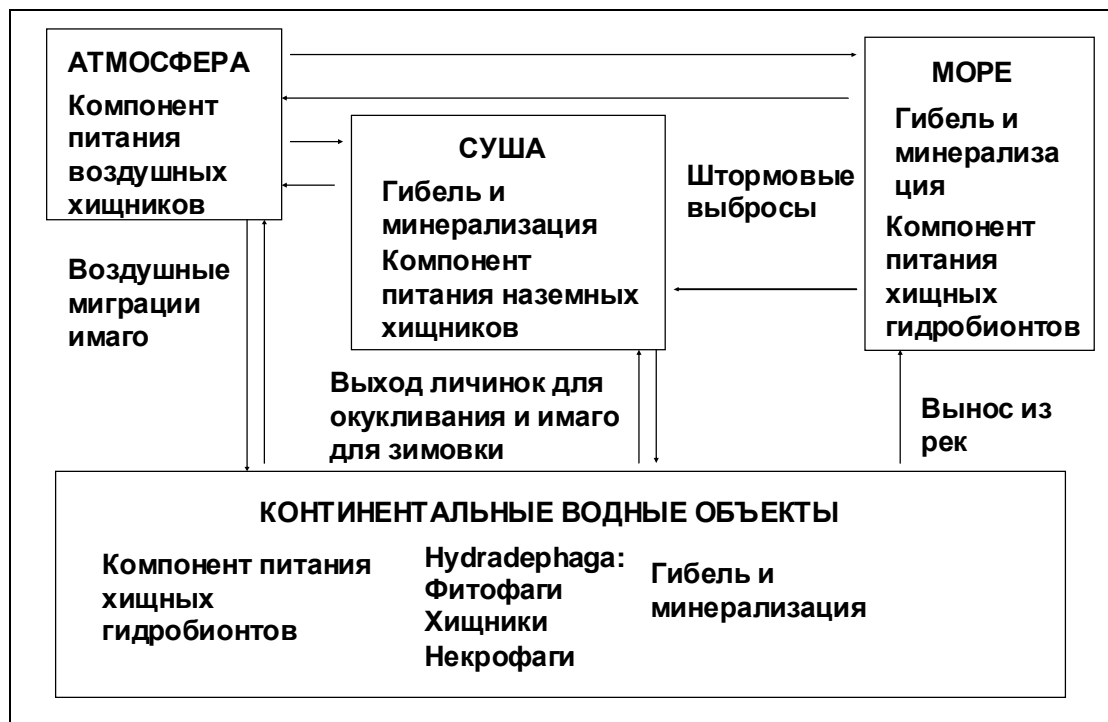


Рис. 21. Роль Hydradephaga в круговороте веществ и энергии в биосфере

Дать приведенной схеме какую-либо количественную оценку пока невозможно, поскольку специальные исследования в этом направлении практически не проводились. В доступной литературе удалось найти лишь один пример. В работе Н.К. Дексбах [41], посвященной динамике биомассы плавунца *Hydroporus sp.* в соленом озере Горьком Курганской

области России показано, что во время выхода на сушу для окукливания личинки выносят из этого водоема 46 тонн органического вещества в пересчете на его десятикилометровую береговую линию. Этот частный пример показывает, что недостаток исследований экологических и биологических особенностей водных насекомых создает существенный пробел в современной гидробиологии и может привести к значительным ошибкам при проведении различных расчетов.

В целом, по функциональной роли водных плотоядных жуков в экосистемах и их взаимоотношениям с другими организмами накоплен пока довольно бедный материал. Эти вопросы, в особенности, их количественный аспект, требуют дальнейших специальных исследований. Автор надеется, что предлагаемая монография вызовет повышение интереса специалистов из различных областей биологии к очерченным в ней проблемам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в регионе известно 103 вида Hydradephaga, принадлежащих к 30 родам из 5 семейств: Hygrobiidae – 1, Haliplidae – 15, Noteridae – 2, Dytiscidae – 75, Gyrimidae – 10 видов. 90 видов отмечены автором, 1 вид – *A. concinnus* известен по музейным коллекциям, 12 видов приводятся по литературным данным. 11 видов Hydradephaga впервые указаны для района исследований, 3 вида – *H. zacharenkoi*, *H. musicus* и *H. pallidulus* - впервые приводятся для Правобережной Украины, виды *A. fuscipennis*, *A. didymus*, и *R. exsoletus*, отмечены как новые для степной зоны Украины.

Формирование видового состава Hydradephaga отдельно взятого биотопа обычно происходит под влиянием не какого-то одного фактора, а совместного, *системного*, действия многих факторов среды, определяющих общий облик ВО или его участка, хотя в ряде случаев удается установить ключевую роль того или иного фактора для выбора видом местообитания. Большую часть видового состава Hydradephaga СЗП образуют эвритермные, эвриадафические пресноводно-солонатоводные лимнофильные формы, известные во многих регионах Палеарктики.

Для района исследований характерно богатое население родников (63 вида Hydradephaga) и сосредоточение большей части видового состава водных жуков (около 80%) в пойменных экосистемах. По мнению автора, это обусловлено засушливостью климата региона, значительным разнообразием солонатовых ВО и относительно небольшим количеством пресноводных, среди которых преобладают реки и родники.

В пойменных экосистемах и родниках СЗП отмечен ряд видов Hydradephaga (*H. fulvicollis*, *H. heydeni*, *H. decoratus*, *H. pubescens*, *H. palustris*, *H. memnonius*, *A. fuscipennis*, *I. ater*, *R. grapii*, *R. exsoletus*, *D. marginalis*, *D. circumcinctus*, *G. paykulli* и др.) типичных для более высоких широт, но редких в южных областях Украины. Нахождение этих видов позволяет говорить о рассматриваемых биотопах как о рефугиумах для северной фауны в степной зоне, что согласуется с выводами других исследователей. Многочисленные случаи обнаружения северных видов Hydradephaga в бассейнах всех изученных рек и обитание вместе с ними типичных элементов южной фауны подтверждает правильность представлений о речных долинах как об «экологических коридорах» для распространения видов из различных ландшафтно-климатических областей.

Для причерноморских лиманов характерен относительно небогатый видовой состав Hydradephaga, основу которого составляют хорошо летающие высокопластичные виды. На примере Днестровского и Тилигульского лиманов показано, что более разнообразно население верхней части водоема, поскольку здесь сказывается близость впадающей

реки и в полной мере проявляется «краевой эффект». По мере продвижения вниз по лиману количество видов жуков быстро сокращается. Бедность видового состава Hydradephaga в этих ВО можно объяснить тем, что при волнении жуки не могут пополнять запас воздуха и погибают. В лиманах региона достаточно мощные для эффективного уменьшения силы волн заросли макрофитов имеются далеко не везде, поэтому в них мало подходящих для развития жуков местообитаний.

При расчете индекса фаунистического сходства Чекановского-Сьеренсена для видовых списков Hydradephaga различных ВО региона, его среднее значение составило 0,57. Это означает, что более половины видов водных плотоядных жуков встречаются в большинстве изученных биотопов. Эта особенность отличает СЗП от более северных территорий, например, Беларуси, где, по литературным данным, среднее значение I_{CS} составляет 0,45, а максимальное не превышает 0,78. Высокую однородность распределения видов Hydradephaga в СЗП можно объяснить засушливостью климата и небольшим (по сравнению с Беларусью) количеством ВО на единицу площади, в результате чего разные виды жуков вынуждены заселять любые доступные местообитания, занимая в них те участки, которые по условиям среды приближаются к предпочитаемым ими типам ВО. В то же время, высокие значения I_{CS} можно объяснить преобладанием в регионе хорошо летающих видов Hydradephaga, развивающихся, зачастую, в пересыхающих водоемах. Наименьшими значениями I_{CS} (не более 0,17) характеризуются таксоценозы Hydradephaga морских мелководий и луж морского побережья в зоне заплеска. Поскольку подавляющее большинство видов Hydradephaga избегают этих местообитаний, их пребывание здесь носит вынужденный и временный характер, что обуславливает бедность видового состава и низкие значения индекса сходства с населенными остальными типами ВО. Наиболее высокими значениями I_{CS} характеризуются следующие пары биотопов: «разливы рек – пойменные водоемы» (0,90), «непересыхающие малые реки – русловые биотопы больших рек» (0,85), «русловые биотопы пересыхающих рек – разливы рек» (0,92), «пойменные водоемы – русловые биотопы пересыхающих рек» (0,88), «пойменные водоемы – малые внепойменные водоемы» (0,85). Сходство видового состава Hydradephaga каждой из этих пар биотопов, вероятно, объясняется подобием их экологических условий.

Благодаря способности многих видов водных жуков к полету, населения Hydradephaga всех ВО региона взаимосвязаны между собой в единый комплекс и взаимодействуют друг с другом путем обмена видами. Расчет величины меры включения и построение ориентированного графа показали, что роль разных элементов комплекса (таксоценозов отдельных ВО) в этом процессе различна. Одни из них (таксоценозы ядра, в первую очередь, пойменных экосистем) выполняют функцию донора, поскольку

здесь имеются благоприятные условия для размножения многих видов жуков. За счет населения биотопов ядра происходит формирование видового состава остальных биотопов, в том числе и более сложных для заселения ВО, таких как крупные стоячие водоемы или искусственные и загрязненные объекты. Таксоценозы экстремальных ВО (например, гипергалинных водоемов), состоящие почти исключительно из стенобионтных видов жуков, находятся в относительной изоляции от других элементов комплекса и не оказывают на них ощутимого влияния, хотя при смягчении условий среды (например, при сезонном распреснении воды после сильных дождей) они могут выступать акцепторами высокопластичных видов, залетающих сюда из ВО ядра. Изолированное положение таких сообществ делает их уязвимыми и обуславливает необходимость охраны.

Население Hydradephaga большинства ВО состоит из специализированных видов, приспособленных к обитанию именно в этих условиях и большего или меньшего количества политоппных видов, нетребовательных при выборе местообитаний. Доля стенобионтных видов в ненарушенных экосистемах увеличивается (вплоть до 100%) в тех ВО, которые радикально отличаются от других по каким-либо параметрам среды (например, холодноводные быстротекущие ручьи, соленые и гипергалинные озера, быстровысыхающие водоемы и т.д.). В подобных биотопах всегда встречается небольшое число видов жуков, в некоторых случаях наряду со специализированными видами в них на отдельных участках живут и наиболее высокопластичные. При антропогенной трансформации ВО разнообразие стенобионтных видов уменьшается и снижается их доля от общего числа видов. Отсюда следует, что стенобионтные виды Hydradephaga (например *O. villosus*, *A. biguttatus*) перспективны для использования в биоиндикации качества водной среды.

Хозяйственная деятельность человека может иметь для Hydradephaga как положительное, так и отрицательное значение. К негативным для Hydradephaga видам антропогенного воздействия относятся спрямление русел рек, зарегулирование стока, распашка речных долин без соблюдения водоохранных зон, ненормированный выпас скота в пойме и загрязнение воды промышленными, бытовыми и сельскохозяйственными стоками. Эти факторы, особенно при совместном действии приводят к сильному обеднению видового состава Hydradephaga, что согласуется с литературными данными для других регионов. Вместе с тем, добыча песка и глины на надпойменных террасах речной долины в ряде случаев способствуют увеличению биоразнообразия водных жесткокрылых, вследствие повышения ландшафтного разнообразия территории и появления новых местообитаний. В образующихся при этом водоемах складываются благоприятные для Hydradephaga условия среды, близкие к таковым степных подов Левобережья, что подтверждается высоким

процентом сходства населения этих ВО ($I_{CS}=0,77$). Некоторые из зарегистрированных здесь видов жуков неизвестны в других биотопах региона.

Видовой состав и количественные характеристики Hydradephaga подвержены глубоким сезонным изменениям, причины которых можно разделить на эндогенные и экзогенные. Первые связаны с биологическими особенностями организмов и не зависят от внешних факторов. К основным эндогенным факторам сезонной динамики относятся различия в протекании ЖЦ и требованиях к среде обитания, предъявляемых разными видами жуков. Напротив, экзогенные причины связаны с изменениями условий существования организмов и не зависят от их биологии. К первостепенным экзогенным факторам следует отнести колебания уровня воды, изменения продолжительности светового дня и погодноклиматические условия, динамику численности кормовых организмов, смертность жуков от болезней и хищников. Действуя совместно, эти факторы приводят к сезонным колебаниям качественных и количественных характеристик Hydradephaga, причем общая картина этих изменений зависит от типа ВО и условий конкретно взятого года. Относительно стабильные на протяжении года условия среды наблюдаются в родниках, в связи с чем видовой состав водных плотоядных жуков этих ВО незначительно изменяется по сезонам. Напротив, чрезвычайная динамичность пойменных экосистем (в особенности пересыхающих рек) вызывает очень сильные сезонные изменения видового состава и количественных показателей рассматриваемых гидробионтов. Наиболее богатый видовой состав Hydradephaga во всех типах ВО региона отмечен в период с конца марта по конец мая, что можно объяснить наибольшим разнообразием водных биотопов в это время и благоприятным температурным, гидрологическим и гидрохимическим режимом. В зимние, летние и осенние месяцы наблюдается более бедный видовой состав водных жуков. Численность и биомасса Hydradephaga в пойменных экосистемах изменяются волнообразно и образуют несколько сезонных максимумов и минимумов значений, связанных, как с изменениями условий среды так и со сменой фаз ЖЦ доминирующих видов. В родниках и ручьях количественные показатели развития водных плотоядных жуков постепенно уменьшаются от весны к осени. В соленых водоемах в период с марта по июнь было отмечено увеличение численности и биомассы Hydradephaga. В целом, полученные данные о сезонной динамике численности и биомассы рассматриваемых гидробионтов носят предварительный характер, этот вопрос требует дальнейшего изучения.

У представителей региональной фауны Hydradephaga выявлено пять типов ЖЦ. В разных семействах наблюдается весьма неоднородное соотношение видов с различными типами ЖЦ. Так, в семействе Haliplidae

известны виды с первым, четвертым и, вероятно, пятым типом ЖЦ, в семействе Dytiscidae отмечены все пять типов, у остальных семейств (Hygrobiidae, Noteridae и Gyrinidae) – только первый тип ЖЦ. Наиболее распространен первый тип ЖЦ. Большинство региональных видов Hydradephaga дают одно поколение в год, но у некоторых видов при благоприятных условиях могут развиваться от двух до пяти генераций за год. Количество генераций зависит от погодно-климатических условий года и гидрологического режима ВО. У некоторых видов с первым типом ЖЦ (*C. fuscus*, *R. suturalis*, *L. minutus*) по мере продвижения с севера на юг наблюдается в начале увеличение числа генераций в году, а затем переход к круглогодичному размножению, т.е. происходит изменение типа ЖЦ на пятый. Каждый тип ЖЦ требует для своей реализации определенного сочетания факторов среды обитания. Поиск таких условий, в ряде случаев, можно объяснить биотопическую приуроченность некоторых видов Hydradephaga, по крайней мере, в период размножения.

В СЗП зимовка Hydradephaga может проходить на стадии имаго, яиц и личинок. Имаго могут зимовать на суше (ряд плавунчиков, плавунцов, все вертячки) или в воде, в пассивном (*H. hermanni*, ряд плавунцов) или активном состоянии (толстоусы, ряд плавунчиков и плавунцов). У плавунчиков личинки зимуют на суше и в воде, у плавунцов – только в воде, в активном состоянии. В случае зимовки на суше Hydradephaga занимают любые доступные укрытия (под камнями, мхом, в почве, лесной подстилке, трухлявой древесине и т.д.), не отдавая предпочтения какому либо субстрату или виду убежищ.

Имаго региональных видов Hydradephaga принадлежат к трем выделяемым П.Н. Петровым размерным классам, наиболее многочисленны из которых первый (1,7-8,0 мм) и второй (5,8-18,0 мм), насчитывающие 62 и 36 видов соответственно. Размерный класс определяет пищевой спектр (для хищных видов жуков) и глубину обитания (особенно для видов с преобладанием воздушного дыхания). Как правило, виды третьего размерного класса заселяют более глубокие участки, чем виды второго и первого размерных классов. В их рационе нередки мелкие позвоночные: мальки рыб и головастики.

Будучи вторичноводными гетеротопными организмами, Hydradephaga на разных стадиях ЖЦ принадлежат к разным классам сообществ (водных и наземных). Каждая из этих стадий характеризуется определенным набором адаптивных черт организации, определяющих ее общий облик и обусловленных спецификой той среды обитания, в которой она проходит. Таким образом, один и тот же вид Hydradephaga на разных стадиях своего ЖЦ входит в состав ряда сообществ и представлен разными экоморфами, адаптированными к условиям различных биотопов. При переходе из одного сообщества в другое происходит смена экоморфы, что сопровождается изменениями способа передвижения, характера питания, а

нередко и способа дыхания. На основании принадлежности Hydradephaga и стадий их ЖЦ к тем или иным классам сообществ среди них выделяются семь экологических групп: плейстонные, нектобентомерогипонейстонные, бентомерогипонейстонные, нектобентосные, бентосные, перифитонные и почвенные. Наблюдаемые у современных Hydradephaga биологические и экоморфологические особенности можно объяснить их длительным приспособлением к жизни в условиях краевых водных биотопов.

Hydradephaga региона входят в рацион многих хищных беспозвоночных и позвоночных животных. В СЗП неизвестны хищники, специализированные на этих жуках, однако в питании многоядных хищных беспозвоночных, практически не проявляющих избирательности при выборе жертвы, они могут формировать заметную долю рациона. Особенно важную роль Hydradephaga играют в питании водных клопов (*Ranatra linearis*, *Notonecta glauca*), а также крупных плавунцов и их личинок. Из рыб региона Hydradephaga регулярно, но в небольшом количестве потребляют сом, щука, окунь, сарган, голавль, язь и красноперка, по литературным данным – сазан, караси, плотва и жерех. Hydradephaga входят в рацион некоторых земноводных (*Rana spp.*), рептилий (болотная черепаха) и птиц, среди последних особенно выделяются в этом отношении белый аист и цапли, а по литературным данным – также черный дрозд. По этим вопросам накоплен бедный материал, они требуют дальнейших специальных исследований.

Водные плотоядные жуки региона обладают широким спектром паразитов и комменсалов. Автором совместно с сотрудниками ОФ ИнБЮМ отмечено паразитирование на них трематоды *Asimphilodora sp.* По литературным данным в списках паразитов Hydradephaga, известных в регионе, значатся некоторые виды трематод (*Pleurogenoides medians*, *Plagiorchis sp.*), бактерий, споровиков, волосатиков, нематод, клещей и перепончатокрылых. Среди комменсалов Hydradephaga СЗП на первом месте по частоте встречаемости стоят инфузории из родов *Vorticella*, *Carchaesium* и *Zoothamnium* (определения А.В. Курилова), на втором – водоросли отделов Chlorophyta и Bacillariophyta. Как и хищники, паразиты и эпибионты региональных видов Hydradephaga изучены слабо и требуют дальнейших исследований. В отношении грибов группы Deuteromycetes [=Fungi Imperfecti] пока не совсем ясно, выступают они в роли паразитов или только комменсалов Hydradephaga.

Из всего вышеизложенного следует, что к перспективным направлениям исследований Hydradephaga СЗП на современном этапе относятся продолжение изучения видового состава этой группы с целью регистрации его возможных изменений, дальнейший поиск среди них видов - биоиндикаторов, более внимательное изучение сезонной динамики численности и биомассы Hydradephaga, а также детальный анализ их

взаимоотношений с другими водными и наземными организмами. Немалый интерес представляет количественная оценка роли рассматриваемых гидробионтов в транспорте веществ и энергии между водными и наземными экосистемами.

Автор надеется, что настоящая монография будет способствовать привлечению внимания специалистов (в первую очередь гидробиологов и энтомологов) к очерченным здесь проблемам и развитию сотрудничества между представителями разных научных направлений при решении этих и других вопросов, связанных с изучением водных плотоядных жуков Украины и соседних стран.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айзатулин Т. А. Океан. Активные поверхности и жизнь / Т. А. Айзатулин, В. Л. Лебедев, К. М. Хайлов. – Л. : Гидрометеиздат, 1979. – 192 с.
2. Алеев Ю. Г. Эколого–морфологические конвергенции и единая экоморфологическая система организмов / Ю. Г. Алеев, В. Д. Бурдак // Экология моря. – 1984. – Вып. 17. – С. 3–17.
3. Алеев Ю. Г. Экоморфология / Ю. Г. Алеев. – К. : Наук. думка, 1986. – 424 с.
4. Алексеев В. И. Фауна и некоторые экологические особенности водных жесткокрылых (Dytiscidae, Noteridae, Hydrophilidae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydraenidae, Haliplidae, Gyridae, Elmidae, Dyroridae), а также связанных с водой видов семейств Chrysomelidae и Curculionidae (Coleoptera: Aderphaga, Polyphaga) Калининградской области : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.16 / В. И. Алексеев ; Калининград. гос. ун-т. – Калининград, 2004. – 23 с.
5. Амброз Ю. А. Геологическое строение и рельеф / Ю. А. Амброз, Т. Д. Васютинская // Природа Одесской области / Под ред. Г. И. Швобса. – К. ; Одесса : Вища шк., 1979. – С. 11–22.
6. Андреева Т. Р. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga (Coleoptera) Южного Ямала и Полярного Урала / Т. Р. Андреева, П. Н. Петров // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический.– 2004.– Т. 109, Вып. 3.– С. 9–20.
7. Ахметбекова Р. Т. Водные жуки как регуляторы численности личинок комаров / Р. Т. Ахметбекова, Д. Б. Чилдибаев // Труды Института Зоологии АН Казахской ССР. – Алма-Ата.– 1986.– Т. 43. – С. 85–98.
8. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А. И. Баканов.– М., 1987.– 65 с.– Деп. в ВИНТИ В-87, № 8593.
9. Бей–Биенко Г. Я. Общая энтомология / Г. Я. Бей–Биенко. – М. : Высшая шк., 1966.– 496 с.
10. Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии / В. Н. Беклемишев. – М. : Наука, 1970. – 502 с.
11. Беляшевский Н. Н. Хищные водные жуки Правобережного Полесья и лесостепи Украины / Н. Н. Беляшевский // Материалы 9 съезда Всесоюзного Энтомологического общества. – К. : Наук. думка, 1984. – С. 51–52.
12. Беляшевский Н. Н. Хищные водные жуки (Coleoptera, Hydraderphaga) Словечано-Овручского кряжа и смежных районов Полесской

- низменности / Н. Н. Беляшевский // Энтомологическое обозрение. – 1989. – Т. 68, № 1. – С. 68-85.
13. Березина Н. А. Питание водных жуков и их личинок, как вредителей и конкурентов молоди рыб / Н. А. Березина // Труды Московского технического института рыбной промышленности и хозяйства им. А.И. Микояна. – М. : Пищепромиздат, 1951.– Вып. 4.– С. 69–81.
 14. Березина Н. А. Питание зарослевых форм жуков как конкурентов и вредителей молоди рыб / Н. А. Березина // Труды Московского технического института рыбной промышленности и хозяйства им. А.И. Микояна.– М. : Пищепромиздат, 1958.– Вып. 9. – С. 63–69.
 15. Березина Н. А. Роль некоторых групп хищных водных насекомых в трофике водоемов / Н. А. Березина // Труды Калининградского технического института рыбной промышленности им. А.И. Микояна.– М. : Пищепромиздат, 1968.– Вып. XX.– С. 158–168.
 16. Берлинский Н. А. Шельфовая зона / Н. А. Берлинский, В. Н. Большаков // Северо–Западная часть Черного моря : биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка.– 2006. – С. 25–32.
 17. Брехов О. Г. Антропогенное воздействие на фауну плавунцовых города / О. Г. Брехов // Материалы межрегиональной научно-практической конференции «Экологические проблемы Среднего Поволжья».– Ульяновск, 1999.– С. 143–145.
 18. Брехов О. Г. Видовой состав и сезонная динамика численности толстоусов и плавунцов города Волгограда / О. Г. Брехов // Материалы Всероссийской научной молодежной конференции : Стратегия природопользования и сохранения биоразнообразия в XXI веке. – Оренбург, 1999.– С. 21.
 19. Брехов О. Г. Использование водных жесткокрылых для предварительной оценки экологического состояния водоемов / О. Г. Брехов // Материалы 3–й международной конференции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек–3». – Тольятти, 2003. – С. 43.
 20. Брехов О. Г. Соотношение полов и размеры самцов и самок плавунца *Laccophilus roscilus* Klug 1834 в водоемах Волгоградской области как показатель антропогенной нагрузки // Природные ресурсы Забайкалья и проблемы природопользования / О. Г. Брехов. – Чита, 2001.– С. 478–479.
 21. Броцкая В. А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря / В. А. Броцкая, Л. А. Зенкевич // Труды ВНИРО. – М. –1939. – Т. 4. – С. 34-43.
 22. Бубнова Н. П. Методы изучения макрозообентоса / Н. П. Бубнова, Н. И. Холикова // Руководство по методам биологического анализа

- поверхностных вод и донных отложений. – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – С. 21–38.
23. Будаковский (Шаболатский) лиман / В. В. Адобовский, Ю. И. Богатова, В. Н. Большаков [и др.] // Северо–Западная часть Черного моря : биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Г. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка, 2006. – С. 401–407.
24. Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения / В. И. Вернадский. – М. : Наука, 1987. – 339 с.
25. Влияние аномальных условий зимы 2002–2003 гг. на гидрологический режим закрытых лиманов Северо-Западного Причерноморья / В. В. Адобовский, В. Н. Большаков // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь, 2003. – Вып. 9. – С. 54–58.
26. Воробьев В. П. Бентос Азовского моря / В. П. Воробьев // Труды Азово-Черноморского НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. – Симферополь : Крымиздат, 1949. – Вып. 13. – С. 12.
27. Воробьева Л. В. Мейобентос украинского шельфа Черного и Азовского морей / Л. В. Воробьева. – К. : Наук. думка, 1999. – 300 с.
28. Гальцова В. В. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод) / В. В. Гальцова // Труды Зоологического института АН СССР. – М., 1991. – Т. 224. – 240 с.
29. Ганя И. М. Материалы по экологии и хозяйственному значению птиц Молдавии. Дрозды / И. М. Ганя. – Кишинев : Штиинца, 1959. – Ч.2. – 158 с.
30. Геология шельфа УССР. Лиманы / И. И. Молодых, В. П. Усенко, Н. Н. Палатная [и др.]. ; АН УССР. Ин–т геолог. наук. – К. : Наук. думка, 1984. – 176 с.
31. Георгиев В. Б. Coleoptera, Hydrocanthares / В. Б. Георгиев. – София : Българска Академия на Науките, 1987. – 161 с. – (Фауна на България. Т. 17).
32. Грамма В. Н. Водные жуки как индикаторы определенных водоемов / В. Н. Грамма // Шестой съезд Всесоюзного энтомологического общества. Воронеж, 17-23 августа 1970 г. : Аннот. докл. – Воронеж : Центр.–Чернозем. изд–во, 1970. – С. 48.
33. Грамма В. Н. Насекомые как зооиндикаторы определенных биотопов и различного уровня антропогенного влияния / В. Н. Грамма // Вестник Днепропетровского университета. – Днепропетровск, 1993. – Вып. 1. – С. 54-55. – (Биология и экология).
34. Грамма В. Н. Некоторые особенности водной энтомофауны реликтовых участков Юго-Восточной Украины / В. Н. Грамма, А. Г. Кирейчук // Энтомологическое обозрение. – 1975. – Т. 54, № 1. – С. 23 – 31.

35. Грамма В. Н. Новый вид жука-плавунчика рода *Haliphus* Latr. (Coleoptera, Haliplidae) из Левобережной Украины / В. Н. Грамма, А. В. Присный // Энтомологическое обозрение. – 1973. – Т. 52, № 3. – С. 637–642.
36. Грамма В. Н. Сезонные изменения водной энтомофауны Черноморского заповедника / В. Н. Грамма // 3-й съезд Украинского энтомологического общества : тез. докл. (Канев, сент. 1987 г.). – К., 1987. – С. 49–50.
37. Грамма В. Н. Эколого-фаунистическая характеристика водных насекомых (Hemiptera, Coleoptera) Черноморского заповедника / В. Н. Грамма, А. Г. Шатровский // Природные комплексы Черноморского государственного биосферного заповедника: сб. ст. / Ин-т зоологии им. Шмальгаузена. – К., 1992. – С. 77–82.
38. Грамма В. Н. Эколого-фаунистический обзор водных Aderphaga (Coleoptera: Haliplidae, Dytiscidae, Gyridae) Левобережной Украины : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09 / В. Н. Грамма ; Харьк. гос. ун-т. – Х., 1974. – 21 с.
39. Грамма В. Н. Эколого-фаунистический обзор водных жуков Харьковской области / В. Н. Грамма // Биологическая наука в университетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. – Х. : ХГУ, 1968. – С. 260–261.
40. Дедю И. И. Экологический энциклопедический словарь / И. И. Дедю. – Кишенев : Молд. Сов. Энциклопедия, 1989. – 408 с.
41. Дексбах Н. К. Материалы по динамике биомассы жука-нырляки *Hydrogorus* sp. в соленом озере Горьком Курганской области Щучанского района / Н. К. Дексбах // Труды Уральского отделения МОИП. – 1959. – Т. 2. – С. 147–149.
42. Дерезюк Н. В. Метод ориентированных графов при изучении структурно-функциональной организации растительных сообществ (на примере фитопланктона) / Н. В. Дерезюк, В. Г. Дядичко // Матеріали XII з'їзду Українського ботанічного товариства. Одеса, 15–18 травня 2006 р. – Одеса, 2006. – С. 210.
43. Джумайло Н. Б. Связь водных жесткокрылых с почвенной средой / Н. Б. Джумайло // Проблемы почвенной зоологии : материалы V Всесоюз. совещания. Вильнюс, 1975. – Вильнюс, 1975. – С. 145–146.
44. Довгаль И. В. Щупальцевые инфузории (Ciliophora, Suctoria) восточной части Украинского Полесья / И. В. Довгаль // Вестник зоологии. – 1987. – Т. 21, № 4. – С. 3–8.
45. Дубицкий А. М. Водные жесткокрылые (Coleoptera, Dytiscidae) в борьбе с комарами / А. М. Дубицкий, Р. Т. Ахметбекова, В. В. Назаров // Известия АН Казахской ССР. – Алма-Ата, 1975. – № 5. – С. 47–50. – (Сер. Биология).

46. Дядичко В. Г. Биоразнообразие и экология водяных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) пойменных экосистем Одесской области / В. Г. Дядичко // Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах : материалы 3-й междунар. конф. Днепропетровск, 2005. – Днепропетровск. : ДНУ, 2005. – С. 261–264.
47. Дядичко В. Г. Видовой состав и некоторые экологические особенности водяных жуков подотряда Adepaha (Coleoptera) Черниговской области (Украина) / В. Г. Дядичко, П. Н. Шешурак // Природа Юго-Восточной Украины. (В ПЕЧАТИ)
48. Дядичко В. Г. Влияние характера водной и околородной растительности на видовой состав водяных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) в водоемах Северо-Западного Причерноморья / В. Г. Дядичко // Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : I-я междунар. науч. школа-конф. Борок, ИБВВ РАН 2-7 октября 2007 г. – Н. Новгород : «Вектор ТиС». – С. 160–163.
49. Дядичко В. Г. Водяные плотоядные жуки (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrimidae) дельты Днестра / В. Г. Дядичко, А. В. Гонтаренко // Материалы третьей международной научной конференции «Чтения памяти А.А. Браунера». – Одесса : Астропринт. – 2003. – С. 63–65.
50. Дядичко В. Г. Водяные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) родниковых биотопов Юго-Западной Украины / В. Г. Дядичко // Материалы 7 съезда Всеукраинского Энтомологического общества. Нежин, 14–18 августа 2007 г. – Нежин : «Наука-Сервис». – 2007. – С. 39–40.
51. Дядичко В. Г. Водяные плотоядные жуки (Coleoptera, Hydradephaga) Чернолесского сфагнового болота / В. Г. Дядичко // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран : материалы III Всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж, 2007. – С. 101–106.
52. Дядичко В. Г. Интересные находки плавунцов рода Agabus (Coleoptera, Dytiscidae) в степной зоне Одесской области / В. Г. Дядичко // Вестник зоологии. – 2006. – Т. 40, №5. – С. 408.
53. Дядичко В. Г. К изучению водяных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) регионального ландшафтного парка «Гранитно-степное Побужье» / В. Г. Дядичко // Материалы конференции, посвященной 20-летию биологического факультета ЗНУ «Современные проблемы биологии, экологии и химии». Запорожье, 29 марта–1 апреля 2007 г. – Запорожье, 2007. – С. 228–230.
54. Дядичко В. Г. К познанию водяных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) украинской части Дуная и придунайских водоемов /

- В. Г. Дядичко // Причерноморский экологический бюллетень. – 2006. – № 3–4. – С. 327–334.
55. Дядичко В. Г. Новые данные о распространении плавунцов *Hygrotus pallidulus* (Aubè, 1850) и *Rhantus exoletus* (Forster, 1771) (Coleoptera, Dytiscidae) в степной зоне Украины / В. Г. Дядичко // Вестник зоологии (В ПЕЧАТИ).
56. Дядичко В. Г. Новые данные о распространении плавунца *Herophydrus musicus* (Coleoptera, Dytiscidae) на юге Украины / В. Г. Дядичко // Вестник зоологии. – 2007. – Т. 41, № 5. – С. 404.
57. Дядичко В. Г. Распространение, экология и фенология жука-плавунчика *Halipplus zacharenkoi* Gramma et Prisny, 1973 (Coleoptera: Haliplidae) / В. Г. Дядичко, В. Н. Грамма // Вестник зоологии. (В ПЕЧАТИ).
58. Дядичко В. Г. Сезонная динамика видового состава водяных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) в реках Юго-Западной Украины / В. Г. Дядичко // Материалы 13-го съезда Русского Энтомологического общества. Краснодар, 9-15 сентября 2007 г. – Краснодар : Изд. КубГАУ, 2007. – С. 98–99.
59. Дядичко В. Г. Сезонная динамика численности и биомассы водных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) малой пересыхающей реки Тилигул (Одесская область, Украина) / В. Г. Дядичко // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 18–21 ноября 2008 г. Издательство ООО «Ярославский печатный двор» 2008. – С. 126 – 129.
60. Дядичко В. Г. Сезонная динамика численности и биомассы Hydradephaga (Coleoptera) в пойменных экосистемах и родниках Северо-Западного Причерноморья / В. Г. Дядичко // Гидробиологический журнал (В ПЕЧАТИ)
61. Дядичко В. Г. Сезонные изменения видового состава водных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) пересыхающих рек юга Украины / В. Г. Дядичко // Вестник зоологии. – 2008. – Т. 42, № 3. – С. 255–261.
62. Дядичко В. Г. Фауна и экология водных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) некоторых рек Одесской области / В. Г. Дядичко // Вісник Дніпропетровського університету. – 2005. – № 3 / 2. – С. 78–84.
63. Дядичко В. Г. Эколого-фаунистический обзор водных плотоядных жуков (Coleoptera, Hydradephaga) Одесской области / В. Г. Дядичко // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2005. – Т. 12, № 1 / 2. – С. 45 – 60.

64. Дятлов С. Е. Биотестирование / С. Е. Дятлов, А. Г. Петросян, А. В. Кошелев // Северо-Западная часть Черного моря : биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка, 2006. – С. 87–99.
65. Елисеева Е. В. Поверхностные воды и их режим / Е. В. Елисеева // Природа Одесской области / Под ред. Г. И. Швевса. – К. ; Одесса : Вища шк., 1979. – С. 38–46.
66. Емец В. М. Многолетняя динамика пространственной структуры популяций желобчатого полоскуна (Coleoptera, Dytiscidae) в озерах на рекреационной и заповедной территориях / В. М. Емец // Экология. – 1983. – № 4. – С. 80–82.
67. Емец В. М. О годовой динамике размерного состава имаго в популяциях желобчатого полоскуна *Acilius canaliculatus* из озер на рекреационной и заповедной территориях / В. М. Емец // Бюллетень МООИП. Отд. Биологии. – 1983. – Т.88. – С. 56–58.
68. Жгарева Н. Н. Фауна зарослей / Н. Н. Жгарева // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. – М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. – С. 248–267.
69. Журавлева Л. А. Гидрохимический режим / Л. А. Журавлева, Н. Г. Александрова // Лиманы Северного Причерноморья. – К. : Наук. думка, 1990. – С. 29–69.
70. Зайцев Ф. А. Несколько фенологических наблюдений над водяными жуками и описание нового вида из рода *Hydropogus* из Новгородской губернии / Ф. А. Зайцев // Энтомологическое обозрение. – 1909. – № 9. – С. 57–64.
71. Зайцев Ф. А. Плавунцовые и вертячки / Ф. А. Зайцев. – М. ; Л. : АН СССР, 1953. – 377 с. – (Фауна СССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 4)
72. Зайцев Ю. П. Введение в экологию Черного моря / Ю. П. Зайцев. – Одеса : Изд-во «Эвен», 2006. – 224 с. – Библиогр. : с. 207 – 214.
73. Зайцев Ю. П. Литоральное сосредоточение живого вещества и связанные с ним экологические проблемы современного Черного моря / Ю. П. Зайцев // Наукові записки Тернопільського Національного педагогічного університету. Спец. вип. «Гідробіологія». – 2005. – № 4(27). – С. 90–92. – (Сер. Біологія.)
74. Зайцев Ю. П. Морская нейстонология / Ю. П. Зайцев. – К. : Наук. думка, 1970. – 264 с.
75. Зайцев Ю. П. Самое синее в мире / Ю. П. Зайцев. – Нью-Йорк : Изд-во ООН, 1998. – 142 с.
76. Захаренко В. Б. Водные Adephaga (Coleoptera) бассейна реки Северский Донец / В. Б. Захаренко, В. Н. Грамма // Седьмой Международный симпозиум по энтомофауне Средней Европы : тез.

- докл. Ленинград, 19-24 сентября 1977 г. / Зоол. ин-т АН СССР. – Л., 1977. – С. 109–110.
77. Захаренко В. Б. Водные жуки бассейна р. Усы и их значение в питании рыб / В. Б. Захаренко // Рыбы бассейна реки Усы и их кормовые ресурсы. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. – С. 248–252.
78. Захаржевский Я. В. Климат. с. 30-38. / Я. В. Захаржевский // Природа Одесской области / Под ред. Г. И. Швевса. – К. ; Одесса : Вища шк., 1979. – С. 30–38.
79. Зенкевич Л. А. Моря СССР, их фауна и флора / Л. А. Зенкевич. – 2-изд. доп. – М. : Мин. просвещения РСФСР, 1956. – 424 с.
80. Зернов С. А. Общая гидробиология / С. А. Зернов. – М.; Л. : Биомедгиз, 1934. – 504 с.
81. Зеров К. К. Физико-географический очерк Днепра и его долины / К. К. Зеров, И. Л. Корелякова // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока / Под ред. Я. Я. Цееб [и др.]. – К. : Наук. думка, 1967. – С. 8–18.
82. Зимбалевская Л. Н. Зоофитос / Л. Н. Зимбалевская // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К. : Наук. думка. – 1989. – С. 54–73.
83. Зимбалевская Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк) / Л. Н. Зимбалевская. – К. : Наук. думка. – 1981. – 217 с. – Библиогр. : с. 201–215.
84. Исаченко–Боме Е. А. Исследование процесса заселения микрокосмов личинками амфибиотических насекомых / Е. А. Исаченко–Боме // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран : материалы 3 Всерос. симп. по водным и амфибиотическим насекомым. Воронеж, 2007 г. – Воронеж, 2007. – С. 144–148.
85. Insecta / Рослинність та фауна Гросс-Лібентальської річки біля Одеси / В. Танфільєв, О. К. Макаров, Д. В. Знойко [та ін.] // Вісник Одеської комісії краєзнавства при УАН. – 1929. – Ч. 4 / 5. – С. 70–79. – (Секція вивчення природних багатств).
86. Калинин С. С. Фауна беспозвоночных литорали пресноводных водоемов Зауралья и ее роль в трофических связях с водоплавающими и околоводными птицами / С. С. Калинин // Фауна беспозвоночных Урала. – Челябинск, 1983. – С. 3–19.
87. Калюжная Н. С. Анализ структуры фауны жесткокрылых (Coleoptera) северо-западной части Сарпинской низменности (Калмыцкая АССР) с использованием теоретико-графовых методов / Н. С. Калюжная, Б. И. Семкин, Е. Л. Петухова // Энтомологическое обозрение. – 1983. – Т. 62, № 1. – С. 199–204.
88. Калюжная Н. С. Водные жесткокрылые Калмыцкой АССР / Н. С. Калюжная, В. Н. Кукарека // Животные водных и околоводных биогеоценозов полупустыни. – Элиста, 1987. – С. 55–68.

89. Климат Украины. – Л. : Гидрометеиздат, 1976. – 167 с.
90. Ключко З. Ф. Особенности стационального расселения совков (Lepidoptera, Noctuidae) в региональном ландшафтном парке Гранитно–Степное Побужье / З. Ф. Ключко, П. Н. Шершурак // Вестник зоологии. – 2004. – Т. 38, № 6. – С. 25–32.
91. Конев А.А. К фауне водных жуков подотряда Adephaga (Coleoptera) Центрального Казахстана / А.А. Конев // Энтомологическое обозрение. – 1976. – Т. LV, вып. 4. – С. 820-822.
92. Коновалова Н. И. Гидрография Одесской области / Н. И. Коновалова // Труды Одесского университета. – Одесса, 1962. – Т. 152, Вып. 10. – С. 34–50. – (Сер. Геологические и географические науки.)
93. Константинов А. С. О критериях оценки состояния пресноводных экосистем в условиях комплексного использования водоемов / А. С. Константинов // Гидробиологический журнал. – 1983. – Т. 19, № 1. – С. 3–13.
94. Кравцова Л. С. Зообентос в системе гидробиологического мониторинга озера Байкал : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. : спец. 03.00.17. / Л. С. Кравцова. – Иркутск : ИГУ, 1991. – 20 с.
95. Кришталь О. П. Энтомофауна грунту та підстилки в долині Середньої течії р. Дніпра / О. П. Кришталь . – К. : Вид. Київ. держ. ун-та ім. Т. Г. Шевченка, 1956. – 424 с.
96. Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек / А. В. Крылов. – М. : Наука, 2005. – 263 с.
97. Кулакова П. А. Лиманно-устьевые комплексы Дунай–Днестровского междуречья / П. А. Кулакова // Лиманно–устьевые комплексы Причерноморья. Географические основы хозяйственного освоения / Под ред. Г. И. Швобса. – Л. : Наука, 1988. – С. 199–230.
98. Куликовский Е. А. Материалы для фауны Coleoptera Южной России // Западно–Новороссийское общество естествоиспытателей / Е. А. Куликовский. – Одесса, 1897. – Т. 21, Вып. 1. – 278 с.
99. Курандина Д. П. Паразиты и другие симбионты ракообразных и насекомых / Д. П. Курандина // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К. : Наук. думка, 1989. – С. 200–210.
100. Курашов Е. А. Мейобентос в пресноводных экосистемах. Его роль и перспективы исследования / Е. А. Курашов // Актуальные вопросы изучения микро-, мейозообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов : I-я междунар. науч. школа-конф. Борок, ИБВВ РАН 2-7 октября 2007 г. – Н. Новгород : «Вектор ТиС». – С. 36–72.
101. Куяльницкий лиман / В. В. Адобовский, Ю. И. Богатова, В.Н. Большаков [и др.] // Северо–Западная часть Черного моря : биология

- и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка, 2006. – С. 407–412.
102. Лебедева Н. В. Биоразнообразие и методы его оценки / Н. В. Лебедева, Н. Н. Дроздов, Д. А. Криволицкий. – М. : МГУ, 1999. – 94 с.
103. Лиманы Северо-Западного Причерноморья. Физико-географическая характеристика / В. В. Адобовский, В. Н. Большаков // Северо–Западная часть Черного моря : биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка, 2006. – С. 351–456.
104. Макаров Ю. Н. Десятиногие ракообразные / Ю. Н. Макаров. – К. : Наук. думка, 2004. – 429 с. – (Фауна Украины. Т. 26. Высшие ракообразные. Вып. 1 / 2).
105. Марисова І.В. Безхребетні у живленні зеленої жаби *Rana esculenta synklepton* (Amphibia: Anura: Ranidae) в Чернігівській області України / І. В. Марисова, П. М. Шешурак, Н. І. Бережняк // Известия Харьковского энтомологического общества. – 1998. – Том VI, Вып. 2. – С. 78–82.
106. Мателешко М. Ф. Водные жуки (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyridae, Hydrophyllidae) Закарпатья : автореф. дис. на здобуття наук. ступеню канд. біол. наук : спец. 03.00.09. / М. Ф. Мателешко ; Ін-т зоології АН УРСР. – К., 1987. – 24 с.
107. Мателешко М. Ф. Водные жуки и их распределение в водоемах Закарпатской области / М. Ф. Мателешко // Вестник зоологии. – 1977. – № 3. – С. 67–73.
108. Мателешко М. Ф. Индикаторная роль водных жуков в естественных водоемах Закарпатской области / М. Ф. Мателешко ; Ужгород. гос. ун-т. – М., 1976. – 8 с. – Деп. В ВИНТИ 9.03.76, № 665.
109. Мателешко М.Ф. Особенности происхождения фауны водных жуков Закарпатья и влияние на них антропогенных факторов / М. Ф. Мателешко // Седьмой Международный симпозиум по энтомофауне Средней Европы : тез. докл. Ленинград, 19–24 сентября 1977 г. / Зоол. ин-т АН СССР. ВЭО. – Л., 1977. – С. 63–64.
110. Мателешко О. Ю. Водні твердокрилі (Insecta, Coleoptera) меліоративних каналів Закарпатської області / О. Ю. Мателешко // Науковий вісник Ужгородського університету. – 1997. – № 4. – С. 116–117. – (Сер. Біологія).
111. Мателешко О. Ю. Водні твердокрилі (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyridae, Hydraenidae, Hydrophyllidae) Українських Карпат : автореф. дис. на здобуття наук. ступеню канд. біол. наук : спец. 03.00.09. / О. Ю. Мателешко ; Ін-т зоології НАН України. – К., 1998. – 23 с.

112. Мателешко О. Ю. Вплив антропоїчного фактора на розподіл твердокрилих (Coleoptera) у водних і навколоводних екосистемах Українських Карпат // Науковий вісник Ужгородського університету. – 2000. – № 8. – С. 92–95. – (Сер. Біологія).
113. Мателешко, О.Ю. Твердокрилі (Coleoptera) сфагнових боліт Українських Карпат / О.Ю. Мателешко // Наук. вісник УжНУ. Серія біол. – Ужгород, 2003. – №13. – С. 66-68.
114. Миноранский В. А. Влияние загрязнения рек на водных жесткокрылых / В. А. Миноранский, Н. Б. Джумайло // Известия СКНЦ ВШ. Естественные науки. – Ростов– на – Дону, 1975. – № 3. – С. 92–93.
115. Миноранский В. А. К фауне водяных жуков Ростовской области / В. А. Миноранский, Н. Б. Джумайло // Вестник зоологии. – 1974. – № 5. – С. 25–32.
116. Мордухай–Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово–Черноморском бассейне / Ф. Д. Мордухай–Болтовской. – М. ; Л. : Изд–во АН СССР. Ленингр. отд–ние, 1960. – 288 с.
117. Мороз М. Д. Обзор зимней фауны водных жуков (Coleoptera, Aderphaga) Белорусского Полесья / М. Д. Мороз // Биологические основы освоения, реконструкции и охраны животного мира Белоруссии : тез. докл. зоол. конф. Белорус. ССР. – Минск, 1983. – С. 15–16.
118. Мороз М. Д. Связь водных жуков (Coleoptera, Hydraderphaga) с типами водоемов и степенью их загрязненности в Минской области / М. Д. Мороз, И. К. Лопатин // Влияние хозяйственной деятельности человека на беспозвоночных : сб. ст. – Минск : Наука и техника, 1980. – С. 95–97.
119. Мороз М. Д. Структурно-функциональная организация сообществ водных жесткокрылых (Coleoptera, Aderphaga) верховой Немана / М. Д. Мороз // Энтомологическое обозрение. – 2000. – Т. 79, № 3. – С. 585–591.
120. Мороз М. Д. Эколого–зоогеографическая характеристика водных жесткокрылых (Coleoptera, Aderphaga) мелиоративных каналов Беларуси / М. Д. Мороз // Энтомологическое обозрение. – 1993. – Т. 72, № 2. – С. 321–325.
121. Мороз М. Д. Эколого-фаунистический обзор и некоторые особенности географического распространения водных жуков (Coleoptera, Aderphaga) в Белоруссии / М. Д. Мороз // Вопросы экспериментальной зоологии : сб. ст. – Минск, 1983. – С. 101–108.
122. Назаров В. В. Экология некоторых водных жуков и перспективы использования в биологической борьбе / В. В. Назаров, Р. Т. Ахметбекова // Фауна и биология основных регуляторов

- численности гнуса в аридной зоне Казахстана. – Алма–Ата, 1978. – С. 42–60.
123. Николаева Н. В. Естественные враги кровососущих комаров в биоценозах Южного Ямала / Н. В. Николаева // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. – Петрозаводск : Карельский филиал АН СССР, 1986. – С. 89–98.
124. Николаева Н. В. О насекомых, истребляющих личинок кровососущих комаров на Южном Ямале / Н. В. Николаева // Зоологический журнал. – 1979. – Т. LVIII., Вып. 4. – С. 505–508.
125. Николаева Н. В. Соотношение факторов динамики численности северных популяций кровососущих комаров / Н. В. Николаева // Регуляция численности и плотности популяций животных Субарктики. – Свердловск, 1986. – С. 26–54.
126. Определитель насекомых Дальнего Востока СССР : В 3 т. / АН СССР. - Л., 1989. – Т. 3. – 572 с. – (Жесткокрылые или жуки.)
127. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий : В 5 т. – М. : РАН, 2001. – Т. 5. – 836 с. – (Жесткокрылые или жуки).
128. Охрана природы. Гидросфера. Классификация водных объектов : ГОСТ 17.11.02–77. – Введен 01.07.1978. – М. : Изд–во стандартов, 1977. – 19 с.
129. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М. : Наука, 1982. – 287 с.
130. Петров П. Н. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga в почвенных ловушках в Московской области / П. Н. Петров, Н. Б. Никитский // Экологическое разнообразие почвенной биоты и биопродуктивность почв. – Тюмень, 2005. – С. 194–196.
131. Петров П. Н. Водные жесткокрылые подотряда Aderphaga (Coleoptera) Урала и Западной Сибири : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09. / П. Н. Петров ; МГУ. – М., 2004. – 23 с.
132. Поліщук В. В. Гідрофауна пониззя Дунаю в межах України / В. В. Поліщук. – К. : Наук. думка, 1974. – 420 с.
133. Прокин А.А. Водные жесткокрылые (Coleoptera) малых рек Европейской части России: разнообразие, биоценотическая и индикационная роль / А. А. Прокин // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 18–21 ноября 2008 г. – Ярославль.: Изд-тво ООО «Ярославский печатный двор» 2008. – С. 38-53.
134. Прокин А. А. Возможное адаптивное значение характера окраски имаго жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) / А. А. Прокин, П. Н.

- Петров // Проблемы водной энтомологии России и сопредельных стран: материалы 3 Всерос. симп. по водным и амфибиотическим насекомым. – Воронеж, 2007. – С. 260–265.
135. Прокин А. А. Попытка биоиндикации состояния водных экосистем в южных районах Воронежской области по составу и структуре фауны водных насекомых (Coleoptera; Heteroptera) / А. А. Прокин // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи : тр. биол. учеб.-науч. центра Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново». – Воронеж, 2005. – Вып. XIX. – С. 91–104.
136. Протасов А. А. О концепции экологической группировки гидробионтов / А.А. Протасов // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. VII, № 1. – С. 5-16.
137. Протасов А. А. Пресноводный перифитон / А. А. Протасов. – К. : Наук. думка, 1994. – 307 с.
138. Роговцова Е. К. Водные жуки в пище рыб Европейского Северо-Востока России / Е. К. Роговцова // Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов. – М., 2000. – 83 с.
139. Романов Р. Е. Репрезентативность видового состава потамофитопланктона разных гидрологических сезонов / Р. Е. Романов // Современные проблемы альгологии : материалы междунар. науч. конф. и VII школы по морской биологии. Ростов–на–Дону, 9–13 июня 2008 г. – Ростов–на–Дону : Академ. изд–во России, 2008. – С. 300–303.
140. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. – Л. : Гидрометеиздат, 1983. – 240 с.
141. Рындевич С. К. Водные жесткокрылые Беларуси : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09. / С. К. Рындевич. – Минск, 1998. – 18 с.
142. Рындевич С. К. Таксономический состав и экологическая структура жесткокрылых семейств Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Helophoridae, Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Dryopidae (Coleoptera) национального парка «Припятский» / С. К. Рындевич / Проблемы экологии и экологического образования в постчернобыльский период : материалы междунар. науч.–практ. конф. – Мозырь, 2000. – С. 274–278.
143. Рындевич С. К. Фауна и экология водных жесткокрылых Беларуси (Coleoptera: Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Helophoridae, Georissidae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Limnichidae, Dryopidae, Elmidae). В 2–х частях. – Минск. : УП «Технопринт», 2004. – Ч. 1. – 272 с.

144. Рындевич С. К. Экологическая структура жесткокрылых семейств Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Gyrinidae, Helophoridae, Hydrophilidae, Hydraenidae (Coleoptera) национального парка «Браславские озера» / С. К. Рындевич // Экологические и нравственные проблемы особо охраняемых природных территорий : тез. докл. респ. науч.– практ. конф. Минск, 15 декабря 2000 г. – Минск, 2000. – С. 76–77.
145. Синьогуб І. А. Зообентос // Біорізноманітність Дунайського Біосферного заповідника, збереження та управління / І. А. Синьогуб / Під ред. акад. Ю. Р. Шеляг–Сосонко. – К. : Наук. думка, 1999. – 190 с.
146. Скокова Н. Н. Образец очерка широко распространенного вида птиц в книге животных СССР / Н. Н. Скокова // Всесоюзное совещание по проблеме кадастра и учета животного мира : тез. докл. – Уфа, 1989. – С. 197–207.
147. Тилигульский лиман / В. В. Адобовский, Ю. И. Богатова, В. Н. Большаков [и др.] // Северо–Западная часть Черного моря : биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка, 2006.– С. 358–371.
148. Тимченко В. М. Эколого-гидрологические исследования водоемов северо-западного Причерноморья / В. М. Тимченко. – К. : Наук. думка, 1990. – 240 с.
149. Трач В. А. Жесткокрылые (Coleoptera) острова Змеиный (Одесская область, Украина / В. А. Трач. // Причерноморский экологический бюллетень. – 2006.– № 3 / 4. – С. 320–326.
150. Трач В. А. Эколого-фаунистический обзор листоедов (Coleoptera: Chrysomelidae) Юго–Запада Украины / В. А. Трач // Известия Харьковского энтомологического общества. – 2005 (2006). – Т. XIII, Вып. 1 / 2. – С. 43–83.
151. Федоров Д. В. Использование водных плотоядных жесткокрылых (Coleoptera, Insecta) в качестве мониторов экологического состояния водоемов / Д. В. Федоров // Роль особо охраняемых природных территорий в сохранении биоразнообразия : материалы науч.–практ. конф. (г. Чебоксары, 23–25 мая 2000 г.). – Казань : Форт-Диалог, 2000. – С. 221–223.
152. Федоров Д. В. Использование ряда видов жесткокрылых насекомых (Coleoptera, Hydradephaga) в качестве видов-индикаторов антропогенного загрязнения водоемов / Д. В. Федоров, О. Г. Брехов // XII Съезд Русского Энтомологического общества: тез. докл. – СПб., 2002. – С. 358–359.
153. Федоров Д. В. Материалы по фауне и фенологии Hydradephaga Ульяновской области / Д. В. Федоров // Естественно–научные

- исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. – Ульяновск, 1999. – С. 80–83.
154. Федоров Д. В. Экологические особенности реофильных Hydradephaga (Coleoptera) как показатель антропогенной нагрузки на малые реки и их притоки / Д. В. Федоров // Любичевские чтения : сб. докл. – Ульяновск, 1999. – С. 146–149.
155. Фурсов В. Н. Новые виды рода *Tetrastichus* (Hymenoptera, Eulophidae) – паразиты яиц стрекоз и жуков-плавунцов / В. Н. Фурсов, В. В. Костюков // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66 (2). – С. 217–228.
156. Хаджибейский лиман / В. В. Адобовский, Ю. И. Богатова, В. Н. Большаков [и др.] // Северо–Западная часть Черного моря : биология и экология / Под ред. Ю. П. Зайцева, Б. Г. Александрова, Г. Г. Миничевой. – К. : Наук. думка, 2006. – С. 391–401.
157. Цуриков М. Н. К изучению мест зимней локализации имаго водных жесткокрылых в условиях среднерусской лесостепи / М. Н. Цуриков // 2–й всерос. симп. по амфибиотическим и водным насекомым. – Воронеж, 2004. – С. 226–233.
158. Черкунов Н. Список жуков, водящихся в Киеве и его окрестностях / Н. Черкунов // Записки Киевского общества естествоиспытателей. – 1889. – Т. 10, № 1. – С. 147–204.
159. Численко Л.Л. О существовании «размерного разрыва» в морской фауне литорали и сублиторали / Л.Л. Численко // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1961. - №137, вып. 2. – С. 431-435.
160. Численко Л.Л. Роль Naupacticoidea в биомассе мезобентоса некоторых биотопов фитали Белого моря / Л.Л. Численко // Зоол. журн. – 1961. – Т. 40, № 7. – С. 983-996.
161. Шавердо Е. В. Жесткокрылые семейства Dytiscidae (Coleoptera: Aderphaga) Беларуси : Морфология личиночной фазы, фауна, фенология : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук : спец. 03.00.09. / Е. В. Шавердо. – Минск, 2000. – 19 с.
162. Шавердо Е. В. Жизненные циклы и особенности зимовки представителей семейства Dytiscidae (Coleoptera : Aderphaga) в Беларуси / Е. В. Шавердо // Весці НАН Беларусі. – 2000. – N 1. – С. 117–121. – (Сер. біял. навук).
163. Шавердо Е. В. Зимующие фазы плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) в Беларуси / Е. В. Шавердо // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси: тез. докл. VIII зоол. науч. конф. / Институт зоологии НАН Беларуси. – Минск : Право и экономика, 1999. – С. 350–351.
164. Шаповалов М. И. Анализ фауны водных жесткокрылых (Coleoptera: Dytiscidae, Noteridae, Gyridae, Hydrophilidae) Северо-

- Западного Кавказа / М. И. Шаповалов, И. В. Шохин // Вестник южного научного центра РАН. – 2007. – Т. 3, № 3. – С. 81–90.
165. Шаповалов М. И. Биоиндикация состояния водных экосистем по составу и структуре фауны водных жесткокрылых (Coleoptera, Insecta) / М. И. Шаповалов // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – Краснодар, 2007. – Вып. 2(6). – С. 162–165.
166. Шаповалов М. И. Водные жесткокрылые в пищевых цепях и их взаимоотношения с позвоночными животными / М. И. Шаповалов, В. А. Ярошенко // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий : материалы XIX межресп. науч.–практ. конф. – Краснодар : Кубанский гос. ун–т, 2006. – С. 109–110.
167. Шаповалов М. И. Регуляция численности личинок кровососущих насекомых водными жесткокрылыми на Северо-Западном Кавказе / М. И. Шаповалов // Перспектива 2005 : материалы Всерос. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. – Нальчик : Кабардино – Балкар. ун-т, 2005. – С. 87–89.
168. Шарков А. А. Водные жуки – перспективные хищники в борьбе с комарами Карелии / А. А. Шарков, Ж. В. Федосова, Ю. В. Караваев // Хищники и паразиты кровососущих членистоногих в условиях Севера. – Петрозаводск : Карел. филиал АН СССР, 1986. – С. 29–38.
169. Шерстюк В. В. Беспозвоночные как кормовые объекты рыб / В. В. Шерстюк, Н. С. Северенчук // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. – К. : Наук. думка, 1989. – С. 117–136.
170. Шитиков В. К. Количественная гидроэкология : методы системной идентификации / В. К. Шитиков, Г. С. Розенберг, Т. Д. Зинченко. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
171. Шуйский Ю. Д. Географическое положение и структура устьевой области Днестра на побережье Черного моря / Ю. Д. Шуйский // Причерноморский экологический бюлетьень. – 2005. – №3 / 4. – С. 29–41.
172. Шуйский Ю. Д. Природа Северо–Западной части Черного моря и причерноморских лиманов / Ю. Д. Шуйский // Природа Одесской области / Под ред. Г. И. Швевса. – К. ; Одесса : Вища шк., 1979. – С. 50–61.
173. Юферев Г. И. О зимовке жуков-плавунцов (Coleoptera, Dytiscidae) в лесах Кировской области / Г. И. Юферев // Зоологический журнал. – 1983. – Т. 62, Вып. 9. – С. 1429–1430.
174. Aiken R. B. An effective trapping and marking method for aquatic beetles / R. B. Aiken, R. E. Roughley // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 1985. – Vol. 137. – P. 5–7.

175. Aquatic insects as bioregulators of mosquito larvae in Nicaragua. / D. Lopez, E. Lugo, S. Valle [et al.] // *Rev. Nicaragua Entomology*. – 1997. – Vol. 39. – P. 27–30.
176. Arts M. T. The influence of *Acilius* (Dytiscidae) predation on *Daphnia* in a small pond / Arts M. T., E. J. Maly, M. Pasitschniak // *Limnology and Oceanography*. – 1981. – Vol. 26, № 6. – P. 1172–1175.
177. Balke M. Aspidytidae: On the discovery of a new beetle family: detailed morphological analysis, description of a second species, and key to fossil and extant adephagan families (Coleoptera) / M. Balke, I. Ribera, R. G. Beutel // *Water Beetles of China* / Eds. Jäch, M.A., Ji, L. – 2003. – Vol. III. – P. 53–66.
178. Bertrand H. Les larves et nymphes des Dytiscides, Hygrobiides, Haliplides / H. Bertrand : (Encycl. ent., A). – P., 1928. – Vol. 10.– 366 p.
179. Beutel R. G., Haas F. Phylogenetic relationships of the suborders of Coleoptera (Insecta) / R. G. Beutel, F. Haas // *Cladistics*. – 2000. – Vol. 16. – P. 103–141.
180. Bose K. C. Studies of the preferential feeding habits of the common water beetle, *Cybister tripunctatus asiaticus* (Sharp) (Dytiscidae: Coleoptera) / K. C. Bose, N. S. Sen // *Bangladesh journal of zoology*. – 1985. – Vol. 13. – № 1. – P. 61–62.
181. Brodie E. D. Larvae of the predaceous diving beetle *Dytiscus verticalis* acquire an avoidance response to skin secretions of the newt *Notophthalmus viridiscens* / E. D. Brodie, Jr. D. R. Formanowicz // *Herpetologica*. – Vol. 37(3). – P. 172–176.
182. Brodie E. D. The development of noxiousness of *Bufo americanus* tadpoles to aquatic insect predators. / E. D. Brodie, Jr. D. R. Formanowicz, E. D. Brodie // *Herpetologica*. – 1978. – Vol. 34, № 3. – P. 302–306.
183. Danis–Lozano R. Aquatic insects associated with *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) breeding sites in southern Mexico / R. Danis–Lozano, M. H. Rodriguez, M. Arredondo-Jimenez [et al.] // *Environmental Entomology*. – 1997. – Vol. 26, № 4. – P. 828–838.
184. Deding J. Gut content analysis of diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). / J. Deding // *Natura Jutlandica*. – 1988. – Vol. 22, № 10. – P. 177–184.
185. Discovery of Aspidytidae, a new family of aquatic Coleoptera./ I. Ribera, R. G. Beutel, M. Balke, A. P. Vogler // *Proceedings of the Royal Society (B)*. – 2002. – Vol. 269. – P. 2351–2356. – (Ser. Sci. Biol.).
186. Dettner K. Ecological and phylogenetic significance of defensive compounds from pygidial glands of Hydradephaga (Coleoptera) / K. Dettner // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 1985. – Vol. 137. – P. 156–171.

187. Diving beetles (Dytiscidae) as predators of mosquito larvae (Culicidae) in field experiments and in laboratory tests of prey preference / E. Lundkvist, J. Landin, M. Jackson, C. Svensson // Bulletin of Entomological Research. – 2003. – Vol. 93. – P. 219–226.
188. Drummond H. An observation of a diving beetle larva (Insecta: Coleoptera: Dytiscidae) attacking and killing a garter snake, *Thamnophis elegans* (Reptilia: Serpentes: Colubridae) / H. Drummond, G. W. Wolfe // The coleopterists bulletin. – 1981. – Vol. 35, № 1. – P. 121–124.
189. Fery H. Dytiscidae: V. Taxonomic and distributional notes on *Hygrotus* Stephens, with emphasis on the Chinese fauna and a key to the Palearctic species (Coleoptera) / H. Fery // Water Beetles of China / Eds. Jäch M. A., Ji L. – 2003. – Vol. III. – P. 133–193.
190. Fursov V. N. A review of Chalcidoidea (Hymenoptera) parasitizing the eggs of aquatic insects in Europe / V. N. Fursov // Bulletin of Irish Biogeographical Society. – 1995. – Vol. 18, № 1. – P. 2–12.
191. Fursov V. N. A review of European Chalcidoidea parasitizing in the eggs of aquatic insects / V. N. Fursov // 5th European Congress of Entomology : abstracts / Univ. of York ; UK, 29. Aug.–2. Sept. 1994. – York, 1994. – P. 264.
192. Fursov V. N. Egg-parasitoids (*Hymenoptera*) of aquatic beetles / V. N. Fursov // Latissimus, Newsletter of Balfour-Browne Club, Scotland ; UK, 2000. – № 12. – P. 16–17.
193. Fursov V. N. The study of chalcidoid wasps (*Chalcidoidea*, *Hymenoptera*) parasitizing the eggs of aquatic insects / V. N. Fursov // Les Colloques, Ed. INRA. – 1995. – № 73. – P. 47–49.
194. Galewski K. A study on morphobiotic adaptations of European species of the Dytiscidae (Coleoptera) / K. Galewski // Polskie Pismo Entomologiczne. – 1971. – T. 41. – S. 488–702.
195. Galewski K. Developmental stages of the central European species of *Ilybius* Erichson (Coleoptera, Dytiscidae) / K. Galewski // Polskie Pismo Entomologiczne. – 1966. – T. 36. – S. 117–211.
196. Galewski K. Diagnostic characters of larvae of European species of *Graphoderus* Dejean (Coleoptera, Dytiscidae) with an identification key and some notes on their biology / K. Galewski // Bulletin of the Polish Academy of Sciences. – 1974. – T. 22, № 7 / 8. – S. 485–494. – (Ser. Sci. Biol.).
197. Galewski K. Diagnostic characters of larvae of central European species of *Hydaticus* Leach (Coleoptera, Dytiscidae) with some notes on their biology / K. Galewski // Bulletin of the Polish Academy of Sciences. – 1973. – T. 21. – S. 511–518. – (Ser. Sci. Biol.).
198. Galewski K. Diagnostic characters of the third stage larvae of *Agabus didymus* (Ol.), *A. conspersus* (Marsh.) and *A. nebulosus* (Forst.) (Coleoptera: Dytiscidae) with some data on their biology / K. Galewski //

- Bulletin of the Polish Academy of Sciences. – 1976. – T. 24, № 4. – S. 213–219. – (Ser. Sci. Biol.)
199. Galewski K. Description of the second and third stage larvae of *Agabus subtilis* Er. and *A. nigroeneus* Er. (Coleoptera, Dytiscidae) with some data on their biology / K. Galewski // Bulletin of the Polish Academy of Sciences. – 1973. – T. 21. – S. 519–529. – (Ser. Sci. Biol.)
 200. Galewski K. Descriptions of the unknown larvae of the genera *Hydaticus* Leach and *Graphoderus* Dejean (Coleoptera, Dytiscidae) with some data on their biology / K. Galewski // Annales Zoologici. – 1975. – T. 32, № 11. – S. 249–268.
 201. Galewski K. Immature stages of the Central European species of *Colymbetes* Clairville (Coleoptera, Dytiscidae) / K. Galewski // Annales zoologici. – 1964. – T. 22, № 2. – S. 23–56.
 202. Galewski K. Immature stages of the Central European species of *Rhantus* Dejean (Coleoptera Dytiscidae) / K. Galewski // Bull. ent. Pologne. – 1963. – T. 33, № 1. – S. 3–93.
 203. Galewski K. Klucze do oznaczania owadów Polski: W 22 cz. – Cz. 19 Chrząszcze – Coleoptera : Zess. 7 Plywakowate – Dytiscidae / K. Galewski. // ANP. – Warszawa, 1971. – 112 s.
 204. Galewski K. Klucze do oznaczania owadów Polski: W 22 cz. – Cz. 19 Chrząszcze – Coleoptera : Zess. 5-6 Flisakowate – Haliplidae, Hygrobiidae / K. Galewski // ANP. – Warszawa, 1976. – 53 s.
 205. Galewski K. On the identification of larvae of *Agabus guttatus* and *A. biguttatus* (Ol.) (Coleoptera, Dytiscidae) with some data on the biology of the species / K. Galewski // Bulletin of the Polish Academy of Sciences. – 1976. – T. 24, № 2. – S. 97–100. – (Ser. Sci. Biol.).
 206. Galewski K. Preimaginal stages of central-European species of *Hydaticus* Leach (Coleoptera, Dytiscidae) / K. Galewski // Polskie Pismo Entomologiczne. – 1983. – T. 53, № 3. – S. 229–269.
 207. Galewski K. Przegląd krajowych gatunków z rodzaju *Rhantus* Dejean (Coleoptera, Dytiscidae) / K. Galewski // Annales Zoologici. – T. 16. – S. 223–319.
 208. Galewski K. The hibernation of the adults of the European species of Dytiscidae (Coleoptera) on dry land / K. Galewski // Polskie Pismo Entomologiczne. – 1964. – Vol. 34, № 1. – P. 25–40.
 209. Galewski K. The larvae of Central European species of *Acilius* Leach (Coleoptera, Dytiscidae) / K. Galewski // Bulletin of the Polish Academy of Sciences. – 1991. – T. 39. – S. 321–332.
 210. Galewski K. The larvae of Central European species of *Graphoderus* Dejean (Coleoptera: Dytiscidae) / K. Galewski // Polskie Pismo Entomologiczne. – 1990. – T. 60, № 1 / 2. – S. 24–44.

211. Giller P. S. The natural diet of the Notonectidae : field trials using electrophoresis / P. S. Giller // *Ecological Entomology*. – 1986. – Vol. 11. – P. 163–172.
212. Hering, D. Riparian ground beetles (Coleoptera, Carabidae) preying on aquatic invertebrates: A feeding strategy in alpine floodplains / D. Hering, H. Plachter // *Oecologia* (Berlin). – 1997. – Bd. 111, № 2. – S. 261–270.
213. Holmen M. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. I. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae / M. Holmen // *Fauna Entomologica Scandinavica*. – 1987. – Vol. 20. – 168 p.
214. Illies J. Coleoptera / J. Illies // *Limnofauna Eurpoea eine Zusammenstellung aller die europaischen Binnengewasser bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben uber ihre Verbreitung und Okologie* / ed. Verlag Gustav Fischer. – Vienna, 1967. – P. 245–259.
215. Jäch M. A., Balke M. Key to adults of Chinese water beetle families (Coleoptera) / M. A. Jäch, M. Balke // *Water Beetles of China* / Eds. Jäch M. A., Ji L. – Vienna, 2003. – Vol. III. – P. 21–36.
216. Jäch M. A. Annotated checklist of aquatic and riparian/littoral beetle families of the world (Coleoptera) / M. A. Jäch // *Water beetles of China* / Eds. Jäch M. A., Ji L. – Vienna, 1998. – Vol. 2. – P. 25–40.
217. James H. G. Predators of *Aedes atropalpus* (Coq.) (Diptera: Culicidae) and of other mosquitoes breeding in rock pools in Ontario / H. G. James // *Canadian journal of zoology*. – 1965. – Vol. 43, № 1. – P. 155–159.
218. Kovac D., Maschwitz U. Secretion-grooming in aquatic beetles (Hydradephaga) : a chemical protection against contamination of the hydrofuge respiratory region / D. Kovac, U. Maschwitz // *Chemoecology*. – 1990. – Vol. 1. – P. 131–138.
219. Łomnicki M. Chrząszcze zebrane w górach Sołotwińskich / M. Łomnicki // *Spraw. Komis. Fizyjograf*. – 1880. – T. 14. – S. 3–12.
220. Łomnicki M. Chrząszcze nowe dla fauny Galicyi / M. Łomnicki // *Spraw. Komis. Fizyjograf*. – 1891. – T. 26. – S. 16–25.
221. Łomnicki M. Wykaz dodatkowy chrząszczow galicyjskich / M. Łomnicki // *Spraw. Komis. Fizyjograf*. – 1874. – T. 8. – S. 12–18.
222. Łomnicki M. Wykaz chrząszczow nowych dla auny galicyjskiej / M. Łomnicki // *Spraw. Komis. Fizyjograf*. – 1879. – T. 13. – S. 221–223.
223. Maddrell S. H. P. Why are there no insects in the open sea / S. H. P. Maddrell // *Journal of Experimental Biology*. – 1998. – Vol. 201. – P. 2461–2464.
224. Miller K. B. Revision of the Genus *Eretes* Laporte, 1833 (Coleoptera: Dytiscidae) / K. B. Miller // *Aquatic Insects*. – 2002. – Vol. 24, № 4. – P. 247–272.
225. Nilsson A. N. A new view on the generic classification of the *Agabus*-group of genera of the Agabini, aimed at solving the problem with a

- paraphyletic *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae) / A. N. Nilsson // Koleopterologische Rundschau. – 2000. – Bd. 70. – S. 17–36.
226. Nilsson A. N. Amphizoidae, Aspidytidae, Haliplidae, Noteridae and Paelobiidae (Coleoptera, Adephaga) / A. N. Nilsson, B. J. Vondel van, // World catalogue of insects. – Stenstrup (Denmark) : Apollo Books, 2005. – Vol. 7. – 171 p.
227. Nilsson A. N. Assemblages of dytiscid predators and culicid prey in relation to environmental factors in natural and clear-cut boreal swamp forest pools / A. N. Nilsson, B. W. Svensson // Hydrobiologia. – 1995. – Vol. 308, № 3. – P. 183–196.
228. Nilsson A. N. Dytiscid predators and culicid prey in two boreal snowmelt pools differing in temperature and duration / A. N. Nilsson, B. W. Svensson // Annales Zoologici Fennici. – 1994. – Vol. 31. – P. 365–376.
229. Nilsson A. N. Dytiscidae (Coleoptera) / A. N. Nilsson // World catalogue of insects. – Stenstrup (Denmark) : Apollo Books, 2001. – Vol. 3. – 395 p.
230. Nilsson A. N. Dytiscidae / A. N. Nilsson // Catalogue of Palaearctic Coleoptera. / Eds. Löbl I., Smetana A. – Stenstrup (Denmark) : Apollo Books, 2003. – Vol. 1. – P. 35–78.
231. Nilsson A. N. Life cycles and habitats of Northern European Agabini (Coleoptera, Dytiscidae) in Sweden / A. N. Nilsson // Entomologica Basiliensis. – 1986. – Vol. 11. – P. 391–417.
232. Nilsson A. N. Noteridae / A. N. Nilsson // Catalogue of Palaearctic Coleoptera / Eds. Löbl I., Smetana A. – Stenstrup (Denmark) : Apollo Books, 2003. – Vol. 1. – P. 33–35.
233. Nilsson A. N. The annual and seasonal successions of larvae and imagines of water beetles in a shallow, man-made lake in northern Sweden / A. N. Nilsson, K. Danell // Aquatic Insects. – 1981. – Vol. 3, № 4. – P. 233–243.
234. Nilsson A. N. The aquatic Adephaga (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. 2. Dytiscidae / A. N. Nilsson, M. Holmen // Fauna Entomologica Scandinavica. – 1995. – Vol. 32. – 188 p.
235. Nilsson A. N. World Catalogue of Dytiscidae – corrections and additions, 1 (Coleoptera : Dytiscidae) / A. N. Nilsson // Koleopterologische Rundschau. – 2003. – Bd. 73. – S. 65–74.
236. Nowicki M. Beiträge zur Insektenfauna Galiziens / M. Nowicki. – Krakow, 1873. – 52 p.
237. Onyeka J. A. Studies on the natural predators of *Culex pipiens* and *Culex torrentium* (Diptera: Culicidae) in England / J. A. Onyeka // Bulletin of Entomological Research . – 1983. – Vol. 73, № 2. – P. 185–194.

238. Pajunen V. I. Prey selection by larvae of *Potamonectes griseostriatus* (Degeer) (Coleoptera, Dytiscidae) / V. I. Pajunen // *Annales zoologici fennici*. – 1983. – Vol. 20. – P. 31–35.
239. Peckarsky B. L. Predator-prey interactions among aquatic insects / B. L. Peckarsky // *The ecology of aquatic insects*. / Eds. Resh H. V., Rosenberg D. M. – Praeger ; N. Y., 1984. – P. 196–254.
240. Pearce E. J. *Halipplus obliquus* Er. infested with acarid parasites / E. J. Pearce // *Entomol. Mo. Mag.* – 1922. – Vol. 58. – P. 37.
241. Petrov P. N. Taxonomy of the crawling water beetle *Halipplus zacharenkoi*, with notes on its ecology, phenology, and distribution (Coleoptera: Haliplidae) / P. N. Petrov, A. G. Kirejtshuk // *Zoosystematica Rossica*. – 2007. – Vol. 16, № 2. – P. 247–249.
242. Ribera I. Habitat type as a determinant of species range sizes: The example of lotic-lentic differences in aquatic Coleoptera / I. Ribera, A. P. Vogler // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2000. – Vol. 71, № 1. – P. 33–52.
243. Ruxton G. D. Can ecological and evolutionary arguments solve the riddle of the missing marine insects? / G. D. Ruxton, S. Humphries // *Marine Ecology*. – 2008. – Vol. 29 – P. 1–4.
244. Savage A. A. Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera: a key with ecological notes / A. A. Savage // *Freshwater biological association scientific publications* : The Ferry House, Ambleside, Cumbria, 1989 – 173 p.
245. Schaaf O. Microbial diversity of aerobic heterotrophic bacteria inside the foregut of two tyrphophilous water beetle species (Coleoptera: Dytiscidae) / O. Schaaf, K. Dettner // *Microbiological Research*. – 1997. – Vol. 152, № 1. – P. 57–64.
246. Seeger W. Autokologische Laboruntersuchungen an halipliden mit zoogeographischen Anmerkungen (Haliplidae: Coleoptera) / W. Seeger // *Archiv Hydrobiology*. – 1971. – Vol. 68, № 4. – P. 528–574.
247. Seeger W. Morphologie, Bionomie und Ethologie von Halipliden, unter besonderer Berücksichtigung funktionsmorphologischer Gesichtspunkte (Haliplidae: Coleoptera) / W. Seeger // *Archiv Hydrobiology*. – 1971. – Vol. 68, № 3. – P. 400–435.
248. Sen N. S. On the preferential feeding habit of an aquatic insect, *Hypophorus* sp. (Dytiscidae, Coleoptera) / N. S. Sen, S. Ehsan // *Indian Association of Biological Sciences*. – 1988. – Vol. 20, № 1. – P. 6–7.
249. Simpson G. G. Mammals and Nature of continents / G. G. Simpson // *Amer. J. Sci.* – 1948. – № 241. – P. 170–172.
250. Smith I. M. Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnida) with insect hosts / I. M. Smith, D. A. Oliver // *Canada Entomology*. – 1986. – Vol. 118. – P. 407–472.

251. Spangler P. J. A new aquatic beetle family, Meruidae, from Venezuela (Coleoptera: Adephaga) / P. J. Spangler, W. E. Jr. Steiner // Systematic Entomology. – 2005. – Vol. 10. – P. 1–19.
252. Toledo M. Dytiscidae : The genus *Nebrioporus* Règimart, 1906 in China (Coleoptera) / M. Toledo // Water Beetles of China / Eds. Jäch M. A., Ji L. – 1998. – Vol. II. – P. 69–91.
253. Tranda E. Klucze do oznaczania owadów Polski: W 22 cz. – Cz. 19 Chrząszcze – Coleoptera : Zesz. 8 Kretakowate – Gyrinidae / E. Tranda. // ANP. – Warszawa, 1969.– 19 s.
254. Vondel B. J. van Description of the second and third-instar larvae of *Haliphus laminatus* (Schaller) with notes on the subgeneric status (Coleoptera: Haliplidae) / B. J. Vondel van // Entomologische berichten. – 1986. – Vol. 46. –P. 128–132.
255. Vondel. B. J. van. Description of the second and third instar larva of *Haliphus varius* with notes on the subgeneric status (Coleoptera: Haliplidae) / B. J. Vondel. van. // Ent. Ber., Amsterdam. – 1996. – Vol. 56, № L. – P. 9-11
256. Vondel B. J. van Revision of palaeartic species of *Haliphus*, subgenus *Liaphlus* Guignot (Coleoptera: Haliplidae) / B. J. Vondel van // Tijdschrift voor Entomologie. – 1991. – Vol. 134. – P. 75–144.
257. Vondel B.J. van, Holmen M., Petrov P.N. Review of the Palaeartic and Oriental species of the subgenus *Haliphus* s.str. (Coleoptera: Haliplidae: *Haliphus*) with descriptions of three new species. / B. J. Vondel van, M. Holmen, P. N. Petrov // Tijdschrift voor Entomologie. – 2006. – Vol. 149. – P. 227–273.
258. Water Beetles of China / Eds. Jäch M.A., Ji L. – 2003. –Vol. III. – Wien : Zoologisch-Botanische Gesellschaft in Österreich and Wiener Coleopterologenverein. – Vienna, 2003. – 572 p.
259. Wetlands of International importance of Ukraine. Edited by Scott Frazier. — Kyiv: Wetland International, 2000. — 48 p.
260. Zaitsev Yu. An Introduction to the Black Sea Ecology / Yu. Zaitsev. – Odessa : Smill Edition and Publishing Agency Ltd., 2008. – 228 p.
261. Zaitsev Yu., Mamaev V. Marine Biological Diversity in the Bllack Sea. A Study of Change and Decline / Yu. Zaitsev, V. Mamaev. – N. Y. : United Nations Publications, 1997. – 208 p.
262. Zawal A. Parasitism of water mite larvae (Hydrachnellae) of the genus *Hydrachna* on water beetles in Poland / A. Zawal // Acarologia. – 2002. – Vol. 42. – P. 361–370.

Приложение 1

Таблица 1.1

Видовой состав, некоторые экологические и биологические особенности Hydradephaga СЗП

№ п.п.	Таксоны	Отношение к факторам водной среды					Биологические особенности					
		Прот	Т°	S, Im	S, L	Г	РК	ЖЦ	Ф _I	Ф _L	ПР	N _G
Семейство Haliplidae												
1	<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1 (?4)	КРГ	IV-XI	1-2 г.	0,5-1
2	<i>Haliplus obliquus</i> (Fabricius, 1787)	ОЛ, КР	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?	IV-VII	?	?	
3	<i>Haliplus lineatocollis</i> (Marsham, 1802)	КР	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?5	КРГ	КРГ	?1-2 г.	0,5-1
4	<i>Haliplus fulvicollis</i> Erichson, 1837	ОЛ	Эт	Пр	Пр	Пел	1	?1 (?4)	III-IV	?III-VI	?1-2 г.	0,5-1
5	<i>Haliplus furcatus</i> Seidlitz, 1887	ИН, ОЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	1	?4	III-V (2007: также IX)	?	?1,5-2 г.	0,5
6	<i>Haliplus fluviatilis</i> Aubé, 1836	РеР, КР	Эт	Пр	Пр	Ээ	1	1(4)	III-X	III-VIII	0,5-1 г.	1-2
7	<i>Haliplus immaculatus</i> Gerhardt, 1877	РеР, ОЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	1	?1	IV-XI	III-VII	0,5-1 г.	1
8	<i>Haliplus heydeni</i> Wehcke, 1875	КР, РеР, ОЛ	К	Пр	Пр	Пел	1	?4	III-X	III-X	1-2 г.	0,5-1
9	<i>Haliplus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	1	1(4)	III-XI	III-VIII, X-XI	0,5-2 г.	1-2
10	<i>Haliplus sibiricus</i> Motschulsky, 1860	КР	К	Пр	Пр	Пел	1	?	III-X	?	?	?

Продолжение таблицы 1.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
11	<i>Haliplus zacharenkoi</i> Gramma et Prisky, 1973	ИН, Рер, ОЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?4	КРГ, 2006 г.: IV-XII	?, лаб. IV-V след. г.	?2 г.	?0,5
12	<i>Haliplus flavicollis</i> Sturm, 1834	ОЛ, Рер	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Пс, Пел	1	?	III-X	V-VI (L3)	?	?
13	<i>Haliplus fulvus</i> (Fabricius, 1801)	ИН, Рер	Эт	Пр	Пр	Ээ	1	?	III-X	V-VI (L3)	?	?
14	<i>Haliplus maculatus</i> Motschulsky, 1860	ОЛ, ИН	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?	III-X	?	?	?
15	<i>Haliplus variegatus</i> Sturm, 1834	ОЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?	III-X	V-VI (L3)	?	?
Семейство Hygrobiidae												
16	* <i>Hygrobia hermanni</i> (Fabricius 1775)	?ОЛ	?	?Пр	?Пр	?Пел	2	?1	?	?	?1 г.	?1
Семейство Noteridae												
17	<i>Noterus crassicornis</i> (O.F.Muller, 1776)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	КРГ	III-VI	до 1 г.	1
18	<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	КРГ	III-VI	до 1 г.	1
Семейство Dytiscidae												
Подсемейство Copelatinae												
19	<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	ИН, КР, ОЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр-Сол	Ээ	2	1	КРГ	IV-VI	до 0,5 г.	1
Подсемейство Hydroporinae												
20	<i>Bidessus nasutus</i> Sharp, 1887	ОЛ	?Т	Пр-Сол	?Пр-Сол	Пс, Пел	1	1	III-X	IV-VI	до 0,5 г.	1
21	<i>Bidessus unistriatus</i> (Goeze, 1777)	ОЛ, ИН	Эт	Пр-Сол	?Пр-Сол	Ээ	1	1	III-X	IV-VI	до 0,5 г.	1

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
22	<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	ПЛ	Эт	Эг	Эг	Ээ	1	1	КРГ	III-IX	1-3 мес.	2-4
23	<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	ОЛ, КР	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	IV-X	V-VII	2-4 мес.	1
24	<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	ИН, ОЛ	Эт	Пр-Сол	Пр	Ээ	1	1	КРГ	V-VII, IX-X	1-3 мес.	1-2
25	<i>Herophydrus musicus</i> (Klug, 1834)	ОЛ	?Т	Пр-Сол	Пр-Сол	?Ээ	1	1	VII, вер. ТП	?	?	?1
26	<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	КРГ	III-IX	1-2 мес.	2-4
27	<i>Hygrotus parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)	ОЛ, ИН	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	КРГ	IV-IX	1-2 мес.	2-4
28	* <i>Hygrotus corpulentus</i> (Schaum, 1864)	ОЛ	?	Пр-Сол	?Пр-Сол	?	1	1	?В-Л	?	?	?1
29	<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	ОЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Пс, Пел	1	1	III-XI	IV-VII	1-2 мес.	2-4
30	<i>Hygrotus pallidulus</i> (Aube, 1850)	ОЛ	Т	Пр-Сол	?Сол	Пел, А	1	1	VII-VIII, вер. ТП	?VI-VII	?	?
31	<i>Hygrotus enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	ОЛ	Т	Г	Г	Пс	1	1	III-XI	IV-IX	1-3 мес.	1-3
32	* <i>Hygrotus flaviventris</i> (Motschulsky, 1860)	ОЛ	Т	Г	Г	?Пс	1	1	?В-Л	?	?	?
33	<i>Hygrotus decoratus</i> (Gyllenhal, 1810)	ОЛ, ИН	Эт	Пр	Пр	Ээ	1	1	III-VIII	III-V	2-4 мес.	1

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
34	<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр	Ээ	1	1	КРГ	III-IX	1-2 мес.	2-4
35	* <i>Hygrotus quinquelineatus</i> (Zetterstedt, 1828)	?Рер	?	?Пр	?Пр	?	1	1	?	?	?	?1
36	<i>Hygrotus versicolor</i> (Schaller, 1783)	?Рер	К	Пр	Пр	Пс	1	1	VI-VII, вер. ТП	?IV- VI	?2-4 мес.	1
37	<i>Suphrodytes dorsalis</i> (Fabricius, 1787)	ОЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр-Сол	?Пел	1	1	IV-X	?V- VII	?2-4 мес.	1
38	<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	ОЛ, ИН	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	1	1	III-XI	IV-V, IX-X	2-3 мес.	1-2
39	<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	5	КРГ	КРГ	25 сут.-5 мес.	до 4-5
40	<i>Hydroporus pubescens</i> (Gyllenhal, 1808)	ОЛ	?К	Пр	Пр	?Пел	1	1	III, вер. ТП	?III-VI	?	1
41	<i>Hydroporus discretus</i> Fairmaire et Brisout, 1859	КР	К	Пр-Сол	Пр-Сол	А, Пел	1	1	III-XI	IV-VII	3-5 мес.	1
42	* <i>Hydroporus erythrocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	ОЛ	?К	Пр	?Пр	?Пел	1	1	?В-Л	?III-VI	?2-4 мес.	1
43	<i>Hydroporus memnonius</i> Nicolai, 1822	ОЛ, КР	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	5	III-VII, вер. ТП	?КРГ	?3-4 мес.	?
44	* <i>Hydroporus striola</i> (Gyllenhal, 1826)	ОЛ	Эт	Пр	Пр	?	1	1	?В-Л	?III-VI	?2-4 мес.	1
45	<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	ОЛ, КР	К	Пр	Пр	Ээ	1	1	II-VII, вер. ТП	?III-VI	?2-4 мес.	1

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
46	<i>*Hydroporus obscurus</i> Sturm, 1835	?	?	?	?	?	1	1	?	?	?1 г.	?1
47	<i>*Hydroporus tristis</i> (Paykull, 1798)	ОЛ	?К	Пр	Пр	?Пел	1	1	?В-Л	?III-VI	?2-4 мес.	1
48	<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	ИН, ОЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	КРГ	IV-VI	3-5 мес.	1
49	<i>*Graptodytes granularis</i> (Linnaeus, 1767)	?КР	?К	?Пр	?Пр	?Пел	1	1	?	?	?	?1
50	<i>Nebrioporus ceresyi</i> (Aubè, 1838)	ОЛ	Т	Г	Г	Ээ	1	5	КРГ	КРГ	25 сут.-5 мес.	до 4
51	<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	ИН, ОЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	1	1	III-IX	IV-VII	1,5-4 мес.	до 3
Подсемейство Agabinae												
52	<i>Agabus biguttatus</i> (Olivier, 1795)	Рур	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Пс, А	2	5	IV-X	КРГ	2-6 мес.	1-3
53	<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	ПЛ	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	2	5	КРГ	КРГ	3-5 мес.	1-3
54	<i>Agabus didymus</i> (Olivier, 1795)	?ОЛ	?	Пр	Пр	?	2	1	IV, вер. ТП	?	?	?1
55	<i>Agabus fuscipennis</i> (Paykull, 1798)	ИН	?Эт	Пр	Пр	?Пел	2	2	IV-V	III-IV	1 г.	1
56	<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1791)	ИН	Эт	Пр-Сол	?Пр-Сол	Ээ	2	1	КРГ	IV-VI, VII	1,5-3 мес.	1-2
57	<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	ПЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	КРГ	IV-VI	2-3 мес.	1
58	<i>*Agabus lineatus</i> Gebler, 1848	ОЛ (Т)	?Т	?Пр	?Пр	?	2	?	III-VI	?	?	?

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
59	<i>Agabus conspersus</i> (Marsham, 1802)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	А	2	1	КРГ	III-VII	1,5-4 мес.	до 3
60	<i>Agabus nebulosus</i> (Forster, 1771)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	А	2	1	КРГ	III-VII	1,5-4 мес.	до 3
61	<i>Agabus paludosus</i> (Fabricius, 1801)	КР	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Пс, А	2	1	III-VII, вер. ТП	IV-VI	3-5 мес.	1
62	<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	Рур, РеР	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	2	4	IV-VIII, вер. ТП	?IX-V	1,5-2 г.	0,5
63	<i>Ilybius chalconatus</i> (Panzer, 1796)	КР	К	Пр	Пр	Пс	2	3	VI-VII, вер. ТП	?II-V	1,5-2 г.	0,5
64	<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius, 1781)	ИН, Рур, КР	?К	Пр	Пр	Ээ	2	4	IV-X	IX-V	1-2 г.	0,5
65	<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	2	4	V-X	VIII-V	1-2 г.	0,5
66	<i>Ilybius ater</i> (De Geer, 1774)	ОЛ	?К	Пр	Пр	Пел	2	4	IV-X	IX-IV	1-2 г.	0,5
67	<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	2	4	V-X, ин. III-X	IX-V	1-2 г.	0,5
68	<i>Ilybius similis</i> Thomson, 1856	ПЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	4	V-X, ин. III-X	IX-V	1-2 г.	0,5
69	<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр	Ээ	2	4	V-X	IX-V	1-2 г.	0,5
Подсемейство Laccophilinae												
70	<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)	Рур, РеР, КР, ОЛ	К	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	III-VIII, вер. КРГ	V-VII	2-5 мес.	1
71	<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	5	КРГ	КРГ	25 сут.-5 мес.	до 4-5

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
72	<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	1	КРГ	IV-VIII	1,5-4 мес.	до 3
Подсемейство Colymbetinae												
73	<i>Rhantus grapii</i> (Gyllenhal, 1808)	ОЛ, ИН	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	III-X	IV-VI	3-6 мес.	1
74	<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	2	1	КРГ	III-X	1-3 мес.	до 5
75	<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	2	1	III-XI	IV-VII, IX-X	1-4 мес.	до 2
76	<i>Rhantus bistriatus</i> (Bergsträsser, 1778)	ОЛ, ИН	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	III-X	IV-VII	1,5-4 мес.	1
77	<i>Rhantus latitans</i> Sharp, 1882	ИН, ОЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	III-X	III-VI, VII	1-4 мес.	до 2
78	<i>Rhantus exsoletus</i> (Forster, 1771)	ОЛ, ИН	Эт	Пр	Пр	?Пел	2	1	IV-V, вер. ТП	?IV-VII	?до 5 мес.	?1
79	<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	2	1	КРГ	II-V, IX-X	4-5 мес.	до 2
80	<i>Colymbetes striatus</i> (Linnaeus, 1758)	ОЛ, ИН	Эт	Пр	Пр	Пел	2	1	IV-VII, вер. КРГ	III-V	4-5 мес.	1
Подсемейство Dytiscinae												
81	<i>Hydaticus seminiger</i> (DeGeer, 1774)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр	Ээ	2	1	III (об. IV)-X	IV-VII	3-5 мес.	1
82	<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр	Ээ	2	1	III (об. IV)-XI	IV-VII, VIII-IX	1-4 мес.	до 2
83	<i>Hydaticus grammicus</i> (Germar, 1827)	ИН, ОЛ	?Т	Пр-Сол	?Пр-Сол	Ээ	2	1	III (об. IV)-X	IV-VI	2-4 мес.	1

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
84	<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	ИН	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	3	1	КРГ	III-VI	3-5 мес.	1
85	<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	КР	К	Пр	Пр	?Пел	3	1	V, вер. КРГ	IV-VI	3-5 мес.	1
86	<i>Dytiscus circumcinctus</i> Ahrens, 1811	ОЛ	?	Пр	Пр	?Ээ	3	1	III-V, вер. КРГ	IV-VI	3-5 мес.	1
87	<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabricius, 1801	ИН, КР	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	3	1	III-V, VII-XI	IV-VI	3-5 мес.	1
88	<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	2	1	IV-XI	V-VII, IX-X	1-3 мес.	до 3
89	<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	2	1	IV-XI	V-VII, IX-X	1-3 мес.	до 3
90	<i>Graphoderus zonatus</i> (Hoppe, 1795)	ОЛ, ИН	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	IV-V, вер. ТП	VI-VII	1,5-3 мес.	1
91	<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	ПЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	КРГ	IV-VI, VII-IX	3-4 мес.	до 2
92	<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	ПЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	2	1	КРГ	IV-VI, VII-IX	3-4 мес.	до 2
93	<i>Cybister lateralimarginalis</i> (De Geer, 1774)	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	3	1	III-XI	V-IX	4-7 мес.	1
Семейство Gyrinidae												
Подсемейство Gyrininae												
94	** <i>Aulonogyrus concinnus</i> (Klug, 1834)	?ОЛ	?Т	?Пр-Сол	?Пр-Сол	?	1	?1	?	?	?	?
95	<i>Gyrinus caspius</i> Ménétriés, 1832	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?1	IV-X	?	?	?1

Продолжение таблицы 1.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
96	<i>Gyrinus paykulli</i> Ochs, 1937	ОЛ, ИН, КР	Эт	Пр	?Пр	?Ээ	1	?1	III-X	?	?	?1
97	<i>Gyrinus natator</i> Linnaeus, 1758	ПЛ	Эт	Пр	Пр	Ээ	1	?1	III-X	V-VI	3-5 мес.	1
98	<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1827	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?1	III-X	V-VI	3-5 мес.	1
99	<i>Gyrinus suffriani</i> Scriba, 1855	ИН, ОЛ	Эт	Пр-Сол	?Пр	Ээ	1	?1	IV-X	?	?3-4 мес.	1
100	* <i>Gyrinus colymbus</i> Erichson, 1837	?	?	?	?	?	1	?1	?	?	?	?1
101	<i>Gyrinus distinctus</i> Aubé, 1864	ПЛ	Эт	Пр-Сол	Пр-Сол	Ээ	1	?1	III-X	?	?3-5 мес.	1
102	* <i>Gyrinus marinus</i> Gyllenhal, 1808	?	?	?	?	?	1	?1	?	?	?	?1
Подсемейство Orectochilinae												
103	<i>Orectochilus villosus</i> (O.F.Muller, 1776)	РеР	К	Пр	Пр	Пс	1	?1	VI-VII, вер. ТП	?VI- VIII	?	1

Примечание. * - виды, известные в СЗП только по литературным данным, ** - виды, известные только по музейным коллекциям. Факторы водной среды: Прот. – Проточность (ОЛ – олиготопные лимнофилы, ПЛ – политопные лимнофилы, ИН – инундантофилы, КР – кренобионты, РуР – ручьевые реофилы, РеР – речные реофилы), Т° - температура (К – криофилы, Т – термофилы, Эт – Эвритермные), S – соленость (Im – имаго, L – личинки, Пр – пресноводные, Пр-Сол – пресноводно-солонатоводные, Г – галофильные, Эг – эвригалинные), Г – тип грунта (Пс – псаммофильные, А – аргиллофильные, Пел – пелофильные, Ээ – Эвриэдафические), ? – отношение вида к данному фактору среды в регионе требует уточнения или неизвестно. Биологические особенности: РК – размерный класс по П.Н. Петрову, ЖЦ – тип жизненного цикла по А.Н. Нильссону, Ф_I, Ф_L – фенология имаго и личинок (КРГ – круглогодично, ТП – весь теплый период года, римские цифры обозначают месяцы), ПР – продолжительность развития 1 поколения (мес. – месяц, г. – год, сут. – сутки), N_G – число генераций за год. вер. – вероятно, об. – обычно, ин. – иногда, лаб. – лабораторные условия, след. – следующий.

Приложение 2

Таблица 2.1

Видовой состав и относительная частота встречаемости Hydradephaga родников и ручьев СЗП

Виды	Гелокрен		Лимнокрен		Реокрен		Ручьи	
	П	С	П	С	П	С	П	С
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmidt, 1805)	Р	-	О	-	-	-	О	Р
<i>Halipilus lineatocollis</i> (Marshall, 1802)	О	О	О	О	О	О	Р	О
<i>Halipilus obliquus</i> (Fabricius, 1787)	-	-	Р	Р	-	-	-	-
<i>Halipilus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	-	-	-	-	-	-	Р	-
<i>Halipilus fluviatilis</i> Aubé, 1836	-	-	Р	-	-	-	Р	-
<i>Halipilus heydeni</i> Wehncke, 1875	Р	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Halipilus sibiricus</i> Motschulsky, 1860	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Halipilus immaculatus</i> Gerhardt, 1877	-	-	Р	-	-	-	Р	-
<i>Halipilus zacharenkoi</i> Gramma et Prisny, 1973	Р	-	Р	Р	-	-	-	Р
<i>Halipilus maculatus</i> Motschulsky, 1860	-	-	-	Р	-	-	-	-
<i>Halipilus variegatus</i> Sturm, 1834	-	-	Р	Р	-	-	-	-
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	О	Р	О	О	О	О	О	-
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F.Muller, 1776)	-	-	-	-	-	-	Р	-
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	Р	-	О	-	-	-	-	-
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	О	О	О	О	О	О	Р	Р
<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	Р	Р	О	О	Р	Р	-	Р
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	Р	-	-	-	Р	-
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	Р	-	О	-	Р	-	Р	-
<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	О	Р	О	Р	Р	Р	О	-
<i>Hygrotus parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)	Р	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	Р	-	Р	Р	-	-	-	-
<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	-	-	О	-	-	-	-	-
<i>Hydroporus discretus</i> Fairmaire et Brisout, 1859	О	О	О	О	О	О	Р	О
<i>Hydroporus memnonius</i> Nicolai, 1822	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р	Р
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	О	О	О	О	О	О	Р	Р

Продолжение таблицы 2.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	-	-	P	-	-	-	P	-
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	P	-	P	-	P	-	P	P
<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)	-	-	-	-	-	-	O	-
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	O	O	O	O
<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	O	O	O	O	O	O	O	-
<i>Agabus biguttatus</i> (Olivier, 1795)	-	-	P	P	O	O	O	O
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	O	P	O	P	O	P	O	-
<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1791)	-	-	P	-	-	-	-	-
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	P	-	P	-	-	-	P	-
<i>Agabus conspersus</i> (Marsham, 1802)	P	P	O	O	P	P	P	-
<i>Agabus nebulosus</i> (Forster, 1771)	P	P	O	P	P	P	P	-
<i>Agabus paludosus</i> (Fabricius, 1801)	O	P	O	-	O	-	-	-
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	P	-	P	O
<i>Ilybius chalconatus</i> (Panzer, 1796)	-	-	P	-	-	-	-	-
<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius, 1781)	-	-	-	-	-	-	O	-
<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	O	P	O	O	O	O	O	P
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	P	-	O	P	O	P	O	-
<i>Ilybius similis</i> Thomson, 1856	P	-	P	-	P	-	P	-
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	P	-	O	-	O	-	P	-
<i>Rhantus bistratus</i> (Bergsträsser, 1778)	P	-	P	-	-	-	-	-
<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	P	P	O	O	O	P	P	P
<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	O	O	O	O	O	O	O	O
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	P	P	O	-
<i>Hydaticus seminiger</i> (DeGeer, 1774)	P	P	O	P	P	P	P	-
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	P	P	O	P	P	P	O	-
<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabricius, 1801	P	P	O	P	-	-	-	-
<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	-	-	P	-	-	-	P	-
<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	P	-	P	-	-	-	-	-
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	P	-	P	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы 2.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	Р	Р	О	Р	Р	Р	О	-
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	Р	О	Р	Р	Р	О	-
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (DeGeer, 1774)	-	-	Р	Р	Р	Р	Р	-
<i>Gyrinus paykulli</i> Ochs, 1937	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Gyrinus distinctus</i> Aubé, 1864	-	-	Р	Р	-	-	Р	-
<i>Gyrinus natator</i> Linnaeus, 1758	-	-	О	-	-	-	Р	-
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1827	-	-	О	О	-	-	Р	-
Всего видов	39	23	57	32	30	24	42	15
	63							

Примечание. П – пресноводный, С – солоноватый. - – вид в пробах отсутствует, Р – редок, О – обычен.

Таблица 2.2

Видовой состав и относительная частота встречаемости Hydradephaga некоторых степных пересыхающих рек СЗП

Виды	р. Тилигул					р. Большой Куяльник				
	РБ	Раз	ПВ	ВКВ	РВП	РБ	Раз	ПВ	ВКВ	РВП
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmidt, 1805)	О	О	О	Р	-	О	О	Р	О	-
<i>Haliphus lineatocollis</i> (Marsham, 1802)	Р	-	-	-	О	Р	-	-	Р	О
<i>Haliphus obliquus</i> (Fabricius, 1787)	-	-	-	-	-	-	-	-	Р	-
<i>Haliphus fulvicollis</i> Erichson, 1837	-	Р	Р	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus furcatus</i> Seidlitz, 1887	Р	О	О	Р	-	-	Р	Р	Р	-
<i>Haliphus fluviatilis</i> Aubé, 1836	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus immaculatus</i> Gerhardt, 1877	Р	Р	-	-	-	-	-	-	Р	-
<i>Haliphus heydeni</i> Wehncke, 1875	Р	Р	Р	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	О	Р	О	Р	-	Р	Р	Р	Р	-
<i>Haliphus zacharenkoi</i> Gramma et Prisny, 1973	О	О	О	Р	Р	О	О	Р	Р	Р
<i>Haliphus flavicollis</i> Sturm, 1834	Р	Р	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus fulvus</i> (Fabricius, 1801)	Р	Р	-	Р	-	-	-	Р	-	-
<i>Haliphus maculatus</i> Motschulsky, 1860	Р	Р	-	-	-	О	Р	Р	Р	-
<i>Haliphus variegatus</i> Sturm, 1834	Р	Р	Р	Р	-	-	Р	Р	-	-
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	О	О	О	О	-	О	О	О	О	О

Продолжение таблицы 2.2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F.Muller, 1776)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Bidessus nasutus</i> Sharp, 1887	P	O	P	P	-	O	P	P	O	-
<i>Bidessus unistriatus</i> (Goeze, 1777)	O	O	P	P	-	-	-	P	-	-
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Hygrotus decoratus</i> (Gyllenhal, 1810)	P	O	P	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Hygrotus parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)	P	P	P	P	-	O	O	P	O	-
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	-	-	P	P	-	-	-	P	O	P
<i>Hygrotus enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	-	-	-	O (Сол)	-	-	-	-	O (Сол)	-
<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	O	O	O	O	P	O	O	O	O	O
<i>Hydroporus discretus</i> Fairmaire et Brisout, 1859	-	-	-	-	O	P	-	-	-	O
<i>Hydroporus memnonius</i> Nicolai, 1822	-	P	-	-	-	-	-	-	-	P
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	P	P	P	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nebrioporus ceresyi</i> (Aubè, 1838)	-	-	-	-	-	-	-	-	O (Сол)	-
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	P
<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	P	P	O	-	P	O	O	O	-	O
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	O	O	O	P	-	O	P	P	P	-
<i>Agabus biguttatus</i> (Olivier, 1795)	-	-	-	-	O	-	-	-	-	O
<i>Agabus didymus</i> (Olivier, 1795)	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	P	O	P	P	-	O	P	P	O	O
<i>Agabus fuscipennis</i> (Paykull, 1798)	-	-	-	-	-	P	P	-	-	-
<i>Agabus conspersus</i> (Marsham, 1802)	P	P	P	O	-	P	P	P	O	O
<i>Agabus nebulosus</i> (Forster, 1771)	P	P	P	O	-	P	P	P	P	-
<i>Agabus paludosus</i> (Fabricius, 1801)	-	P	-	-	-	-	-	-	P	-
<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1791)	O	O	O	O	-	P	O	O	O	P

Продолжение таблицы 2.2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	O	O	O	P	-	-	-	-	-	-
<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius, 1781)	P	P	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	P	P	P	-	-	P	P	P	P	O
<i>Ilybius ater</i> (De Geer, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	O	O	O	O	-	O	O	P	O	-
<i>Ilybius similis</i> Thomson, 1856	P	P	P	P	-	P	P	P	P	-
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	O	O	O	O	-	P	P	P	O	O
<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)	-	-	-	-	-	P	-	-	-	-
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Rhantus grapii</i> (Gyllenhal, 1808)	-	P	P	-	-	-	-	-	P	-
<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Rhantus frontalis</i> (Marshall, 1802)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Rhantus bistriatus</i> (Bergsträsser, 1778)	-	P	P	P	-	P	O	O	O	-
<i>Rhantus latitans</i> Sharp, 1882	-	P	-	-	-	-	P	-	-	-
<i>Rhantus exsoletus</i> (Forster, 1771)	P	P	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Colymbetes striatus</i> (Linnaeus, 1758)	P	P	-	-	-	-	P	-	-	-
<i>Hydaticus seminiger</i> (DeGeer, 1774)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Hydaticus grammicus</i> (Germar, 1827)	-	-	-	-	-	P	-	-	O	-
<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Graphoderus zonatus</i> (Hoppe, 1795)	-	P	-	-	-	-	P	P	P	-
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	O	O	O	O	-	P	O	O	O	-
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	-	P	O	O	O	-
<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	O	O	O	O	-	O	O	O	O	-
<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabricius, 1801	O	O	P	P	-	O	O	P	O	-
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (DeGeer, 1774)	O		O	O	-	O	O	P	O	P
<i>Gyrinus caspius</i> Ménétrés, 1832	-	-	-	-	-	P	P	-	P	-

Продолжение таблицы 2.2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Gyrinus natator</i> Linnaeus, 1758	Р	Р	Р	Р	-	-	-	-	Р	-
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1827	О	О	Р	Р	-	-	-	-	О	-
<i>Gyrinus suffriani</i> Scriba, 1855	Р	Р	Р	-	-	Р	Р	Р	Р	-
<i>Gyrinus distinctus</i> Aubé, 1864	О	О	Р	Р	-	О	О	О	О	-
Всего видов	59	64	54	48	6	49	5-	49	58	24
	78									

Примечание. Р – редок, О – обычен, - - вид в пробах отсутствует. Обозначения биотопов: РБ – русловые биотопы, Раз – разливы, РВП – родники и ручьи водосборных площадей, ВКВ – внепойменные карьерные водоемы, ПВ – пойменные водоемы, Сол – вид отмечен только в соленых водоемах.

Таблица 2.3

Видовой состав и относительная частота встречаемости Hydradephaga некоторых малых непересыхающих рек СЗП

Виды	р. Савранка			р. Кодыма		
	РБ	Ручей	РВП	РБ	ПВ	РВП
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)	О	О	Р	Р	О	-
<i>Haliphus lineatocollis</i> (Marsham, 1802)	-	-	О	-	-	-
<i>Haliphus heydeni</i> Wehncke, 1875	Р	О	О	-	О	О
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	О	Р	О	Р	О	Р
<i>Haliphus fluviatilis</i> Aubé, 1836	О	О	-	-	Р	-
<i>Haliphus immaculatus</i> Gerhardt, 1877	О	О	-	-	-	-
<i>Haliphus sibiricus</i> Motschulsky, 1860	-	-	Р	-	-	-
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	О	О	О	О	О	О
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F. Müller, 1776)	О	О	-	О	Р	-
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	-	-	О	-	О	О
<i>Bidessus unistriatus</i> (Goeze, 1777)	-	-	-	-	-	Р
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	Р	О	О	О	О	О
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	О	О	Р	О	Р	О
<i>Hygrotus versicolor</i> (Schaller, 1783)	Р	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	О	О	О	О	О	О
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	-	-	-	-	-	Р
<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	-	-	-	-	О	Р

Продолжение таблицы 2.3.

1	2	3	4	5	6	7
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	-	P	O	O	O	O
<i>Hydroporus discretus</i> Fairmaire et Brisout, 1859	-	-	O	-	-	P
<i>Hydroporus memnonius</i> Nicolai, 1822	-	-	P	-	O	P
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-	O	P
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	P	P	-	P	O	-
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	-	-	P	P
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	O	-	-	-	-	-
<i>Agabus paludosus</i> (Fabricius, 1801)	-	-	O	-	-	-
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	O	-	O	O
<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1791)	O	P	-	-	P	O
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	-	O	-	O	O	O
<i>Ilybius chalconatus</i> (Panzer, 1796)	-	-	O	-	-	-
<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius, 1781)	O	O	-	-	-	-
<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	-	-	O	-	O	O
<i>Ilybius ater</i> (De Geer, 1774)	-	-	-	-	P	-
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	-	O	P	-	O	O
<i>Ilybius similis</i> Thomson, 1856	-	-	-	-	P	P
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	-	-	P	-	P	-
<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)	O	O	-	-	P	-
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	O	O
<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	O	O	O	O	O	O
<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	O	O	O	O	O	O
<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	P	O	O	-	O	O
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	-	P	O	O	O	O
<i>Colymbetes striatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	P	-
<i>Hydaticus seminiger</i> (DeGeer, 1774)	O	O	O	O	O	O
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	O	O	O	O	O	O
<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	O	P	-	P	-	-
<i>Dytiscus marginalis</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	O
<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	O	P	-	-	O	-

Продолжение таблицы 2.3

1	2	3	4	5	6	7
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	О	О	Р	-	О	Р
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	Р	Р	-	-	-	-
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Р	Р	-	-	-	-
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (DeGeer, 1774)	О	Р	-	Р	О	-
<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	-	-	-	-	-	Р
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	О	О	-	-	О	-
<i>Gyrinus natator</i> Linnaeus, 1758	-	-	Р	-	-	-
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1827	О	Р	Р	-	-	-
<i>Orectochilus villosus</i> (O.F. Müller, 1776)	О	-	-	-	-	-
Всего видов	31	32	29	18	37	31
	56					

Примечание. Р – редок, О – обычен, - - вид в пробах отсутствует. Обозначения биотопов: РБ – русловые биотопы, РВП – родники и ручьи водосборных площадей, ПВ – пойменные водоемы.

Таблица 2.4

Видовой состав и относительная частота встречаемости Hydradephaga низовий больших равнинных рек СЗП

Виды	Дунай						Днестр					Южный Буг			Днепр	
	Рус	Раз	ПВ	С	Ял	К	Рус	Пр	Раз	ПВ	ОБ	Рус	ПВ	Род	Рус	ПВ
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)	О	О	О	-	Р	Р	О	О	О	О	Р	О	Р	Р	О	О
<i>Haliphus lineatocollis</i> (Marsham, 1802)	-	-	-	-	-	-	-	Р	-	Р	-	-	-	О	-	-
<i>Haliphus obliquus</i> (Fabricius, 1787)	-	-	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus fulvicollis</i> Erichson, 1837	-	-	-	-	-	-	-	-	Р	Р	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus furcatus</i> Seidlitz, 1887	-	Р	Р	-	-	-	-	-	Р	О	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	О	О	О	-	-	О	О	О	О	О	Р	О	Р	О	О	О

Продолжение таблицы 2.4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Haliplus heydeni</i> Wehncke, 1875	-	-	-	-	-	-	-	P	P	P	-	-	-	-	-	-
<i>Haliplus fluviatilis</i> Aubé, 1836	O	P	P	-	-	-	O	O	O	P	P	O	-	O	-	-
<i>Haliplus immaculatus</i> Gerhardt, 1877	-	-	-	-	-	-	P	P	P	P	P	P	-	P	-	-
<i>Haliplus zacharenkoi</i> Gramma et Prisky, 1973	-	-	P	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-	-	-	-
<i>Haliplus flavicollis</i> Sturm, 1834	-	-	P	-	-	-	P	P	-	-	-	P	-	-	-	-
<i>Haliplus fulvus</i> (Fabricius, 1801)	-	-	-	-	-	-	P	P	P	P	-	-	-	-	-	-
<i>Haliplus variegatus</i> Sturm, 1834	-	-	O	-	-	-	-	-	P	P	-	-	-	-	-	-
<i>Haliplus maculatus</i> Motschulsky, 1860	-	O	O	P	-	P	-	P	P	P	-	-	-	-	-	-
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	O	O	O	P	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F.Muller, 1776)	O	O	O	-	P	O	O	O	O	O	O	O	P	P	O	O
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	-	O	O	-	-	-	-	P	P	O	-	-	P	O	-	-
<i>Bidessus nasutus</i> Sharp, 1887	-	-	P	P	O	P	-	P	P	P	-	-	-	-	-	-
<i>Bidessus unistriatus</i> (Goeze, 1777)	-	P	O	P	O	-	-	P	O	O	-	-	-	-	-	O
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	O	O	O	O	O	P	O	O	O	O	-	O	O	O	O	O
<i>Herophydrus musicus</i> (Klug, 1834)	-	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы 2.4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Hygrotus decoratus</i> (Gyllenhal, 1810)	-	-	-	-	-	-	-	О	О	О	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	О	О	О	Р	Р	О	О	О	О	О	Р	О	О	-	О	О
<i>Hygrotus versicolor</i> (Schaller, 1783)	Л (степные реки, впадающие в озера-лиманы)						-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus quinquelineatus</i> (Zetterstedt, 1828)	Л (степные реки, впадающие в озера-лиманы)						-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	О	О	О	О	О	О	О	О	О	О	-	О	О	-	О	О
<i>Hygrotus parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)	-	-	Р	-	-	-	-	-	-	Р	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	-	-	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus pallidulus</i> (Aube, 1850)	-	-	-	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	-	О	О	-	-	-	-	О	О	О	-	-	-	Р	-	О
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Р	-	-
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	-	О	О	Р	Р	Р	-	О	О	О	-	-	О	О	Р	О
<i>Hydroporus pubescens</i> (Gyllenhal, 1808)	-	-	Л	-	-	-	-	-	-	Р	-	-	-	-	-	-
<i>Hydroporus obscurus</i> Sturm, 1835	-	-	Л	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydroporus tristis</i> (Paykull, 1798)	-	-	Л	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение таблицы 2.4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	-	O	O	-	-	P	P	O	O	O	-	-	-	-	-	P
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	-	P	P	-	-	-	-	P	O	O	-	-	P	P	-	-
<i>Hyphyrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	-	O	O	-	-	-	O	O	O	O	P	-	-	-	O	O
<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	-	-	O	O	O	-	-	-	-	P	-	-	-	P	-	P
<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)	Л	-	Л	-	Л	Л	-	-	-	-	-	P	-	O	-	-
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	P	O	O	O	O	O
<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	P	O	O	O	O	O
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	O	O	-	-
<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1791)	-	-	O	-	-	-	P	O	O	O	-	-	-	-	-	O
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	-	-	-	-	-	-	P	O	O	O	-	-	P	P	-	-
<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	O	-	-
<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius, 1781)	-	O	O	-	-	-	-	P	P	P	P	-	-	O	-	-
<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	O	-	-
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	-	-	P	-	-	-	-	O	P	O	-	-	-	O	-	P
<i>Ilybius similis</i> Thomson, 1856	-	-	-	-	-	-	-	P	P	P	-	-	-	P	-	-

Продолжение таблицы 2.4

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	-	-	-	-	-	-	-	P	P	O	-	-	-	-	-	-
<i>Rhantus grapii</i> (Gyllenhal, 1808)	-	-	P	-	-	-	-	P	P	O	-	-	-	-	-	-
<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	O	O	O	P	O	O	O	O	O	O	P	O	O	O	P	O
<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	-	-	O	-	P	O	P	O	O	O	-	-	O	-	-	-
<i>Rhantus bistriatus</i> (Bergsträsser, 1778)	-	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhantus latitans</i> Sharp, 1882	-	O	O	-	-	-	-	O	O	O	-	-	-	-	-	-
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	-	O	O	P	-	O	P	O	O	O	-	P	O	O	-	O
<i>Hydaticus seminiger</i> (DeGeer, 1774)	Л	-	Л	-	-	-	P	O	O	O	P	-	-	-	P	O
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	P	O	O	-	-	O	P	O	O	O	P	P	O	O	O	O
<i>Hydaticus grammicus</i> (Germar, 1827)	-	-	O	-	-	-	P (ДРЛ-250 ВТ)					-	-	-	-	-
<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	P	O	O	-	-	O	O	O	O	O	P	-	-	-	-	O
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	P	O	O	-	-	O	O	O	O	O	P	-	-	-	-	O
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	-	-	P	-	-	-	P	O	P	O	-	-	-	-	-	O
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	P	O	P	O	-	-	-	-	-	O
<i>Dytiscus circumcinctus</i> Ahrens, 1811	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-	-	-	P

Продолжение таблицы 2.4.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	
<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabricius, 1801	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	-	O	P	-	-	O	P	O	O	O	-	P	-	-	P	O	
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (De Geer, 1774)	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	O	-	-	O	O	
<i>Gyrinus caspius</i> Ménétréés, 1832	-	P	O	-	-	-	P	O	O	P	-	-	-	-	-	P	
<i>Gyrinus paykulli</i> Ochs, 1937	-	-	-	-	-	-	-	-	P	P	-	-	-	-	-	-	
<i>Gyrinus natator</i> Linnaeus, 1758	-	-	O	-	-	-	O	O	P	P	-	-	-	-	-	P	
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1827	-	-	O	-	-	-	O	O	O	P	-	-	-	-	-	-	
<i>Gyrinus suffriani</i> Scriba, 1855	-	-	P	-	-	-	P	P	P	P	P	-	-	-	-	-	
<i>Gyrinus distinctus</i> Aubé, 1864	-	-	P	P	-	-	O	O	P	P	O	-	-	-	-	-	
<i>Gyrinus marinus</i> Gyllenhal, 1808	Л (степные реки, впадающие в озера-лиманы)						-	-	-	-	-	-	-	-	-	Л	-
Всего видов	17	29	54	16	16	22	34	49	51	58	19	19	18	27	17	30	
	75																

Примечание. Рус – русловые биотопы, Раз – разливы, ПВ – пойменные водоемы. Придунайские озера-лиманы: С – Сасык, Ял – Ялпуг, К – Китай. Дельта Днестра: ОБ – озеро Белое. Южный Буг: Род – родники. - - вид в пробах отсутствует, P – редок, O – обычен, Л – литературные данные: для Дуная – [132], для Днепра – [82, 83], ДРЛ – 250 Вт – сборы на свет дроссельной ртутно-люминисцентной лампы мощностью 250 Вт.

Таблица 2.5

Видовой состав и относительная частота встречаемости Hydradephaga некоторых лиманов СЗП и ассоциированных с ними ВО

Виды	БА		Хад	Тилигульский			Бер		Шаб	Днестровский			Д-Б
	Л	АП		Л	АсВ	Р	Л	Р		Л	Р	СО	
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)	-	-	-	Р	-	-	-	О	-	О	-	-	-
<i>Haliphus obliquus</i> (Fabricius, 1787)	-	-	-	-	-	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Haliphus lineatocollis</i> (Marsham, 1802)	-	-	-	-	-	О	-	О	-	-	-	-	-
<i>Haliphus furcatus</i> Seidlitz, 1887	-	-	-	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	О	-	-	О
<i>Haliphus zacharenkoi</i> Gramma et Prisky, 1973	-	-	-	Р	-	Р	-	-	-	-	-	-	-
<i>Haliphus maculatus</i> Motschulsky, 1860	-	-	-	-	-	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	-	О	-	Р	-	-	-	О	-	О	-	-	О
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F. Müller, 1776)	-	-	-	Р	-	-	-	-	-	О	-	-	-
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	-	-	-	-	-	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Bidessus nasutus</i> Sharp, 1887	-	-	-	Р	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	-	О	Р	О	О	-	Р	О	Р	О	-	О	О
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	-	-	-	Р	-	-	-	Р	-	О	-	-	О
<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	-	О	Р	Р	-	-	-	О	-	О	-	-	О
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	-	-	-	-	-	-	-	Р	-	-	-	-	-
<i>Hygrotus enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	-	-	-	-	О (Сол)	-	-	-	-	-	-	Р	-

Продолжение таблицы 2.5.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Hydroporus discretus</i> Fairmaire et Brisout, 1859	-	-	-	-	-	O	-	-	-	-	O	-	-
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	-	O	-	P	O	O	-	O	-	P	-	-	-
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	-	-	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	-	-	-	-	-	P	-	O	-	-	-	-	-
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	-	-	-	P	-	-	-	-	-	P	-	-	-
<i>Agabus biguttatus</i> (Olivier, 1795)	-	-	-	-	-	O	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	-	O	-	-	-	-	-	O	-	-	O	-	-
<i>Agabus conspersus</i> (Marsham, 1802)	-	O	-	-	O	-	-	P	-	-	-	-	-
<i>Agabus nebulosus</i> (Forster, 1771)	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-	-	-
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-
<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)	-	P	-	-	-	-	-	O	-	-	-	-	-
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	-	P	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	-	O	P	P	-	-	-	O	-	O	-	-	O
<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	-	O	P	P	-	-	-	O	-	O	-	-	O
<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	-	O	P	P	O	-	P	O	P	O	-	-	O
<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	-	O	-	-	-	-	-	O	-	-	-	-	-
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	-	O	-	P	-	-	-	-	-	O	-	-	P

Продолжение таблицы 2.5.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Hydaticus seminiger</i> (De Geer, 1774)	-	O	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	-	O	P	P	-	-	-	O	-	O	-	-	-
<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	-	O	P	O	-	-	-	O	-	O	-	-	O
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	-	O	P	O	-	-	-	O	-	O	-	-	O
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	-	P	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-
<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	-	-	-	P	-	-	-	-	-	P	-	-	P
<i>Dytiscus circumflexus</i> Fabricius, 1801	-	-	-	-	-	-	-	P	-	-	-	-	-
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (De Geer, 1774)	P	O	P	O	-	-	P	P	-	O	-	P	O
<i>Gyrinus caspius</i> Ménétré, 1832	-	-	-	P	-	-	-	-	P	P	-	-	-
<i>Gyrinus substriatus</i> Stephens, 1827	-	P	-	P	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gyrinus distinctus</i> Aubé, 1864	-	P	P	P	-	-	-	-	-	O	-	-	-
Всего видов	1	22	11	24	5	6	3	25	3	23	2	3	13

Примечание. Обозначения лиманов: БА – Большой Аджалыкский (Дофиновский), Л – собственно лиман, АП – Александровский пруд, Хад – Хаджибейский, АсВ – ассоциированные стоячие водоемы, Р – родники и ручьи на склонах, Бер – Березанский, Шаб – Шаболатский (Будаковский), СО – соленые озера пересыпи, Д-Б – Днепровско-Бугский. - – вид в пробах отсутствует, Р – редок, О – обычен, Сол – вид отмечен только в соленых водоемах.

Таблица 2.6

Видовой состав и относительная частота встречаемости Hydradephaga ВО Кинбурнского п-ова

Виды	Поды	Болота в колках	Солоноватые лужи и озера	Соленые и гипергалинные лужи и озера	Мелководные морские заливы
<i>Peltodytes caesus</i> (Duftschmid, 1805)	О	Р	Р, Л	Р, Л	-
<i>Haliphus fulvicollis</i> Erichson, 1837	-	Р, Л	-	-	-
<i>Haliphus furcatus</i> Seidlitz, 1887	О	О	Р, Л	-	-
<i>Haliphus ruficollis</i> (De Geer, 1774)	Р, Л	Р, Л	-	Р, Л	-
<i>Haliphus zacharenkoi</i> Gramma et Prisky, 1973	Р	-	Р	-	-
<i>Haliphus variegatus</i> Sturm, 1834	Р	-	Р	-	-
<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774)	О	О	Р	Р, Л	-
<i>Noterus crassicornis</i> (O.F.Muller, 1776)	О	О	О, Л	Р, Л	-
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i> (Fabricius, 1787)	О	О	Р	-	-
<i>Bidessus nasutus</i> Sharp, 1887	О	Р	Р	Р, Л	-
<i>Bidessus unistriatus</i> (Goeze, 1777)	О	О	Р	Р, Л	-
<i>Hydroglyphus geminus</i> (Fabricius, 1792)	О	-	О	Р	Р
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)	Р	Р	Р	-	-
<i>Hydrovatus cuspidatus</i> (Kunze, 1818)	О	Р	О	-	-
* <i>Nebrioporus ceresyi</i> (Aubè, 1838)	-	-	Р	Р	Р
<i>Graptodytes bilineatus</i> (Sturm, 1835)	Р, Л	Р, Л	Р, Л	-	-
<i>Porhydrus lineatus</i> (Fabricius, 1775)	Р, Л	О, Л	-	-	-
<i>Suphrodytes dorsalis</i> (Fabricius, 1787)	Р	Р	Р	-	-
<i>Hydroporus angustatus</i> Sturm, 1835	Р	О	-	-	-
<i>Hydroporus erythrocephalus</i> (Linnaeus, 1758)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Hydroporus palustris</i> (Linnaeus, 1761)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Hydroporus planus</i> (Fabricius, 1781)	О	О	Р	-	-
<i>Hydroporus pubescens</i> (Gyllenhal, 1808)	Р, Л	Р, Л	-	-	-
<i>Hydroporus striola</i> (Gyllenhal, 1826)	Р, Л	О, Л	-	-	-
<i>Hydroporus tristis</i> (Paykull, 1798)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Hygrotus decoratus</i> (Gyllenhal, 1810)	О	О	-	-	-
<i>Hygrotus inaequalis</i> (Fabricius, 1777)	О	О	Р	Р, Л	-

Продолжение таблицы 2.6.

1	2	3	4	5	6
<i>Hygrotus impressopunctatus</i> (Schaller, 1783)	О	О	Р	Р, Л	-
<i>Hygrotus parallelogrammus</i> (Ahrens, 1812)	О	Р	О	Р, Л	Р
<i>Hygrotus pallidulus</i> (Aube, 1850)	-	-	Р	Р, Л	-
<i>Hygrotus confluens</i> (Fabricius, 1787)	Р, Л	Р, Л	Р, Л	Р, Л	-
<i>Hygrotus corpulentus</i> (Schaum, 1864)	Р, Л	-	Р, Л	Р, Л	-
<i>Hygrotus enneagrammus</i> (Ahrens, 1833)	Р, Л	-	Р	О	Р
<i>Hygrotus flaviventris</i> (Motschulsky, 1860)	-	-	-	Р, Л	-
<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	О	О	Р	Р	-
<i>Laccophilus poecilus</i> Klug, 1834	О	О	Р	Р, Л	-
<i>Agabus bipustulatus</i> (Linnaeus, 1767)	Р	Р	-	-	-
<i>Agabus conspersus</i> (Marsham, 1802)	-	-	Л	-	-
<i>Agabus lineatus</i> Gebler, 1848	Р, Л	-	-	-	-
<i>Agabus labiatus</i> (Brahm, 1791)	О	О	Р	Р, Л	-
<i>Agabus undulatus</i> (Schrank, 1776)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Ilybius quadriguttatus</i> (Lacordaire, 1835)	Р, Л	Р, Л	Р, Л	-	-
<i>Ilybius subaeneus</i> Erichson, 1837	Р, Л	Р, Л	-	-	-
<i>Rhantus bistratus</i> (Bergsträsser, 1778)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Rhantus frontalis</i> (Marsham, 1802)	О	О	Р	-	-
<i>Rhantus grapii</i> (Gyllenhal, 1808)	-	Р, Л	-	-	-
<i>Rhantus suturalis</i> (W.S. MacLeay, 1825)	О	О	О	-	-
<i>Colymbetes fuscus</i> (Linnaeus, 1758)	О	О	Р, Л	-	-
<i>Hydaticus grammicus</i> (Germar, 1827)	-	-	Р, Л	-	-
<i>Hydaticus seminiger</i> (DeGeer, 1774)	О	О	Р	-	-
<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)	О	О	Р	-	-
<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778	Р	Р, Л	Р, Л	-	-
<i>Graphoderus austriacus</i> (Sturm, 1834)	Р, Л	О, Л	Р, Л	-	-
<i>Graphoderus cinereus</i> (Linnaeus, 1758)	Р, Л	Р, Л	-	-	-
<i>Graphoderus zonatus</i> (Hoppe, 1795)	Р, Л	Р, Л	-	-	-
<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)	-	Р, Л	-	-	-

Продолжение таблицы 2.6.

1	2	3	4	5	6
<i>Acilius sulcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Р, Л	-	-	-	-
<i>Cybister lateralimarginalis</i> (De Geer, 1774)	Р, Л	-	Р, Л	Р, Л	-
<i>Gyrinus caspius</i> Ménériés, 1832	О	-	О	Л	-
* <i>Gyrinus natator</i> Linnaeus, 1758	Р	-	-	-	-
Всего видов	47	46	39	21	4
	61				

Примечание. * - виды, впервые указанные для рассматриваемых ВО, - - вид в пробах отсутствует, Р – редок, О – обычен, Л – литературные данные [37].

Приложение 3

Таблица 3.1

Распределение видов Hydradephaga нижнего течения р. Тилигул в зависимости от проточности воды и доминантных таксонов водной растительности (по материалам 2000-2002 гг.)

Виды	Доминантные таксоны водной растительности							
	1		2	3		4		5
	А	Б	Б	А	Б	А	Б	Б
<i>Gyrinus natator</i>	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>G. substriatus</i>	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Peltodytes caesus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Haliphus lineatocollis</i>	+	-	-	+	+	-	+	-
<i>H. ruficollis</i>	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>H. zacharenkoi</i>	+	-	-	+	-	+	-	-
<i>H. fulvicollis</i>	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>H. furcatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>H. fluviatilis</i>	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>H. fulvus</i>	+	+	-	-	+	+	+	-
<i>H. variegatus</i>	+	-	-	-	-	+	+	-
<i>Noterus crassicornis</i>	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>N. clavicornis</i>	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Hydroporus angustatus</i>	+	+	-	+	+	+	-	+
<i>H. palustris</i>	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>H. planus</i>	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Graptodytes bilineatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Porhydrus lineatus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. parallelogrammus</i>	+	+	-	-	+	+	-	+
<i>H. confluens</i>	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>H. inaequalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>H. decoratus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>H. geminus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bidessus nasutus</i>	+	+	-	+	+	-	-	+
<i>Hydrovatus cuspidatus</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Hyphydrus ovatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Laccophilus poecilus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. minutus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Liopterus haemorrhoidalis</i>	-	+	+	-	+	+	+	-
<i>Agabus nebulosus</i>	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>A. conspersus</i>	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>A. bipustulatus</i>	-	+	-	-	+	-	+	-
<i>A. undulatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>A. labiatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Ilybius fenestratus</i>	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>I. fuliginosus</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>I. subaeneus</i>	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>I. obscurus</i>	-	+	-	-	+	+	+	-
<i>I. similis</i>	-	+	-	-	+	+	+	-

Продолжение таблицы 3.1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Rhantus grapii</i>	-	+	-	+	+	+	+	-
<i>R. suturalis</i>	-	+	-	+	+	+	+	-
<i>R. frontalis</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>R. bistratus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>R. latitans</i>	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Colymbetes fuscus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Hydaticus transversalis</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>H. seminiger</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Dytiscus dimidiatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>D. circumflexus</i>	-	+	-	+	+	+	+	-
<i>Acilius sulcatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>A. canaliculatus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Graphoderus zonatus</i>	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>G. cinereus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>G. austriacus</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Cybister lateralimarginalis</i>	+	+	-	+	+	+	+	-
Всего видов	34	44	11	35	49	38	47	15

Примечание. Доминантные таксоны растительности: 1 – роголистник (*Ceratophyllum spp.*), 2 – тростник (*Phragmites spp.*), 3 – затопленная наземная растительность, 4 – камыш (*Juncus spp.*), осоки (*Carex spp.*) мертвые и живые, 5 – маты одноклеточных водорослей, А – в стоячей воде, Б – на течении.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Acari – 126

Acilius – 39,108,114,115,121,125,134,173,176,177,179,182,186,190,192,193

- *canaliculatus* (Nicolai, 1822) - 66,75,76,86,87,93,107

- *sulcatus* (Linnaeus, 1758) – 48,59,66,76,81,84,86,90,93,98,107,119

Adephaga – 2,10,39,85,90

Aeshna – 128

Agabinae – 114,115

Agabus – 39,40,48,52,119,122-124,127,128,134

- *adpressus* Aubé, 1837 – 52

- *amoenus* Solsky, 1874 – 40

- *biguttatus* (Olivier, 1795) – 51,53,63,77,110,11,138,10,176

- *bipustulatus* (Linnaeus, 1767) – 51,56,58,63,77,84,90,99,100, 110, 111, 127, 128,131,170,176,178,181,185,189,192,194

- *congener* (Thunberg, 1794) – 128

- *conspersus* (Marsham, 1802) – 49,63,64,67,94,101,102,109,171,176,178,189, 192,194

- *didymus* (Olivier, 1795) – 40,54,107,136,170,178

- *dilatatus* (Brullè, 1832) – 40

- *fuscipennis* (Paykull, 1798) – 40,52,55,87,109,112,136,170,178

- *guttatus* (Paykull, 1798) – 40

- *labiatus* (Brahm, 1791) – 54,66,84,85,89,90,93,94,98,107,108,120,121,122, 127,128,130,170,176,178,181,185,192,194

- *lineatus* Gebler, 1848 – 40,44,66,67,170,176,178,192

- *nebulosus* (Forster, 1771) – 49,109,171,176,178,189,194

- *paludosus* (Fabricius, 1801) – 40,51,53,54,56,75,76,77,107,171,176,178,181

- *sturmii* (Gyllenhal, 1808) – 40,52,119,128

- *undulatus* (Schrank, 1776) – 49,54,56,59,66,90,92,93,107,120-122,170,176, 179,181,185,189,192

- *zimmermanni* Scholz, 1920 – 40

Algae – 126,132

Amphibia – 126

Amphipoda – 123

Amphizoidae – 11

Anatidae – 130

Anax imperator (Leach, 1815) – 128

Ancyrophora uncinata Lèger, 1892 – 131

Apicomplexa – 126

Aranei – 126

Ardea cinerea Linnaeus, 1758 – 130

Argyroneta aquatica (Clerck, 1757) – 128

Asellus aquaticus (Linnaeus, 1758) – 118

Asimphilodora sp. – 133,141

Aspidytidae – 11

Aspius aspius (Linnaeus, 1758) – 129
Aulonogyrus – 39,173
 - *concinus* (Klug, 1834) – 38,136,173
 Aves – 126
 Bacillariophyta – 49,132,141
Belone belone (Linnaeus, 1761) – 129
Bidessus – 38,39,40,124,167,178,180,183,188,191,194
 - *alienus* Zimmermann, 1919 – 40
 - *delicatulus* (Schau, 1844) – 40
 - *minutissimus* (Germar, 1824) – 40
 - *nasutus* Sharp, 1887 – 60,61,67,76,85,86,88,107,167,178,183,188,191,194
 - *pumilus* Aubè, 1836 – 38
 - *unistriatus* (Goeze, 1777) – 55,66,76,86,107,167,178,180,183,191
Blicca bjoerkna (Linnaeus, 1758) – 129
Botaurus stellaris (Linnaeus, 1758) – 130
Bothriopsides sp. – 131
Brachymystax lenok (Pallas, 1773) – 128
 Branchiopoda – 10
Brychius elevatus (Panzer, 1794) – 75,117,118
 Carabidae – 128
Carassius – 129
Carchaesium – 133,141
Carex spp. – 48,83,185
Ceratophyllum spp. – 48,104,195
 Charophyta – 48,60
 Chlorophyta – 132,141
Ciconia – 130,131
 - *ciconia* (Linnaeus, 1758) – 131
 Ciliophora – 131,133
 Cladocera – 108,118,121,123,129
 Coleoptera – 10,118
Colymbetes – 39,52,121,122,134,172,176,179,181,186,188,192,195
 - *fuscus* (Linnaeus, 1758) – 51,66,77,84,87-90,93,99,100,107-109,113,127,128,
 131,140,172,176,179,181,186,189,192,195
 - *paykulli* Erichson, 1837 – 52
 - *striatus* (Linnaeus, 1758) – 54,55,57,107,172,179,181
 Colymbetinae – 114,115,120,172
 Copelatinae – 114,115,167
 Coregonidae – 128
 Corixidae – 123
 Crustacea – 126
Cybister – 39,97,114,115,118,121,122,173,177,179,182,187,190,193,195
 - *lateralimarginalis* (De Geer, 1774) – 54,59,61,63,65,67,84,87-90,93-97,99,
 100,107,121,122,128-133,173,177,179,182,187,190,193,195

Cyclopoida – 124
Cyprinus carpio (Linnaeus, 1758) – 129
Deronectes latus (Stephens, 1829) – 75
 Deuteromycetes [=Fungi Imperfecti] – 132,141
 Diptera – 108,117,118,123
Dolomedes fimbriatus (Clerck, 1758) – 128
 Dytiscidae – 11,39,41,48,51,53,56,58,64,66,84,86,88-90,93-96,100,107,112-114,121,
 136,140
 Dytiscinae – 114,115,120,172
Dytiscus – 39,40,76,84,107,112,114,115,117,118,121,128,133,173,176,179,181,187,
 190,192,195
 - *circumcinctus* Ahrens, 1811 – 58,59,62,92,107,136,173,186
 - *circumflexus* Fabricius, 1801 – 48,53,54,57,77,84,107,121,128,131,173,
 176,179,187,190,195
 - *dimidiatus* Bergsträsser, 1778 – 48,54,66,84,85,89,90,93,98,107,115,121,
 128,129,131,133,173,176,179,181,187,190,192,195
 - *latissimus* Linnaeus, 1758 – 76,116,118
 - *marginalis* Linnaeus, 1758 – 51,52,57,107,118,119,136,173,176,181
 - *persicus* Wehncke, 1876 – 40,121
 - *semisulcatus* O.F. Müller, 1776 – 117,118
Egretta alba (Linnaeus, 1758) – 131
 Elodea – 104
Emys orbicularis (Linnaeus, 1758) – 130
 Ephemeroptera – 118,123,126
Eretes griseus (Fabricius, 1781) – 40
Esox luceus Linnaeus, 1758 – 129
 Fungi – 126,131,132,141
 Gammaridae – 118
Gordius aquaticus Linnaeus, 1758 – 131
Graphoderus – 39,77,85,109,114,115,121,129,130,133,173,177,182,186,190,192
 - *austriacus* (Sturm, 1834) – 66,90,105,127,173,177,179,181,186,190,192,195
 - *cinereus* (Linnaeus, 1758) – 48,49,63,85,86,88,90,98,109,119,121,133,173,
 177,179,182,186,190,192,195
 - *zonatus* (Hoppe, 1795) – 54,67,107,173,179,192,195
Graptodytes – 39,124,170,176,178,181,185,189,191,194
 - *bilineatus* (Sturm, 1835) – 75,84,85,86,87,88,99,107,170,176,178,181,185,
 189,191,194
 - *granularis* (Linnaeus, 1767) – 40,75,170
 Gregarinida – 131
 Gyridae – 11,39,41,47,51,53,56,58,64,66,86,94,111,112,113,114,115,119,136,
 140,173
 Gyrininae – 173
Gyrinus – 39,173,174,177,178,180,182,187,190,193,194
 - *caspius* Ménétriés, 1832 – 42,58,60,61,63,64,67,77,95,173,179,187,190,193

- *colymbus* Erichson, 1837 – 40,174
- *distinctus* Aubé, 1864 – 47,58,59,61,63,77,86,95,174,177,180,187,190
- *marinus* Gyllenhal, 1808 – 38,40,52,59,61,174,187
- *natator* Linnaeus, 1758 – 54,56,58,66,77,95,174,177,180,182,187,193,194
- *paykulli* Ochs, 1937 – 52,58,59,76,77,94,136,174,177,187
- *substriatus* Stephens, 1827 – 54,58,77,95,174,177,180,182,187,190,194
- *suffriani* Scriba, 1855 – 47,58,59,61,77,86,95,174,180,187
- Haliplidae – 11,39,41,51,53,56,58,64,66,84-86,88-90,93-96,100,104,112-115,121,136,139,166
- Haliplus* – 39,40,106,117,118,124,129,166,167,175,177,180,182,183,188,191
 - *confinis* Stephens, 1829 – 116
 - *dalmatinus* J. Müller, 1990 – 40
 - *flavicollis* Sturm, 1834 – 52,54,58,59,60-62,76,105,167,177,183
 - *fluviatilis* Aubé, 1836 – 53,58,62,77,93-96,98,104,106,130,166,175,177,180,183,194
 - *fulvicollis* Erichson, 1837 – 49,54,58,59,66,67,76,84,92,104,136,166,177,182,191,194
 - *fulvus* (Fabricius, 1801) – 54,55,76,105,167,177,183,194
 - *furcatus* Seidlitz, 1887 – 58,66,76,85,93,104,106,166,177,182,188,191,194
 - *heydeni* Wehcke, 1875 – 52,54,57,58,59,76,93,105,106,136,166,175,177,180,183
 - *immaculatus* Gerhardt, 1877 – 40,54,58,62,76,85,93,105,166,175,177,180,183
 - *lineatocollis* (Marsham, 1802) – 51,56,57,63,65,76,77,99,104,106,114,166,175,177,180,182,188,194
 - *lineolatus* Mannerheim, 1844 – 40,52
 - *maculatus* Motschulsky, 1860 – 40,48,49,60,61,76,87,105,167,175,177,183,188
 - *mucronatus* Stephens, 1828 – 39,40
 - *obliquus* (Fabricius, 1787) – 48,52,54,60,61,65,76,85,105,166,175,177,182,188
 - *ruficollis* (De Geer, 1774) – 38,75,76,93,95,104-106,130,166,175,177,180,182,188,191,194
 - *sibiricus* Motschulsky, 1860 – 40,51,52,56,105,166,175,180
 - *variegatus* Sturm, 1834 – 48,49,58,60,61,67,85,105,167,175,177,183,191,194
 - *zacharenkoi* Gramma et Prisny, 1973 – 40,53,58,61,63,67,76,84-86,88,94,105,106,127,136,167,175,177,183
- Harpacticoida – 124
- Herophydrus* – 39,124,168,183
 - *musicus* (Klug, 1834) – 40,59,61,136,168,183
- Heteroptera – 76,118,126
- Hirudinea – 126
- Hydaticus* – 39,40,77,85,86,92,95,107,114,115,118,121,130,133,134,172,176,179,181,186,190,192,195
 - *continentalis* J. Balfour-Browne, 1944 – 40

- *grammicus* (Germar, 1827) – 49,54,60,61,66,67,77,87,107,172,179,186,192
- *seminiger* (DeGeer, 1774) – 45,66,89,92,107,128,131,172,176,179,181,186,190,192,192
- *transversalis* (Pontoppidan, 1763) – 45,66,88-90,92,107,108,128,172,176,179,181,186,190,192,195

Hydrachnida – 131

Hydradephaga – 10-12,15,16,18,19,22,37,38-63,67-103,106,112-131,133,134,136-141

Hydroglyphus – 39,124,168,175,178,180,183,188,191

- *geminus* (Fabricius, 1792) – 45,51,63,64,85,88-90,99-101,109,168,175,178,180,183,188,191,194

Hydroporinae – 48,114,115,122,124,167

Hydroporus – 39,40,75,81,116,124,127,128,134,169,170,175,178,181,184,189,191

- *angustatus* Sturm, 1835 – 75,84,85,88,107,108,116,169,175,178,180,184,191,194
- *discretus* Fairmaire et Brisout, 1859 – 40,51,53,56,63,65,76,107,169,175,178,181,189
- *erythrocephalus* (Linnaeus, 1758) – 40,52,66,67,107,169,191
- *marginatus* (Duftschmid, 1805) – 40
- *memnonius* Nicolai, 1822 – 52,53,56,57,64,65,77,110,111,136,169,175,178,181
- *nigrita* (Fabricius, 1792) – 75
- *obscurus* Sturm, 1835 – 40,59,61,88,89,170,184,194
- *obsoletus* Aubè, 1836 – 40
- *palustris* (Linnaeus, 1761) – 49,52,54,57,62,66,67,107,136,169,175,178,181,184,191,194
- *planus* (Fabricius, 1781) – 51,63,84,88,89,110,111,127,131,169,175,178,181,184,189,191,194
- *pubescens* (Gyllenhal, 1808) – 58,59,61,67,92,107,136,169,184,191
- *sp.* – 134
- *striola* (Gyllenhal, 1826) – 40,52,67,107,116,169,191
- *tessellatus* Drapiez, 1819 – 40
- *tristis* (Paykull, 1798) – 40,59,61,66,67,107,170,184,191

Hydrovatus – 39,124,168,175,178,182,185,189,191,194

- *cuspidatus* (Kunze, 1818) – 53,58,60,61,63,67,100,107,122,124,168,175,178,182,185,189,191,194

Hygrobia – 39,167

- *hermanni* (Fabricius 1775) – 39,40,103,104,113,115,123,140,167

Hygrobidae [=Paelobiidae] – 11,39,41,103,112-115,121,136,140,167

Hygrotus – 39,40,122-124,127,169,175,178,180,184,188,191,192,194

- *caspius* (Wehncke, 1873) – 40
- *confluens* (Fabricius, 1787) – 49,60,61,64,67,77,109,123,168,175,178,180,184,188,192,194
- *corpulentus* (Schaum, 1864) – 40,66,67,168,192

- *decoratus* (Gyllenhal, 1810) – 49,52,54,59,76,88,107,124,136,168,178,184,191,194
- *enneagrammus* (Ahrens, 1833) – 45,53,54,63-67,77,101,102,108,123,168,178,188,192
- *flaviventris* (Motschulsky, 1860) – 40,66,67,168,192
- *impressopunctatus* (Schaller, 1783) – 48,64,75,84-91,109,124,127,128,130,168,175,178,180,184,188,192,194
- *inaequalis* (Fabricius, 1777) – 45,64,66,75,77,84-86,88,89,93,94,109,124,127,130,169,175,178,180,184,188,191,194
- *marklini* (Gyllenhal, 1813) – 40
- *nigrolineatus* (Steven in Schünherr, 1808) – 40
- *pallidulus* (Aube, 1850) – 38-40,45,60,61,66,67,77,136,168,184,192
- *parallelogrammus* (Ahrens, 1812) – 49,53,58,60,61,67,77,85,86,89,109,124,168,175,177,184,192,194
- *pectoralis* (Motschulsky, 1859) – 40
- *polonicus* (Aubè, 1842) – 40
- *quinquelineatus* (Zetterstedt, 1828) – 40,59,61,169,184
- *saginitus* (Schaum, 1857) – 40
- *versicolor* (Schaller, 1783) – 56,59,61,77,101,124,169,180,184

Hymenoptera – 126,131

Hyphydrus – 39,40,124,168,175,178,182,185,189,191,194

- *ovatus* (Linnaeus, 1761) – 45,66,75,89,93,94,107,108,112,122-124,130,168,175,178,182,185,189,191,194

- *sanctus* Sharp, 1882 – 40

Ilybius – 39,40,48,85,87,90-92,95,99,100,110,112,114,117,122-124,128,134,171,176,179,181,185,186,189,192,195

- *ater* (De Geer, 1774) – 54,57,110,136,171,179,181

- *chalconatus* (Panzer, 1796) – 51,52,56,77,110,171,176,181

- *cinctus* Sharp, 1882 – 40

- *fenestratus* (Fabricius, 1781) – 40,75,77,89,93,95,110,171,176,179, 181,185,194

- *fuliginosus* (Fabricius, 1792) – 56,75,77,88,89,110,130,171,176,179,181,185,189,194

- *quadriguttatus* (Lacordaire, 1835) – 66,77,93,110,130,171,176,179,181,185,189,192

- *similis* Thomson, 1856 – 40,67,88,89,93,110,171,176,179,181,185,194

- *subaeneus* Erichson, 1837 – 45,56,77,89,93,110,127,171,176,179,181,186,189,192,194

- *wasastjerna* (Sahlberg, 1824) – 110

Ilyocoris cimicoides (Linnaeus, 1758) – 126

Insecta – 10

Isobrychus minutus Linnaeus, 1758 – 130

Juncus spp. – 105,195

Laccophilinae – 114,115,171

Laccophilus – 39,120,121,171,172,176,179,181,185,189,192,194
 - *hyalinus* (De Geer, 1774) – 52,55,57,60,62,66,67,75,77,107,171,176,179,181,185,192
 - *minutus* (Linnaeus, 1758) – 51,75,77,85,88,89,110,111,113,127,130,140,171,176,179,181,185,189,192,194
 - *poecilus* Klug, 1834 – 61,67,75,77,88,89,94,109,127,130,172,176,179,181,185,189,192,194
Lemna – 48
Leuciscus cephalus (Linnaeus, 1758) – 129
 - *idus* (Linnaeus, 1758) – 129
Liopterus – 39,122,124,167,175,178,180,185,188,191,194
 - *haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787) – 56,66,86,87,89,107,167,175,178,180,183,188,191,194
Lymnaea – 118
Mammalia – 126
Meruidae – 11
Mollusca – 126
Myriophyllum spp. – 48
Nebrioporus – 39, 40,75,124,170,178,191
 - *airumilus* (Kolenati, 1845) – 40,75
 - *canaliculatus* (Lacordaire, 1835) – 40
 - *ceresyi* (Aubè, 1838) – 54,64-67,77,101,102,110,111,122-124,128,170,178,191
 - *elegans* (Panzer, 1794) – 40
 - *luctuosus* (Aubè, 1838) – 40
Nematoda – 126,131
Nematomorpha – 126,131
Nepa cinerea Linnaeus, 1758 – 126
Noteridae – 11,39,41,51,53,56,58,64,66,84-88,91-95,100,106,112-115,136,140,167
Noterus – 39,118,167,175,177,178,180,183,188,191,194
 - *clavicornis* (De Geer, 1774) – 59,63,77,84,85,88,89,100,106,127,167,175,177,180,183,188,191,194
 - *crassicornis* (O.F.Muller, 1776) – 59,66,75,84-86,88,89,92,93,106,127,130,167,175,178,180,183,188,191,194
Notonecta glauca Linnaeus, 1758 – 126,127,128,141
 - *viridis* Delcourt, 1909 – 126,127,128
Nycticorax nycticorax (Linnaeus, 1758) – 130
Odonata – 118,123,126
Oligochaeta – 126
Orectochilinae – 174
Orectochilus – 39,78,174,182
 - *villosus* (O.F.Muller, 1776) – 47,56,76-78,111,138,174,182
Oreodytes sanmarkii (C.R. Sahlberg, 1826) – 76
Ostracoda – 123,124

Paelobiidae [=Hygrobiiade] – 11,103
Peltodytes – 39,106,117,118,124,166,175,180,182,188,191,194
- *caesus* (Duftschmid, 1805) – 77,81,86,88,89,93,94,104,106,124,127,129,130,
166,175
Plantae Vasculares – 126
Perca fluviatilis (Linnaeus, 1758) – 128
Philomachus pugnax (Linnaeus, 1758) – 130
Phragmites – 47,83,105,195
Physidae – 118
Pisces – 126
Plagiorchis sp. – 131,141
Platambus – 39,171,176,181,185
- *maculatus* (Linnaeus, 1758) –
51,52,56,62,75,77,110,122,124,171,176,181,185
Plecoptera – 118,126
Pleurogenoides medians (Olson, 1876) – 131
Polychaeta – 126
Polyphaga – 10
Porhydrus – 39,40,124,170,176,178,181,185,191,194
- *lineatus* (Fabricius, 1775) – 53,85,89,93,94,109,127,170,176,178,181,
185,191,192,194,
- *obliquesignatus* (Bielz, 1852) – 40
Potamogeton 48
Rana – 130,141
Ranatra linearis (Linnaeus, 1758) – 126-128,141
Reptilia – 126
Rhantus – 39,40,85-87,92,95,107,114,120-122,127,128,134,172,176,179,181,186,
189,192,195
- *bistriatus* (Bergsträsser, 1778) – 53,54,66,78,85,89,172,176,179,186,192,195
- *consputus* (Sturm, 1834) – 40
- *exsoletus* (Forster, 1771) – 40,54,107,136,172,179
- *frontalis* (Marsham, 1802) – 77,86,87,93,107,108,172,176,179,181,186,189,
192,195
- *grapii* (Gyllenhal, 1808) – 54,59,66,67,92,107,136,172,179,186,192,195
- *latitans* Sharp, 1882 – 40,53,55,58,77,89,92-94,107,108,130,172,179,186,195
- *notaticollis* (Aubè, 1837) – 40
- *suturalis* (W.S. MacLeay, 1825) – 48,51,63,64,75,77,86,88,90,91,95,98,99,
109,113,127,128,130,140,172,176,179,181,186,189,192,195
- *suturellus* (Harris, 1828) – 40
Rotatoria – 10,123,126
Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758) – 129
Scardinius erythrophthalmus (Linnaeus, 1758) – 129
Scarodytes halensis (Fabricius, 1787) – 40
Silurus glanis Linnaeus, 1758 – 129

Stercorarius parasiticus (Linnaeus, 1758) – 130
Stigeoclonium sp. – 49
Suctoria – 131
Suphrodytes – 39,124,169,191
 - *dorsalis* (Fabricius, 1787) – 66,67,107,169,191
Thamnophis elegans (Baird et Girard, 1853) – 118
Thymallus – 128
Trematoda – 126,131,133
Trichoptera – 118,123,126
Tringa erythropus (Pallas, 1764) – 130
 - *glareola* Linnaeus, 1758 – 130
Tubifex – 123
Turdus merula Linnaeus, 1758 – 131
Typha spp. – 83
Vorticella – 133,141
Zoothamnium – 133,141