

59282

И. А. СКАЛЬСКАЯ

**ЗООПЕРИФИТОН
ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И. Д. ПАПАНИНА

И. А. Скальская

ЗООПЕРИФИТОН ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ



Рыбинск, 2002

Рецензенты: докт. биол. наук Е. А. Луканина (Институт океанологии РАН),
канд. биол. наук А. И. Копылов (ИБВВ РАН)

Скальская И. А.

Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск, 2002 — 256 с.

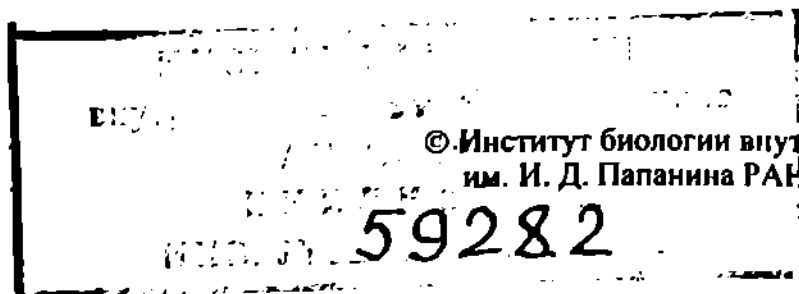
В монографии изложены итоги многолетних (1973—1997 гг.) исследований зооперифитона (мейо- и макрофауна) верхневолжских водохранилищ, малых рек и озер Дарвинского заповедника, подвергающихся влиянию подогретых вод тепловых электростанций, бытовых и промышленных стоков, закислению. Впервые выделены этапы формирования фауны обрастаний водохранилищ Верхней Волги на протяжении более полувекового периода их существования. Установлены общие и специфические реакции сообществ беспозвоночных-обрастателей на антропогенное вмешательство. Большое внимание уделено биологии массовых видов гидробионтов — дрейссене, личинкам хирономид, олигохетам и акклиматизированному и широко расселившемуся в водохранилищах байкальского бокоплав. Приводятся данные по современному состоянию фауны мшанок, рассматриваются пищевые спектры у массовых видов, оценивается их роль в осаждении взвесей и осветлении воды. На основании экспериментальных данных, полученных с помощью метода искусственных субстратов, построена концептуальная модель и изложены теоретические основы сукцессий сообществ обрастателей, предпринята попытка выявления параллелизма и специфичности этого процесса в пресных водах и морях. Предложено несколько критериев оценки экологического состояния водоемов по зооперифитону.

I. A. Skalskaya

Zooperyphyton of Waterbodies of the Upper Volga Basin. — Rybinsk, 2002—256 c.

The monograph presents of long-term (1973—1997) studies of zooperiphyton (meio- and macrofauna) in the Upper Volga reservoirs, small rivers and lakes of the Darwin Reserve subjected to the effects of heated waters from thermo-electric power stations, municipal and industrial discharges and acidification. The stages of the periphyton fauna formation in the Upper Volga reservoirs during more than half a century period of their existence are distinguished for the first time. General and specific responses of communities of invertebrate fouling organisms to anthropogenic load are also established. Much consideration is given to the biology of hydrobiont mass species— dreissena, chironomid larvae, oligochaetes and the Baikal amphipod which has successfully acclimatized and is widely spread in the reservoirs. The monograph presents data on the modern state of the bryozoan fauna. Food spectra of bryozoan mass species and their role in deposition of suspended matters and clarification of water are also considered. Based on experimental data obtained with the use of the artificial substrate method a conceptual model and theoretical bases for succession of periphyton communities are proposed. An attempt is made to reveal general patterns and specificity of this process in freshwaters and seas. Some criteria are proposed to assess ecological state of a waterbody using zooperiphyton.

ISBN 5-88697-078-9



ВВЕДЕНИЕ

Зооперифитон — чрезвычайно разнообразное сообщество беспозвоночных, формирующееся на твердых субстратах толщи воды. В него входят как микроскопические простейшие, так и сравнительно крупные одиночные и колониальные животные — гидры, олигохеты, нематоды, личинки насекомых, ракообразные, моллюски, губки, мшанки и др.

В отечественной науке с середины 50-х годов в связи с интенсивным развитием гидростроительства изучение этого сообщества приобрело, кроме чисто научного, прикладной интерес. Мощное развитие обрастателей на гидротехнических сооружениях, мешающих их эксплуатации, поставило ряд вопросов по экологии перифитона с целью разработки методов борьбы с ним. С другой стороны, организмы перифитона, как и другие компоненты водных сообществ, используются в пищу рыбами, участвуют в процессах самоочищения воды. Многие из них служат индикаторами загрязнения водоемов.

В конце XX столетия особенно ощутимо стало воздействие на природную среду выбросов бытовых и промышленных отходов в виде органических и токсических веществ, подогретых вод тепловых и атомных электростанций, продуктов сгорания угля, нефти, газа, которые из атмосферы возвращаются на землю в виде кислотных дождей, содержащих разнообразные примеси вредных веществ. Антропогенное влияние на биосферу и неблагоприятные биологические последствия загрязнения выходят за пределы локального воздействия, приобретая региональный и даже глобальный характер (Израэль и др., 1981).

Усилившийся антропогенный пресс на водоемы приводит к нарушению границ колебаний естественных абиотических параметров среды и в значительной мере искажает ход биологических процессов в водоемах. Под угрозой вымирания могут оказаться в первую очередь беспозвоночные высокочувствительные к любым видам загрязнения.

Тем не менее в пресных водах перифитон — одна из наименее изученных группировок гидробионтов. Отсутствуют данные о формировании фауны обрастателей верхневолжских водохранилищ более чем за полувековой период их существования. При современном уровне антропогенного воздействия недостаточно исследованы вопросы трансформации структуры зооперифитона при длительном воздействии подогретых вод электростанций на водоемы. Это чрезвычайно важно не только с позиций охраны окружающей среды, но и с точки зрения прогноза изменений биоты в случае потепления климата Земли.

Воздействие искусственного тепла, токсикантов, закисления может быть оценено по структуре различных биогидроценозов. В результате изучения структуры зооперифитона верхневолжских водохранилищ, испытывающих влияние подогретых вод тепловых электростанций, городских и промышленных стоков, а также озер Дарвинского заповедника, подвергающихся

антропогенному закислению, дана характеристика современного состояния биоты водоемов, вскрыты общие и специфические черты ответных реакций сообществ обрастателей на антропогенное вмешательство.

Большое внимание уделено исследованию биологии и экологии основных видов и групп обрастателей. Рассмотрены особенности воспроизводства их численности. Впервые исследовано распространение мшанок в водохранилищах Волги, изучены пищевые спектры у массовых видов. Сделана попытка оценки их роли в осаждении взвешенных веществ и осветлении воды.

Опираясь на большой экспериментальный материал, полученный с помощью метода искусственных субстратов на разных водоемах, построена схема и изложена точка зрения автора на теорию сукцессий сообществ, формирующихся на твердых субстратах, находящихся в толще воды.

Все эти материалы могут служить основой для эвристических прогнозов дальнейших изменений сообществ обрастателей. Исследования такого широкого плана на водоемах проведены впервые, они представляют неоспоримую ценность для гидробиологов.

Автор выражает сердечную благодарность Ф. Д. Мордухай-Болтовскому — учителю и руководителю первых исследований по перифитону. Работа была завершена благодаря постоянной поддержке и помощи Б. А. Флорова, А. В. Крылова, за что автор выражает им искреннюю признательность.

Я благодарна также сотрудникам Института биологии внутренних вод Л. Г. Корневой, В. Г. Девяткину, В. Г. Гагарину, Н. Р. Архиповой, Н. И. Зеленцову за консультации в определении беспозвоночных и водорослей, а также сотрудникам флота, оказывавшим помощь в трудоемких сборах полевых материалов.

Настоящая монография основана на материалах, собранных автором в течение почти четверти века.

ГЛАВА I

Пресноводный перифитон как особая биотопическая группировка организмов

Ранние представления и современная терминология

Исторически первыми субстратами, на которых обособлялась специфическая биотопическая группировка гидробионтов — перифитон, были камни, крупные беспозвоночные, позже появились водные растения, различные антропогенные сооружения — лодки, пристани, пароходы, бакены, гидротехнические сооружения и т. д. Практический интерес к этой группе организмов возник давно. Почти 3 000 лет назад для борьбы с обрастаниями еще финикийцы обшивали свои деревянные суда медью (цит. по: Тарасов, 1961). Первые предложения о введении специальной терминологии для обособления таких сообществ содержатся в работах немецких гидробиологов. Термин «нараст», «обрастание» был предложен впервые Селиго в 1905 г. Несколько позже, в 1916 г., Гентшель использовал для этих целей другое сходное название «оброс» (цит. по: Schluter, 1966). В дальнейшем делались попытки выделить сообщества, развивающиеся на мертвых и живых субстратах, разграничить истинных обрастателей, обладающих прикрепительным аппаратом от организмов, сопутствующих им, не имеющих органов прикрепления. Однако тот факт, что состав обрастания в большей мере зависит от особенностей водоемов, богатства их населения, чем от рода субстрата, привел к объединению всех компонентов (бактерий, грибов, водорослей, беспозвоночных) в одно целое — биоценоз обрастаний.

Введение термина «перифитон» (кругом обрастать, приращивать) принадлежит А. Л. Бенингу (Behning, 1928), который он использовал для обозначения обрастаний судов, свай, плотов, т. е. предметов, введенных в воду человеком. Этот термин стал широко использоваться в пресноводной гидробиологической литературе с разного рода уточнениями, дополнениями, дифференцировкой по различным признакам.

В дальнейшем проблемы терминологии затрагивались многими исследователями, занимавшимися как морскими, так и пресноводными обрастаниями (Дуплаков, 1933; Roll, 1939; Тарасов, 1952; Лебедев, 1961; Зевина, 1972; Резниченко, 1976; Горбенко, 1977; Wetzel, 1979; Clark, 1981; Протасов, 1982, 1994; Серавин и др., 1985; Гальцова и др., 1985; Кафтаникова и др., 1987; Iserentant, 1987; Раилкин, 1998), но по-прежнему эти вопросы окончательно не разрешены.

Отмечены расхождения в использовании термина «перифитон», отсутствует его единое толкование. Нередко этот термин употребляют только

для обозначения растительных компонентов сообществ или ему придается слишком широкий смысл. Трактовка термина «перифитон», данная А. А. Протасовым (1982), как экологической группировки гидробионтов, жизнедеятельность которых протекает на разделе жидкой (вода) и твердой (субстраты разного происхождения) фаз, имеет широкое толкование и не содержит принципиальной разницы с бентосом.

В морской гидробиологии используют термин «обрастание» для сообществ организмов, развивающихся исключительно на искусственных субстратах и рассматривают его составной частью бентоса (Резниченко, 1976; Relini, 1977; Гальцова и др., 1985). Г. Б. Зевин (1972) не разграничивались обрастания на естественных и искусственных субстратах, но преимущественное значение придавалось прикрепленным организмам, подвижным отводилась второстепенная роль, в этом состояло главное отличие обрастаний от бентоса. Н. И. Тарасов (1952) не отрицал термин «обрастание», отмечая его важное чисто практическое значение, но в то же время справедливо подчеркивал отсутствие достаточно серьезных биологических обоснований в его трактовке. Некоторые авторы (Кафтанникова и др., 1987) вообще считали этот термин техническим, подчеркивающим роль обрастаний в деятельности человека. Ряд авторов (Серавин и др., 1985) предложили обозначить термином «обрастание» процесс заселения организмами любых новых, еще не занятых площадей твердых субстратов как естественных, так и искусственных. Они считают этот термин универсальным для морских и пресноводных сообществ, наземных и воздушных объектов, если на них поселились живые существа.

А. И. Раилкин (1998б) предложил рассматривать обитателей твердых субстратов независимо от их природы и положения (на дне, придонно, в толще воды или у ее поверхности) как единую экологическую группировку гидробионтов — перифитон. Для обитателей мягких грунтов вводится термин «эмфитон» (греч. — расти внутри). Организмы эмфитона и перифитона вместе образуют группировку более высокого ранга — бентос, подобно пелагосу, включающему планктон и нектон. Такое объединение с эволюционных позиций логично, однако при этом специалистам по бентосу будет крайне сложно изучать одновременно и эмфитон и перифитон. Следует учитывать и то обстоятельство, что несмотря на эволюционные и экологические связи перифитона и бентоса, ключевые направления адаптивного развития этих группировок гидробионтов различны. На данный момент бентосные и перифитонные сообщества в силу методической сложности и биологического своеобразия исследуются специалистами разного профиля и независимо друг от друга. Сходное разделение обитателей дна водоемов по характеру распределения на биотопах ранее было отражено в таких общих терминах как «эпифауна» и «инфауна», «эпибентос» и «эндобентос» (Константинов, 1972).

Большой спектр суждений по терминологии связан прежде всего с тенденциями выделить ту или иную грань (происхождение субстратов, характер связей гидробионтов с ними, практическое значение) в жизнедеятельности целого сообщества, формирующегося на субстратах толщи воды. Однако объективные законы развития таких сообществ на различных субстратах в разных водоемах будут иметь гораздо больше общих тенденций, чем

отличий. Качество субстратов, различные факторы среды определяют облик сообществ, особенности их функционирования, но не изменяют биотопической обособленности и самостоятельности перифитона наряду с нейстоном, планктоном, бентосом, nekтоном, плейстоном. Это не противоречит сложившемуся мнению большинства специалистов по морским и пресноводным обрастаниям (Раилкин, 1998а). Несмотря на биотопическую обособленность, перифитон функционально связан со всеми группировками гидробионтов.

Наиболее удачной следует признать трактовку термина «перифитон», данную С. Н. Дуплаковым (1933). В эту группу гидробионтов им включены растительные и животные компоненты, развивающиеся на любых субстратах, независимо от их происхождения, но находящихся в толще воды, за пределами слоя специфического влияния грунта. Этот слой служит естественной границей между перифитоном и бентосом. Последнее уточнение весьма существенно, так как при контакте субстратов с дном водоема на них формируется вначале смешанное сообщество — перифитобентос, включающее как перифитонные, так и бентосные организмы, но в дальнейшем, по мере заиления и накопления большого количества осадков, сообщество приобретает черты типичного бентоса. Аналогичная ситуация отмечена в канале Сев. Донец — Донбасс. Многолетняя сукцессия сообществ на бетонированных откосах и дне канала привела к превращению по мере заиления литореофильного в пелореофильный биоценоз (Шевцова, 1985).

Термины «обрастание» и «перифитон» вполне логично считать синонимами. На наш взгляд они имеют одинаковое право на использование как в морской, так и пресноводной гидробиологии. По-видимому, нет необходимости вводить новые общие термины, поскольку это не дает каких-либо дополнительных удобств, но их конкретизация при изучении отдельных групп сообществ вполне допустима. Выделяют фито-, зоо-, бактериоперифитон. В поле зрения гидробиологов оказалось население нижней поверхности льда, для которого предложен специальный термин «криоперифитон» (Юрьев и др., 1988). Массовые компоненты сообщества — водоросли, степень развития которых зависит от светового фактора. Для обозначения мелких водорослей и беспозвоночных, поселяющихся на поверхности тела более крупных гидробионтов, используют термин «эпибионты», которые по сути являются перифитонными организмами.

Многогранность связей перифитонных животных с субстратами, их потенциальная и реальная емкость

Основными естественными субстратами для беспозвоночных перифитона, особенно в сильно зарастающих водоемах, служат макрофиты. Однако водные растения — временный субстрат для животных и на них формируются однолетние сообщества, распадающиеся с отмиранием растений. В их составе преобладают беспозвоночные с короткими жизненными циклами — простейшие, гидры, олигохеты, губки, мшанки, личинки насекомых, часть моллюсков. Многие из них осенью погибают и оставляют зимующие почки, которые разносятся по водоему. Животные, не закончившие

развитие, мигрируют на другие биотопы или вместе с растениями опускаются на дно. В перифитоне пресных вод беспозвоночных с многолетним жизненным циклом мало. Прежде всего к ним относится обычный и массовый компонент обрастаний волжских водохранилищ, выходец из Каспия моллюск дрейссена. В водоемах, где она обитает, основу многолетних обрастаний на медленно разрушающихся твердых субстратах неосушаемой зоны составляли ее многочисленные поселения из разновозрастных особей.

По характеру связи с субстратами перифитонные беспозвоночные разделяются на прикрепленных и подвижных, что послужило поводом для разграничения истинно перифитонных животных, имеющих специальные приспособления для закрепления на субстратах (стебельки, биссус, присоски, домики, трубки и т. д.) и псевдоперифитонных, живущих на поверхности субстратов, но свободно перемещающихся в пространстве. Для последних привлекательны те биотопы, на которых наиболее полно будут удовлетворены их пищевые потребности. Нематоды, гарпактициды, остракоды, корненожки заселяли все растительные группировки, но предпочитали растения с мягкими, хорошо разрушаемыми тканями (Дехтяр, 1976).

Крупные беспозвоночные — бокоплавы, ряд видов личинок ручейников, поденок, брюхоногие моллюски могут ползать по дну и поверхности субстратов или передвигаться в толще воды. В течение жизни они меняют места обитания и нередко их миграции связаны с размножением. По характеру связи гидробионтов с субстратами А. А. Протасов (1994) выделяет два типа ценоэкоморф — ценокриптон и ценофанерон, последний в свою очередь разделен на классы и когорты. Такая классификация базируется на довольно относительных категориях, чрезвычайно сложной терминологии, но может быть полезна при специальных исследованиях перифитона.

Многие прикрепленные беспозвоночные питаются фильтрационным способом, а субстраты служат местом постоянного обитания. Отсюда важным условием для поселения этих беспозвоночных оказывалась доступность поверхности субстратов для прикрепления, степень занятости территории первопоселенцами. Многие авторы (Громов, 1960; Зимбалевская, 1962; Pięczyńska, 1963; Фоменко, 1964; Левадная, 1964; Кожова и др., 1968; Константинов, 1970; Кафтанникова и др., 1973; Строганов и др., 1976; Masan et al., 1976; Скальская, 1982; Брайко, 1987; Гольд и др., 1989; Потапов и др., 1989; Житина и др., 1989) пришли к выводу, что качественно различные субстраты в однородных условиях среды заселялись единым комплексом форм. Одновременно отмечалось высокое разнообразие структур формировавшихся сообществ, обусловленное многими факторами — спецификой условий среды, поведенческими реакциями гидробионтов, их взаимоотношениями, ориентацией субстратов в пространстве и т. д. Динамичность характеристик среды приводила к формированию неидентичных сообществ не только на разных, но и на одном и том же биотопе в разные годы (Скальская, 1985; Макаревич и др., 1986).

На первых этапах заселения реакция различных перифитонных организмов на качество и структурированность поверхности субстратов неоднозначна. В экспериментах З. С. Кучеровой и Ю. А. Горбенко (1963) было показано, что оседание диатомовых водорослей происходило интенсивнее

на субстраты с предварительно наращенной бактериальной пленкой за счет стимулирующего эффекта прижизненных продуктов выделения бактерий. В свою очередь на активность заселения субстратов перифитонными бактериями большое влияние оказывала смачиваемость материалов. В первые часы скорость обрастания была выше на менее смачиваемых материалах (Carson et al., 1980).

У перифитонных инфузорий обнаружена избирательность при заселении качественно различных субстратов, наиболее выраженная на первых этапах формирования сообществ (Cairns et al., 1974—1976; Ricci et al., 1989). Они предпочитали гладкую поверхность стекол. По мере заселения субстратов другими беспозвоночными их исходные качественные характеристики теряли первостепенное значение. При полном покрытии поверхности водорослями и крупными беспозвоночными перифитонные простейшие использовали для поселения вторичные субстраты — частицы детрита, домики личинок насекомых, раковины моллюсков, трубки цистидов мшанок и т. д.

В отличие от инфузорий крупным беспозвоночным на гладкой поверхности удерживаться труднее и они избирали шероховатые субстраты, с неровной поверхностью — выступами, углублениями (Константинов, 1970; Blackburn et al., 1977; Скальская, 1982; Harrold, 1987). В ряде работ (Cairns et al., 1974—1976; Строганов и др., 1976; Кафтанникова и др., 1978; Скальская, 1982; Мишутина, 1985; Сигарева и др., 1987) отмечены существенные отличия не только в наборе видов, но и в интенсивности обрастания качественно неоднородных субстратов.

Богатство видами и интенсивность заселения субстратов тесно связана с их сложностью и расчлененностью, ориентацией в пространстве. Многим беспозвоночным перифитона легче удерживаться на горизонтальных поверхностях субстратов, где их численность оказывалась в 1,5—2 раза выше, чем на вертикальных (Константинов и др., 1977). Олигохеты, удерживающиеся с помощью щетинок, были обильны на субстратах с любой ориентацией в пространстве, где накапливались питательные вещества. По мере увеличения длительности экспозиции и накопления пищевого материала численность червей быстро нарастала, причем не только за счет их поселения из толщи воды, но и путем размножения на субстратах первоначально осевших особей. Это свойственно многим гидробионтам с коротким и простым жизненным циклом. Значительное разнообразие форм микро- и макрообрастаний отмечено на макрофитах с сильно расчлененной поверхностью и на погруженных растениях, чем на воздушно-водных (Щербаков, 1967; Фоменко, 1964; Маккавеева, 1963; Кондратьев, 1979; Якушин, 1986).

Токсические вещества, выделяемые в воду субстратами, способны ингибировать обрастателей. Известны тропические виды древесины, содержащие ядовитые вещества, которые тормозили развитие обрастаний даже при длительном пребывании их в воде (Shukla, 1983). Защитными свойствами от обрастаний обладают и водные макрофиты. Слабо или полностью не обрастали эпифитами молодые макрофиты (Шаларь, 1970; Szczepanska, 1970), живые растения значительно слабее заселялись личинками хирономид по сравнению с мертвыми (Константинов, 1970).

Среди пресноводных обрастателей узкую приуроченность к определенному биотопу проявляли некоторые личинки хирономид, минирующие макрофиты и древесину, это виды *Glyptotendipes imbecillus*, *G. glaucus*, *Stenochironomus gibbus*, *Endochironomus impar*. Способность избирать оптимальные условия среды отмечена и у молодежи дрейссены (Скальская, 1982). На стадии оседающего велигера моллюски заселяли все доступные субстраты. В последующий период они мигрировали в зону наибольшей концентрации пищи и заметной турбулентности воды. Моллюски избегали субстраты, занятые колониями мшанок, и лишь небольшому числу велигеров удавалось иногда закрепиться на трубках цистидов.

Наиболее высокую степень избирательности при оседании на субстраты проявляли личинки морских беспозвоночных. Работами многочисленных исследователей доказано, что поведение личинок обрастателей и бентосных животных при оседании на субстраты зависело от физических и химических сигналов, получаемых при контакте с ними (цит. по: Серавин и др., 1985; Зевина, 1987). Все группы морских организмов выделяют в окружающую среду биологически активные вещества, обладающие сигнальной функцией, служащие либо аттрактантами, либо репеллентами. Подобные исследования с пресноводными беспозвоночными неизвестны.

В оседании личинок морских беспозвоночных часто не качество субстратов, а их доступность для прикрепления оказывала решающую роль (Rittschof et al., 1986; Далекая и др., 1988; Габаев, 1989). Наличие на субстратах толстой бактериально-водорослевой пленки препятствовало оседанию личинок мидий, в то же время на чистые пластины они оседали в массе. Уникальны требования к субстратам у реофильных океанических обрастателей. Основным фактором появления характерных видов оказалась подвижность субстратов (Брайко, 1987). Явление концентрирования биообрастания — сложный процесс. Механизмы оседания микроорганизмов, а также прикрепления личинок и спор макроорганизмов в морской среде подробно рассмотрены А. И. Раилкиным (1998а).

Между размерами особей и численностью популяций на единицу площади складывается естественная обратная зависимость — чем крупнее беспозвоночные, тем меньше их численность. Однако реальная емкость субстратов, наблюдаемая в природе, зависит не только от индивидуальных размеров особей, но и градиентов условий среды, уровня обеспеченности пищей, биоценотических отношений, поведенческих реакций и т. д. Перифитонные простейшие способны образовывать на субстратах скопления различной плотности. В Рыбинском и Можайском водохранилищах при благоприятных условиях для развития жгутиконосцев их численность достигала нескольких сотен миллионов экземпляров на один квадратный метр (табл. 1). В этих же водоемах максимальная численность инфузорий на стеклах не превышала 52 млн. экз./м². На таких же субстратах в Севастопольской бухте количество бродяжек инфузорий было почти вдвое выше.

Реальная численность дрейссены, способной образовывать многослойные поселения из разноразмерных особей, измерялась сотнями тысяч экземпляров на 1 м², но в момент оседания молодежи эти показатели возрастали

до нескольких миллионов экземпляров. Крупные речные живородки, которые периодически появлялись в перифитоне и удерживались на субстратах с помощью ноги, не создавали многослойные поселения, а образовывали локальные скопления, связанные с размножением. В этот период в Рыбинском водохранилище была зарегистрирована их максимальная численность — 105 экз/м².

При сплошном покрытии субстратов колониями мшанок р. *Plumatella* численность их изоморфных зооидов размеров 2—3 мм оказалась равной несколько более 3 млн. экз./м². В данном случае фактическая численность зооидов отражала предельные возможности территориальной емкости плоских субстратов для этих беспозвоночных.

Значительно больше отличий в фактической численности олигохет наблюдалось в перифитоне разных водоемов.

Т а б л и ц а 1

Максимальная наблюдаемая численность некоторых массовых групп и видов беспозвоночных в перифитоне различных водоемов

Водоем	Гидробионты	Макс. числ. (млн. экз./м ²)	Автор
Рыбинское вдхр.	Жгутиконосцы	520,0	Золотарев, 1984
Можайское вдхр.	»	480,0	Житина и др., 1989
Водоем-охладитель Чернобыльской АЭС	Инфузории	150,0	Мовчан, 1986
Черное море	»	110,0	Брайко, 1982
Рыбинское вдхр.	»	17,0—52,0	Мыльникова, 1981, 1989
Можайское вдхр.	»	30,0	Житина и др., 1989
Водоем-охладитель Криворожской ГРЭС	»	36,0	Нестеренко, 1989
Южный Байкал	»	20,8	Обалкина, 1989
р. Москва	»	3,54	Горидченко и др., 1988
Белое море	Молодь мидий	2,1	Шилин и др., 1985
Черное море	Мидии	0,083	Каминская и др., 1987
Рыбинское вдхр.	Дрейссена	1,3	Скальская, 1993
Водоем-охладитель Чернобыльской АЭС	»	0,790	Протасов и др., 1984
Мироновский водоем-охладитель	»	0,132	Белова и др., 1981
Камское вдхр.	»	0,372	Губанова, 1968
Кременчугское вдхр.	Живородки	(54 экз./м ²)	Левина, 1979
Рыбинское вдхр.	»	(105 экз./м ²)	Скальская, 1990
Горьковское вдхр.	Зооиды мшанок	3,68	Скальская, 1989

Водоем	Гидробионты	Макс. числ. (млн. экз./м ²)	Автор
Водоем-охладитель Березювской ГРЭС	»	3,25	Михаевич, 1986
Днепровское вдхр	Олигохеты	0,145	Дыга и др., 1968
Водосброс Трипольской ГРЭС	»	2,3	Афанасьев и др., 1987
Оз. Лукомльское	»	0,057	Каратаева и др., 1987
Рыбинское вдхр.	»	0,172	Скальская, 1990
Учинское вдхр.	Личинки хирономид	0,026	Зинченко, 1981
Рыбинское вдхр.	»	0,050	Скальская, 1993
Волгоградское вдхр.	»	0,049	Потапов, 1988

Эта группа беспозвоночных очень отзывчива на обеспеченность пищей и там, где накапливалось большое количество детрита и создавались оптимальные условия для размножения, их численность могла достигать сотен тысяч экземпляров на 1 м². На сильно расчлененных биотопах бетонных откосов и камней в водоемах-охладителях Украины в условиях искусственного подогрева воды численность мелких аэлосоматид составляла несколько миллионов экземпляров, что не характерно для естественных условий.

Фактическая численность личинок хирономид в перифитоне определялась в основном индивидуальными размерами, образом жизни, способами добывания пищи и измерялась десятками тысяч на 1 м². Живущие в домиках личинки хирономид строили на субстратах свои чехлики на расстоянии, равном длине большей из соседних личинок (Калугина, 1959). Иногда они образовывали небольшие группы из 3—10 домиков (Скальская, 1982).

Приведенные данные по максимальной численности обрастателей нельзя абсолютизировать, так как они получены разными авторами без методической унификации, на различных субстратах и тем не менее дают представление об их потенциальной территориальной емкости.

Роль перифитона в биоте водоемов

Перифитон состоит в едином комплексе функционально связанных основных биотопических группировок гидробионтов наряду с планктоном и бентосом. Уровень развития перифитона определяется прежде всего наличием разного рода субстратов в виде макрофитов, камней, затопленной древесины, антропогенных сооружений. К примеру, в волжских водохранилищах доступные для гидрофитов участки с глубиной 2 м могут составлять свыше 20% площади. В самом высокопродуктивном Ивановском водо-

хранилище отдельные плесы зарастали на 40%. Кроме естественных субстратов, расширение экологических ниш происходит за счет антропогенных сооружений. Основные современные виды субстратов, подвергающиеся обрастанию в морях и океанах, О. Г. Резниченко (1978) объединил в 7 типов и предложил именовать такие биотопы — мезалью. Даже при прогрессирующем расширении масштабов мезали, по сравнению с бенталью, их площадь все же невелика. Тем не менее, находящиеся в толще воды субстраты обрастают быстро и обильно.

При наличии большого количества субстратов для развития перифитона его роль в продуцировании и дальнейшей трансформации органического вещества в водоемах разных географических зон оказывалась весьма ощутимой. Так, в Глубоком озере величина годовой продукции обрастаний на отдельных растительных группировках составляла более 34% от продукции водных макрофитов (Ассман, 1953). В Онежском озере биомасса перифитонных водорослей достигала более половины биомассы макрофитов, а продукция была в 3 раза больше (Рычкова, 1973, 1979). Колебания продукции фитоперифитона в литоральной зоне озера Севан в летне-осенний период находились в пределах от 70 до 220% от продукции фитопланктона (Анохина, 1988). На каменистом субстрате в озере Иссык-Куль продукция фитоперифитона давала около 40% продукции фитопланктона (Никулина, 1978). В озерах и реках Баргузинской котловины биомасса фитоперифитона была в два раза выше, а валовая продукция в 4 раза превосходила эти же показатели для фитомикробентоса (Кулишенко, 1986).

Высоко оценивается вклад перифитона в продукцию органического вещества водохранилищ и каналов с высокой степенью зарастаемости. В литоральной зоне Киевского водохранилища по величине эффективной продукции перифитон уступал лишь водным растениям и фитомикробентосу, но превышал фитопланктон и нитчатые водоросли (Костикова, 1987). Особенно велика роль обрастаний в каналах Украины, где сырой вес только зеленых нитчаток составлял 3 кг/м^2 (Оксиук и др., 1972), максимальная биомасса водорослей наблюдалась на откосах каналов на расстоянии 0,5—1,0 м от уреза воды (Юрченко, 1968). В канале Московского водопровода численность фитоперифитона достигала огромных величин и значительно превосходила этот показатель для фитопланктона (Баклановская, 1976).

Не менее интенсивно развивался и бактериоперифитон. В обрастаниях водной растительности в Рыбинском водохранилище численность бактерий была в 2—2,5 раза выше, чем в открытой части (Кудрявцев, 1978). В каналах Украины в течение всего вегетационного периода величины численности бактериоперифитона на макрофитах оказались сопоставимыми с таковыми донных отложений, богатых органическим веществом (Якушин, 1986, 1988). Экспериментальными исследованиями В. И. Романенко (1984) было показано, что процессы бактериального обрастания на границах разделов вода — воздух и вода — ил протекали в десятки и сотни раз интенсивнее, чем в толще воды.

Нередко и в экстремальных условиях среды преимущественное разви-

тис перед другими биотопическими группировками получал перифитон. Так, в реках на участках с высокими скоростями течения устойчиво развивался лишь бактериоперифитон, в то время как бактериальные ценозы бентоса оказывались нестабильными из-за смыва водой (Мелберга, 1987). При высокой мутности воды в Каракумском канале развитие фитопланктона подавлялось, но фитоперифитон на макрофитах и других субстратах не испытывал угнетения (Бараткулиева, 1986).

Многие животные перифитона используются в пищу молодью и взрослыми рыбами — плотвой, лещом, густерой, сазаном (Губанова и др., 1975; Вершинин, 1966; Горбунов, 1955; Загоренко и др., 1969; Громов и др., 1963; Потапов, 1985). В пище ряда рыб водоемов Западной Сибири зооперифитон — важный кормовой объект, причем у сеголетков стерляди доля организмов-обрастателей в желудках колебалась от 12,1 до 95,2% (Шарапова, 1998).

Фаунистический состав обрастателей твердых субстратов гораздо ближе к фауне зарослей, чем бентосу. В перифитоне живут многие беспозвоночные, связанные с растениями, за исключением видов, питающихся их мягкими тканями, и отсутствуют представители основных групп бентоса — тубифициды, сферииды, униониды, многие личинки хирономид, в частности типично бентосные виды р. *Chironomus*.

При сравнении с макрозообентосом перифитон волжских водохранилищ по числу видов беднее. Так, например, в перифитоне Рыбинского водохранилища в 1990 г. зарегистрировано 95 видов беспозвоночных, в то время как в макрозообентосе открытых мелководий Волжского плеса этого водоема по данным Г. Х. Щербины (1992) в 1985—1986 гг. найдено 129 видов. В перифитоне наиболее широко представлены личинки хирономид 34 вида (в бентосе 53), олигохеты — 15 видами (в бентосе 36) и моллюски — 3 видами (в бентосе 21). Часть беспозвоночных, такие как губки, мшанки, гидры, личинки поденок в бентосе не отмечены. Общих видов беспозвоночных для перифитона и бентоса мало — 9 видов личинок хирономид, 6 видов олигохет, по 2 вида моллюсков и пиявок.

Еще более значительные отличия отмечены Л. Н. Зимбалева (1981) в составе зоофитоса и бентоса водоемов Днепра и Дуная, особенно существенные по отдельным группам. Число видов личинок хирономид, обнаруженных в бентосе составило 120, в зоофитосе — 26, амфипод в бентосе 50 видов, в зоофитосе — 14. По мнению Л. Н. Зимбалева представления о чрезвычайном видовом богатстве фауны зарослей преувеличены. Зоофитос этих рек отличался монотонностью, но при идентичном составе в разных водохранилищах характеризовался преобладанием различных систематических групп.

Довольно значительные отличия в составе фауны трех функционально связанных биотопических группировок — перифитона, бентоса и зоофитоса, вероятно, в немалой степени обусловлены различной масштабностью экологических ниш. Наиболее разнообразны и обширны экологические ниши бентосных организмов. Для зоофитоса они сильно сужаются и ограничиваются зоной распространения макрофитов, но увеличиваются для перифитона за счет антропогенных сооружений, где формируются устойчивые, многолетние сообщества.

Несмотря на ограниченность мест обитания плотность поселений мейо- и макробеспозвоночных перифитона нередко превосходила эти показатели для бентоса и зоофитоса. В Рыбинском водохранилище на древесных субстратах численность и биомасса беспозвоночных на отдельных биотопах достигала 1373,2 тыс. экз./м² и 4905,2 г/м² при доминировании дрейссены и 28,2 тыс. экз./м² и 2903,1 г/м² при доминировании губок. Средневзвешенная биомасса бентоса в этом водоеме составила 6,1 г/м². Для дрейссены этот показатель оказался равным 144 г/м², хотя на локальных биотопах, как и в перифитоне, она может развиваться в массе (Бисеров, 1987). По имеющимся данным (Рыбинское водохранилище, 1972) в наиболее богатых фауной зарослях макрофитов биомасса беспозвоночных была гораздо ниже — 120 г/м².

Велика роль беспозвоночных перифитона в продукции органического вещества в Волгоградском водохранилище. Суммарная биомасса перифитона на макрофитах, сучьях, корягах составила 8 тыс. т, продукция — 32,5 тыс. т, из которых 97% приходилось на моллюсков при относительной стабилизации количества дрейссены, хотя численно преобладали личинки хирономид и бокоплавы (Константинов и др., 1977).

Многие перифитонные гидробионты — инфузории, губки, некоторые личинки хирономид, дрейссена, мшанки, в зависимости от индивидуальных размеров особей, потребляют в пищу от мельчайших водорослей и бактерий до их крупных агрегаций. С этих позиций роль перифитона чрезвычайно важна для процессов осаждения взвеси и очистки воды. Типичные обрастатели-фильтраторы способны коренным образом изменить ход биологических процессов в водоемах. Вселение мощного фильтратора дрейссены в оз. Лукомльское — водоем-охладитель тепловой электростанции (Белоруссия) вызвало перестройку всей экосистемы озера — прозрачность увеличилась в 2 раза, произошло перераспределение биомасс между планктоном и бентосом, изменение роли рыб планктофагов и бентофагов (Каратаев и др., 1991). В середине 80-х годов дрейссена попала в Великие озера Америки, она отмечена в 20 из 38 штатов (Ram et al., 1996). Последствия ее вселения окончательно еще не оценены, однако уже известна отрицательная роль вселенца на экономику страны.

Потенциальные возможности для развития перифитона в водоемах чрезвычайно велики, но они чаще всего ограничены недостатком мест обитания. В последние годы искусственные субстраты используют в морях с целью обогащения гидробионтами литорали и усиления процессов самоочищения. Искусственные рифы сооружались на Черном море (Каминская и др., 1984; Бугров и др., 1987), Балтийском (Королев и др., 1989), у берегов Франции (Ody, 1989) и других водоемах.

К сожалению, в пресных водах искусственные субстраты для этих целей не используются, хотя первые попытки их применения для активизации процессов самоочищения и улучшения качества воды реки Москвы и ее притоков предпринимались еще в 40-х годах (Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя, 1961). Перспективность использования искусственных субстратов для усиления роли перифитона в процессах самоочищения воды на локальных биотопах очевидна, однако эти вопросы для каждого водоема требуют серьезных обоснований, чтобы избежать нежелательных последствий таких мероприятий.

Отрицательная роль перифитона сводится к обрастанию различных гидротехнических сооружений, наносящих большой урон хозяйству страны. На тему борьбы и защиты от обрастаний различных антропогенных сооружений имеется обширная литература в виде сборников и отдельных статей. Проблема защиты материалов и конструкций от биообрастания детально рассмотрена в монографии А. И. Раилкина (1998). Эти специальные вопросы в данной работе не затрагиваются. Вред, причиняемый гидросооружениям, полностью компенсируется той пользой водоемам, которую приносит обрастание и как источник пищи рыб, и как резерв обогащения фауны водоемов, и как участник процессов самоочищения.

ГЛАВА II

Материал и методика

Методы сбора проб зооперифитона

Перифитон изучали как классическими гидробиологическими методами, включающими качественные и количественные сборы проб с естественных и антропогенных субстратов, а также и с помощью оригинального метода искусственных субстратов.

Самые первые работы, носящие характер экспериментальных исследований перифитона на водоемах, проводились с использованием предметных стекол в качестве обрастающих субстратов (Hetschel, 1916; Дуплаков, 1925; Карзинкин, 1934). В последующий период их использовали многие специалисты, занимавшиеся перифитоном (Kralik, 1958; Левадная, 1964; Sladeckova, 1962; Dumont, 1969; Beers et al., 1968; Clark et al., 1979; Антипчук и др., 1970; Скальская, 1982 и др.) Метод количественного учета перифитона на предметных стеклах стал традиционным способом изучения обрастателей различных систематических групп, особенно он удобен при учете мелких гидробионтов — водорослей, бактерий, простейших.

Современные работы по перифитону выполнены с использованием субстратов, изготовленных из различных материалов — стекла, дерева, металла, синтетических изделий и т. д. Разнообразны способы закрепления их в воде. В данном случае независимо от вида и качества используемых материалов применяется метод искусственных субстратов. В названии метода отражена его суть.

Существует обширная литература по методам сбора и учета перифитона. На эту тему опубликован ряд обзорных работ (Sladeckova, 1962; Rodgers et al., 1979; Wetzel, 1979; Austin et al., 1981; Протасов, 1987; Aloï, 1990). Совершенствование методов исследования перифитона в полевых и лабораторных условиях продолжается. Созданы специальные установки для изучения метаболизма сообществ перифитона в градиентных условиях (Дубова, 1985; Протасов и др., 1987). В качестве основы для разработки госстандарта на прибор для экспонирования искусственных субстратов в морях, в условиях с переменным по направлению течением, предложены гидрокарусель и гидрофлюгер (Раилкин и др., 1990).

Изучение сообществ обрастателей в волжских водохранилищах (Рыбинском, Горьковском, Ивановском) и озерах Дарвинского заповедника с различной периодичностью проводилось нами в период с 1973 по 1997 гг. Качественные и количественные пробы собирали с естественных

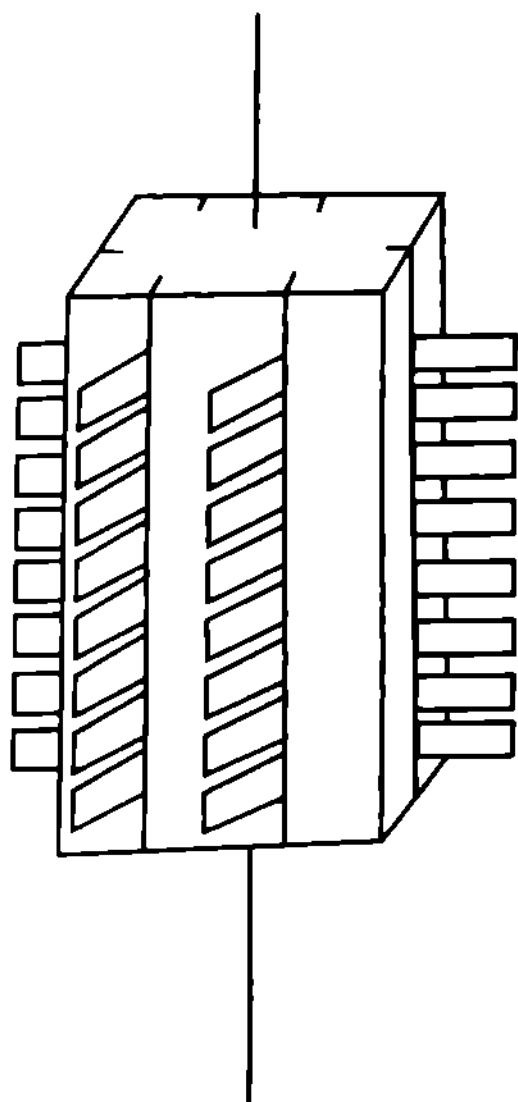


Рис. 1. Схема закрепления пластин в жесткий пенопласт

субстратов (камни, затопленная древесина, макрофиты), различных антропогенных сооружений (судоходные буи, опоры мостов, причалов и т. д.), а также с помощью метода искусственных субстратов. Для отделения обрастателей от субстратов использовали скребок с острым режущим краем, снабженным ситом из газа № 76. В качестве искусственных субстратов применяли предметные стекла, деревянные пластины и брусья, листовой опад деревьев. Предметные стекла укрепляли в специальные рамки или жесткий пенопласт (рис. 1). Эти установки с помощью якорей и поплавков устанавливали на станциях с таким расчетом длины веревки, чтобы они постоянно находились на выбранных глубинах (в 0,5 м от поверхности и дна водоема и посередине) независимо от колебаний уровня воды (рис. 2).

При отборе проб установки осторожно поднимали к поверхности воды, но не извлекали полностью, снимали по 2—3 стекла, а остальные снова опускали на прежнюю глубину. Извлеченные стекла помещали в сосуды с фиксатором (6—7% формалин или 70% спирт) и перевозили в лабораторию.

Другой вид использованных субстратов — деревянные брусья размером 4х6х400 см. Весной их забивали в грунт на глубине 2,5—3,0 м по 6—25 штук на каждую станцию. Через определенные интервалы времени в течение всего вегетационного периода извлекали по одному брусу, распиливали его на отдельные части длиной 15 см и собирали с них фауну на соответствующих глубинах — в 0,5 от поверхности и дна, а также на середине. Каждый фрагмент бруска помещали в сосуд с водой, затем кисточкой и скальпелем снимали с них беспозвоночных, осадок профильтровывали через сачок с плотным газом, переносили его в банку с фиксатором и доставляли в лабораторию. Измеряли площадь каждого фрагмента бруска для последующих расчетов численности и биомассы зооперифитона на 1 м² для каждого горизонта и в среднем по станции.

Для определения достоверности различия в численности мейо- и макробеспозвоночных на отдельных стеклах с одинаковой экспозицией и ориентацией в пространстве был рассчитан критерий Стьюдента для малых выборок (табл. 2).

При уровне значимости $P=0,05$ во всех случаях величина критерия достоверности оказалась значительно меньше его критического значения, т. е. разница в численности обрастателей на отдельных стеклах с одинаковой экспозицией и ориентацией в пространстве статистически недостоверна, выборки характеризовали одну и ту же генеральную совокупность.

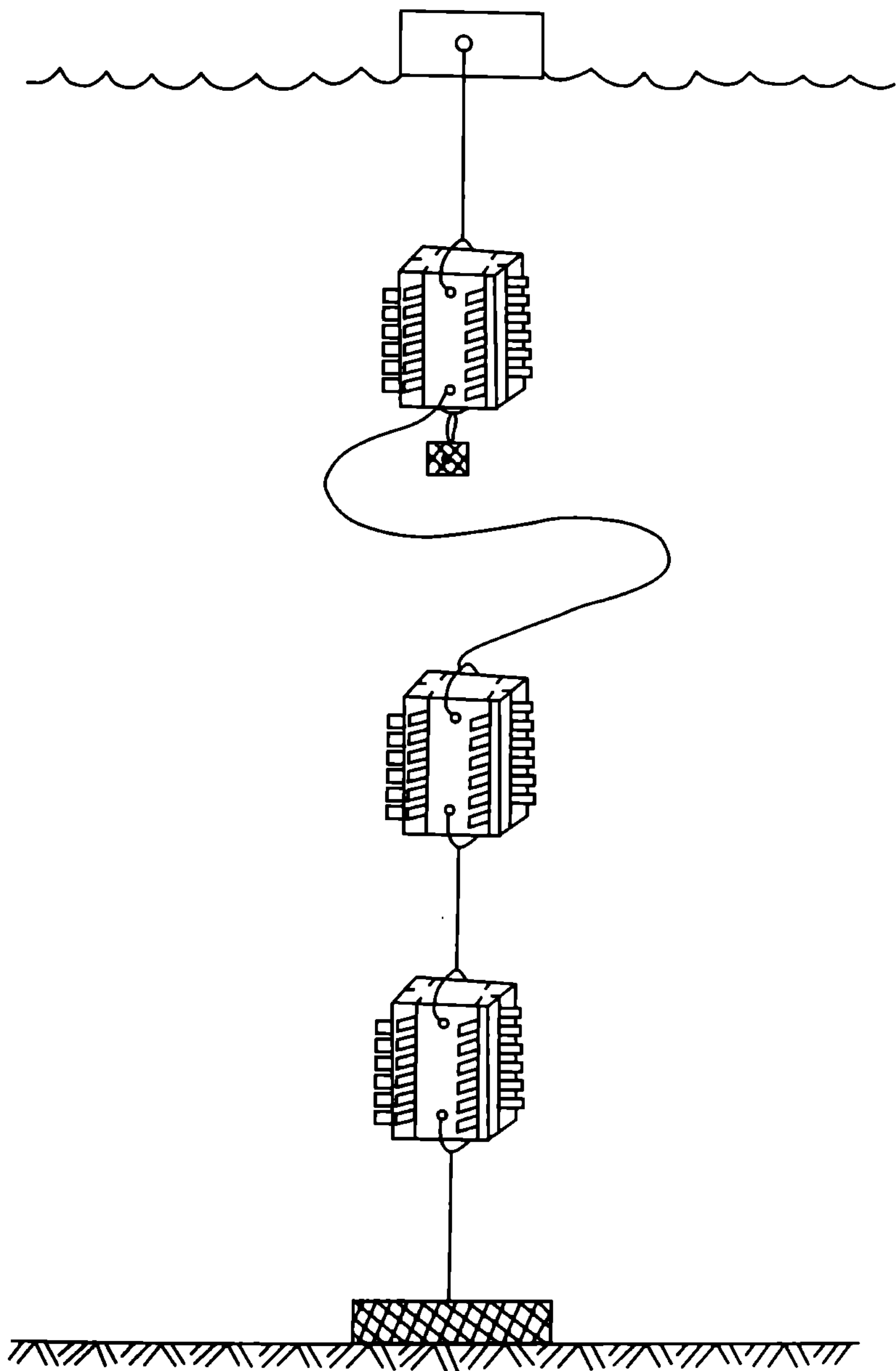


Рис. 2. Схема установки искусственных субстратов на водоеме

С целью выяснения вариаций интенсивности обрастания стекол одним из основных компонентов обрастаний — дрейссены, провели расчет численности, биомассы и средних размеров сеголетков моллюсков в одновременных пробах с различным числом стекол (табл. 3).

Таблица 2

Значение критерия Стьюдента (по материалам 1977 г.)

Прибрежье	Длительность (дата) экспозиции, сут	Количество стекол (их ориентация)	Критерий Стьюдента при $P = 0,05$	
			фактическое значение	стандартное значение
Открытое	17 (13—30.V)	4 (вертикальная)	0,737—0,906	2,26—2,78
	14 (1—15.VI)	4 »	0,246—0,414	2,26
	28 (1—29.VI)	5 (горизонтальная)	0,229—1,358	2,12—2,13
	28 (1—29.VI)	4 (вертикальная)	0,200—0,769	2,14—2,16
	18 (1—19.VII)	3 (горизонтальная)	0,008—0,086	2,14
	18 (1—19.VII)	4 (вертикальная)	0,378—0,731	2,23—2,26
	21 (2—23.VIII)	4 »	0,298—0,432	2,13—2,14
	27 (2—29.VIII)	4 »	0,416—0,707	2,14—2,18
	31 (29.VII—29.VIII)	4 (горизонтальная)	0,077—0,265	2,20
	21 (5 — 26.IX)	4 (вертикальная)	0,196—1,660	2,31—2,36
	21 (5 — 26.IX)	4 (горизонтальная)	0,264—1,140	2,26—2,57
Закрытое	13 (1—14.VI)	4 »	0,762—0,852	2,14—2,20
	29 (1—30.VI)	4 (вертикальная)	0,159—0,592	2,13
	29 (1—30.VI)	4 (горизонтальная)	0,172—0,250	2,08—2,09
	24 (29.VII — 22.VIII)	4 »	0,101—0,359	2,07—2,09
	161 (V—X)	3 (вертикальная)	0,261—0,379	2,05—2,06

Таблица 3

Количественная и размерная характеристика сеголетков дрейссены из обрастаний в Рыбинском водохранилище (экспозиция субстратов 125 сут., с 26.V. по 28.IX.1982 г.)

Количество стекол	Численность, тыс экз/м ²	Биомасса, г/м ²	Средний размер, мм
2	43,1	834,3	5,44
3	39,3	700,5	5,61
4	38,9	665,8	5,77
5	38,0	657,9	5,67
29	43,2	862,2	5,57

Средний размер дрейссены и численность колебались незначительно. Наибольшие отличия в величине биомассы были связаны с тем, что первые немногочисленные оседающие личинки распределялись с меньшей равномерностью, чем в периоды массового заселения ими субстратов. Особи, осевшие раньше всех, хотя и не оказывали большого влияния на численность и средний размер моллюсков, но за счет большой индивидуальной массы вносили заметный вклад в общую биомассу. Следовательно, количественные характеристики поселений дрейссены в данном случае не зависели от числа стекол для одной пробы.

На обширной акватории Верхней Волги проводили качественные сборы проб зооперифитона со дна и стенок судоходных бueв, которые ежегодно устанавливаются весной. Их высокая сохранность дает гарантированную возможность получать необходимые материалы. В случае неоднократных сборов проб каждый буй картировали, разделяли на количество секторов, равное числу сбору проб за сезон, при этом соблюдали равные масштабы сборов и проводили учет участков, на которых ранее были сделаны соскобы.

Качественные и количественные пробы в лаборатории подвергали разбору и обработке по стандартным гидробиологическим методикам. Определяли видовой состав, обилие, размерную и возрастную структуру популяций беспозвоночных. Средний размер сеголетков дрейссены рассчитывали с помощью условной средней при классовом промежутке 0,5 мм, в многолетних популяциях он составлял 2,0 мм.

Серьезную проблему количественного учета и использования математических методов обработки собранных материалов представляют колониальные беспозвоночные — губки и мшанки, роль которых в современной экосистеме Верхней Волги все более возрастает. В качестве исключения, хотя зооиды мшанок не являются унитарными организмами (Марфенин, 1993), была рассчитана их численность на 1 м² в обрастаниях на Горьковском водохранилище в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС. С этой целью под биноклем определяли число зооидов на 1 см², а затем производили расчеты их численности на 1 м². На остальных водоемах учет губок и мшанок проводили по глазомерной шкале: +++ — высокая, ++ — средняя и + — низкая плотность колоний. При расчете относительного обилия беспозвоночных в пробах их уже не учитывали.

При исследовании зооперифитона слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника использовали несколько вариантов метода искусственных субстратов. Кроме вышеуказанных материалов применяли листво-вой опад двух пород деревьев — американского тополя и березы. Осенью собирали опавшие листья, высушивали их в бумажных планшетах, взвешивали по 5 г для каждой пробы. Перед погружением в водоем листья замачивали в воде примерно на 30 минут, затем осторожно, в расправленном виде, укладывали в специальные сетчатые пластиковые контейнеры и закрепляли в прибрежной зоне озер вертикально над дном с помощью металлического стержня. Для одной пробы использовали по 4 контейнера равных навесок.

При отборе проб установки с листьями извлекали из воды, помещали

в полиэтиленовые пакеты с фиксатором и доставляли в лабораторию. Беспозвоочных осторожно собирали, а неразложившиеся остатки листьев в течение 7 дней высушивали при комнатной температуре, взвешивали и определяли потери в весе за время нахождения их в водоеме.

Для оценки видового разнообразия сообществ обрастателей использовали информационный индекс Шеннона (Шеннон, 1976), а также индекс видового разнообразия Кабэ (Cube, 1981).

Формула последнего имеет вид:

$$D = S + X; \quad X = 1 - \left(\frac{\sum_{i=1}^s \left| \frac{N}{S} - n_i \right|}{2N} \right),$$

где D — индекс видового разнообразия, S — число видов, X — степень отклонения численности каждого вида от равномерного распределения.

Оба индекса имеют ряд недостатков и достоинств. Индекс Шеннона измеряется в битах на особь или единицу биомассы, т. е. равная информация распределяется между беспозвоочными сильно отличающимися индивидуальными размерами и массой. Индекс не учитывает реальное число видов в пробе и при его расчетах по численности без внимания остаются колониальные беспозвоочные. В случае соответствующего использования биомассы для этих целей, индекс показывает чрезмерно низкую величину разнообразия за счет высокой доли колониальных животных. Кроме того, нередко почти равное значение индекса наблюдается в сообществах совершенно различных по структуре и обилию гидробионтов. Достоинство индекса Шеннона заключается в том, что он не зависит от размера выборки.

Наиболее адекватную оценку видового разнообразия зооперифитона дает индекс Кабэ, учитывающий чрезвычайно важные характеристики сообществ — число видов в пробе, а также и характер распределения их численности. Индекс имеет ограничения в использовании — пробы должны быть собраны с равной площади, что и достигается в случае применения искусственных субстратов. Особенно удобен этот индекс при оценке экологического состояния водоемов. Однако в ряде случаев видовое разнообразие дает не полную информацию о структуре сообществ. При мониторинге по зооперифитону на водоемах Верхней Волги нередко в зонах загрязнения промышленными стоками индекс видового разнообразия Кабэ оказывался довольно высоким и достигалось это в основном за счет представителей одной крупной систематической категории беспозвоочных — олигохет сем. *Naididae* (Скальская, 1990). В связи с этим, дополнительно учитывали разнообразие зооперифитона на уровне крупных, не ниже семейств таксономических категорий. В водоемах Верхней Волги нами было выделено 11 основных групп обрастателей — губки, гидры, нематоды, олигохеты, пиявки, ракообразные, личинки хирономид, личинки поденок, личинки ручейников, моллюски, мшанки, прочие.

Общий объем собранных материалов по зооперифитону различных водоемов Верхней Волги составил 2302 пробы (табл. 4).

**Количество проб зооперифитона, собранных в исследованных
водоемах в период 1973—1997 гг.**

Водоемы	Время сбора, гг.	Пробы с есте- ственных и антропоген- ных субстра- тов	Количественные пробы (искусственные субстраты)			
			предм. стекла	дерев. пластины	дерев. бруссы	листовой опад
Горьковское водо- хранилище	1973—1975, 1981, 1983, 1986—1987, 1997	56	15	538	185	—
Рыбинское водохра- нилище	1977—1983, 1985—1997	125	705	—	392	—
Иваньковское водо- хранилище	1981, 1990, 1997	54	—	—	28	—
Озера Дарвинского заповедника	1989—1990, 1995	32	10	10	125	20
Озеро Плещеево	1996	7	—	—	—	—
Всего:		274	730	548	730	20

**Методы изучения пищевых спектров
и скорости осаждения взвеси мшанками**

В сборах мшанок волжских водохранилищ, выполненных в 1981—1983 гг., изучали пищевые спектры у массовых видов. Простейших и бактерий не рассматривали. При изучении состава пищи применяли методику вскрытия пищеварительного тракта зооидов и просмотра фекалий, предложенную Н. С. Гаевской (1954). Вскрыто более 600 кишечников из 121 пробы с разных водохранилищ. Из каждой колонии мшанок просматривали содержимое пищеварительного тракта отдельно у каждого из 3 зооидов, а затем у 3—5 вместе. Долю каждого компонента оценивали приблизительно и выражали в процентах.

В 1989—1990 гг. проводили лабораторные наблюдения за седиментацией и скоростью осаждения взвесей мшанками, собранными в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах. Для этих целей была разработана специальная методика наблюдения за живыми колониями и учета количества осажженной ими взвеси. Живые колонии мшанок в течение 15 минут доставляли из водоема в лабораторию в больших сосудах с речной водой. Затем колонии диаметром 1—1,5 см быстро переносили в кювету емкостью 1 л с водой из реки и под биноклем в течение 4—5 часов вели непрерывные наблюдения за дефекацией 8—9 зооидов при периодическом осторожном

перемешивании воды для предотвращения естественного осаждения взвеси. Определение ее исходной концентрации проводили путем фильтрации 100 мл воды через фильтр ТУ 6—09—16—78—72 диаметром 9 см и последующего пересчета результата на 1 л. Вес полученного на фильтре осадка рассчитывали как разницу между фильтрами равного исходного веса с отфильтрованным осадком и находившемся в дистиллированной воде после их одновременного подсушивания в течение 5 минут. Число зооидов мшанок на 1 см² площади колонии рассчитывали под биноклем. Средний вес одного фекалия у мшанок определяли путем взвешивания 100 экз.

Статистическая обработка полученных результатов проведена по стандартным рекомендациям (Рокицкий, 1967).

ГЛАВА III

Формирование фауны обрастаний водохранилищ Верхней Волги

Этапы формирования мейо- и макрофауны обрастаний в Рыбинском водохранилище

С момента образования верхневолжских водохранилищ идет непрерывный процесс трансформации структуры сообществ различных биотопических группировок гидробионтов, в том числе и зооперифитона — беспозвоночных, связанных с твердыми субстратами водной толщи. Формирование фауны перифитонных сообществ в водохранилищах, несмотря на специфичность каждого водоема, имеет много общих черт, порождаемых динамикой водных масс от истоков к устью Волги, гидростроительством, акклиматизационными мероприятиями, проникновением каспийских элементов фауны, загрязнением городскими и промышленными сточными водами.

В верхневолжских водохранилищах стартовые условия для образования сообществ обрастателей были различны. После создания в 1941 г. самого крупного верхневолжского водохранилища — Рыбинского — оказались затопленными огромные массивы лесов, которые быстро стали заселяться беспозвоночными залитых водоемов и приносимыми с биостоком рек Волги, Шексны, Суды, Мологи, Согожи, Ухры, многочисленных мелких притоков. Собственный перифитон был еще не развит. В ходе формирования доминирующих комплексов обрастателей нами отмечено несколько этапов (табл. 5).

Таблица 5

Этапы формирования фауны обрастаний в Рыбинском водохранилище

Этапы, годы	Типы структуры зооценозов	Доминанты	Максимальная биомасса, кг/м ²	Авторы
I (до середины 50-х гг.)	Хирономидный	Личинки р. <i>Glyptotendipes</i>	0,07	Мордухай-Болтовской, 1955; Соколова, 1959.
II (конец 50-х — 80-е гг.)	Дрейссеновый	Дрейссена	3,8	Луферов, 1963; Скальская, 1985.
III (80—90-е гг.)	Полимиксный	Дрейссена, личинки хирономид, мшанки, губки, олигохеты и др.	2,9—4,9	Скальская, 1990, 1993, 1998

Первый — хирономидный — существовал до середины 50-х годов. В это время в зооперифитоне затопленных лесов водохранилища преобладали личинки хирономид (Мордухай-Болтовской, 1955; Соколова, 1959). На участках, защищенных от ветрового волнения, встречались губки р. *Ephydatia* и мшанки, преимущественно *Cristatella mucedo* Cuvier. По данным Н. Ю. Соколовой (1959) биомасса беспозвоночных в среднем была равна $25,0 \text{ г/м}^2$ при максимальном значении $70,0 \text{ г/м}^2$, а численность — 20—30 тыс. экз./ м^2 . Личинки хирономид составляли 99% численности и 98% биомассы. Вклад личинок хирономид р. *Glyptotendipes* в общую биомассу был настолько велик, что было предложено именовать это сообщество «биоценозом глиптотендипес». На открытых участках водохранилища, в сильно промываемых сухостоях обрастание состояло в основном из личинок хирономид и пиявок, причем численность хирономид здесь была втрое меньше, чем на защищенных участках (Мордухай-Болтовской, 1955). В обрастаниях затопленных лесов в этот период дрейссены еще отсутствовала. Она появилась здесь в середине 50-х годов, а к 1968 г. заселила все плесы водохранилища (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972) и быстро заняла доминирующее положение на многих биотопах.

До зарегулирования Волги дрейссена была распространена отдельными поселениями, т. к. скорость течения более $0,8 \text{ м/сек}$ неблагоприятна для моллюсков (Михеев, 1962). В водохранилищах создались оптимальные условия для ее развития, водное пространство стало заполняться личинками дрейссены. В 1959 г. на затопленной древесине в районе Центрального мыса она создавала огромные скопления, в которых ее численность достигала 90 тыс. экз./ м^2 при биомассе $3,8 \text{ кг/м}^2$ (Луферов, 1963). Личинки хирономид, олигохеты и пиявки присутствовали в небольшом количестве. Таким путем «биоценоз глиптотендипес» быстро был замещен дрейссенным. На биотопах мелководной зоны, подвергающихся периодическому обсыханию и промерзанию, дрейссена погибала и зооперифитон развивался слабо.

Ярко выраженный дрейссенный биоценоз процветал в водохранилище примерно до середины 80-х годов. Моллюски занимали все доступные субстраты — камни, остатки затопленной древесины в виде пней и корней деревьев, антропогенные субстраты, макрофиты, поселялись на поверхности тела крупных беспозвоночных. Потенциальные возможности для наращивания численности популяции моллюсков оказались очень высокими. Период апогея в воспроизводстве численности дрейссены пришелся на 1981 г. — через 13 лет с момента освоения ею всех плесов водохранилища. В это время при благоприятном сочетании климатических факторов — высоком уровне в зимний период и теплой, сухой погодой летом — численность личинок моллюсков в планктоне на локальных участках достигала максимальной известной для волжских водохранилищ величины — $3,5 \text{ млн. экз/м}^3$ (Волков и др., 1982).

Одновременно с этими процессами по водоему расселялись колониальные беспозвоночные-обрастатели — губки и мшанки. Наметился переход от олигомиксных дрейссенных сообществ к полимиксным структурам обрастателей. В списке беспозвоночных затопленных лесов по материалам 1959 г. губки отсутствовали (табл. 6), хотя Ф. Д. Мордухай-Болтовской (1959) упоминал о развитии в защищенном прибрежье губок р. *Ephydatia*.

В 90-х годах в водохранилище обнаружено 3 вида губок, которые образуют мощные причудливой формы колонии на затопленной древесине в реках и ручьях юго-западной части водохранилища, а также плотно заселяют судходные буи ряда глубоководных станций на Верхней Волге.

В сборах 1959 г. приводилось 2 вида мшанок. В 1981 г. нами было найдено 8 видов, среди которых наиболее часто встречались *Plumatella fungosa*, *Plumatella repens*, *Cristatella mucedo*. В 1986 г. в Шекснинском плесе впервые был найден редкий в водохранилищах Волги вид мшанок — *Paludicella articulata* (Скальская и др., 1988). В 1990 г. она обнаруживалась уже во всех плесах водохранилища.

Таблица 6

**Видовой состав зооперифитона Рыбинского водохранилища
в разные годы**

1959 г. (Луферов, 1963)	1990 г. (собственные данные)
HYDROZOA	HYDROZOA
<i>Hydra sp.</i>	<i>Hydra vulgaris</i> L. <i>Hydra sp.</i>
	SPONGIA
	<i>Spongilla lacustris</i> L. <i>Ephydatia mulleri</i> (Lieb.)
BRYOZOA (TENTACULATA)	BRYOZOA (TENTACULATA)
<i>Plumatella emarginata</i> Allm. <i>Cristatella mucedo</i> Cuvier.	<i>Fredericella sultana</i> (Blum.) <i>Hyalinella punctata</i> (Hanc.) <i>Plumatella fungosa</i> (Pallas.) <i>P. repens</i> (L) <i>P. emarginata</i> Allm. <i>P. casmiana</i> Oka. <i>P. fruticosa</i> Allm. <i>Cristatella mucedo</i> Cuvier. <i>Paludicella articulata</i> (Ehr.)
	NEMATODA
	<i>Dorylaimus stagnalis</i> Duj. <i>Aphanolaimus viviparus</i> Plotn. <i>Neoactinolaimus dzjubani</i> Gag. <i>Plectus cirratus</i> Bast. <i>Tobrilus helveticus</i> (Hofm.) <i>T. gracilis</i> (Bast.) <i>Diplogaster rivalis</i> (Leyd.) <i>Monhystera lemani</i> Jug. <i>Neotobrilus longus</i> (Leidy.)

1959 г. (Луферов, 1963)	1990 г. (собственные данные)
<p style="text-align: center;">OLIGOCHAETA</p> <p><i>Chaetogaster diaphanus</i> Gruith. <i>Ch. langi</i> Bret. <i>Uncinaiis uncinata</i> Orsted. <i>Nais barbata</i> Mull. <i>N. bretscheri</i> Mich. <i>Ripistes parasita</i> O. Schm. <i>Stylaria lacustris</i> L. <i>Ophidonais serpentina</i> Müll. <i>Pristina aequiseta</i> Bourne. <i>Limnodrilus udekemianus</i> Clap. <i>L. hoffmeisteri</i> Clap. <i>Psammoryctes albicola</i> Mich. <i>Lumbriculus variegatus</i> Müll. <i>Phynchelmis</i> Hoffm. <i>Peloscolex ferox</i> Eisen. <i>Enchytraeidae</i></p>	<p style="text-align: center;">OLIGOCHAETA</p> <p><i>Chaetogaster diaphanus</i> Gruith. <i>Ch. diastrophus</i> (Gruith.) <i>Ch. sp.</i> <i>Nais barbata</i> Mull. <i>N. bretscheri</i> Mich. <i>N. variabilis</i> Piguet. <i>N. pardalis</i> Piguet. <i>N. pseudobtusa</i> Piguet. <i>N. elinguis</i> Mull. <i>N. communis</i> Piguet. <i>Dero digitata</i> (O. F. Mull.) <i>D. dorsalis</i> Ferr. <i>D. obtusa</i> d'Udek. <i>Stylaria lacustris</i> L. <i>Ripistes parasita</i> O. Schm. <i>Enchytraeus albidus</i> Henl.</p>
<p style="text-align: center;">HIRUDINEA</p> <p><i>Hemiclepsis marginata</i> Müll. <i>Helobdella stagnalis</i> L. <i>Piscicola geometra</i> L. <i>Glossiphonia complanata</i> L. <i>Herpobdella octoculata</i> L. <i>H. nigricollis</i> Brand. <i>H. testacea</i> Savig.</p>	<p style="text-align: center;">HIRUDINEA</p> <p><i>Hemiclepsis marginata</i> Mull. <i>Helobdella stagnalis</i> L. <i>Piscicola geometra</i> L. <i>Glossiphonia complanata</i> L.</p>
<p style="text-align: center;">MOLLUSCA</p> <p><i>Limnaea stagnalis</i> L. <i>Radix ovata</i> Drap. <i>Anisus vortex</i> L. <i>Galba palustris</i> Müll. <i>Physa fontinalis</i> L. <i>Planorbis planorbis</i> L. <i>Valvata piscinalis</i> Müll. <i>Bithynia tentaculata</i> L. <i>Sphaerium solidum</i> Norm. <i>S. scaldianum</i> Norm. <i>Pisidium henslowanum</i> Sher. <i>Dreissena polymorpha</i> Pall.</p>	<p style="text-align: center;">MOLLUSCA</p> <p><i>Dreissena polymorpha</i> Pall. <i>Viviparus viviparus</i> (L.) <i>Planorbiidae</i></p>

1959 г. (Луферов, 1963)	1990 г. (собственные данные)
CRUSTACEA <i>Asellus aquaticus</i> L.	CRUSTACEA <i>Asellus aquaticus</i> L. <i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebb. <i>Sida crystallina</i> O. F. Müll.
HYDRACHNELLAE <i>Eylais</i> sp.	HYDRACHNELLAE <i>Gen. sp.</i>
ARACHNOIDEA <i>Argyroneta aquatica</i> Cl.	
ODONATA <i>Aeschna jupces</i> L.	
EPHEMEROPTERA <i>Cloen dipterum</i> L. <i>Ordella macrura</i> Steph.	EPHEMEROPTERA <i>Baetis vernus</i> (Curt.) <i>Baetis</i> sp. <i>Heptagenia flava</i> (Rost.) <i>H. coerulans</i> (Rost.) <i>Ephemerella ignita</i> (Poda.) <i>Centroptilum</i> sp. <i>Caenis macrura</i> Steph.
COLEOPTERA <i>Hyphydrus ferrugineus</i> L. <i>Hydrobius fuscipes</i> L. <i>Gyrinus</i> sp. <i>Phylhydrus</i> sp. <i>Enochrus</i> sp.	COLEOPTERA <i>Larva gen. sp.</i>
TRICHOPTERA <i>Agraylea multipunctata</i> Curt. <i>Neureclipsis bimaculata</i> L. <i>Cyrnus flavidus</i> McLach. <i>Polycentropus</i> sp. <i>Holocentropus picicornis</i> Steph. <i>Leptocerus</i> sp. <i>Oecetis ochracea</i> Curt. <i>O. furva</i> Remb. <i>O. lacustris</i> Pict. <i>Limnophilus rhombicus</i> L. <i>Phryganea grandis</i> L.	TRICHOPTERA <i>Agraylea multipunctata</i> Curt. <i>Neureclipsis bimaculata</i> L. <i>Ecnomus tenellus</i> Ramb. <i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe. <i>Athripsodes</i> sp. <i>Mystacides longicornis</i> L. <i>Oxyethira costalis</i> Curt.
CHIRONOMIDAE <i>Tanytarsus ex gr. mancus</i> Wulp. <i>T. ex gr. lobatifrons</i> Kieff.	CHIRONOMIDAE <i>Tanytarsus medius</i> Reis et Fitt. <i>T. holochlorus</i> Edw.

1959 г. (Луфферов, 1963)	1990 г. (собственные данные)
<p> <i>T. ex gr. lauterborni</i> Kieff. <i>T. ex gr. gregarius</i> Kieff. <i>Cryptochironomus ex gr. defectus</i> Kieff. <i>C. ex gr. pararostratus</i> Lenz. <i>C. (Tendipedinae genuinae N 7</i> Lipina) <i>C. (Tendipedinae genuinae N 9</i> Lipina) <i>Pseudochironomus ex gr. prasinatus</i> Staeg. <i>Glyptotendipes polytomus</i> Kieff <i>G. paripes</i> Edw. <i>G. gripekoveni</i> Kieff. <i>G. glaucus</i> Mg. <i>Limnochironomus nervosus</i> Staeg. <i>Stenochironomus sp.</i> <i>Polypedilum brevantennatus</i> Tsher. <i>P. ex gr. pedestre</i> Mg. <i>Polypedilum sp (Tendipedinae genuinae N 3</i> Lipina) <i>P. ex gr. convictum</i> Walk. <i>P. ex gr. scalaenum</i> Schr. <i>P. ex gr. nubeculosum</i> Mg. <i>Microdendipes ex gr. chloris</i> Mg. <i>Endochironomus impar</i> Walk. <i>E. albipennis</i> Mg. <i>Allochironomus sp.</i> <i>Tendipedini gen? l. macropht.</i> Tsher. <i>Pentapedilum exsectum</i> Kieff. <i>Micropsectra curvicornis</i> Tsher <i>Cricotopus ex gr silvestris</i> F. <i>C. latidentatus</i> Tsher. <i>Orthocladius ex gr. bathophilus</i> Kieff. <i>O. ex gr. saxicola</i> Kieff. <i>O. semivirens</i> Edw. <i>Orthoclaadiinae gen? zalutschicola</i> Lip. <i>Eukiefferiella longicalcar</i> Kieff. <i>E. bicolor</i> Zett. <i>Limnophyes ex gr. prolangatus</i> Kieff. <i>L. ex gr. pusillus</i> Eaton. <i>Psectrocladius medius</i> Tsher. <i>P. ex gr. dilatatus</i> Wulp. <i>P. ex gr. psilopterus</i> Kieff. <i>Trichocladius ex gr. lucidis</i> Staeg. <i>T. ex gr. brevialpis</i> Kieff </p>	<p> <i>T. sp.</i> <i>Paratanytarsus confusus</i> Palm. <i>P. sp.</i> <i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg. <i>G. varipes</i> G. <i>G. gripekoveni</i> Kieff. <i>G. sp.</i> <i>Limnochironomus nervosus</i> Staeg. <i>Stenochironomus sp.</i> <i>Parachironomus arcuatus</i> G. <i>P. biannulatus</i> (Staeg.) <i>Polypedilum ex gr. convictum</i> Wal. <i>P. ex gr. nubeculosum</i> Mg. <i>Endochironomus albipennis</i> Mg. <i>Tendipedini gen? l. macropht.</i> Tsher. <i>Cricotopus ex gr. silvestris</i> F. <i>C. latidentatus</i> Tsher. <i>C. bicinctus</i> (Mg.) <i>C. intersectus</i> (Staeg.) <i>Orthocladius consobrinus</i> (Holm.) <i>O. ex gr. saxicola</i> Kieff. <i>Orthocladius sp.</i> <i>Parakiefferiella bathophila</i> K. <i>Psectrocladius barbimanus</i> Edw. <i>P. zetterstedti</i> Brund. <i>P. pancratovae</i> Achr. <i>P. fabricus</i> Zelent. <i>P. sp.</i> <i>Corynoneura scutellata</i> Winn. <i>Ablabesmyia monilis</i> L. <i>Stempellina minor</i> Edw. <i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.) </p>

1959 г. (Луферов, 1963)	1990 г. (собственные данные)
<i>Corynoneura</i> sp. <i>C. celeripes</i> Winn. <i>Ablabesmyia monilis</i> L. <i>A. ex gr. lentiginosa</i> Fries. <i>Procladius nigriventris</i> (Kieff.) <i>P. ferrugineus</i> (Kieff.)	
DIPTERA	DIPTERA
<i>Tabanidae</i> gen. sp. <i>Tetanocera</i> sp. <i>Bezzia</i> sp.	<i>Bezzia</i> sp.

В перифитоне водохранилища В. П. Луферовым (1963) отмечено 16 видов олигохет, из них 9 видов принадлежали семейству наидид и 7 — тубифицид. В наших сборах найдено 14 видов наидид, тубифициды отсутствовали. Представители последнего семейства не характерны для перифитона. Их появление в обрастаниях возможно главным образом при контакте твердых субстратов с дном за счет активных перемещений червей или иным путем. Обычным и массовым видом перифитона Рыбинского водохранилища стал *Nais barbata*. В Волжском плесе на защищенных участках прибрежной зоны в августе—сентябре высокой численности достигали черви *Ripistes parasita* (Скальская, 1987). В Шекснинском плесе на отдельных биотопах наряду с этими видами в качестве сопутствующих выступали *Nais pardalis* и *Dero obtusa* (Скальская, 1990).

В ранних работах по перифитону водохранилища нематоды не отмечены, вероятно, они были малочисленны и не учитывались. До сего времени их роль в перифитоне на участках, подвергающихся наименьшему антропогенному прессу, незначительна, но существенно возрастает на сильно загрязненных биотопах, где они оказывались в числе доминантов или почти единственными представителями фауны.

По сравнению с 50 годами в настоящее время в водохранилище значительно уменьшилась роль пиявок и брюхоногих моллюсков. Большая часть видов личинок ручейников, поденок, двукрылых, моллюсков, пиявок и других беспозвоночных обитает в перифитоне малых рек, подобных р. Латке. Из ракообразных в обрастаниях мертвых лесов отмечался водяной ослик *Asellus aquaticus* L. Позднее появились сведения о его выпадении из состава донной фауны (Рыбинское водохранилище, 1972). В наших сборах они были обнаружены в районе дер. Крестцы и перед плотиной Рыбинской ГЭС. Найденная Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1955) гаммариды *Rivulogammarus lacustris* в последующих сборах отсутствовала. Довольно обычны в обрастаниях фитофильные рачки *Sida crystallina* O. F. Müll., численность которых может достигать 8,0 тыс. экз./м² (Скальская, 1984).

В середине 80-х годов в Рыбинское водохранилище из Горьковского

проник байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*. В Горьковское водохранилище они были вселены в 1962—1965 гг. К 1969 г. рачки освоили всю озерную часть и стали подниматься вверх по Волге. В Рыбинском водохранилище байкальский бокоплав впервые был обнаружен в 1986 г. Через два года он был найден нами на севере Шекснинского плеса, а к 1991 г. заселив все водохранилище, рачок поднялся вверх по реке Шексне на 15—20 км выше г. Череповца. Расселение байкальского бокоплава осуществлялось не только вверх, но и вниз по Волге. В июле 1977 г. рачки были найдены в верхней части Куйбышевского водохранилища (Бородич, 1979). Освоение этого водоема осложняется наличием разнообразной фауны каспийских амфипод. Байкальский бокоплав чрезвычайно эврибионтный вид, доступен в пищу многим бентосоядным рыбам, что и позволило использовать его в качестве объекта акклиматизации. Он успешно прижился в 28 водоемах бывшего СССР (Задоев и др., 1985).

Среди личинок насекомых в перифитоне Рыбинского водохранилища наиболее представлено семейство хирономид. Проследить изменения в видовом составе довольно сложно в связи с тем, что за прошедший период времени пересмотрена систематика некоторых подсемейств и родов, но в целом отмечено снижение видового разнообразия личинок хирономид, отчасти за счет отсутствия в перифитоне ряда бентосных форм, которые присутствовали в обрастаниях мертвых лесов. В 90-х годах прежние доминанты среди хирономид личинки *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis* преобладали только на биотопах юго-западной части водохранилища, а также на участках, расположенных выше г. Череповца. Средняя численность личинок *Glyptotendipes glaucus* здесь составляла 4,1 тыс. экз./м², биомасса 10,8 г/м², в то время как на северо-востоке водоема они были малочисленны — соответственно 0,4 тыс. экз./м² и 0,6 г/м². Лишь в р. Ламе, на пологих берегах которой расположены пашни и ведется выпас скота, ощутимо сказывалось влияние сельскохозяйственных стоков, наблюдалось «цветение» воды и высокое развитие личинок хирономид. Численность личинок *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus intersectus*, *Parachironomus arcuatus* и их молоди достигала 49,5 тыс. экз./м², биомасса — 76,6 г/м².

Наиболее эврибионтными оказались личинки *Cricotopus intersectus*, которые в настоящее время обнаруживаются повсеместно, хотя средние величины численности и биомассы были сравнительно невысокими и колебались соответственно в пределах 2,3—3,6 тыс. экз./м² и 0,3—0,5 г/м².

Таким образом, в формировании современных доминирующих комплексов фауны обрастаний Рыбинского водохранилища можно выделить три этапа: первый — хирономидный, существовавший примерно до середины 50-х годов. В это время преобладал ярко выраженный биоценоз «глиптотендипес»; второй этап — дрейссеновый, характеризовавшийся быстрым расселением по всем плесам водохранилища и высокими темпами размножения моллюсков (50—80-е гг.); третий этап — полимиксный, формировавшийся примерно с 80-х гг. до настоящего времени. Особенностью этого периода служит постепенное усиление в водохранилище беспозвоночных-фильтраторов — мшанок, а на отдельных биотопах и губок. Современные доминирующие комплексы зооперифитона Рыбинского водохранилища

представлены разнообразными сочетаниями преобладающих групп беспозвоночных — личинок хирономид, дрейссены, олигохет, мшанок, губок. На локальных сильно загрязненных участках формировались не свойственные природным биотопам техногенные сообщества обрастателей вермоидного типа, в которых доминировали круглые и малощетинковые черви (Скальская и др., 1988; Скальская, 1990, 1998).

В настоящее время в водохранилище сформировался собственный зооперифитон, в котором присутствуют все основные группы обрастателей пресных вод. Однако процесс пополнения видового состава, за счет отдаленной стихийной или целенаправленной акклиматизации видов во времени неограничен (Николаев, 1985). В пользу этого свидетельствует факт обнаружения сотрудниками Института биологии внутренних вод (устное сообщение Г. И. Биочино) в Рыбинском водохранилище в пробах 1997 г. еще одного вселенца — моллюска, предположительно дрейссены бугской.

Особенности формирования фауны перифитона в Иваньковском и Горьковском водохранилищах

Иваньковское водохранилище характеризуется высокой степенью зарастаемости его плесов самыми разнообразными водными растениями, на которых развивается богатый зоофитос. Известно несколько работ по фауне зарослей этого водоема, выполненных в 1956—1957 и 1973 годах (Фенюк, 1959; Дьяченко, 1968; Жгарева и др., 1974), содержащие ориентировочные сведения в силу сложности и систематического многообразия зоофитоса. В указанных работах мшанки и губки не отмечались. Фауна этих групп беспозвоночных впервые была исследована нами в начале 80-х годов (Скальская, 1985). На водных растениях обнаружено 8 видов мшанок, среди которых наиболее распространенной оказалась *Plumatella fungosa*, ее встречаемость составляла 70%. К числу редких видов относились *Plumatella casmiana*, *Fredericella sultana* и *Plumatella fruticosa*. Живые колонии мшанок *Cristatella mucedo* отсутствовали и лишь в р. Орше встречались ее статобласты. Губки в этих сборах не отмечены.

Спустя 10 лет в Иваньковском водохранилище произошла смена доминантов среди мшанок, усилилась роль ранее редкого вида *Plumatella casmiana* и впервые была обнаружена мшанка *Paludicella articulata*. Губки по-прежнему встречались крайне редко. Колонии *Spongilla lacustris* обнаруживались лишь в оз. Видогощь. Дальнейшее развитие экосистемы Иваньковского водохранилища сопровождалось усилением роли губок и мшанок в биоте водоема (Скальская, 1998).

Зооперифитон этого водоема ранее не изучался, поэтому наши сборы, проведенные в июле 1991 г. представляют собой первые сведения об этой экологической группировке беспозвоночных. В целом зооперифитон Иваньковского водохранилища представлен тем же комплексом беспозвоночных, что и в Рыбинском (табл. 7). Специфическим компонентом перифитона оказались крупные (до 2 см) бокоплавы р. *Dikerogammarus*, найденные в оз. Видогощь. Несмотря на постоянную связь с водохранилищем рачки не получили в нем широкого распространения.

**Видовой состав зооперифитона водохранилищ Верхней Волги
(по материалам 1980—1990-х гг.)**

Вид	Водохранилище		
	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское
SPONGIA			
<i>Spongilla lacustris</i> L.	+	+	+
<i>S. fragilis</i> Leidy	+	0	+
<i>Ephydatia mülleri</i> (Lieb.)	0	+	+
<i>E. fluviatilis</i> (L.)	0	+	0
HYDROZOA			
<i>Hydra oligactis</i> (Pall.)	0	+	+
<i>H. vulgaris</i> L.	0	+	+
<i>H. sp.</i>	+	0	0
NEMATODA			
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Duj.	0	+	0
<i>Mesodorylaimus flavomaculatus</i> Linst.	0	0	+
<i>Eudorylaimus lindbergi</i> Andr.	0	+	0
<i>Neoactinolaimus dzjubani</i> Gag.	0	+	0
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leyd.)	0	+	+
<i>Mononchoides intermedius</i> Gag.	0	+	0
<i>Monhystera lemani</i> Jug.	0	+	+
<i>Eumonhystera dispar</i> (Bast.)	0	+	+
<i>E. filiformis</i> Bast.	0	+	0
<i>Aphanolaimus viviparus</i> Plot.	0	+	0
<i>Plectus cirratus</i> (Bast.)	+	+	+
<i>P. acuminatus</i> Bast.	0	0	+
<i>Chromadorina bioculata</i> (Sch. in Car.)	0	0	+
<i>Punctodora bioculata</i> (Schul.)	0	0	+
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bast.)	0	+	+
<i>T. helveticus</i> (Hofm.)	+	+	+
<i>Neotobrilus longus</i> (Leyd.)	0	+	0
<i>Mononchus truncatus</i> Bast.	0	0	+
<i>M. aquaticus</i> Coetz.	0	+	0
OLIGOCHAETA			
<i>Aeolosoma</i> sp.	0	+	0
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruit.)	0	+	+
<i>Ch. diastrophus</i> (Gruit.)	0	+	+
<i>Ch. langi</i>	0	0	+
<i>Pristina bilobata</i> (Bret.)	0	+	+

Вид	Водохранилище		
	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское
<i>P. longiseta</i> Ehr.	+	0	+
<i>Homochaeta naidina</i> Bret.	0	0	+
<i>Stylaria lacustris</i> L.	+	+	+
<i>Arcteonais lomondi</i> Mart.	0	0	+
<i>Ripistes parasita</i> O. Schm.	+	+	+
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müll.)	+	+	0
<i>Dero obtusa</i> Udek.	+	+	+
<i>D. digitata</i> (O. F. Müll.)	0	+	0
<i>D. dorsalis</i> Ferr.	0	+	0
<i>Slavina appendiculata</i> Udek.	+	0	0
<i>Aulophorus furcatus</i> Ok.	+	+	+
<i>Vejdovskiiella comata</i> Veid.	0	+	0
<i>Nais barbata</i> Müll.	+	+	+
<i>N. variabilis</i> Piquet.	+	+	+
<i>N. pardalis</i> Piquet.	+	+	+
<i>N. bretscheri</i> Mich.	0	+	+
<i>N. pseudobtusa</i> Piquet.	0	+	+
<i>N. elinquis</i> Müll.	0	+	+
<i>N. behningi</i> Mich.	0	0	+
<i>N. communis</i> Piquet.	+	+	+
<i>Enchytraeus albidus</i> Henl.	0	+	0
HIRUDINEA			
<i>Helobdella stagnalis</i> L.	0	+	0
<i>Hemiclepsis marginata</i> Müll.	0	+	0
<i>Erpobdella octoculata</i> L.	+	+	0
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	0	+	+
EPHEMEROPTERA			
<i>Cloen dipterum</i> L.	+	0	0
<i>Centroptilum</i> sp.	0	0	+
<i>Baetis rhodani</i> Pict.	0	+	0
<i>B. vernus</i> (Curt.)	0	+	+
<i>B. sp.</i>	0	+	0
<i>Heptagenia flava</i> (Rost.)	0	+	+
<i>H. coerulans</i> (Rost.)	0	+	0
<i>H. fuscogrisea</i> (Retz.)	+	0	0
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda)	+	+	0
<i>Caenis macrura</i> Steph.	0	+	0

Вид	Водохранилище		
	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское
<i>C. undosa</i> Tiens.	+	+	0
<i>C. robusta</i> Eat.	+	0	0
TRICHOPTERA			
<i>Agraylea multipunctata</i> Curt.	+	+	+
<i>Oxyethira costalis</i> Curt.	+	+	+
<i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe	0	+	+
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	+	+	+
<i>Ecnomus tenellus</i> Ramb.	+	+	+
<i>Hydropsyche ornatula</i> McLach.	0	+	+
<i>H. guttata</i> Pict.	0	0	+
<i>Athripsodes</i> sp.	0	+	0
<i>Mystacides longicornis</i> L.	0	+	0
CHIRONOMIDAE			
<i>Ablabesmyia lentiginosa</i> Fries.	+	+	0
<i>A. monilis</i> Edw.	0	+	0
<i>Pelopiinae</i> (sp.)	+	+	0
<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holm.)	+	+	+
<i>O. gr. saxicola</i> Kieff.	0	+	0
<i>O. obtexens</i> Br.	0	+	0
<i>Cricotopus gr. silvestris</i>	+	+	+
<i>C. intersectus</i> (Staeg.)	+	+	+
<i>C. latidentatus</i> Tsher.	0	+	+
<i>C. bicinctus</i> (Mg.)	0	+	+
<i>Psectrocladius barbimanus</i> Edw.	0	+	0
<i>P. zetterstedti</i> Brund.	0	+	+
<i>P. pancratovae</i> Achr.	0	+	0
<i>P. fabricus</i> Zelent.	0	+	0
<i>P. sordidellus</i> (Zett.)	0	0	+
<i>P. ventricosus</i> Kieff.	+	+	0
<i>P. delatoris</i> Zel.	0	+	0
<i>P. litophilus</i> Achr.	0	0	+
<i>P. sp.</i>	0	+	0
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.)	+	+	+
<i>Parakiefferiella bathophila</i> K.	0	+	+
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	+	+	+
<i>C. sp.</i>	+	+	0
<i>Thienemanniella flaviforceps</i> Kieff.	0	0	+

Вид	Водохранилище		
	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	0	0	+
<i>Tanytarsus medius</i> Reis. et Fitt.	0	+	0
<i>T. holochlorus</i> Edw.	0	+	+
<i>T. sp.</i>	+	+	+
<i>Stempellina minor</i> Edw.	0	+	0
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palm.	0	+	+
<i>Cryptochironomus defectus</i> Kieff.	0	0	+
<i>Parachironomus biannulatus</i> (Staeg.)	0	+	0
<i>P. pararostratus</i> Harm.	0	+	0
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	+	+	+
<i>G. varipes</i> G.	0	+	+
<i>G. gripekoveni</i> Kieff.	+	+	0
<i>G. mancurianus</i> Edw.	0	+	0
<i>G. viridis</i> Macq.	+	0	0
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	+	+	+
<i>Limnochironomus nervosus</i> Staeg.	+	+	+
<i>Polypedilum convictum</i> Walk.	0	+	0
<i>P. nubeculosum</i> Mg.	+	+	+
<i>Pentapedilum sordens</i> (V. d. Wulp.)	+	+	+
<i>P. exsectum</i> Kieff.	+	+	+
<i>Larva Coleoptera</i> (sp.)	+	+	0
<i>Ceratopogonidae</i> (sp.)	+	+	+
CRUSTACEA			
<i>Sida crystallina</i> O. F. Mull.	+	+	+
<i>Asellus aquaticus</i> L.	0	+	+
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebb.	+	+	+
<i>Dikerogammarus</i> sp.	+	0	0
MOLLUSCA			
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.	+	+	+
<i>Valvata</i> sp.	0	+	0
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	0	+	+
<i>Planorbidae</i> (sp.)	0	+	+
BRYOZOA (TENTACULATA)			
<i>Fredericella sultana</i> Blum.	+	+	+
<i>Hyalinella punctata</i> (Hanc.)	+	+	+
<i>Plumatella fungosa</i> (Pall.)	+	+	+
<i>P. repens</i> (L.)	+	+	+

Вид	Водохранилище		
	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское
<i>P. emarginata</i> Allm.	+	+	+
<i>P. casmiana</i> Oka	+	+	+
<i>P. fruticosa</i> Allm.	+	+	+
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier	0	+	+
<i>Paludicella articulata</i> (Ehr.)	+	+	+

При общем сходстве состава структура зооперифитона в различных заливах и речных участках имела отличительные черты. В сильно зарастающем Корчевском заливе многочисленны личинки хирономид *Cricotopus gr. silvestris*, *Glyptotendipees glaucus*, наидиды — *Nais barbata*, *Stylaria lacustris*, *Ophidonais serpentina* и дрейссена. Довольно обычны личинки ручейников — *Agraylea multipunctata*, *Oxyethira sp.*, личинки поденок — *Caenis robusta*, *C. undosa*, мшанки — *Plumatella repens*, *P. casmiana*. На свежезатопленной древесине численность зооперифитона составила 42,6 тыс. экз./м², биомасса 10,1 г/м², из них на долю молоди дрейссены размером от 0,2 до 1,8 мм приходилось 33,7% численности и 52,4% биомассы.

На ст. Безбородово наряду с личинками хирономид *Cricotopus gr. silvestris*, *Endochironomus albipennis* в большом количестве присутствовали рачки *Sida crystallina*, гидры, дрейссена, в меньшем количестве — мшанки *Plumatella fungosa*, *P. casmiana* и редкие колонии *Paludicella articulata*.

По сравнению с мелководными хорошо прогреваемыми заливами на мелководьях речных участков водохранилища состав зооперифитона беднее, меньше численность личинок хирономид, гидр, сиды, мшанок. На постоянно затопленных субстратах в многолетнем перифитоне доминантом выступала дрейссена. При сравнительно низкой общей численности — 18,1 тыс. экз./м², биомасса составляла 1924,2 г/м², на долю моллюсков приходилось 48,5% численности и 99,9% биомассы. Моллюски имели размеры от 2,8 до 26,0 мм, в среднем 11,7 мм. Здесь же обитали немногочисленные личинки поденок, но другие виды, чем в заливах — *Heptagenia fuscogrisea* и *Ephemerella ignita*.

В отличие от Рыбинского водохранилища в Иваньковском освоение дрейссеной различных биотопов шло крайне медленно. После образования водоема в 1937 г. этот моллюск в нем отсутствовал. Первые его поселения стали встречаться кое-где на илистых грунтах в 1953—1956 гг. и долгое время дрейссена была редким компонентом донных сообществ (Иваньковское водохранилище и его жизнь, 1978). В начале 70-х годов зона обитания дрейссены совпадала с областью распространения подогретых вод Конаковской ГРЭС и располагалась в нижней части Волжского и Иваньковского плесов, но отсутствовала в Шошинском не только на илистых, но и плотных грунтах (Коргина, 1978).

Постепенно встречаемость моллюсков возрастала. К 90-м годам дрейссена заселила Шошинский плес. В июле 1991 г. в районе Безбородово стебли горца земноводного были плотно заселены ее молодью размером от 0,3 до 2,7 мм при средней величине 1,0 мм. Обильные поселения моллюсков

отмечались в оз. Видогощь, а в многолетних обрастаниях древесины на ст. Горохово численность дрейссены составляла 8,8 тыс. экз./м², биомасса — 1,9 кг/м². Ее размерный диапазон был равен 2,7—26,0 мм при среднем значении 11,6 мм. В Волжском плесе вблизи г. Твери в обрастаниях приустьевых участков сильно загрязненной р. Перемерки дрейссена отсутствовала. Она не обнаружена на затопленной древесине и плотных зарослях макрофитов в Мошковичском заливе — зоне непосредственного поступления подогретых вод Конаковской ГРЭС при температуре воды 28 °С. За пределами этой зоны в Корчевском заливе с температурой воды 22 °С поселения моллюсков на древесине достигали численности 14,4 тыс. экз./м², биомассы — 5,2 г/м². Осевшие сеголетки имели размеры от 0,2 до 1,8 мм при средней величине 0,6 мм — несколько меньшей, чем в Шошинском плесе. С момента расселения дрейссены в водохранилище численность ее личинок в планктоне, вначале незначительная, возросла в 70-х годах до 100—300 тыс. экз./м³ (Столбунова, 1976), а в 90-х годах — до 1,5 млн. экз./м³ (устное сообщение В. Н. Столбуновой). Эти данные свидетельствуют о биологической активности моллюсков и возрастании ее роли на локальных участках.

Первые сведения о зооперифитоне Горьковского водохранилища относятся к началу 60-х годов и содержатся в работах В. П. Луферова (1966), Е. Б. Бугаевой и др. (1967). В 70—80-х годах в связи со строительством Костромской ГРЭС зооперифитон изучался нами с целью выяснения влияния сбрасываемых ею подогретых вод на биоту водоема (Скальская, 1974, 1976а, б, 1989).

Формирование фауны обрастаний Горьковского водохранилища проходило под влиянием собственных притоков, а также Рыбинского водохранилища, созданного гораздо раньше. В первые годы после создания водоема в обрастаниях затопленных лесов, площади которых были не столь велики, как в Рыбинском водохранилище, обнаружено 57 форм, в их числе — олигохеты, пиявки, брюхоногие моллюски, ракообразные, личинки поденок, ручейников, двукрылых, сирфид (Луферов, 1966). Мшанки и губки в этот период еще отсутствовали. Особенностью состава фауны обрастаний было обнаружение немногочисленных особей каспийских бокоплавов *Pontogammarus obesus* (Sars) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.). Интродукция байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* в 1962—1965 гг. привела к активному расселению этих рачков по всему водохранилищу (Волков и др., 1977), а затем вверх и вниз по Волге. Однако сведения о судьбе каспийских бокоплавов в водохранилище отсутствуют. По устному сообщению А. И. Баканова бокоплавы *Dikerogammarus haemobaphes* в настоящее время встречаются в водохранилище, иногда вместе с интродуцированным здесь байкальским бокоплавом *Gmelinoides fasciatus*.

В первые годы после образования водохранилища основную часть фауны затопленных лесов составляли личинки хирономид, обычные для этих субстратов виды — *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Cricotopus gr. silvestris*, но ярко выраженного этапа доминирования личинок р. *Glyptotendipes*, отмеченного для Рыбинского водохранилища, здесь не наблюдалось, что, вероятно, связано с разной длительностью существования этих водоемов. В августе 1961 г. на этих субстратах средняя численность и биомасса беспозвоночных составила соответственно 1,5 тыс. экз./м²

и $5,8 \text{ г/м}^2$ (Луферов, 1966). По численности доминировали личинки хирономид, а по биомассе почти в равной мере личинки хирономид и моллюски без дрейссены. При сравнительной бедности фауны отмечались более высокие, чем в Рыбинском водохранилище, величины численности и биомассы, что по мнению В. П. Луферова, связано с незначительностью площадей затопленных лесов и повышенной концентрацией обрастателей на них. В этот период в прибрежье водохранилища дрейссена в обрастаниях затопленных лесов еще отсутствовала, хотя к 1964 г. на речном участке в районе будущего строительства Костромской ГРЭС численность ее велигеров в планктоне достигала 132,0 тыс. экз./м³ (Бугаева и др., 1967), но основная их масса приносилась из вышележащих участков. Собственные популяции моллюсков были еще малочисленны. В последующий период ее роль в обрастаниях быстро возрастала. К 1976 г. за 7 лет работы Костромской тепловой электростанции ее трубопроводы сильно обросли крупной дрейссеной размером от 10 до 28 мм, толщина их поселений достигала 5—8 см. Численность моллюсков составляла 15,6—20,4 тыс. экз./м², биомасса — $17,1 \text{ кг/м}^2$ (Елагина и др., 1978). Одновременно происходило расширение видового состава обрастателей и усиление их роли в биоте водоема.

В 70-х годах на речном участке водохранилища вблизи Костромской ГРЭС в обрастаниях на древесных субстратах отмечали довольно высокое разнообразие фауны. Без учета мелких ракообразных, зарегистрировано 74 вида и форм мейо- и макробеспозвоночных (Скальская, 1982). Дальнейшие исследования расширили этот список за счет мшанок и губок (табл. 7). Многочисленны колонии мшанок в реках Шохте, Ячменке, Шаче. В крупных притоках водохранилища — реках Желвате, Немде, Унже, Елнати мшанок меньше. Здесь преимущественное развитие в перифитоне получали губки — *Ephydatia mulleri* и *Spongilla fragilis* (Скальская, 1987).

Интенсивность процессов обрастания по сравнению с предыдущем периодом значительно возросла. Летом при кратковременной (3—4 недели) экспозиции древесных субстратов в водозаборном канале Костромской ГРЭС с естественным температурным режимом численность беспозвоночных составляла 19,2 тыс. экз./м², биомасса — $6,6 \text{ г/м}^2$, по численности доминировала молодь дрейссены (42,8%), олигохеты (32,0%), а по биомассе — личинки ручейников (48,2%). При экспозиции субстратов более 2 месяцев эти показатели увеличивались в несколько раз, численность обрастателей оказалась равной 76,3 тыс. экз./м², биомасса — $15,3 \text{ г/м}^2$. Преобладали мелкие олигохеты р. *Nais* и молодь дрейссены, количество последних увеличивалось за счет продолжавшегося оседания личинок.

Таким образом, фауна обрастателей водохранилищ Верхней Волги в настоящее время сформирована и в общих чертах сходна по составу. При общем сходстве видового состава на локальных биотопах структура зооценозов весьма мозаична, что служит отражением неоднородности среды, особенностей хода биологических циклов обрастателей, сложности и многогранности сукцессионных процессов.

ГЛАВА IV

Особенности биологии и экологии обростателей

Вариации сроков размножения дрейссены и размерной структуры ее сеголетков в Рыбинском водохранилище

Дрейссена — один из наиболее изученных гидробионтов внутренних водоемов. Ей посвящен обширный объем публикаций, насчитывающий тысячи наименований (Лиманова, 1964; Дрейссена, 1994). Она населяет различные водоемы и быстро расселяется за счет планктонных личинок — велигеров. В Европе дрейссена широко распространена как в пресных, так и в солоноватых водоемах и характеризуется большой изменчивостью формы, размера, веса, продолжительности жизни (Станьчиковская, 1977). За последние 60 лет она заселила более 100 водоемов Белоруссии, в результате чего происходила перестройка всей экосистемы озер (Ляхнович и др., 1988; Каратаев и др., 1991). Высокая экологическая пластичность дрейссены предполагает дальнейшее расширение ее ареала, в том числе появление в водоемах Западной Сибири (Шкорбатов, 1981). Целенаправленное или стихийное расселение дрейссены по водоемам разных географических зон должно быть в центре внимания экологов, чтобы предупредить возможный вред аборигенной фауне и изменение естественного процесса функционирования экосистем в нежелательном направлении.

Широкие биологические и экологические возможности экспансии вида позволяют дрейссене занимать лидирующее положение в различных биотопических группировках — планктоне, бентосе, перифитоне. В период размножения численность ее личинок достигала сотен тысяч — нескольких миллионов экземпляров на 1 м^3 , т. е. подавляющую часть всего зоопланктона (Качанова, 1962; Кирпиченко, 1963; Кирпиченко и др., 1976; Бугаева и др., 1967; Волков и др., 1982). В бентосе и перифитоне различных водоемов доля биомассы дрейссены в отдельных биотопах нередко составляла основную часть общих показателей (Ляхнович и др., 1981; Протасов и др., 1983; Скальская, 1985). В днепровских водохранилищах ее биомасса в течение одного года в среднем оказывалась равной $3\text{—}4\text{ кг/м}^2$, при максимальной величине 8 кг/м^2 (Дыга и др., 1975). Плотные поселения моллюсков образуются на гидросооружениях.

В волжских водохранилищах дрейссена занимает все доступные ей субстраты — камни, затопленную древесину, макрофиты, антропогенные сооружения, поселяется на поверхности тела крупных беспозвоночных.

На слабозаиленных грунтах зон постоянного затопления водохранилищ образует свободные друзы. Статус доминанта дрейссены обеспечивается высокими темпами воспроизводства ее численности несмотря на вариабельность условий в различных водоемах.

В разных географических зонах, а также в одном и том же водоеме календарные сроки размножения дрейссены не совпадали, поскольку длительность эмбрионального развития моллюсков связана с температурой. В целом для гастропод и двустворчатых моллюсков оптимальная температура для развития эмбрионов лежит в пределах $15-25^{\circ}\text{C}$ (Алимов и др., 1983). В южных регионах — дельте Волги, северном Каспии, водохранилищах Днепра, каналах Украины размножение дрейссены начинается в апреле — мае при температуре воды $12-16^{\circ}\text{C}$ и прекращается в октябре — ноябре при падении температуры до $10-13^{\circ}\text{C}$ (Дыга, 1965; Шевцова, 1968; Львова и др., 1987; Львова, 1988). Массовое появление велигеров в планктоне канала Днепр — Кривой Рог, Цимлянском водохранилище происходит трижды — в июле, августе и начале сентября. В водоемах умеренной зоны численность велигеров в планктоне имеет два пика — в июле и августе (Качанова, 1962, 1965; Бугаева и др., 1967; Кирпиченко, 1971; Шальчюте, 1988).

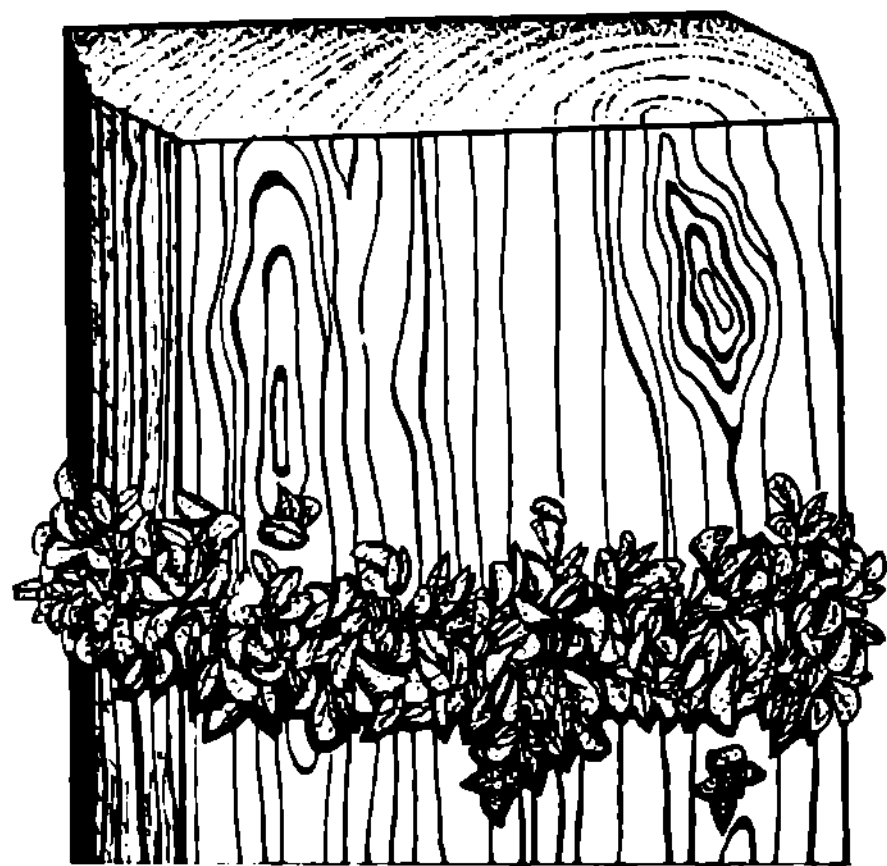


Рис. 3. Скопления моллюсков на древесных субстратах у дна

В Рыбинском водохранилище впервые наблюдения за темпами воспроизводства численности дрейссены проведены нами в период 1977—1982 гг. с помощью метода искусственных субстратов, что позволило выявить возможные варианты этого процесса, а также проследить сезонные изменения размерной структуры сеголетков дрейссены.

На стадии оседающего велигера дрейссена заселяла все доступные субстраты, но в последующий период происходило перераспределение моллюсков, миграции в наиболее оптимальные для жизнедеятельности микро-

биотопы. На забитых в грунт деревянных брусках моллюски образовывали многочисленные скопления в придонных слоях (рис. 3). В 1977 г. при довольно сильном прогреве водоема в течение вегетационного периода заселение древесных субстратов молодью началось в конце июня, но сроки массового оседания в закрытом и открытом побережье водохранилища не совпадали, вследствие неодинакового прогрева воды (табл. 8).

Сезонные изменения численности (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в перифитоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1977 г.
(древесные субстраты, придонный горизонт)

Размеры, мм	Закрытое побережье, дата наблюдений										Открытое побережье, дата наблюдений																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																												
	VI	VII					VIII					IX	VI	VII					VIII					IX																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																															
		12	19	27	4	16	22	31	21	29	13			19	26	3	15	23	29																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
	30																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																						

Открытая акватория прогревалась медленнее, поэтому размножение моллюсков начиналось позже, чем на защищенных участках, но с большей интенсивностью и четко выраженными двумя пиками численности поствелигеров — в первой половине июля и в конце июля—начале августа. В этот период численность только что осевших моллюсков размером 0,2—0,3 мм резко возрастала. В дальнейшем новых пополнений не отмечалось, но рост моллюсков продолжался еще и в сентябре, пока температура воды не опускалась ниже 11,0°С, при которой по данным М. Я. Кирпиченко (1971) не прекращается рост и развитие моллюсков.

В закрытом прибрежье оседание поствелигеров проходило менее активно, без резких подъемов, в результате численность сеголетков оказалась ниже, чем в открытой акватории. В начале августа за счет несколько более ранних сроков размножения моллюсков сеголетки здесь оказались крупнее, чем в открытом прибрежье (табл. 9).

Таблица 9

Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в обрастаниях на древесных субстратах на разных горизонтах (экспозиция субстратов с 25. V по 4. VIII 1977 г.)

Размеры, мм	Закрытое прибрежье			Открытое прибрежье		
	верх. гор.	придон. гор.	в скоплениях над грунтом	верх. гор.	придон. гор.	в скоплениях над грунтом
0,2	0,3	ед.	0	0	10,4	4,2
0,3	0,3	0,7	0	0,3	28,9	6,3
0,4—0,5	0,6	0,5	0,1	0,4	6,3	2,5
0,6—0,7	1,0	0,3	0,2	0,1	1,9	1,7
0,8—0,9	0,4	0,4	0,1	0,1	1,2	4,5
1,0—2,9	1,2	0,2	3,2	0,7	1,7	41,8
3,0—4,9	0,2	0	21,5	ед.	0	2,6
5,0—6,9	0	0	3,3	0	0	0,7
7,0—8,9	0	0	0,4	0	0	0

В отличие от вертикально установленных брусьев, на которых моллюски за счет активных миграций могли образовывать локальные скопления, на предметных стеклах возможности перемещения ограничены, поэтому на них мы могли проследить не только сроки оседания молоди, но и изменения размерной структуры сеголетков в течение всего вегетационного периода. Эти характеристики в разные годы оказались весьма переменными.

Вегетационный период 1978 г. был довольно прохладным и дождливым, что отрицательно сказалось на активности размножения дрейссены. Заселение субстратов молодью моллюсков в закрытом прибрежье началось во второй половине июля (табл. 10). Осенью численность и биомасса сеголетков оказались невысокими, однако средний размер составил более 5,0 мм — типичную для этой зоны величину.

Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в обрастаниях на стеклах в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1978 г.

Размеры, мм	Дата наблюдений				
	11. VII	21. VII	14. VIII	23. VIII	26. X
0,2	0	0,2	0	0,2	0
0,3	0	1,1	0,2	0	0
0,4—0,5	0	2,5	1,1	0	0
0,6—0,7	0	3,2	0,8	0	0
0,8—0,9	0	0,3	2,0	0,9	0
1,0—2,9	0	0	19,9	15,3	2,4
3,0—4,9	0	0	0,6	5,9	6,3
5,0—6,9	0	0	0	0	6,8
7,0—8,9	0	0	0	0	4,2

В 1979 г. водоем прогревался медленно и сравнительно слабо, что несомненно сдерживало процесс размножения дрейссены. Массовое оседание молоди началось поздно — в конце августа, хотя первые оседающие поствелигеры появились на субстратах в середине июля (табл. 11). На протяжении сентября заметных изменений численности моллюсков не отмечалось, но рост продолжался, так как температура воды была еще довольно высокой 10,6—15,0° С. Вследствие поздних сроков оседания на субстраты поствелигеров, моллюски не успели вырасти и поэтому в конце сентября их средний размер оказался равным всего лишь 1,25 мм, минимальным за весь период наблюдений, соответственно биомасса оказалась также очень низкой.

Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в обрастаниях на стеклах в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1979 г.

Размеры, мм	Дата наблюдений								
	VII			VIII			IX		
	4	13	27	3	16	29	7	13	20
0,2	0	0,3	0	1,2	9,4	1,2	1,5	0,8	1,7
0,3	0	0,6	1,5	3,1	4,8	13,7	4,8	3,2	1,5
0,4—0,5	0	0	1,8	4,3	1,5	30,8	5,2	5,1	3,2
0,6—0,7	0	0	0	5,4	2,2	20,2	16,5	9,8	7,1
0,8—0,9	0	0,2	0	0,5	1,2	5,4	20,0	12,5	9,1
1,0—2,9	0	0	0	0	4,7	1,8	27,2	39,5	50,4
3,0—4,9	0	0	0	0	0	0,2	1,1	0,4	2,5

Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в обрастаниях на стеклах в закрытом прибрежье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1980 г.

Размеры, мм	Дата наблюдений																
	VI	VII					VIII					IX					X
		2	11	17	2	1	14	2	2	1	22	29					
	23																
0,2	0	1,7	0,4	0	0	0,3	4,2	0	0	0	0,2	0	0	0	0,2	0	0
0,3	0	11,6	4,2	0,6	0,2	0,2	5,2	0,2	0	0,2	0	0	0	0	0	0	0
0,4—0,5	0	2,8	2,3	1,4	2,6	0	0	0	1,8	1,2	0	0	0	0	0	0	0,2
0,6—0,7	0	0,5	8,9	2,0	2,6	0	1,2	0	2,9	1,4	0	0,2	0	0	0,2	0	0
0,8—0,9	0	0	1,1	1,2	2,2	1,4	1,2	0	2,2	3,1	0	0,2	0	0	0,2	0	0
1,0—2,9	0	0	0,5	0,3	4,6	13,6	8,5	5,8	7,2	5,9	13,9	12,2	5,9	12,2	5,9	8,6	8,6
3,0—4,9	0	0	0	0	0	0,2	0,2	5,8	3,6	2,4	1,3	5,7	2,9	5,7	2,9	7,2	7,2
5,0—6,9	0	0	0	0	0	0	0,2	1,5	2,5	2,2	3,4	2,9	2,2	2,9	1,2	1,4	1,4
7,0—8,9	0	0	0	0	0	0	0	0,3	2,2	2,0	5,7	3,8	2,0	3,8	3,4	2,6	2,6
9,0—10,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,5	1,2	0	1,2	3,7	4,3	4,3
11,0—12,9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,5	0	0,5	0,5	0,8	0,8
13,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0

На протяжении вегетационного периода 1980 г. отмечалось чередование теплых и холодных периодов. Наиболее высокая температура отмечена в июне, когда моллюски начинали нереститься. Заселение субстратов молодью началось в начале июля, второй подъем численности поствелигеров произошел через месяц, после чего оседание почти прекратилось, но рост моллюсков продолжался до конца сентября (табл. 12). Численность сеголетков осенью оказалась значительно ниже, а средний размер был в несколько раз выше, чем в 1979 г.

По уровню прогрева водоема 1981 г. оказался наиболее благоприятным для дрейссены. В результате раннего и довольно сильного прогрева водоема в закрытом прибрежье наблюдалось чрезвычайно активное размножение дрейссены с тремя пиками численности поствелигеров — в начале и конце июля и в начале второй декады августа (табл. 13).

Таблица 13

Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в обрастаниях на стеклах в закрытом прибрежье Волжского плесе Рыбинского водохранилища в 1981 г.

Размеры, мм	Дата наблюдений									
	VI	VII			VIII			IX		
	29	6	13	27	5	11	20	14	21	28
0,2	ед.	38,0	0,2	30,5	0	0	0	0	0	0
0,3	0	35,4	2,2	55,3	0,6	10,3	0,2	0	0	0,3
0,4—0,5	0	16,3	8,8	10,3	5,4	29,7	0,3	0	0	0,2
0,6—0,7	0	0,5	27,7	12,3	9,1	9,1	1,4	0	0	0
0,8—0,9	0	0,2	15,6	6,9	7,4	12,3	4,6	0	0	0
1,0—2,9	0	0	2,5	14,6	12,6	77,5	73,8	16,7	2,1	2,5
3,0—4,9	0	0	0	0,2	3,4	7,1	32,7	31,3	7,4	6,7
5,0—6,9	0	0	0	0	0	1,8	28,5	16,0	5,8	5,7
7,0—8,9	0	0	0	0	0	0	10,6	8,9	6,0	6,5
9,0—10,9	0	0	0	0	0	0	0	3,4	3,1	2,3
11,0—12,9	0	0	0	0	0	0	0	1,7	0,2	0,5

В открытом прибрежье вследствие медленного прогрева огромных водных масс массовое оседание личинок моллюсков на субстраты проходило несколько позже, но не менее активно, чем на защищенных участках (табл. 14). В обеих зонах численность молоди сильно колебалась не только за счет новых пополнений, но и как результат частичного смыва ветровым волнением непрочно прикрепившихся предбиссусом поствелигеров. Осенью численность сеголетков на единицу площади закономерно снижалась по мере увеличения индивидуальных размеров особей. В закрытом прибрежье в сентябре оседание моллюсков не происходило, а во второй половине месяца прекратился и рост. Средний размер моллюсков составил максимальную за наблюдаемый период величину — 6,0 мм и, следовательно, биомасса оказалась высокой.

Таблица 14

**Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в обрастаниях
на стеклах в открытом побережье Волжского плеса
Рыбинского водохранилища в 1981 г.**

Размеры, мм	Дата наблюдений						
	VI	VII			VIII		
	29	6	13	20	3	11	19
0,2	0,6	0,5	16,0	5,2	0	1,2	0
0,3	0,8	1,2	6,0	46,4	12,9	2,9	0,6
0,4—0,5	0	0	5,5	131,7	14,2	10,6	0,9
0,6—0,7	0	0	0,9	20,2	3,8	25,6	4,6
0,8—0,9	0	0	0,6	6,3	3,2	22,2	5,5
1,0—2,9	0	0	0	1,9	10,8	103,6	42,9
3,0—4,9	0	0	0	0	0	19,2	27,0
5,0—6,9	0	0	0	0	0	1,5	4,3
7,0—8,9	0	0	0	0	0	0	0,5
9,0—10,9	0	0	0	0	0	0	0
11,0—12,9	0	0	0	0	0	0	0

В 1982 г. активное оседание поствелигеров происходило в типичные для водоемов умеренной зоны сроки — в середине июля и первой декаде августа (табл. 15). Как правило, в сентябре оседания поствелигеров не было, но рост моллюсков продолжался до конца месяца.

Таблица 15

**Численность (тыс. экз./м²) сеголетков дрейссены в обрастаниях на стеклах
в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища
в 1982 г.**

Размеры, мм	Дата наблюдений					
	8. VII	16. VII	2. VIII	9. VIII	14. IX	28. IX
0,2	0	24,6	0	1,5	0	0
0,3	0	21,6	0,3	5,5	0,3	0
0,4—0,5	0	8,3	0	4,2	0,5	0,5
0,6—0,7	0	0,5	0,6	1,1	1,5	0
0,8—0,9	0	0	2,5	0,3	1,2	0
1,0—2,9	0	0	13,1	28,2	10,4	5,7
3,0—4,9	0	0	0,1	2,6	6,8	6,5
5,0—6,9	0	0	0	0	12,9	15,1
7,0—8,9	0	0	0	0	9,4	13,7
9,0—10,9	0	0	0	0	0,2	1,5

Неустойчивый ритм воспроизводства численности дрейссены отражает общую биологическую закономерность связи темпов размножения с температурой на краях ареалов видов. На размерную структуру сеголетков дрейссены осенью большое влияние оказывает продолжительность теплого периода, при котором не прекращается рост моллюсков. В центре ареала дрейссены регулятором ее обилия выступали иные факторы. В северном Каспии численность дрейссены и пространственное распределение определялись главным образом режимом солености. При увеличении солености выше 10 промилль роль дрейссены в водоеме резко сокращалась (Осадчих, 1988). Нерест дрейссены в дельте Волги и северном Каспии проходил с мая по сентябрь, причем удлинение сезона размножения у моллюсков достигалось тем, что уже во второй половине лета в этом процессе участвовали созревшие сеголетки (Львова и др., 1987).

В Рыбинском водохранилище даже в годы наиболее благоприятные для размножения и роста моллюсков к осени средний размер сеголетков не превышал 6,1 мм (табл. 16). Заведомо половозрелые особи размером более 10,0 мм составляли около 10% численности всей молодежи, но и они вследствие осеннего охлаждения воды не размножались. Участвовать в этом процессе они могли только следующей весной в случае успешной зимовки.

Таблица 16

Численность (тыс. экз./м²) размерных групп сеголетков дрейссены в перифитоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1978—1982 гг. (на 1 октября)

Размеры, мм Годы	0,2—0,9	1,0—2,9	3,0—4,9	5,0—5,9	6,0—6,9	7,0—7,9	8,0—8,9	9,0—9,9	10,0 и >	Средний разм., мм
1978	0	1,4	3,7	2,3	1,7	1,8	0,6	0	0	5,3
					35,6%					
1979	22,9	50,3	2,3	0	0	0	0	0	0	1,3
					0					
1980	0,15	8,5	7,1	1,4	0,6	1,1	1,54	2,5	2,6	5,0
					31,8%					
1981	0,45	2,5	6,6	1,8	2,3	4,2	2,3	0,6	2,2	6,0
					50,5%					
1982	0,46	5,5	6,3	5,9	9,4	8,0	5,7	1,5	0,45	5,4
					58,0%					

П р и м е ч а н и е: чертой обозначен размерный диапазон моллюсков от начала полового созревания до половозрелости.

При поздних сроках размножения дрейссены, как это наблюдалось в 1979 г., сокращался период интенсивного роста для молоди и все сеголетки осенью оказывались неполовозрелыми. Следовательно, эта часть популяции моллюсков после зимовки в размножении не участвовала. Особенности темпов размножения и роста моллюсков находили отражение в структуре многолетних популяций дрейссены, несущих основную нагрузку по воспроизводству ее численности. Размерная и возрастная структура популяций моллюсков в общих чертах отражает условия ее обитания, но эти характеристики весьма динамичны.

В результате многолетних исследований на озерах Западной Европы показано, что трофические условия — основная причина изменчивости размеров и веса дрейссены (Станьчиковская, 1977). В том случае, когда пища не являлась лимитирующим фактором, многие другие причины могли ограничивать ее рост и развитие — недостаток кальция (Sprung, 1987), повышенная мутность, загрязнение воды (Кирпиченко, 1965).

В Рыбинском водохранилище наиболее благоприятные условия для моллюсков складывались в закрытом прибрежье. Плотные популяции дрейссены обнаружены на затопленной древесине в реках Ухре, Сыроверке, Сити, Ламе, Шуморовке, Малиновских ручьях. В июле 1991 г. на северном участке водохранилища выше г. Череповца у острова Южок и на юго-востоке в р. Ухре размерная структура популяций дрейссены имела сходные характеристики. Средние размеры моллюсков соответственно были равны 18,8 и 18,2 мм. Максимальный размер дрейссены, обитаемой в перифитоне, составил 30,0 мм и лишь в реке Мологе найдены разреженные поселения особей размером до 33 мм. В это же время в Иваньковском водохранилище на станции Горохово (речной участок) основную часть популяции дрейссены составляли особи меньших размеров при средней величине 11,7 мм.

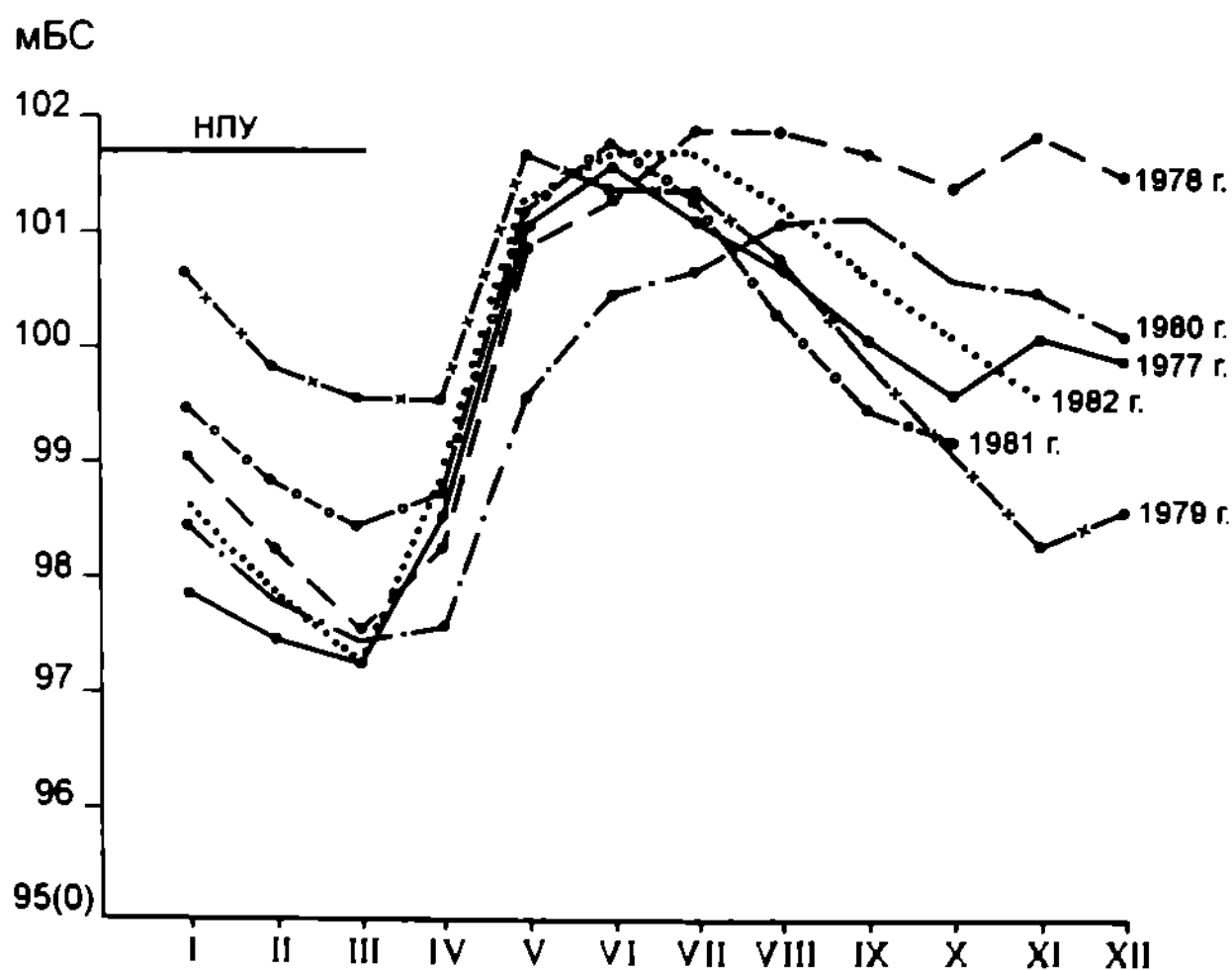


Рис. 4. Уровни воды в Рыбинском водохранилище в 1977—1982 гг.

Самые крупные моллюски не превышали 26 мм. Эти величины значительно меньше, чем в водохранилищах Украины — Запорожском и Днепродзержинском, где дрейссена достигала размеров 39—40 мм. (Дыга и др., 1975).

Огромное влияние на жизнь волжских водохранилищ оказывает уровень воды. С ним связаны гидрохимические, гидрологические характеристики, а также условия зимовки и воспроизводства численности популяций гидробионтов, в том числе и дрейссены. В период снижения уровня воды погибали прибрежные популяции моллюсков, что несомненно отражалось на последующих темпах воспроизводства их численности.

Основные популяции дрейссены Рыбинского водохранилища обитают в зоне постоянного затопления открытой акватории. Разнообразные локальные популяции живут в притоках водохранилища. Связь между этими территориально разобщенными популяциями осуществлялась ежегодно в период размножения моллюсков. Велигеры дрейссены разносились по всей акватории водохранилища в направлении, соответствующем изменению уровня воды. На протяжении 1977—1982 гг. в июле—августе в большинстве случаев уровень воды в водохранилище падал (рис. 4). Это способствовало выносу велигеров из притоков в открытую акваторию. При увеличении уровня воды в этот период, что происходит реже, наоборот, велигеры из открытой акватории попадали в притоки (рис. 5). Таким путем осуществляется связь между популяциями моллюсков открытой акватории и закрытого побережья, что несомненно, способствует образованию полиморфизма дрейссены даже в пределах одного водоема.

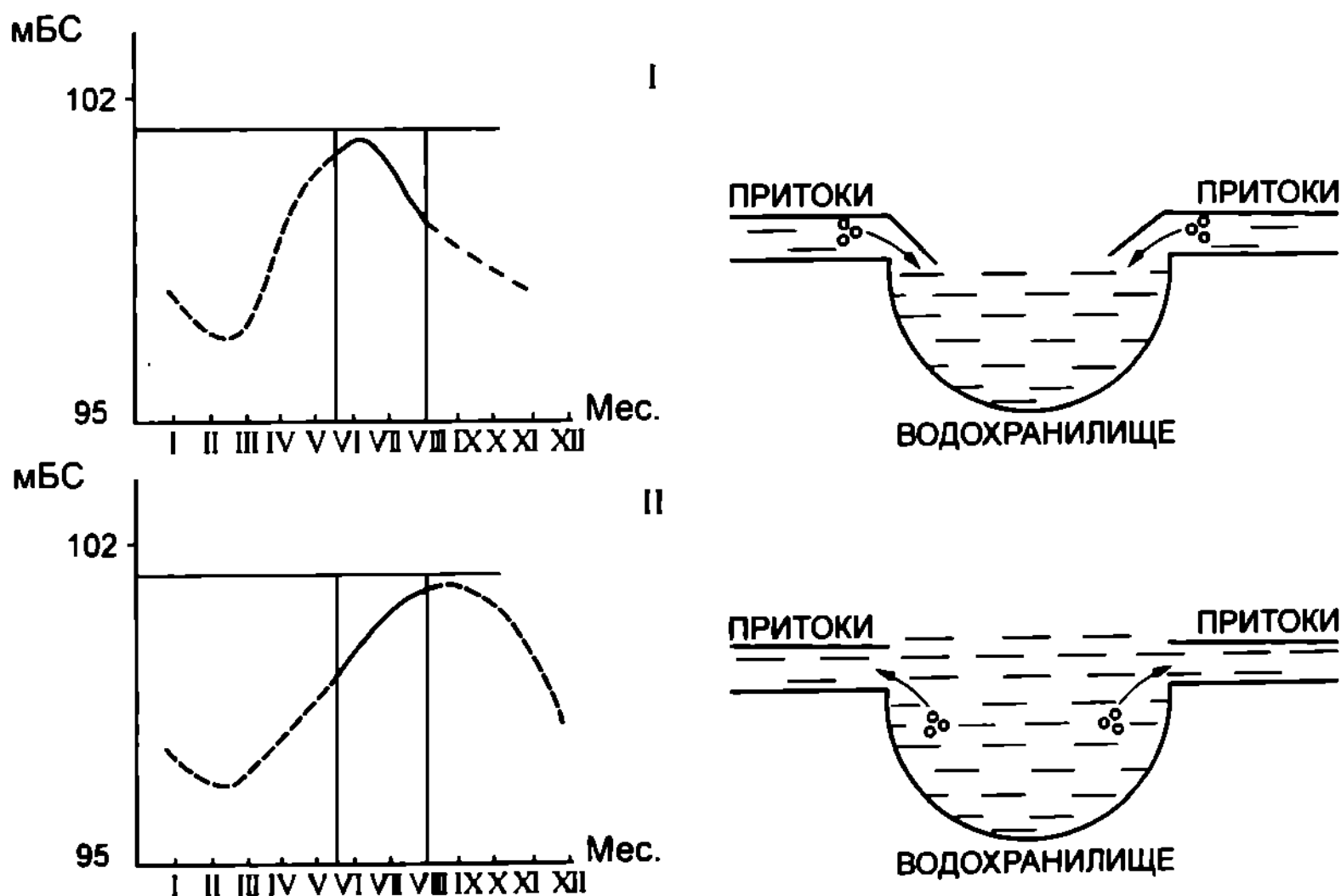


Рис. 5. Схема связей между популяциями дрейссены открытой акватории водохранилища и его притоков в период размножения моллюсков в зависимости от уровней воды в июле—августе (I — при понижении уровня; II — при повышении уровня)

В системе волжских водохранилищ подобный обмен наследственной информацией идет в направлении с верховьев Волги к Каспию. Постоянное обновление генофонда дрейссены способствует повышению ее жизнестойкости и процветанию на биотопах, не подвергающихся прямому антропогенному воздействию.

Сезонные и межгодовые изменения интенсивности обрастания субстратов личинками хирономид

До появления дрейссены в обрастаниях затопленных лесов водохранилищ Верхней Волги процветающей группой беспозвоночных были личинки хирономид. В Рыбинском водохранилище обильно развивались крупные личинки р. *Glyptotendipes*. Вторжение дрейссены в водоем, по-видимому, создавало некоторую временную напряженность в распределении пищевых ресурсов. Роль личинок хирономид стала снижаться. По данным В. П. Луферова (1963) в обрастаниях затопленной древесины в конце 50-х годов средняя численность личинок не превышала 5,0 тыс. экз./м², биомасса — 0,7 г/м². В последующий период доля личинок хирономид в перифитоне водохранилища стала увеличиваться, что отражало, по всей вероятности, общую тенденцию возрастания уровня трофности водоема. По нашим данным в конце 70-х годов в закрытом побережье средняя за сезон численность личинок на древесных субстратах составила 53,7 тыс. экз./м², биомасса — 13,8 г/м² (табл. 17), в открытой акватории соответственно — 12,1 тыс. экз./м² и 5,7 г/м² (табл. 18).

Таблица 17

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид на древесных субстратах в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1977 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Верхний горизонт				Придонный горизонт			
			в том числе лич. I возр.				в том числе лич. I возр.	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
33(12.V—14.VI)	20,6	1,0	13,1	0,18	—	—	—	—
49(12.V—30.VI)	42,6	9,3	1,1	0,02	42,2	13,8	5,4	0,12
68(12.V—19.VII)	36,4	3,1	15,2	0,34	49,8	11,2	27,4	0,63
76(12.V—27.VII)	35,6	7,4	12,2	0,30	58,1	16,9	26,3	0,66
84(12.V—4.VIII)	41,3	8,0	13,9	0,33	122,9	19,3	51,5	1,33
96(12.V—16.VIII)	43,0	8,5	16,6	0,40	76,0	15,3	25,3	0,68
102(12.V—22.VIII)	57,5	28,2	10,4	0,27	66,0	17,2	22,1	0,65
111(12.V—31.VIII)	38,2	15,6	4,0	0,12	32,6	11,4	6,6	0,17
124(12.V—13.IX)	45,8	26,3	3,1	0,08	—	—	—	—
129(12.V—19.IX)	—	—	—	—	—	—	—	—
137(12.V—26.IX)	73,8	18,7	6,1	0,5	—	—	—	—
Средние за сезон	43,5	12,6	9,6	0,25	63,9	15,0	23,5	0,62

Средние по станции: числ. — 53,7; биом. — 13,8.

**Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид
на древесных субстратах в открытом побережье Волжского плеса
Рыбинского водохранилища в 1977 г.**

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Верхний горизонт				Придонный горизонт			
			в том числе лич. I возр.				в том числе лич. I возр.	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
33(12.V—14.VI)	7,5	1,8	ед.		—	—	—	—
49(12.V—30.VI)	10,6	3,9	ед.		16,0	3,3	ед.	
68(12.V—19.VII)	13,6	3,8	ед.		12,1	2,8	1,3	0,03
76(12.V—27.VII)	5,0	1,0	0,6	0,01	1,4	0,2	0,4	0,01
84(12.V—4.VIII)	10,6	3,2	1,3	0,03	7,3	2,1	2,0	0,05
96(12.V—16.VIII)	9,9	3,9	0,8	0,02	10,0	3,4	0,6	0,02
102(12.V—22.VIII)	7,4	4,2	0,3	0,01	11,4	4,3	0,5	0,02
111(12.V—31.VIII)	26,0	12,8	0,1	0,004	7,6	6,8	0,1	0,003
124(12.V—13.IX)	14,6	16,0	0,4	0,01	21,7	16,4	1,0	0,03
129(12.V—19.IX)	29,0	14,4	0,2	0,01	—		—	—
137(12.V—26.IX)	—	—	—	—	—		—	—
Средние за сезон	13,4	6,5	0,4	0,01	10,9	4,9	0,7	0,02

Средние по станции: числ. — 12,1; биом. — 5,7.

При общем сохранении набора видов доминирующего комплекса в открытой акватории происходило усиление роли мелких личинок хирономид р. *Cricotopus*, среди которых высокой эврибионтностью отличались личинки *Cricotopus intersectus*. Наиболее благоприятными для осуществления биологических циклов хирономид оказывались мелководные, хорошо прогреваемые и защищенные от сильных ветров участки закрытого побережья, где высокие темпы воспроизводства численности личинок особенно наглядно видно по численности личинок хирономид первого возраста. Аналогичная ситуация складывалась и в Волгоградском водохранилище, где численность и биомасса зооперифитона, в котором преобладали личинки хирономид, в открытом побережье в 3—4 раза было ниже, чем в защищенных от ветров закрытых участках (Кондратьев и др., 1981). Для хирономид чрезвычайно важна не только степень прогрева водоема, защищенность от ветров, но и уровень воды в нем, от которого зависит концентрация личинок в толще воды и в обрастаниях.

Многолетние материалы полученные с помощью метода искусственных субстратов хорошо иллюстрируют особенности воспроизводства численности личинок хирономид в разные годы. На предметных стеклах их численность меньше, чем на природных, хорошо разрушаемых древесных субстратах, но и здесь сохраняется та же закономерность в интенсивности обрастания в разных зонах водохранилища. В закрытом побережье численность личинок хирономид больше, чем в открытой акватории.

В 1978 г. вследствие неблагоприятных погодных условий для роения имаго хирономид на всех участках прибрежной зоны роль личинок в обрастаниях снизилась. Но и в этих условиях величины численности и биомасса этих беспозвоночных в закрытом побережье превышали таковые в открытой акватории (табл. 19).

Таблица 19

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид в обрастаниях на стеклах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1978 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Закрытое побережье				Открытое побережье			
			в т. ч. лич. I возраста				в т. ч. лич. I возраста	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
19 (10.V—29.V)	0,8	0,3	0	0	—	—	—	—
27 (10.V—6.VI)	1,7	2,1	0,2	0,004	0	0	0	0
37 (10.V—16.VI)	4,8	8,9	0,2	0,004	0,6	0,2	0,3	0,012
51 (10.V—30.VI)	2,8	5,5	0,5	0,012	1,7	3,3	0	0
62 (10.V—11.VII)	5,9	6,6	0,6	0,015	4,6	5,6	0,3	0,010
72 (10.V—21.VII)	3,8	8,3	0,3	0,006	0,6	0,4	0	0
84 (10.V—2.VIII)	—	—	—	—	3,1	2,4	0,3	0,010
96 (10.V—14.VIII)	5,9	9,5	0,3	0,010	1,4	1,9	0,1	0,002
105 (10.V—23.VIII)	7,7	5,3	3,4	0,080	1,5	1,3	0,2	0,004
160 (10.V—17.X)	—	—	—	—	5,1	5,2	0,8	0,020
169 (10.V—26.X)	10,8	7,9	1,3	0,020	—	—	—	—
В среднем по станции	4,9	7,2	0,7	0,010	2,1	2,2	0,2	0,004

При сходных метеоусловиях в 1979 г. средние за сезон показатели обилия всех личинок имели близкие значения, но численность личинок первого возраста была выше, чем в предыдущем году (табл. 20).

Таблица 20

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид в обрастаниях на стеклах в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1979 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Числ.	Биом.	В т. ч. лич. I возраста	
			числ.	биом.
35(8.V—12.VI)	2,3	0,4	0	0
45(8.V—22.VI)	2,9	0,6	1,1	0,02
57(8.V—4.VII)	2,9	0,6	1,4	0,03
66(8.V—13.VII)	13,6	6,8	4,6	0,12
80(8.V—27.VII)	2,8	2,6	0,5	0,01
87(8.V—3.VIII)	2,2	0,6	0,8	0,01
93(8.V—9.VIII)	8,2	4,0	3,7	0,09
100(8.V—16.VIII)	9,7	3,2	2,5	0,06

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Числ.	Биом.	В т. ч. лич. I возраста	
			числ.	биом.
113(8.V—29.VIII)	10,3	3,5	3,4	0,03
122(8.V—7.IX)	5,2	2,4	1,5	0,03
128(8.V—13.IX)	10,9	8,2	0,2	0,004
135(8.V—20.IX)	11,2	11,2	1,1	0,02
В среднем по станции	6,8	3,7	1,9	0,04

Низкая температура воды в начале вегетационного периода 1980 г. сдерживала развитие личинок хирономид, вследствие чего наибольшая их численность наблюдалась в осенний период (табл. 21).

Таблица 21

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид в обрастаниях на стеклах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1980 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Закрытое побережье				Открытое побережье			
			в т. ч. лич. I возраста				в т. ч. лич. I возраста	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
14 (26.V—9.VI)	0,6	0,35	0,2	0,004	0,9	0,49	0	0
21 (26.V—16.VI)	2,0	0,49	0	0	5,2	1,26	1,2	0,03
28 (26.V—23.VI)	3,2	3,10	0,3	0,01	2,2	4,27	0	0
37 (26.V—2.VII)	6,8	2,52	0,3	0,02	4,8	5,62	0,5	0,01
46 (26.V—11.VII)	4,3	2,65	0,2	0,004	2,6	2,17	0,2	0,004
52 (26.V—17.VII)	4,0	4,31	0,4	0,01	3,2	1,86	0	0
60 (26.V—25.VII)	3,1	1,36	1,4	0,03	1,8	2,15	0	0
67 (26.V—1.VIII)	10,9	5,00	2,0	0,05	1,1	0,42	0	0
74 (26.V—8.VIII)	10,5	16,00	0,6	0,02	6,6	5,86	0,2	0,004
80 (26.V—14.VIII)	2,2	5,78	0	0	1,7	0,55	0	0
91 (26.V—25.VIII)	26,7	4,78	15,0	0,36	1,2	0,70	0,2	0,004
99 (26.V—2.IX)	17,7	11,83	1,8	0,03	1,2	0,64	0,2	0,002
105 (26.V—8.IX)	16,9	11,90	2,8	0,07	—	—	—	—
112 (26.V—15.IX)	23,7	12,95	6,5	0,19	—	—	—	—
119 (26.V—22.IX)	29,7	12,26	12,0	0,28	—	—	—	—
126 (26.V—29.IX)	20,5	19,84	3,5	0,09	—	—	—	—
135 (26.V—8.X)	16,6	14,05	2,5	0,06	—	—	—	—
148 (26.V—21.X)	7,4	5,58	0,9	0,02	—	—	—	—
Средние на 2.IX	7,7	4,85	1,9	0,05	2,7	2,17	0,2	0,045
Средние на 21.X	11,5	7,49	2,77	0,07	—	—	—	—

В закрытом побережье четко прослеживалось два максимума в размножении хирономид — в конце августа и конце сентября, когда численность хирономид первого возраста резко возрастала. В перифитоне отмечалось обильное развитие мшанок *Cristatella mucedo*. Высокая численность личинок хирономид в этот период, вероятно, была связана с лучшей обеспеченностью пищей за счет седиментационной деятельности мшанок.

Наиболее активный период в размножение хирономид при высоком прогреве водоема в 1981 г. длился с конца июня до начала августа (табл. 22). За это время репродуктивные возможности хирономид по-видимому были исчерпаны и в дальнейшем несмотря на благоприятные погодные условия темпы размножения снизились.

Таблица 22

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид в обрастаниях на стеклах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1981 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Закрытое побережье								Открытое побережье			
	проточные участки				непроточные участки						в т. ч. лич. I возраста	
			в т. ч. лич. I возраста				в т. ч. лич. I возраста					
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
10 (22.V— 1.VI)	1,1	1,1	0	0	1,7	0,7	0,3	0,01	0,1	0,002	0,1	0,002
18 (22.V— 9.VI)	1,8	2,2	0,1	0,004	5,4	1,0	0,3	0,004	6,8	1,2	0,9	0,02
25 (22.V— 16.VI)	2,5	0,2	2,0	0,04	2,6	0,6	1,1	0,022	1,5	1,0	0	0
33 (22.V— 23.VI)	3,2	1,2	0,6	0,01	6,9	2,2	0,6	0,01	1,2	0,6	0,1	0,002
39 (22.V— 29.VI)	19,2	3,5	8,2	0,14	48,0	8,9	38,8	0,54	8,5	4,8	0,6	0,014
46 (22.V— 6.VII)	12,6	2,6	5,8	0,14	5,7	3,8	0,5	0,01	1,5	4,8	0	0
53 (22.V— 13.VII)	9,7	2,0	4,2	0,08	4,9	6,9	0,5	0,01	4,2	3,8	0,5	0,01
60 (22.V— 20.VII)	4,8	0,4	2,0	0,04	29,9	1,8	16,5	0,28	3,8	6,7	0	0
67 (22.V— 27.VII)	9,2	4,3	3,4	0,08	8,5	4,5	0,5	0,01				
76 (22.V— 5.VIII)	4,0	0,6	2,0	0,04	10,3	6,6	1,5	0,04	0,6	0,2	0	0
82 (22.V— 11.VIII)	3,7	1,4	0,1	0,01	—	—	—	—	4,3	4,0	0,2	0,004
91 (22.V— 20.VIII)	10,6	11,7	0,6	0,02	—	—	—	—	1,2	1,6	0,2	0,004
102 (22.V— 31.VIII)	3,2	1,4	0,5	0,01	—	—	—	—	—	—	—	—

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Закрытое побережье								Открытое побережье			
	проточные участки				непроточные участки						в т. ч. лич. I возраста	
			в т. ч. лич. I возраста				в т. ч. лич. I возраста					
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
116 (22.V— 14.IX)	7,2	10,5	0,6	0,02	—	—	—	—	—	—	—	—
123 (22.V— 21.IX)	5,2	5,6	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—
130 (22.V— 28.IX)	6,0	7,4	0,5	0,02	—	—	—	—	—	—	—	—
Средние на 5.VIII	6,8	1,8	2,8	0,06	12,4	3,7	6,0	0,10	3,1	2,6	0,24	0,005
Средние на 20.VIII	6,9	2,6	2,4	0,05	—	—	—	—	3,1	2,6	0,25	0,005
Средние на 28.IX	6,5	3,6	1,9	0,04	—	—	—	—	—	—	—	—

В 1982 г. период интенсивного размножения хирономид приходился на вторую половину вегетационного сезона, когда наблюдалось увеличение численности и биомассы личинок (табл. 23).

Таблица 23

Численность (тыс.экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид в обрастаниях на стеклах в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1982 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Числ.	Биом.	В т. ч. лич. I возраста	
			числ.	биом.
8 (26.V—3.VI)	0	0	0	0
14 (26.V—9.VI)	0,3	0,01	0	0
20 (26.V—15.VI)	0	0	0	0
26 (26.V—21.VI)	0,2	0,004	0,2	0,004
33 (26.V—28.VI)	0,9	0,49	0	0
43 (26.V—8.VII)	3,2	1,2	0,6	0,014
51 (26.V—16.VII)	6,5	1,6	1,2	0,026
68 (26.V—2.VIII)	5,2	7,0	0,2	0,004
75 (26.V—9.VIII)	11,9	2,9	6,0	0,13
111 (26.V—14.IX)	12,2	12,5	0,3	0,01
125 (26.V—28.IX)	9,7	11,0	0	0
Средние за сезон	4,5	3,3	0,8	0,02

Вариабельность сроков размножения хирономид, значительные колебания численности личинок в обрастаниях связаны не только с условиями обитания, но и особенностями их жизненных циклов. На идентичных субстратах величины численности личинок хирономид в перифитоне Рыбинского водохранилища сравнимы с таковыми для канала Сев. Донец-Донбасс, где они доминировали в обрастаниях. Так, в июле численность личинок хирономид на стеклянных пластинах в верхнем 0,5-метровом горизонте составила 6,5 тыс. экз./м², биомасса — 1,0 г/м² при доминировании личинок р. *Cricotopus* (Шевцова, 1976). Близкие величины отмечены в рыбоводных прудах, где максимальная численность личинок хирономид в обрастаниях составила 6,2 тыс. экз./м² при биомассе 2,6 г/м². Они составляли 90—99% биомассы (Markosova, 1978). Сходство в количестве личинок хирономид в обрастаниях разнотипных водоемов, вероятно, обусловлено особенностями их распределения на твердых субстратах. В отличие от дрейссены, они не образуют многослойных поселений.

Особенности развития в обрастаниях малощетинковых и круглых червей

В работах Ф. Д. Мордухай-Болтовского (1955) и Н. Ю. Соколовой (1959) сведения об олигохетах из обрастаний скудны. По данным В. П. Луферова (1963) в перифитоне они не имели существенного значения. Дальнейшие исследования показали усиление роли олигохет в сообществах на различных субстратах.

Связь олигохет-детритофагов с плотными субстратами определялась, прежде всего, наличием пищи. В отличие от ползающих по поверхности субстратов, черви *Ripistes parasita* живут в тонких трубочках, выставляя наружу передний конец тела с гигантскими щетинками, на которых во время синхронного взмахивания ими налипают пищевые частицы. Они периодически поглощаются ртом. Следовательно, для развития этого вида важны доступность субстратов для поселения и необходимый уровень концентрации пищи в толще воды. Ее избыток или недостаток неблагоприятен для червей. Вероятно, по этой причине в перифитоне они появлялись эпизодически.

В отличие от вторичноводных беспозвоночных со сложными жизненными циклами увеличение численности олигохет в летнее время идет довольно быстро путем примитивных способов размножения — паратомии и архитомии. У большинства олигохет на теле имеются разного рода щетинки, с помощью которых им удается удерживаться на субстратах с различной ориентацией в пространстве, а также при повышенной волновой активности. В Волжском плесе Рыбинского водохранилища в открытом побережье, где довольно часты штормовые ветра, численность и биомасса олигохет на древесных субстратах оказались выше, чем в защищенном от ветровых волнений закрытом побережье (табл. 24).

**Численность (тыс.экз./м²) и биомасса (г/м²) олигохет в обрастаниях
на древесных субстратах в Волжском плесе
Рыбинского водохранилища в 1977 г.**

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Закрытое побережье				Открытое побережье			
	верх. гор.		придон. гор.		верх. гор.		придон. гор.	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
33 (12.V—14.VI)	4,9	0,22	—	—	0,5	0,02	—	—
49 (12.V—30.VI)	8,8	0,39	9,0	0,38	10,5	0,43	10,0	0,43
68 (12.V—19.VII)	4,0	0,14	36,3	1,19	12,5	0,50	12,3	0,51
76 (12.V—27.VII)	9,1	0,35	19,6	0,69	15,2	0,58	11,0	0,40
84 (12.V—4.VIII)	6,3	0,22	1,1	0,04	15,1	0,58	28,1	0,99
96 (12.V—16.VIII)	18,8	0,66	20,7	0,74	10,8	0,38	19,6	0,69
102 (12.V—20.VIII)	10,8	0,39	4,6	0,16	14,3	0,50	8,9	0,31
111 (12.V—31.VIII)	0,3	0,01	0,5	0,02	10,2	0,36	25,9	0,91
124 (12.V—13.IX)	2,0	0,07	—	—	32,2	1,13	15,0	0,53
131 (12.V—21.IX)	—	—	0,9	0,04	15,2	0,62	—	—
137 (12.V—26.IX)	4,6	0,18	—	—	—	—	—	—
Средние за сезон	7,0	0,26	11,6	0,33	13,65	0,51	16,35	0,60
Средние по станциям	численность — 9,3 биомасса — 0,3				численность — 15,0 биомасса — 0,56			

Межгодовые колебания численности олигохет в перифитоне закрытого и открытого побережья на предметных стеклах довольно близки по значению. Размах колебаний средних за сезон величин численности и биомассы олигохет в закрытом побережье за шестилетний период наблюдений составил соответственно — 7,4—14,6 тыс. экз./м² и 0,29—0,53 г/м², в открытом побережье — 9,2—17,7 тыс. экз./м² и 0,3—0,72 г/м² (табл. 25). В зонах загрязнения промышленно-бытовыми стоками их численность возрастала на порядок и более (Скальская, 1990).

Развитие олигохет в перифитоне может сильно снижаться до полного уничтожения при появлении на субстратах хищников. Такое явление мы наблюдали в августе—сентябре 1980 г. в открытом побережье. В перифитоне олигохеты появились в середине июня. К началу августа их численность достигла 18,6 тыс. экз./м² при биомассе 0,73 г/м² (табл. 26). К этому времени на субстратах появились гидры и через неделю олигохеты были уничтожены. Гидры полностью покрывали субстраты, их численность достигала 35,3 тыс. экз./м² или 94,6% от общей, биомасса была равна 12,3 г/м². После уничтожения олигохет, гидры, вероятно, перешли на питание зоопланктонными организмами и продолжали размножаться.

Размах колебаний численности (тыс. экз./м²) и биомассы (г/м²) олигохет в обрастающих на стеклах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в разные годы

Годы	Месяцы										Средние по годам	
	VI		VII		VIII		IX					
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.		
Закрытое побережье												
1977	0,3—2,9	0,03—0,14	6,1—16,9	0,24—0,63	11,1—12,3	0,43—0,48	—	—	7,9	0,29		
1978	1,7—5,8	0,06—0,20	10,5—57,1	0,49—2,46	7,2—51,4	0,30—2,30	0,3—5,8	0,01—0,30	14,5	0,62		
1979	4,6	0,4	3,8—7,4	0,14—0,24	5,2—19,7	0,20—0,70	18,3—27,3	0,70—1,0	11,3	0,43		
1980	1,8	0,08	4,8—10,8	0,16—0,54	0,1—42,5	0,003—1,6	2,3—38,5	0,12—1,45	12,8	0,51		
1981	0,2—6,0	0,01—0,21	6,2—25,3	0,23—0,89	9,1—37,7	0,35—1,24	11,4—39,1	0,42—1,4	14,6	0,53		
1982	0,5—7,7	0,02—0,29	8,2—10,8	0,4—0,48	1,5—3,7	0,02—0,05	13,4—22,0	0,50—0,87	7,4	0,29		
Открытое побережье												
1977	0,1—2,3	0,01—0,08	5,1—24,6	0,30—1,00	—	—	—	—	—	—		
1978	0,2—45,9	0,01—1,94	7,1—4,5	0,15—0,27	0,4—12,3	0,01—0,53	—	—	9,2	0,34		
1979	0	0	17,8—30,8	0,65—1,18	2,2—29,1	0,08—1,36	25,9	1,11	17,7	0,72		
1980	1,8—4,3	0,08—0,18	0,3—9,2	0,01—0,38	6,6—18,6	0,28—0,73	0	0	5,6	0,22		
1981	0,2—26,3	0,01—1,10	9,9—25,3	0,37—1,04	2,5—14,5	0,12—0,53	—	—	11,3	0,46		

**Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) олигохет и гидр
в обрастаниях на стеклах в открытом прибрежье Волжского плеса
Рыбинского водохранилища в 1980 г.**

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Олигохеты			Гидры		
	числ.	% от общей числ.	биом.	числ.	% от общей числ.	биом.
7 (26.V—2.VI)	0	0	0	0	0	0
14 (26.V—9.VI)	0	0	0	0	0	0
21 (26.V—16.VI)	1,8	24,0	0,08	0	0	0
28 (26.V—23.VI)	4,3	65,3	0,18	0	0	0
37 (26.V—2.VII)	9,2	52,2	0,38	0	0	0
46 (26.V—11.VII)	2,6	48,5	0,09	0	0	0
52 (26.V—17.VII)	1,5	32,1	0,05	0	0	0
60 (26.V—25.VII)	0,3	14,0	0,01	0	0	0
67 (26.V—1.VIII)	6,6	82,8	0,28	0	0	0
74 (26.V—8.VIII)	18,6	66,6	0,73	0,8	2,9	0,04
80 (26.V—14.VIII)	0	0	0	15,7	86,3	8,56
91 (26.V—25.VIII)	0	0	0	14,3	73,0	7,28
99 (26.V—2.IX)	0	0	0	35,3	94,6	12,30

Живущие в перифитоне олигохеты — собиратели пищевых частиц на субстратах — являются комменсалами крупных беспозвоночных-фильтраторов — дрейссены, мшанок. Как правило, в старых обрастаниях с многолетними поселениями дрейссены, а также на поверхности колоний мшанок среди зооидов они активно ползали и заглатывали их фекальные пеллеты, не причиняя вреда этим беспозвоночным (Скальская, 1990). Высокая численность олигохет от 30,7 до 64,3 тыс. экз./м² была отмечена в июле 1990 г. в Рыбинском водохранилище (р. Лама, Малиновский ручей № 1 и 2) на тех биотопах, где доминировали мшанки, губки, дрейссена. Подобным образом в Кучурганском лимане в больших скоплениях дрейссены формировался специфический, связанный с моллюсками богатый биоценоз, состоящий из олигохет, амфипод, полихет, личинок хирономид (Тодераш и др., 1987).

По широте приспособлений к условиям среды среди многоклеточных организмов нематоды не имеют себе равных. Наряду с бделлоидными колдовратками и тихоходками, нематоды способны к ангидробиозу на любой жизненной стадии (Ricci et al., 1991). Кроме голозойного питания у них вероятно трансэпидермальное поглощение растворенных веществ (Nehring, 1992). Круглые черви занимают обширные экологические ниши морей, пресных вод, почв. Основной биотоп водных нематод — донные отложения. Вероятно, поэтому перифитонные нематоды изучены крайне слабо.

Перифитонные нематоды прикрепляются к частицам детрита и клеткам водорослей с помощью клейкой нити, выделяемой каудальными железами. На незагрязненных участках водоемов Верхней Волги в обрастаниях нема-

тоды развиваются крайне слабо, чаще всего они встречались единичными экземплярами. Ситуация изменяется в зонах поступления бытовых и промышленных стоков. Роль беспозвоночных-фильтраторов — основных обитателей незагрязненных зон резко снижается и наряду с олигохетами усиливается значение нематод, среди которых присутствуют хищники и сапрофаги. По наблюдениям Боумана (Bowman et al., 1984) в условиях высокой обеспеченности пищей нематоды отличаются низкой степенью избирательности кормовых частиц и высокой плодовитостью.

В токсических зонах нематоды — одна из самых стойких групп беспозвоночных. На сильно загрязненных участках р. Кошты в Рыбинском водохранилище в слабо развитом осеннем перифитоне их численность достигала 3,1 тыс. экз./м² (70% от общей) при крайне низкой биомассе из-за мелких индивидуальных размеров червей. Доминировали нематоды *Tobrilus helveticus*, *Plectus cirratus*, *Diplogaster rivalis*.

В реке Черемухе при ослаблении антропогенной нагрузки в бедном перифитоне нематоды отличались богатством видового состава. В июле 1993 г., несмотря на низкую численность — 0,6 тыс. экз./м², они были представлены шестью видами, среди которых преобладали *Mesodorylaimus flavomaculatus*, *Plectus cirratus* — показатели сильного загрязнения.

Среди нематод истинные теплолюбивые или холодолюбивые виды неизвестны. Отношение этих червей к искусственному подогреву воды недостаточно изучено. В зоне подогрева на Горьковском водохранилище у Костромской ГРЭС в значительном количестве развивались как широко распространенные виды — *Plectus cirratus*, *Tobrilus helveticus*, так и типично перифитонные оксифильные альгофаги — *Chromadorina bioculata*. В перифитоне на древесных субстратах в обогреваемой зоне при обилии пищи на верхних горизонтах отмечена высокая численность нематод — 76,0—82,0 тыс. экз./м², на нижних, менее обогреваемых слоях — 1,8 тыс. экз./м². В зоне с естественным температурным режимом они не обнаружены.

Нематоды и олигохеты — группы беспозвоночных, выступающие в качестве источника «компенсаторного» сохранения общего биоразнообразия в водоемах, подвергающихся антропогенному загрязнению. При выпадении ряда групп беспозвоночных, чувствительных к тому или иному типу загрязнения, формируются специфические, не свойственные природным биотопам сообщества, в которых возрастает роль нематод и олигохет — увеличивается видовое разнообразие, численность. Эти группы беспозвоночных могут служить индикаторами экстремальных ситуаций в водоемах.

Расселение байкальского бокоплава в водоемах Верхней Волги

Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* — чрезвычайно эврибионтный вид. Он занимает в основном мелководные участки озера Байкал с глубинами до 5 м (Базикалова, 1945).

В Рыбинском водохранилище рачки заселили главным образом песчаные мелководья, где развивались в массе среди нитчаток, в обрастаниях на затопленной древесине, камнях, скоплениях разлагающейся растительности. В июле 1990 г. наибольшие численность и биомасса — 6,8 тыс. экз./м² и

Размеры, масса и плодовитость байкальского бокоплава
Gmelinoides fasciatus из разных водоемов

Показатели	Длина рачков, мм											
	1,3—	2,0—	3,0—	4,0—	5,0—	6,0—	7,0—	8,0—	9,0—	10,0—	11,0—	12—13
Рыбинское водхр. (собственные данные (1991 г.)												
Масса* рачков, мг	0,13	0,50	1,03	2,0	3,59	5,68	7,98	10,54	13,44			
Масса самок с яйцами					4,10	6,20	8,60	13,00				
Количество яиц			5	6	10	13	20	23				
оз. Ильмень (Саватеева, 1985)												
Масса рачков, мг	0,15—	0,35—	1,0	2,0—	3,4—	4,0—	5,7—	10,4—	17,7—	24,0		
	0,2	0,56	1,8	2,5	4,1	7,2	10,8	14,4				
Количество яиц				6	13	15	22	36				
оз. Байкал (Бекман, 1962)												
Масса рачков, мг	0,1	0,4	1,1	2,4	4,4	7,0	10,5	14,0	17,6	21,5	26,7	33,0
Количество яиц			3	5	10	15	21	27	32			

* Масса определена у самцов и самок без яиц.

19,8 г/м² были отмечены на затопленном кустарнике у Первомайских островов (Скальская, 1994). Эти величины сопоставимы с теми, которые наблюдались в Братском водохранилище (Вершинин, 1966), однако они гораздо ниже, чем в оз. Байкал, где бокоплавы весной и летом образуют скопления до 10—20 тыс. экз./м² с биомассой 60—100 г/м². В протоках Тальцинских озер мигрирующие особи достигали колоссальной биомассы — 5 кг/м² (Бекман, 1962).

Длина рачков в Рыбинском водохранилище составила от 1,3 до 9,5 мм, единично встречались особи размером 10,0 мм. В Горьковском водохранилище они оказались крупнее, максимальный размер самок равен 13,7 мм, самцы достигали 16,6 мм (Волков и др., 1977). Эти отличия связаны, вероятно, с разным уровнем обеспеченности пищей. В Рыбинском водохранилище из-за ежегодной сработки уровня воды песчаные мелководья не заливались, слабо зарастали макрофитами и поэтому малопродуктивны. Бокоплавы здесь локализовались в основном в перифитоне на различных субстратах, но и эти микробиотопы периодически осушались и только после паводка на них начинали развиваться водоросли и накапливаться детрит — основная пища рачков. Неравнозначны популяции бокоплава и в озере Байкал. По данным М. Ю. Бекман (1962) самыми мелкими были рачки, обитавшие на чистых прибойных пляжах Большого Посольского сора и, наоборот, крупными размерами отличались бокоплавы, населявшие богатые детритом грунты Иркутского водохранилища.

С размерами рачков, как известно, связаны их вес и плодовитость. В Рыбинском водохранилище эти величины в равных размерных диапазонах совпадали с теми, которые отмечены для озера Байкал и Ильмень (табл. 27), однако, у крупных особей из водохранилища отмечена тенденция уменьшения веса и плодовитости по сравнению с озерными.

Циклы развития рачков переменны и тесно связаны с температурным режимом и условиями питания. Потенциальная продолжительность жизни у бокоплава из оз. Байкал составляет 3 года, но основной тип жизненного цикла одногодичный и за это время самка может дать три помета (Бекман, 1962).

В Рыбинском водохранилище в 1991 г. бокоплавы начинали размножаться в мае (Скальская, 1996). Первыми приступали к размножению самые крупные особи размером от 5 до 9 мм (рис. 6). В июле—августе при максимальном прогреве водоема размерный диапазон размножающихся особей смещался в меньшую сторону. Основная часть яйценосных самок имела размеры от 4,0 до 5,5 мм, а осенью вновь в размножении принимали участие более крупные самки длиной от 5,0 до 6,5 мм. При непрерывном размножении рачков массовый выход молоди отмечен трижды: первый — в конце мая, второй — в конце июля и третий — в первой половине сентября. В центре ареала вида выход молоди происходил в более поздние и сжатые сроки: в Большом Посольском соре — в июне-июле, в открытом побережье Байкала — с июля по октябрь. Сроки выхода молоди бокоплавов из марсупиальных сумок самок в Рыбинском водохранилище близки к таковым в Иркутском. Эти данные согласуются с выводами М. Ю. Бекман (1962) об активизации репродуктивного потенциала бокоплавов при освоении новых биотопов в водохранилищах. В Рыбинском водохранилище этому способствует отсутствие конкурентов со стороны близкородственных видов. Однако обеспеченность пищей рачков, по-видимому, недостаточна, т. к. они оказались мельче, чем в упомянутых водоемах.

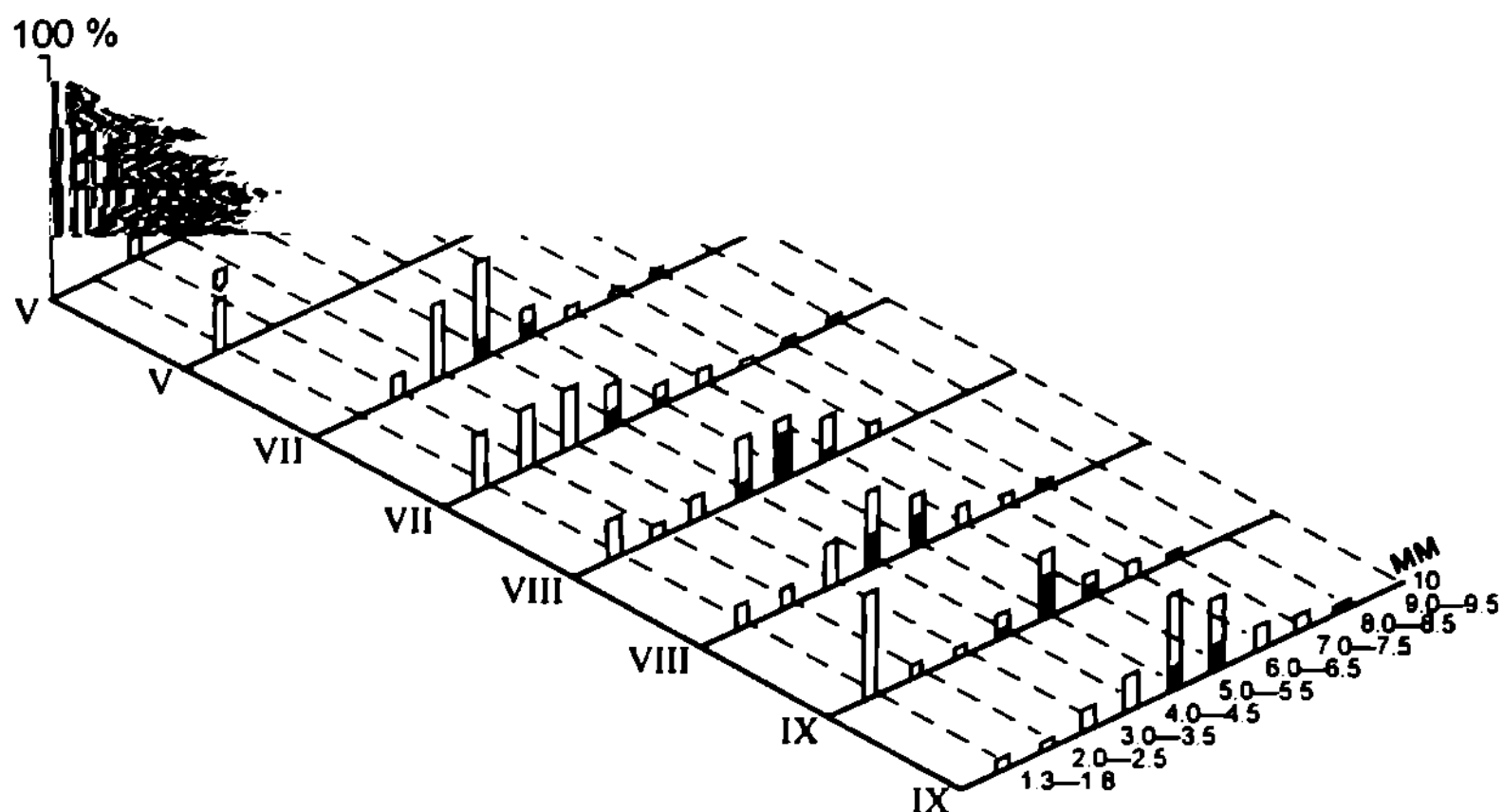


Рис. 6. Размерная структура популяций байкальского бокоплава в Рыбинском водохранилище в 1991 г. (закрашенные столбики — яйценосные самки, %)

Величина репродуктивного усилия у самок, выраженная в процентах через соотношение сырой массы яиц на ранних стадиях развития к сырой массе самки с яйцами, в пределах одной и той же размерной группы при довольно значительной вариабельности веса самок и числа яиц изменялась в довольно широких пределах от 7 до 25%. Однако средние значения этого показателя у самок в разных размерных группах обнаруживает тенденцию лишь незначительного увеличения с 13,9 до 15,8% (табл. 28). Эта величина, по-видимому может служить видоспецифической характеристикой для бокоплавов Рыбинского водохранилища.

Таблица 28

Соотношение средних значений некоторых биологических характеристик *Gmelinoides fasciatus* из Рыбинского водохранилища

Размер самок с яйцами, мм	Масса самки, мг	Количество яиц, экз.	Масса яиц, мг	Масса одного яйца, мг	Репродуктивное усилие, %
5,0—5,5	4,2	12	0,6	0,057	13,9
6,0—6,5	6,1	17	0,9	0,056	15,2
7,0—7,5	8,8	21	1,4	0,065	15,8

Бокоплавы живут в обрастаниях и бентосе не только прибрежных участков водоемов, но и в перифитоне судоходных биев на глубоководных станциях (Скальская, 1998). Как и многие беспозвоночные, рачки испытывают отрицательное воздействие антропогенного загрязнения. В августе 1997 г. в обрастаниях судоходных биев Верхней Волги они обнаружены на 13 из 35 станций (табл. 29).

Размерная структура популяций байкальского бокоплава
Gmelinoides fasciatus в перифитоне Верхней Волги в августе 1997 г.

Станции	Размеры рачков, мм								Самки с яйцами, %	Количество яиц у самок, шт.	Размеры яй- ценосных самок, мм	Всего рачков на стан- ции, экз.
	1,3—1,5	1,6—2,0	2,1—3,0	3,1—4,0	4,1—5,0	5,1—6,0	6,1—7,0	7,1—8,0				
Юрьевское	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
Корчева	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Липня	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2
Молога	0	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3
Брейтово	0	0	0	2	2	2	0	0	0	0	0	6
Средний двор	2	0	1	0	6	0	0	0	0	0	0	9
Мякса	0	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0	7
Измайлово	1	22	130	142	15	1	1	0	2,6	3—6	3,5—5,0	312
Всехсвятское	11	6	26	78	54	6	3	0	11,4	4—15	4,0—6,0	184
Переборы	3	2	13	8	1	0	0	0	0	0	0	27
Костромская ГРЭС	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Нижне Кинешмы	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	2
Юрьевец	0	0	1	2	1	1	0	0	20	8	5,0	5

Массовое скопление рачков отмечено на обросших субстратах в районе Измайлово и Всехсвятского. На первом из этих участков рачки составляли 97% общего числа беспозвоночных, их размеры варьировали от 1,5 до 7,0 мм с преобладанием размерных групп 2,5—4,0 мм. Доля яйценосных самок оказалась невысокой — всего 3%, что нехарактерно для летних популяций. У отдельных особей в марсупиальных сумках встречались деформированные, с разросшейся оболочкой яйца, что, по всей вероятности, связано с загрязнением водохранилища стоками г. Череповца.

Следовательно, естественное расселение байкальского бокоплава в бассейне Волги, начавшееся со середины 60-х годов XX столетия после акклиматизационных мероприятий в Горьковском водохранилище, свидетельствует о наличии свободных для них экологических ниш. С одной стороны, его расселение в водоемах Верхней Волги способствует обогащению кормовой базы рыб, но с другой стороны, из-за его присутствия может возникнуть ухудшение паразитологической ситуации, поскольку бокоплавы могут быть промежуточными хозяевами ряда паразитов рыб.

Губки и мшанки в современной экосистеме Верхней Волги

В пресных водах фауна губок и мшанок бедна, в основном это морские животные. Тем не менее, при наличии субстратов для поселения и благоприятных условиях для развития они могут достигать высокой плотности колоний. В отличие от унитарных организмов колония мшанок — «много-ротая» особь (Марфенин, 1993) любого размера — от нескольких зооидов до плотных поселений большого масштаба. В притоке Рыбинского водохранилища — р. Шуморовке колония мшанки *Plumatella fungosa* полностью покрывала деревянное водозаборное сооружение площадью около 48 м² (Скальская, 1991). В основном губки и мшанки живут в обрастаниях и крайне редко встречаются в бентосе. В сильно заросших водоемах развитие мшанок может ограничиваться бедностью фитопланктона, служащего пищей этим животным (Tenney et al., 1966; Crisman, 1986). Совсем недавно обнаружена морская хищная губка, которая не имеет ирригационной системы и ее питание осуществляется за счет мелких ракообразных (Vaulet et al., 1995, 1998).

Мшанки и губки не имеют существенного кормового значения для рыб, хотя первые и упоминались в рационе плотвы, ряпушки, трех видов ушастых окуней (Федоров, 1960; Applegate, 1966), но их роль в процессах самоочищения водоемов несомненно велика.

В Европе пояс распространения мшанок расположен между 40 и 70 градусами широты (Geus, 1957). Географическое распространение этих беспозвоночных происходит с помощью птиц, грызунов и других животных, которые переносят статобласты (Buchnell, 1973). Их расселение внутри водоемов идет не только за счет статобластов, но и личинок, хотя половое размножение наступает редко (Mukai, 1974). Покоящиеся почки мшанок — статобласты весьма стойки к различным повреждающим факторам. Статобласты большинства видов мшанок длительное время сохраняют жизнеспособность при высыхании и промерзании. У мшанки *Cristatella mucedo* они

не переносят тотального высушивания, но выдерживают высокую и низкую температуру (Taticchi, 1983). Покоящиеся почки намного устойчивее, чем зооиды к содержанию тяжелых металлов и пестицидов (Buchnell et al., 1974). Геммулы губок менее стойки к высушиванию, но погруженные в воду сохраняют высокую жизнеспособность после 18 месяцев хранения (Ilan et al., 1996).

Статобласты мшанок морфологически разнотипны и имеют двойственную физиологическую природу — одни образовывались и прорастали летом, а другим требовалась зимняя диапауза (Brien, 1955). Так, у мшанки *Plumatella casmiana* из прудов Японии лептобласты развивались после высвобождения из колонии, а флотобласты и сессобласты имели обязательный период покоя. Колонии выросшие из любого типа статобластов оказывались равнозначными и продуцировали статобласты всех типов (Mukai et al., 1983).

Крупные колонии мшанок представляют собой жизненное пространство для самых разнообразных животных, которые по отношению к ним оказываются комменсалами, хищниками, паразитами (Wiebach, 1959; Buchnell et al., 1979). Трубки цистидов мшанок используются как субстрат сессильными простейшими, между ветвями колоний мшанок накапливается детрит, где поселяются нематоды, олигохеты, личинки хирономид, ручейников. Хищники уничтожают мягкие ткани полипидов, причем прудовики и катушки — все части колоний. Мшанок поедают также личинки ручейников, сетчатокрылых. Панцирные клещи потребляют лишь разрушающиеся зооиды. Большинство беспозвоночных, живущих среди колоний мшанок, используют трубки цистидов как субстрат для прикрепления или находят укрытие и не наносят прямого вреда мшанкам. Мелкие олигохеты р. *Nais* используют в пищу их фекалии (Скальская, 1990). Как факультативный комменсализм охарактеризованы отношения между морскими мшанками и брюхоногими моллюсками (Osman, 1987). Среди колоний мшанок моллюски оказались защищенными от хищников и конкурентов, где успешно росли и размножались. Такое тесное сожительство не оказывало влияния на мшанок. Примером облигатного комменсализма служит тесная связь жизненного цикла хирономиды *Glyptotendipes varipes* G. с колониями мшанок *Plumatella fungosa*. Вне колоний этого вида личинки нежизнеспособны (Шилова и др., 1969). Колонии губок в канале Днепр — Кривой Рог, как и мшанки, населены различными беспозвоночными, но состав консортов немногочислен и довольно постоянен (Харченко и др., 1989).

Высокий уровень биологической и экологической пластичности мшанок позволяет им занимать довольно значительную роль в современных экосистемах водоемов. В пресных водах насчитывается несколько более полусотни видов. В волжских водохранилищах нами обнаружено 9 видов мшанок (Скальская, 1987). Наиболее распространенными оказались *Plumatella fungosa*, *P. repens*, *P. emarginata* — виды эврибионтные, встречающиеся в разных географических зонах. Массового развития достигала мшанка *Plumatella fungosa*. Вспышки численности этого вида не имели регулярной периодичности и вслед за массовым развитием на локальных биотопах они могли быть редкими на следующий год. Это характерно и для других видов мшанок, что вероятно связано с нестабильностью уровня

и особенностей температурного режимов в водохранилищах, определяющих всю сумму абиотических и биотических параметров. В отличие от водохранилищ, в оз. Неро с высоким уровнем сбалансированности внутриводоемных процессов эта группа беспозвоночных процветает длительный период времени. В современной фауне зарослей на горце земноводном на 1 кг растения приходилось 1,5 кг колоний мшанок (Жгарева, 1991).

Мшанка *Plumatella fungosa* способна переносить органическое загрязнение и высокую температуру воды. В водоемах-охладителях Белоруссии она доминировала в перифитоне, создавая высокую биомассу — до 22,5 кг/м³ (Михаевич, 1986). Она способна выдерживать температуру до 44°C (Хмелева и др., 1986). Этот вид отмечен в большом количестве на камнях в месте сброса сточных вод вблизи одного из озер Исландии (Fields et al., 1973), а также в датских евтрофных озерах при высоких значениях температуры и первичной продукции фитопланктона. О высокой эврибионтности этого вида свидетельствует широкий диапазон условий обитания, вплоть до горных озер (Buchneell, 1968).

Другой вид мшанок *Plumatella repens* в волжских водохранилищах не так обилен, как *P. fungosa*, но довольно часто встречался на водных растениях. В Мазурских озерах (Польша), в водоемах штата Северная Каролина (США) отмечена его 100% встречаемость. Особенно интенсивно мшанки этого вида росли в ручьях со слабощелочной реакцией среды (Tenney et al., 1966; Kaminski, 1984), встречались в водоемах с артезианской водой (Dehdashti, 1986), высокоцветном озере Кривом, расположенном на заболоченной территории Дарвинского заповедника (Скальская, 1994), а также в одном из озер на юго-западе Гренландии (Roep, 1977).

В волжских водохранилищах мшанка *Plumatella emarginata* не создавала высокой биомассы, хотя и встречалась довольно часто на макрофитах и затопленной древесине. Высокого обилия этот вид достигал в водоемах Украины, принимающих стоки тепловых электростанций (Синицына и др., 1986; Протасов и др., 1986). Повсеместно она распространена в водоемах Японии (Togiumi, 1955), в массе развивалась в Индии и иногда создавала помехи водоснабжению городов (Shrivastava, 1985).

Среди мшанок волжских водохранилищ *Cristatella mucedo* — один из наиболее массовых видов в Рыбинском водохранилище. В начале 50-х годов в обрастаниях мертвых лесов эти мшанки занимали довольно значительное место, число колоний достигало 4,6 тыс. экз./м² (Мордухай-Болтовской, 1955). В настоящее время почти ежегодно в большом количестве они развиваются в реках Черне, Сыроверке, Малиновских ручьях № 1, 2, 3, эпизодически регистрировались вспышки численности колоний в р. Шуморовке, но отсутствовали в Шекснинском плесе этого водохранилища. В Ивановском водохранилище живые колонии этого вида не были обнаружены, хотя найдены немногочисленные статобласты (Скальская, 1985). Кристателлиды обильны в чистых, холодных, богатых кислородом озерах Сибири (Виноградов, 1989). По данным В. И. Жадиной (1964) мшанка *Cristatella mucedo* часто встречалась в реке Оке в 20-х годах, к концу 50-х в результате загрязнения реки она выпала из состава фауны. На Дальнем Востоке Г. Г. Абрикосовым (1961) мшанки *Cristatella mucedo* и *Plumatella fungosa* не были найдены, хотя в четвертичных отложениях на территории Прибайкалья

и Забайкалья обнаружены многочисленные статобласты этих видов (Виноградов, 1983). Причины их исчезновения не известны.

В естественных условиях водоемов мшанка *Plumatella casmiana* не образовывала мощных наростов, ее мелкие колонии встречались на водных растениях, чаще всего на листьях и стеблях кувшинок. В 80-х годах этот вид стал одним из массовых компонентов перифитона в зоне воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС на Горьковском водохранилище (Скальская, 1989). В массе этот вид был отмечен в прудах около ферм, но глубже 1,0—1,3 м не встречался из-за дефицита кислорода (Dendy, 1963), обитает он также в щелочных водоемах центральной части Великих равнин США (Buchnell, 1968).

Мшанка *Hyalinella punctata* распространена во всех волжских водохранилищах, но не обильна. Ее относят к космополитам, но с прерывистым распределением (Lacourt, 1968).

В наших сборах мшанок в волжских водохранилищах, проводившихся в 1981—1983 гг. *Paludicella articulata* была редким видом, обнаруженным только в Камском отроге Куйбышевского водохранилища (Скальская, 1987). Ранее она встречалась в верховьях Оки (Жадин, 1964) и Волги (Волга и ее жизнь, 1978). Впервые в Рыбинском водохранилище этот вид обнаружен в 1987 г. в обрастаниях древесины в Шекснинском плесе выше г. Череповца (Скальская, 1990). В сборах 1990 г. он уже встречался по всему водохранилищу. В этот же период колонии *P. articulata* найдены в перифитоне Горьковского водохранилища на тех субстратах, где встречались моллюски *Viviparus viviparus*, раковины которых были покрыты этими мшанками. Они поселялись также на раковинах моллюсков *Sphaerium corneum*, которые обитали на дне тенка, используемого для очистки вод предприятия (Clarke, 1987). Этот вид живет в широком диапазоне условий и может конкурировать с широко распространенными мшанками *Plumatella repens* и *P. emarginata* (Buchnell, 1966). Мшанка *Paludicella articulata* не продуцирует статобласты, ее расселению в водоемах способствуют моллюски.

К числу редких видов следует отнести мшанок *Fredericella sultana* и *Plumatella fruticosa*, немногочисленные колонии которых были найдены лишь в Ивановском и Рыбинском водохранилищах. Мшанка *Fredericella sultana* доминировала в перифитоне Горьковского водохранилища в зоне воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС (Скальская, 1989). В водоемах штата Мичиган она выделяется высокой толерантностью к низким температурам (Buchnell, 1966). По-видимому, этот вид живет в широком диапазоне температур. Другой из этих редких видов мшанок *Plumatella fruticosa* проявлял чувствительность к иным параметрам среды. В водоемах штата Колорадо он обитал только в горных озерах при очень низком содержании растворенных в воде органических и неорганических веществ, низких значениях связанной CO_2 и pH, высокой цветности воды (Buchnell, 1968). Найден нами в одном из озер Дарвинского заповедника.

Мшанки и губки в той или иной мере проявляют элементы эври- или стенобионтности, что отражается на особенностях их распределения и роли в экосистемах разных водоемов. Изменение экологических условий приводит к исчезновению одних и появлению других, ранее отсутствовавших

видов. Так, чувствительная к загрязнению мшанка *Cristatella mucedo* сокращает зону обитания, виды, толерантные к загрязнению и иным характеристикам среды, расширяют ее и становятся обильными. Благодаря способности к неограниченному росту колоний путем почкования в случае отсутствия лимитирующего действия пищевого фактора мшанки способны занимать доминирующее положение в современных экосистемах водоемов.

Большинство губок и мшанок обитает в чистой и слабозагрязненной воде и относятся к олиго- и β- мезосапробным организмам (Sladecsek, 1980a; 1980b) В августе 1997 г. в обрастаниях судоходных буёв губки и мшанки встречались во всех водоемах (табл. 30). Они проявляли разную чувствительность к антропогенному загрязнению. Наиболее выражена она у губок, которые отсутствовали в зонах прямого антропогенного воздействия крупных промышленных городов и в районах влияния подогретых вод тепловых электростанций. Мшанки более эврибионтны, за исключением *Cristatella mucedo* — вида среди этой группы беспозвоночных наиболее чувствительного к загрязнению среды. В зонах поступления промышленно-бытовых стоков г. Череповца при снижении уровней загрязнения в обрастаниях обнаруживались мелкие поселения мшанок *Plumatella fungosa* и *P. emarginata*, но они испытывали угнетение — не продуцировали статобласты, трубки цистидов растворялись и живые зооиды сохранялись лишь по краям колоний (Скальская, 1998).

Таблица 30

Состав и обилие губок и мшанок в водоемах Верхней Волги в августе 1997 г.

Название станций	Губки				Мшанки						
	Spon- gilla lacus- tris	S. fragi- lis	S. sp.	Ephy- datia mül- leri	Pluma- tella fun- gosa	P. emar- ginata	P. casm iana	P. re- pens	Hya- linella punc- tata	Palu- dicella articu- lata	Frederi- cella sultana
<i>Иваньковское водохранилище</i>											
Липня	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Корчева	0	0	0	+++	+	+	+	0	0	0	0
Безбородово	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0
Юрьевское	0	0	++	0	0	0	0	0	+++	0	0
Дубна	0	++	0	0	0	+	+	0	0	++	0
<i>Угличское водохранилище</i>											
Кимры	0	0	+	0	+	+++	0	0	0	+++	0
Устье р. Нерли	0	0	+	0	+	+++	+	0	0	+	0
Калязин	0	0	0	0	+++	+++	0	+	0	+	0
Прилуки	0	0	+++	0	0	+	+	+	0	+	0
Верхний бьеф Уг- личской ГЭС	0	0	+	0	0	0	+	0	0	+	0

Название станций	Губки				Мшанки						
	Spon- gilla lacus- iris	S. fragi- lis	S. sp.	Ephy- datia mül- leri	Pluma- tella fun- gosa	P. emar- ginata	P. casmi- ana	P. re- pens	Hy- alinella punc- tata	Palu- dicella articu- lata	Frederi- cella sultana
<i>Рыбинское водохранилище</i>											
Нижний бьеф Уг- личской ГЭС	0	0	+	0	0	+	0	+	+	+	+
Мышкин	0	0	0	0	0	+	+	0	++	0	+
Весьегонск	++	0	0	0	0	0	0	0	+	+	0
Противье	+++	0	0	0	0	0	0	0	0	+	0
Брейтово	+++	0	0	0	0	+	0	0	0	+	0
Молога—1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Коприно	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0
Торово	0	0	0	0	+	+	0	0	0	0	0
Любец	0	0	0	0	0	++	0	0	0	0	0
Мякса	0	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0
Средний двор	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всехсвятское	0	0	0	0	0	+	0	+	0	0	0
Переборы	0	0	0	0	0	+	0	0	0	+	+
<i>Горьковское водохранилище</i>											
Ниже шлюзов	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ГОС г. Рыбинска	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Выше устья р. Норы	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Устье р. Норы	0	0	0	0	0	0	0	+	0	0	0
Ниже г. Ярославля	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Костромская ГРЭС	0	0	0	0	0	0	+	0	+	+	0
Выше Плеса	0	+++	0	+++	0	++	0	+	+++	0	0
Ниже Кинешмы	0	+++	0	+++	+++	0	++	+	0	0	0
Юрьевец	0	0	0	0	+	0	0	0	0	0	0

Примечание: + — низкая, ++ — средняя, +++ — высокая плотность колоний.

В водоемах Верхней Волги губки и мшанки встречались в обрастаниях буёв над всеми глубинами от 6,0 до 20,0 м при скорости течения от 0,003 до 0,23 см/сек. Губки обитали на биотопах с прозрачностью воды от 110 до 160 см, а мшанки — от 50 до 200 см, обильное развитие этих животных отмечено при значениях этого параметра среды соответственно 140—160 см и 110—160 см.

Распределение губок и мшанок непосредственно на субстратах наряду с абиотическими параметрами, связано с биоценотическими отношениями. Как правило, среди живущих на макрофитах колоний, тесного контакта не отмечено. На территориально ограниченных субстратах — затопленной древесине, антропогенных сооружениях наблюдались различные варианты совместного обитания этих животных — от пространственного разобщения до тесного контакта. На судоходных буях на ст. Кимры колонии мшанок *Plumatella emarginata* и *Paludicella articulata* были переплетены, более мелкие ветви второго вида пронизывали зоарий первого и оказывались на поверхности. На ст. Противье крупная колония губок *Spongilla lacustris* подавляла развитие мшанки *Paludicella articulata*. У основания колонии губки находились пустые, отмершие трубки цистидов мшанки, а ее живые веточки пронизывали ткань губки и оказывались сверху. При различных вариантах сожительства губок и мшанок, вероятно, преимущественное развитие получали первопоселенцы или виды, для которых условия среды способствовали более интенсивному росту колоний.

Пищевые объекты мшанок волжских водохранилищ

Материалом для изучения состава пищи у мшанок волжских водохранилищ послужили сборы этих животных проведенные в июле—августе 1981—1984 гг. Исследования состава пищи мшанок волжских водохранилищ позволяют определить широту их пищевых спектров, особенности распределения, массового развития отдельных видов.

Основные компоненты пищи у мшанок — водоросли: зеленые (более 100 видов), диатомовые (более 100 видов), эвгленовые (21 вид), золотистые (7 видов), криптофитовые и динофитовые (по 5 видов) и синезеленые (17 видов). Этот перечень неполный, т. к. систематика планктонных водорослей чрезвычайно сложна и еще более усугубляется после их ферментации в кишечниках мшанок. Несмотря на это, все значительные компоненты пищи нами учтены. Кроме водорослей в пище мшанок встречались животные компоненты — коловратки pp. *Keratella*, *Brachionus*, *Trichocerca*, *Lecane*, *Testudinella*, *Lepodella*, фрагменты кладоцер, хирономид, олигохет, личинки дрейссены (Скальская, 1989).

У разных видов мшанок размерный диапазон потребляемых частиц и размеры фекальных комочков согласуются с индивидуальными размерами зооидов. Максимальный размер фекальных пеллет отмечен у самой крупной мшанки *Plumatella fungosa* (табл. 31).

Соответственно и размеры пищевых частиц у нее лежат в гораздо большем диапазоне, чем у мелких видов, как, например, у *Plumatella casmiana*. Иногда в кишечниках мшанок присутствуют в большом количестве длинные нити синезеленых водорослей р. *Oscillatoria*, а также диатомовые р. *Synedra*, заглатывание которых, видимо, происходит с узкого конца клеток. Животная пища наиболее разнообразна у двух видов мшанок — *Plumatella fungosa* и *P. repens*. За исключением животных компонентов, размеры потребляемых частиц у разных видов довольно близки и составляли 6—45 мк.

Размеры (мкм) фекальных пеллет, массовых растительных и животных компонентов пищи
волжских мшанок

Компоненты пищи	Plumatella fungosa	Hyalinella punctata	Cristatella mucedo	Plumatella repens	Plumatella casmiana	Plumatella emarginata
Водоросли						
Зеленые шары, диам.	8—32	10—28	11—17	6—24	8—18	8—20
<i>Scenedesmus quadric.</i>	20—28	16x22—28x40	—	17x25	—	16x20
<i>Pandorina tomit.</i> диам.	32—45	28—40	32—38	—	—	28—32
Род <i>Cyclotella</i> , диам.	9—23	18—25	7—24	8—20	6—25	6—18
Род <i>Navicula</i>	—	6x10—20—45	—	8x34	8x30	—
Род <i>Melosira</i>	5—10x35—64	5—8x30—72	—	5—10x35—60	—	—
Род <i>Glenodinium</i>	16—46	40—45	8—27	17—36	16—30	—
Животные						
<i>Keratella cochlearis</i>	61x106	50x105	—	64x106	54x105	50x105
Род <i>Testudinella</i> , диам.	162	—	—	—	—	—
<i>Brachionus angularis</i>	125x100	—	—	98x120	—	—
<i>Lepodella costata</i>	—	—	—	122	—	—
Фрагменты кладочер	100x270	—	—	—	—	—
Велигеры дрейссены	48x53	—	—	100	50—55	80
Размеры фекальных пеллет	1022—1260x 280—290	800x300	700x280	600x280	550x150	450x300

Исходя из того, что вспышка численности животных возможна при оптимальном наборе и достаточном количестве пищи в окружающей среде, мы проанализировали содержимое пищеварительного тракта у мшанок, собранных в период их массового развития для того, чтобы выявить варианты оптимального соотношения пищевых компонентов.

В пище мшанок *Plumatella fungosa*, в массе развивавшихся в реке Согоже (Рыбинское водохранилище) в зарослях рдеста блестящего, отмечено высокое разнообразие компонентов пищи (табл. 32). Преобладали зеленые водоросли, которые были представлены 43 видами и составляли 49% содержимого кишечника. Заметная роль принадлежала синезеленым и криптофитовым водорослям, остальные компоненты немногочисленны. Постоянно присутствовали коловратки *Keratella cochlearis*, причем в каждом зооиде их насчитывалось от 1 до 8 экз. Этот вид мшанок в большом количестве развивался в р. Кесьме. При высоком разнообразии компонентов пищи, массовыми были зеленые и эвгленовые водоросли (соответственно 50 и 30%). На других биотопах мшанки оказались не так обильны, но развивались крупные колонии. В составе их пищи преобладали криптофитовые, диатомовые, зеленые и эвгленовые водоросли. На разных биотопах в пище мшанок велика роль зеленых шаров, куда входят зооспоры и фрагменты распавшихся колоний водорослей. Из криптофитовых в большом количестве потреблялись *Glenodinium quadridens*, из диатомей — виды р. *Cyclotella*, а из эвгленовых — виды р. *Trachelomonas*.

В водоеме-охладителе Березовской ГРЭС при обильном развитии мшанок *Plumatella fungosa*, их пища на 90% состояла из доминирующих синезеленых водорослей рр. *Aphanizomenon*, *Anabaenopsis*, но их усвояемость была низкой (Михаевич, 1987). В мелководном эвтрофном оз. Бисерово эти мшанки хорошо развивались при массовом размножении других синезеленых — *Microcystis aeruginosa*, *Oscillatoria amphibia*, *O. tenuis* и др. Однако в годы с максимальным прогревом озера и интенсивным развитием синезеленых (биомасса до 580 г/м²) мшанки не развивались, предположительно вследствие угнетения токсическими метаболитами этих водорослей (Кривенко, 1984).

Мшанка *Cristatella mucedo* была массовой на отдельных биотопах Рыбинского водохранилища, в других водоемах она немногочисленна или редка. Набор потребляемых ею водорослей гораздо меньше, чем у *Plumatella fungosa*. В большинстве случаев основную часть пищевого комка составляли зеленые водоросли в сочетании с криптофитовыми и эвгленовыми. В разные годы в кишечниках мшанок содержались в основном одни и те же водоросли — зеленые шары, *Glenodinium quadridens*, *Trachelomonas volvocina*. Из диатомей иногда в большом количестве потреблялись виды р. *Cyclotella*. Мшанка совершенно не использовала в пищу синезеленые водоросли и при их массовом развитии погибала. Так, например, в р. Санехте (Горьковское водохранилище) в июле 1983 г. на рдесте гребенчатом были найдены многочисленные отмирающие колонии *Cristatella mucedo*. Их кишечники были слабо наполнены зелеными и диатомовыми водорослями. Отмечалось сильное «цветение» воды. Обитавшие здесь же колонии других видов мшанок *Plumatella fungosa*, *P. casmiana* находились в хорошем состоянии. В их кишечниках в большом количестве присутствовали синезеленые водоросли — *Microcystis pulverea*, *Aphanocethe clathrata*, *Microcystis aeruginosa*.

Состав пищи у мшанок *Plumatella fungosa*, *P. repens*, *Cristatella mucedo*
из Рыбинского водохранилища
(% численности основных компонентов в пищевом комке)

Виды мшанок годы водоемы Компоненты пищи	<i>Plumatella fungosa</i>				<i>Cristatella mucedo</i>			<i>Plumatella repens</i>
	1981	1984			1984			1984
	р. Со- гожа	р. Себ- ла	р. Лама	р. Кесь- ма	р. Чер- на	р. Те- решка	р. Уди- на	р. Лама
Водоросли								
Зеленые шары	10	20	1	40	40	2	30	0
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.)	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.)	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crucigenia quadrata</i> M	3	0	0	0	0	0	0	0
<i>Dactyosphaerium hrenb.</i> Nag.	10	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. pulchellum</i> (Schmid.)	3	0	0	5	0	0	0	0
<i>Pandorina morum</i> (Müll.)	3	0	0	5	20	2	1	0
<i>Melosira italica</i> (Ehr.)	0	0	15	0	0	0	0	5
<i>p. Cyclotella</i>	0	0	5	3	0	20	0	30
<i>p. Navicula</i>	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>p. Stephanodiscus</i>	0	0	0	0	0	0	0	15
<i>Glenodinium quadridens</i>	10	30	60	0	20	45	30	0
<i>G. sp.</i>	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	0	10	0	15	5	2	20	0
<i>T. planctonica</i> Swir.	0	10	0	10	0	0	1	0
<i>T. intermedia</i> Dang.	0	10	0	5	0	2	0	0
<i>E. sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Phacus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0	5
<i>Microcystis pulvere</i> a (Wood.)	10	0	0	0	0	0	0	0
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West	10	0	0	0	0	0	0	0
Животные компоненты (экз. в одном зооиде)								
<i>Keratella cochlearis</i>	1—8	0	1—2	1—2	0	0	0	1—13
Итого: зеленые	49	26	2	50	64	6	35	5
диатомовые	4	3	32	10	4	28	3	60
криптофитовые	11	30	60	0	20	47	30	0
эвгленовые	5	31	3	30	6	12	24	10
синезеленые	23	1	0	0	0	0	0	0
прочие	8	9	3	10	6	7	6	25
Всего видов	69	48	68	61	38	34	34	31

Оба вида — *Plumatella fungosa* и *Cristatella mucedo* могут быть охарактеризованы как экологические антиподы. Возможно, они отражают крайние варианты эволюции жизненных форм филактолемат, сопряженные с периодами потепления и похолодания климата Земли. В теплый период при обилии синезеленых водорослей процветающим видом могла быть мшанка *Plumatella fungosa*. Обилие пищи позволяло наращивать высокую биомассу колоний за счет радиального роста, но очевидно не способствовало ароморфозу. В условиях похолодания происходила смена состава водорослей и снижения их обилия. Наиболее приспособленной к изменившимся условиям оказывалась мшанка *Cristatella mucedo*. В суровых условиях среды она вынуждена была перемещаться, чтобы выжить. Высокий уровень интеграции обеспечивался общим целомом, общей подошвой, зоной почкования по периферии, способностью самостоятельно передвигаться и размножаться поперечным делением (Виноградов, 1989).

Менее разнообразна, чем у *Plumatella fungosa*, пища мшанок *P. repens*. Они слабее использовали многие зеленые и синезеленые водоросли. Кроме типичного для мшанок набора водорослей для них характерно почти постоянное присутствие в кишечниках животных компонентов, из которых наиболее обычны коловратки *Keratella cochlearis*, реже — фрагменты кладоцер. В пище этих мшанок из озер Польши также присутствовали коловратки (Kaminski, 1984).

Состав пищи мшанки *Plumatella casmiana* довольно разнообразен, но наиболее предпочитаемые объекты — это зеленые, диатомовые и криптофитовые водоросли, слабо использовались эвгленовые и синезеленые (табл. 33).

Таблица 33

Состав пищи у мшанок *Plumatella casmiana*, *P. emarginata*, *Hyalinella punctata* из разных водоемов (% численности основных компонентов в пищевом комке)

Виды мшанок годы водоемы Компоненты пищи	Plumatella casmiana		Plumatella emarginata		Hyalinella punctata		
	1983	1984	1983		1983		
	р. Шача	р. Лама	р. Яч-менка	Старица выше г. Саратова	р. Шеш-ма	р. Кама	р. Кама-1
Водоросли							
Зеленые шары	0	0	5	80	40	10	20
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.)	5	0	10	0	1	2	0
<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.)	5	0	0	0	1	2	0
<i>S. opoliensis</i> Richt.	5	0	5	0	0	0	0
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	5	0	5	0	0	0	0
<i>S. denticulatus</i> Lagerh.	0	0	5	0	0	0	0
<i>Coelastrum pseudomicroporum</i> Nag.	0	0	0	0	0	0	20
<i>D. pulchellum</i> (Schmid.)	0	0	5	0	0	2	0
<i>Pandorina morum</i> (Müll.)	5	0	0	0	1	0	0

<div> <div>Виды мшанок</div> <div>годы</div> <div>водоемы</div> <div>Компоненты пищи</div> </div>	Plumatella casmiana		Plumatella emarginata		Hyalinella punctata		
	1983	1984	1983		1983		
	р. Шача	р. Лама	р. Яч-менка	Старица выше г. Саратова	р. Шеш-ма	р. Кама	р. Кама-1
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	0	0	15	0	0	0	0
<i>Melosira italica</i> (Ehr.)	0	30	0	0	1	2	2
р. <i>Cyclotella</i>	25	40	30	0	1	30	30
р. <i>Navicula</i>	0	5	0	0	0	0	0
р. <i>Stephanodiscus</i>	0	15	0	0	1	5	2
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	5	0	0	10	0	0	0
<i>Cymbella leptocerus</i> (Ehr.)	0	0	0	0	35	0	0
<i>Glenodinium quadridens</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>G. sp.</i>	25	0	0	0	1	0	0
<i>Euglena acus</i> Ehr.	0	0	0	0	0	0	2
<i>E. sp.</i>	5	0	0	0	0	0	0
Животные компоненты (экз. в одном зооиде)							
<i>Keratella cochlearis</i>	0	0	0	0	0	0	0
Итого: зеленые	30	2	59	80	46	27	44
диатомовые	35	91	33	16	45	45	42
криптофитовые	25	1	0	0	1	0	0
эвгленовые	5	1	0	0	0	2	2
синезеленые	0	0	2	1	2	2	2
прочие	5	6	6	4	7	24	10
Всего видов	30	38	32	13	37	34	35

У мшанки *Plumatella emarginata* в рационе преобладали зеленые и диатомовые, слабо использовались криптофитовые и отсутствовали эвгленовые водоросли. Из зеленых водорослей заметно предпочтение видов р. *Scenedesmus*, которые в пище других мшанок отсутствовали или встречались редко.

Пищевой спектр у мшанки *Hyalinella punctata* довольно широк, по частоте встречаемости лидировали зеленые шары и диатомовые водоросли, слабо потреблялись эвгленовые. В кишечниках мшанок присутствовали иногда в большом количестве (до 30%) минеральные частицы, роль которых не ясна.

Высоким разнообразием пищевых компонентов отличалась мшанка *Paludicella articulata*. На приустьевых участках р. Ухры в период массового ее развития в июле 1995 г. в кишечниках мшанок обнаружены в большом количестве диатомовые водоросли *Aulacosira* (*Melosira*) *ambigua*, р. *Navicula*, *Stephanodiscus*, из эвгленовых — несколько видов *Trachelomonas*. Среди зеленых найдены виды р. *Chlamydomonas*, *Pandorina*, *Scenedesmus*, *Coelastrum*, а из динофитовых — представители р. *Gymnodinium*, *Peridinium*, *Glenodinium*.

Встречаемость (а) и содержание основных компонентов (б) в пище волжских мшанок (в %%)

Компоненты пищи	Мшанки (число станций)											
	Plumatella fungosa (31)		Plumatella repens (20)		Plumatella emarginata (8)		Plumatella caspiana (13)		Hyalinella punctata (11)		Cristatella mucedo (10)	
	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б	а	б
Зеленые шары	68	5—40	75	10—30	88	5—30	62	15—30	64	10—30	70	5—45
Зеленые шары типа <i>Chlamydomonas</i>	35	5—80	35	10—30	38	10—80	23	20—30	45	10—20	30	10—30
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb.	29	5—20	10	10—20	25	5	23	5—10	18	5—9	0	0
<i>S. acuminatus</i> (Legerh.) Chod.	3	5	0	0	25	5—10	8	5	9	5	0	0
<i>S. denticulatus</i> Lagerh.	0	0	0	0	25	5—10	0	0	0	0	0	0
<i>S. arcuatus</i> Lemm.	3	5	0	0	12	5	0	0	0	0	0	0
<i>S. opoliensis</i> Richt.	0	0	0	0	12	5	8	5	0	0	0	0
<i>S. spinosus</i> Chod.	3	5	0	0	0	0	0	0	9	9	0	0
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood.	13	5—10	10	5—10	12	5	0	0	9	9	0	0
<i>D. ehrenbergianum</i> Nag.	3	5—10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coelastrum microporum</i> Nag.	23	5—10	0	0	25	5—15	15	10	18	15	20	10—20
<i>C. pseudomicroporum</i> Korschik.	10	5—10	5	10	12	15	8	5	9	5	10	5
<i>Pandorina morum</i> (Mull.) Borg.	23	5—40	5	5	12	20	8	20	18	5—9	20	5—20
<i>Ankistrodesmus angustus</i> Bern.	13	5—10	5	10	0	0	15	5—10	0	0	10	10
<i>A. arcuatus</i> Korschik.	10	5—10	0	0	12	10	0	0	0	0	0	0
<i>A. pseudomirabilis</i> Korschik.	6	5—10	15	10—15	12	10	0	0	0	0	0	0
<i>A. acicularis</i> (A. Br.) Korschik.	3	10	5	10	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crucigenia apiculata</i> Schm.	3	15	0	0	25	5	8	5	9	5	0	0
<i>Oocystis borgeri</i> Snow.	3	10	0	0	0	0	0	0	9	5	0	0

Компоненты пищи	Мшанки (число станций)											
	Plumatella fungosa (31)		Plumatella repens (20)		Plumatella emarginata (8)		Plumatella casmiana (13)		Hyalinella punctata (11)		Cristatella mucedo (10)	
	a	б	a	б	a	б	a	б	a	б	a	б
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	0	0	0	0	12	15	0	0	9	5	0	0
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kutz	58	5—50	55	10—40	62	5—30	69	5—40	64	5—30	60	5—30
<i>Stephanodiscus astraes</i> + <i>S. sp.</i>	19	5—10	15	5—30	50	5—10	23	5—20	27	5—30	0	0
<i>Melosira italica</i> (Ehr.) Kutz.	32	5—45	40	5—30	0	0	8	10	27	15—20	10	15
<i>M. granulata</i> (O. Mull.) Hust.	10	5—10	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synedra ulna</i> (Nitsch.) Ehr.	6	5	10	10	12	5	8	5	9	5	0	0
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	6	5—15	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	19	5—20	35	5—80	25	5—10	38	5—30	27	5—10	0	0
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Nitzschia palea</i> (Kutz.)	10	5—10	0	0	12	5	8	5	9	5	0	0
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	3	10	5	10	0	0	0	0	0	0	10	5
<i>Navicula rhynchocephala</i> Kutz.	3	15	5	20	0	0	0	0	9	5	0	0
<i>N. menisculus</i> Schum.	3	5	5	15	0	0	0	0	9	15	0	0
<i>N. peregrina</i> (Ehr.) Kutz.	3	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. lanceolata</i> (Ag.) Kutz.	0	0	5	20	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. tripunctata</i> (gracilis)	0	0	0	0	0	0	0	0	9	15	0	0
<i>N. hungarica</i> Grun.	0	0	0	0	12	5	0	0	0	0	0	0
<i>N. sp.</i>	6	5—20	15	5—20	25	5	16	15—30	0	0	10	10
<i>N. radiosa</i> Kutz.	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. cryptocephala</i> Kutz.	0	0	0	0	0	0	8	10	9	5	0	0
<i>Cymbella leptoceros</i> (Ehr.) Grun.	0	0	0	0	0	0	0	0	9	35	0	0
<i>C. sp.</i>	3	5	0	0	0	0	8	10	0	0	0	0
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.	0	0	0	0	0	0	8	5	18	5—15	0	0

Компоненты пищи	Мшанки (число станций)											
	Plumatella fungosa (31)		Plumatella repens (20)		Plumatella emarginata (8)		Plumatella casmiana (13)		Hyalinella punctata (11)		Cristatella mucedo (10)	
	a	б	a	б	a	б	a	б	a	б	a	б
Meridion circulare Ag.	0	0	0	0	0	0	16	5—10	9	5	0	0
Microcystis pulverea (Wood.) Forti. emend. Elenk.	16	5—70	5	10	12	10	8	10	9	9	0	0
Aphanothece clatrata W. Et G. West.	6	5—10	0	0	12	10	0	0	9	9	0	0
Oscillatoria tenuis + O. sp.	13	5—40	0	0	12	20	0	0	18	9—30	0	0
Oscillatoria sp. sp.	0	0	0	0	12	20	8	10	0	0	0	0
Gloeocapsa sp.	3	5	0	0	0	0	0	0	9	10	0	0
Merismopedia elegans A. Br.	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Microcystis aeruginosa Kutz. Emend Elenk.	6	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Glenodinium quadridens (Stein.) Schil.	19	5—60	35	5—40	0	0	23	15—30	9	30	60	10—45
G. sp.	10	5—10	5	15	12	5	8	80	9	20	10	90
Gymnodinium Stein. (sp.)	10	5—10	5	10	0	0	8	15	0	0	10	10
Trachelomonas volvocina Ehr.	16	5—10	5	20	0	0	8	5	0	0	30	5—20
T. planctonica Swir.	6	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T. ornata (Swir.) Skv.	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0
T. intermedia Dang.	10	5—10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
T. oblonga Lemm.	3	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Euglena acus Her.	0	0	5	5	0	0	0	0	0	0	0	0
E. sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	9	5	0	0
Phacus sp.	0	0	5	5	0	0	0	0	9	5	0	0
Chrysococcus biporus Skuja.	3	5	5	20	12	10	0	0	0	0	10	5
Всего видов	47		30		28		27		34		15	

Среди мшанок волжских водохранилищ у этого вида зоиды самые мелкие, поэтому и размеры потребляемых ими водорослей оказались меньше и соответствовали обычному наннопланктону (2—20 мк).

У мшанок, собранных на обширной акватории волжских водохранилищ, набор основных видов водорослей, содержание которых в пищевом комке составляло не менее 5%, различен (табл. 34). При довольно высоком уровне пищевой специализации у различных видов все же можно выделить комплекс наиболее предпочитаемых компонентов пищи, которые имели наибольший процент встречаемости и содержания в пищеварительном тракте. К ним относились зооспоры водорослей, фрагменты распавшихся колоний и виды р. *Chlamydomonas* (зеленые шары), диатомеи — *Cyclotella meneghiniana*, *Cocconeis placentula*, р. *Stephanodiscus*, криптофитовые — р. *Glenodinium*. На основании полученных данных можно выделить две группы мшанок: первая — виды с большим набором кормовых объектов. Они используют в пищу все основные группы водорослей. К этой группе мшанок относятся виды широко распространенные в волжских водохранилищах — *Plumatella fungosa*, *P. repens*, *P. casmiana*. Вторая группа мшанок с менее широким пищевым спектром включала виды *Cristatella mucedo*, *Hyalinella punctata*, *Plumatella emarginata*. В пище первого вида отсутствуют синезеленые, а у двух других — при высоком разнообразии компонентов слабо или не потребляются эвгленовые водоросли.

Наличие пищевой специализации у мшанок позволяет им избегать конкуренции при различных вариантах пространственного расположения колоний — от тесного контакта до разобщенности в пределах одной растительной ассоциации. Лишь у двух видов мшанок *Hyalinella punctata* и *Plumatella emarginata* вероятна конкуренция за территорию и пищу. На компактном субстрате (древесине) их колонии сильно переплетались, а кишечники были наполнены одними и теми же водорослями (Скальская, 1989).

Наиболее высок уровень пищевой пластичности у мшанки *Plumatella fungosa*, способной бурно развиваться не только на разнообразной по составу пище, но и потреблять почти одни синезеленые водоросли, что позволяет ей населять самые различные водоемы. Синезеленые водоросли могут достигать высокого развития не только в естественных условиях высокоэвтрофных водоемов, но и в водоемах-охладителях с искусственным температурным режимом, где отмечается их круглогодичная вегетация (Кафтаникова и др., 1981; Столович и др., 1982; Кривенко, 1984; Калиниченко, 1989). В таких водоемах процветающей группой гидробионтов нередко оказывались разные виды мшанок, в том числе и *Plumatella fungosa*.

Таким образом, широта пищевых спектров и предпочитаемый набор кормовых объектов у мшанок различен, что в значительной мере согласуется с их распространением, приуроченностью к биотопам и обилием.

Роль мшанок в осаждении взвешенных веществ

В современной экосистеме Верхней Волги мшанки и губки занимают довольно значительное место, о чем свидетельствует их широкое распространение, а на отдельных биотопах и высокое обилие. В связи с этим роль этих беспозвоночных в трансформации органического вещества и осаждении взвеси может быть значительной.

Крайне скудны литературные данные о седиментационной деятельности пресноводных губок. Известно лишь, что у байкальской губки скорость фильтрации варьирует от 2 до 48 мл воды/ч. г сырой массы колонии (Гиль и др., 1997). На 1 м² дна озера байкальские губки поглощают в среднем 0,9 г С в день (Pile et al., 1994). Они способны увеличивать количество гетеротрофных бактерий и аутотрофного пикопланктона в прокачиваемой воде. По-видимому, таким путем губки адаптируются к жизни в очень чистой и прозрачной воде.

Для оценки возможностей мшанок в освобождении воды от взвесей нами проводились лабораторные наблюдения за скоростью седиментации широко распространенных видов волжских мшанок. Эксперименты проводились с колониями, собранными в Иваньковском и Рыбинском водохранилищах во время экспедиций и в лаборатории Института.

С помощью ресничного аппарата щупалец, расположенных на лофофоре, пища поступает через рот в глотку мшанок, собирается в небольшие комочки, а затем сокращением мускулатуры пищевода проталкивается в желудок, где и переваривается. Из желудка непереваренные остатки порционно поступают в заднюю кишку. Наши наблюдения показали, что в естественной речной воде при практически непрерывном процессе фильтрации эти акты у мшанок имеют следующую продолжительность: глотание — каждые 40—60 сек, период пребывания пищевого комка в желудке — от 30 мин до 1,5—2 час. После выбрасывания фекального комочка задняя кишка остается свободной от 30 сек до 5—6 мин и затем в нее поступает новая порция частично переваренной пищи (Скальская, 1992). Поэтому у живых и фиксированных мшанок задняя кишка всегда заполнена, здесь продолжается переваривание пищи. У многих мшанок дефекация происходит путем выбрасывания целого фекалия и полного освобождения задней кишки и лишь у *Cristatella mucedo* этот процесс может осуществляться порционно, в виде цепочки мелких пеллет.

Время, необходимое для последовательного выполнения актов потребления пищи и выбрасывания фекалий, тесно связано с температурой и концентрацией взвеси. У мшанки *Plumatella fungosa*, содержащейся в природной воде с температурой 17,0° С и концентрации взвесей 640 мг/л интервалы между дефекациями составляли 1 час 29 мин — 1 час 44 мин. При повышении температуры воды скорость фильтрации и прохождения пищи через пищеварительную систему быстро возрастала. При 26° С начиналось периодическое впячивание полипидов в цистид, интервалы покоя при этом составляли 1—13 мин, но при дальнейшем ее повышении они сокращались до 2—4 мин. В пределах 19,5—31,0° С интервалы между дефекациями сходны с теми, что наблюдали в природе — 29—65 мин. При повышении температуры более 31° С фекалии образовывались слишком часто, по-видимому полноценного переваривания пищи не происходило. При последующем увеличении температуры до 35—36° С задняя кишка после дефекации уже не заполнялась новой порцией переваренной пищи, т. е. выбрасывание опережало ее накопление в желудке. Однако работа ресничного аппарата щупалец не прекращалась. Вероятно, при такой температуре приостанавливалось потребление пищевых частиц и вся деятельность аппарата щупалец оказывалась направленной на выполнение одной функции —

дыхания. Судя по всему, температуру 30—31° С следует считать пределом, после которого сбалансированность процессов, сочетающих дыхание и питание, нарушается.

Понижение температуры воды приводит к замедлению всех процессов жизнедеятельности мшанок и актов, связанных с фильтрацией и прохождением пищи через пищеварительную систему. При температуре 10—11° С начиналось втягивание зооидов, причем интервалы покоя составляли 1—42 мин. Полное прекращение фильтрационной деятельности наблюдалось при 8° С. При последующем увеличении температуры разворачивание короны щупалец начиналось при 9—10° С, а при 15° С все зооиды были активными.

В опытах с помещением мшанок в отфильтрованную речную воду выбрасывание фекалий наблюдалось только у 2 из 9 одновременно наблюдаемых зооидов колонии с интервалами 1 час и 1 час 25 мин. Через 18 мин от начала опыта отмечалось прекращение фильтрации и втягивание зооидов продолжительностью от 3 до 10 мин. В течение последующих 2 часов наблюдений дефекаций не происходило, периоды покоя увеличивались, но полного прекращения работы щупалец не происходило. После периода голодания при искусственном повышении концентрации взвесей до 1480 мг/л процесс фильтрации быстро возобновлялся, а интервалы между дефекациями составляли 25—44 мин.

В летний период активность фильтрации у мшанок максимальна. Так, в естественной речной воде с концентрацией взвеси 621 мг/л и температурой 24,5° С промежутки между выбрасыванием фекальных пеллет у мшанки *Plumatella fungosa* составляли 30—59 мин. Подсчет численности зооидов на единицу площади показал, что на 1 см² колонии приходится от 196 до 204 экз. в среднем 200 экз. Такая колония может полностью очистить от взвеси 1 литр воды почти за двое суток — 47 часов при концентрации взвеси 621 мг/л и интервалами между дефекациями 40 мин.

Количество взвеси, осаждаемое одним зооидом за сутки при среднем весе одного фекального комочка 0,044 мг составляло 1,056 мг. При среднем весе зооида 0,156 мг количество осажденных за сутки взвешенных веществ почти в семь раз оказалось больше, чем вес самого зооида. В естественных условиях водоемов у разных видов мшанок каждый зооид за сутки осаждал от 0,357 до 1,056 мг взвеси (табл. 35). Колонии площадью 1 м² за это время способны изъять из толщи воды от 0,714 до 2,112 кг.

Полученные результаты мы сравнили с расчетными данными по фильтрационной активности молодежи дрейссены из разных участков водохранилища в годы благоприятные для размножения и роста моллюсков (табл. 36).

Целесообразность такого сравнения определялась относительно близкими размерами сеголетков дрейссены и зооидов мшанок. Расчеты количества осажденных взвесей молодеью моллюсков и мшанками показали довольно близкие величины при вполне реальных значениях численности и биомассы этих беспозвоночных, обитающих в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища. Это позволяет сделать вывод о важной роли мшанок в осаждении взвесей, которая может быть сравнима с таковой дрейссены — мощного фильтратора в пресных водах.

Таблица 35

Некоторые показатели способности мшанок к осаждению взвеси

Мшанка	Время набл.	Темп. °С в опы- тах	Кон- цент. взве- си, мг/л	Размеры фекал., мм	Вес 1 экз. фек., мг	Интера. между де- фекация- ми, мин	Вес пел- лет, осаж- денных 1 зоондом за 1 сутки, мг	Вес пел- лет, осаж- денных колонией площ. 1 м ² за 1 сутки, кг
<i>Рыбинское водохранилище</i>								
<i>Plumatella fungosa</i>	VI—VIII, 1989 г.	24,5	621	1,0x0,3	0,044	40	1,056	2,112
<i>Plumatella casmiana</i>	VII, 1989 г.	23,0	650	0,7x0,2	0,012	36	0,480	1,440
<i>Hyalinella punctata</i>	VII, 1991 г.	20,0	670	0,8x0,3	0,033	78	0,594	1,188
<i>Cristatella mucedo</i>	VII, 1991 г.	19,5	780	0,7x0,3	0,025	76	0,475	0,950
<i>Иваньковское водохранилище</i>								
<i>Plumatella repens</i>	VII, 1991 г.	22,0	741	0,6x0,3	0,021	85	0,357	0,714

Таблица 36

Некоторые показатели способности сеголетков дрейссены к осаждению взвеси в Рыбинском водохранилище (расчеты по: Алимов, 1981)

Участок водохрани- лища	Числен. экз./м ²	Биом. г/м ²	Ср. разм. мм	Ср. вес мг	Объем профильтро- ванной воды, л (за 1 сут.)	Расчетное количест- во осажденных взвесей за 1 сутки, кг
4.VIII.1977 г.						
Закрытое прибр.	29000	144,9	4,0	4,0	1493,5	1,0
Открытое прибр.	64100	57,4	1,5	0,7	1147,4	0,768
28.IX.1982 г.						
Закрытое прибр.	43100	845,9	5,4	8,0	4765,5	3,193

Примечание: для расчетов использовалась величина содержания взвесей в воде 670 мг/л.

Участие мшанок в процессе самоочищения особенно эффективно в водоемах, загрязненных бытовыми стоками. В таких водоемах на 1 гектаре площади дна колонии *Plumatella fungosa* суммарной биомассой 15,6 т ежегодно изымали 113 кг азота (Job, 1976). Не исключено, что мшанки могут оказаться наиболее удобными объектами для вселения в водоемы с целью биологического осаждения взвеси и изъятия биогенов из толщи воды.

ГЛАВА V

Влияние климатических факторов на зооперифитон водохранилищ

Основные факторы среды, определяющие ход сезонных сукцессий зооперифитона в водохранилищах

При исследовании конкретных сообществ встает вопрос о вычленении из всей суммы факторов главных, определяющих состав и уровень развития компонентов сообществ. Измерить величину и направленность совокупного действия факторов среды на гидробионтов чрезвычайно сложно. Академик С. С. Шварц (1973) писал: «До тех пор, пока экология не научится фиксировать и оценивать непосредственно влияние среды на организмы животных в их естественной среде обитания с необходимой точностью, истинные причины преобразования популяций не могут быть вскрыты с нужной для теории и практики достоверностью». Эта проблема остается открытой.

Различны взгляды экологов на ход динамики численности компонентов сообществ, сущность этой проблемы продолжает быть наиболее сложной и до конца не раскрытой. В. А. Межжерин (1979) проблему динамики численности животных рассматривал как многоуровневую, связанную с изменением численности в пространстве и времени, обусловленную, во-первых, индивидуальными, во-вторых, популяционными и, в третьих, экосистемными проявлениями. Динамика численности животных рассматривалась им как процесс циклический, происходящий на фоне изменений внешних условий среды и реализации внутренних тенденций. Одни и те же факторы могли либо ускорять, либо замедлять этот процесс в зависимости от биологической активности, стадии развития популяций гидробионтов.

Формирование сообществ обрастателей на новых субстратах на первых этапах после зимовки тесно связано с изменениями биоты водохранилищ, вызванными паводково-пойменными экологическими циклами. Пойма — материнское чрево Земли, где ежегодно происходят миграции, зимовки гидробионтов, воспроизводятся все классы биомира (Худяков, 1976). Кроме того, большое влияние на развитие жизни наряду с температурой оказывали колебания уровня воды, иногда внезапные, связанные с режимом работы гидроузлов. Динамика некоторых ведущих абиотических факторов определялась неестественными причинами, изменения их могли быть резкими и воспринимались организмами как стрессовые воздействия (Кудерский, 1987). Зимой во время падения уровня воды обнажались и подвергались высыханию и промерзанию большие прибрежные участки, многие беспозвоночные в этот период погибали. В Рыбинском водохранилище

при обычном для водоема годовом понижении уровня на 4,0 м площадь его уменьшается на 41%, а мелководных Моложского и Шекснинского плесов — на 65% (Бакастов, 1976). В летнее время в зависимости от уровня воды в Рыбинском водохранилище содержание солей может различаться более чем в 2 раза (Буторин и др., 1972). Кроме того, с уровнем воды связаны концентрация перифитонных форм в толще воды и на субстратах, степень развития макрофитов и фауны, связанной с ними.

В основе классификации экологических факторов, отражающей специфику взаимоотношений организмов с окружающей средой, которую дал А. С. Мончадский (1962), заложены степень и характер периодичности их изменений. Он выделил две основные группы факторов — первичнопериодические (солнечная радиация, свет и температура) и вторичнопериодические (содержание кислорода, соленость, мутность, колебания уровня и т. д.).

Не отрицая важности предложенных ранее классификаций факторов, влияющих на формирование и развитие перифитона, следует указать на необходимость рассмотрения действия на эти процессы глобальных и локальных условий среды. Подходя с этих позиций можно выделить три группы факторов (рис. 7): общеводоемной, внутриводоемной зональной и узколокальной значимости (станции).

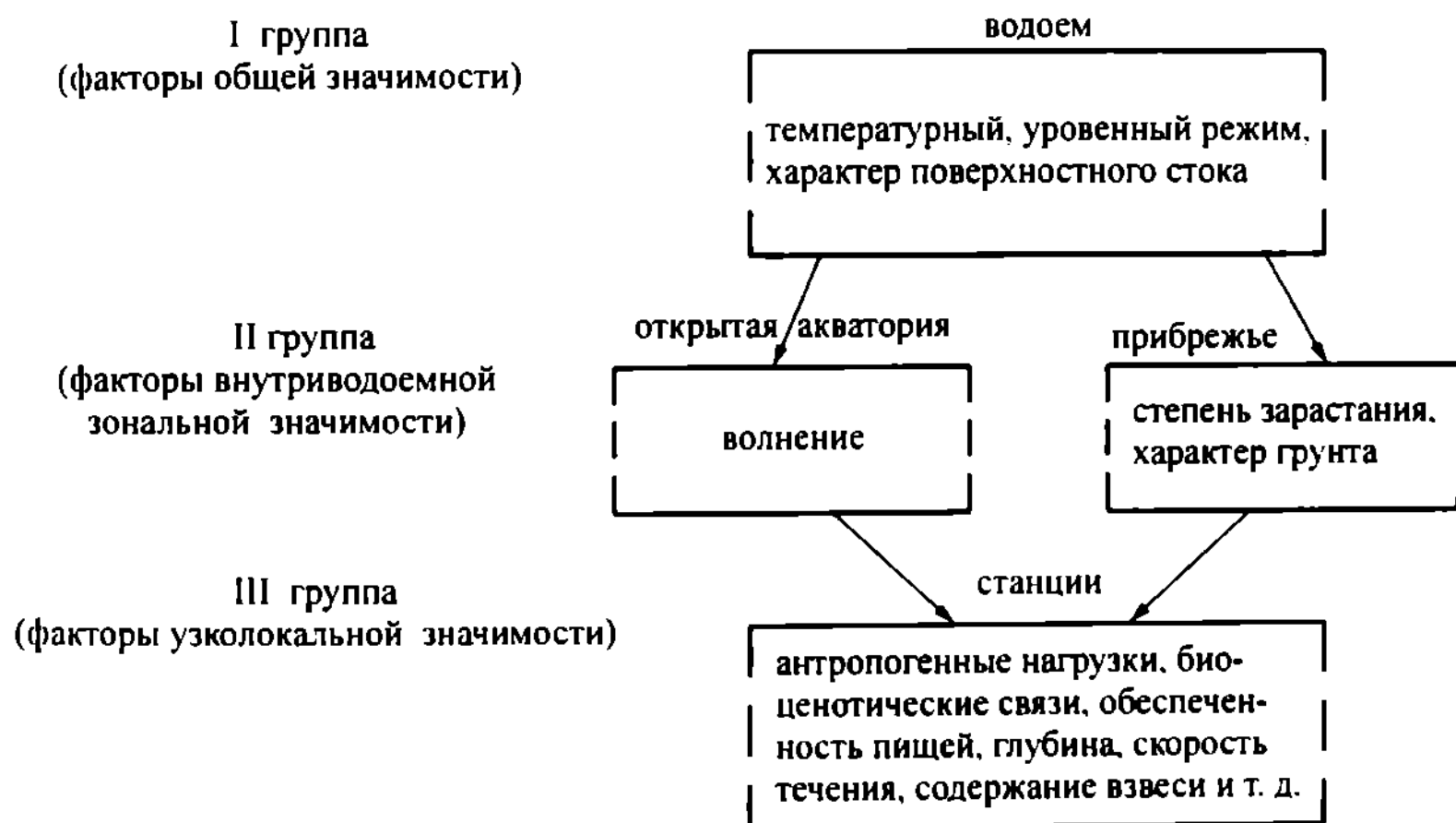


Рис. 7. Схема основных факторов среды, влияющих на развитие зооперифитона водоемов Верхней Волги

В водохранилищах средней полосы ЕТР с четко выраженными сезонами года скорость процессов обрастания зависит от температуры и уровня воды (Скальская, 1985). Эти два фактора в основном определяют всю гамму взаимосвязанных и взаимозависимых абиотических составляющих химической и физической природы, а также скорость биологических процессов — от активизации после зимовки физиологических, по-

веденческих реакций к интенсивному питанию, росту, размножению гидробионтов.

Для биоты водохранилищ важное значение имеет характер поверхностного стока, особенно ярко выраженный в аномальные годы. В засушливые сезоны влияние поверхностного стока на водоем незначительно. При дождливом вегетационном периоде увеличивается поступление разного рода взвеси и загрязняющих веществ. Перечисленные экологические факторы температурный, уровенный режим, характер поверхностного стока отнесены нами к 1 группе факторов общеводоемной значимости.

Во вторую группу включены факторы внутриводоемной зональной значимости. В прибрежной зоне наиболее важное значение для беспозвоночных имеет степень зарастания макрофитами и характер грунта. Водные макрофиты — один из типов естественных субстратов, на которых развивается богатый зооценоз, обогащающий водоем перифитонными беспозвоночными. Характер грунта важен для развития не только бентосных, но и перифитонных сообществ. Каменистые грунты наиболее предпочтительны для обрастателей. Они заселяются подвижными и прикрепленными беспозвоночными, которые могут жить как в бентосе, так и перифитоне.

Для зооценозов открытой акватории одним из наиболее значительных экологических факторов служит волновая активность, особенно на первых этапах сукцессии сообществ на новых субстратах, когда беспозвоночные еще недостаточно прочно прикреплены к ним.

Структура и уровень развития зооперифитона на конкретных биотопах определяется факторами третьей группы локальной значимости, которые создают микрорежимные условия на станциях наблюдения. Здесь важное значение имеют антропогенные нагрузки, характер биоценологических связей, обеспеченность пищей, содержание кислорода, взвеси и т. д. Эти факторы и определяют высокую мозаичность структуры сообществ обрастателей в водоемах. Ряд факторов второго и третьего уровней при определенных условиях могут приобретать общеводоемную значимость. Например, в мелководных сильно зарастающих водоемах водные макрофиты могут распространяться почти на всю площадь. При усилении антропогенных нагрузок на водоемы из категории локального влияния эти факторы могут приобретать общеводоемную значимость.

Влияние на биоту большинства факторов среды, в том числе и антропогенных, имеет, как правило, двойственную природу. Практически любой фактор стимулирует одни и подавляет другие процессы, активизирует биологические циклы одних беспозвоночных и подавляет других. Например, повышенная температура воды угнетает развитие холодолюбивых видов и стимулирует теплолюбивые виды. Высокое содержание кислорода привлекает беспозвоночных оксифилов и подавляет оксифобных. Повышенная скорость течения благоприятна для реофилов и неблагоприятна для лимнофилов и т. д. Однозначно отрицательное влияние на биоту могут оказывать лишь чрезмерные, несвойственные природным водоемам, значения факторов среды.

Развитие зооперифитона на незагрязненных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Наблюдения за развитием зооперифитона в Волжском плесе Рыбинского водохранилища проведены в 1977—1982 гг. в закрытом и открытом побережье. На протяжении периода наблюдений состав доминирующих видов оставался постоянным. В зооценозе преобладали личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Cricotopus gr. silvestris*, наидиды *Nais barbata*, *Stylaria lacustris*, *Ripistes parasita* и моллюск дрейссена. Кроме обычных видов, характерных для этого периода наблюдений, отмечались эпизодические вспышки численности некоторых беспозвоночных, относившихся к категории второстепенных или редких. Так, в 1978 г. в закрытом побережье наблюдалось массовое развитие в обрастаниях гидр. В августе их численность достигала 115,0 тыс. экз./м² при биомассе 52,8 г/м², что составляло 58,4% численности и 55,8% биомассы. В 1980 г. на этом же участке зарегистрирована вспышка численности мшанок *Cristatella mucedo*. Численность ее червеобразных колоний была равна 15,4 тыс. экз./м² при биомассе 843,0 г/м².

В открытом побережье губки и мшанки в этот период еще не обнаруживались. По видовому составу и количественному развитию зооперифитон в большинстве случаев был беднее, чем в закрытом побережье. Однако и здесь отмечались эпизодические вспышки некоторых видов обрастателей. В 1980 г. в массе развивались гидры. В сентябре их численность достигала 35,3 тыс. экз./м², биомасса 12,4 г, что, соответственно, составляло 94,6 и 91,8% от общих показателей.

Вспышка численности отдельных видов в сообществах — явление широко известное в животном мире. В. Д. Федоров (1970) считал, что она характерна для видов еще только завоевывающих свою экологическую нишу. Это нарушало функциональное равновесие в сообществе и могло привести к отторжению вида. В условиях резких колебаний абиотических характеристик среды в водохранилищах отторжение вида могло произойти не только за счет внутренних противоречий, но и путем резких изменений факторов среды. С точки зрения сохранения, расселения и освоения новых территорий вспышка численности вида — явление положительное.

В течение шести лет наблюдений межгодовые колебания уровня воды в Рыбинском водохранилище наиболее выражены зимой и осенью (рис. 4). Принимая во внимание уровень воды в зимнее время как наиболее ответственный период для зимовки беспозвоночных, условно можно рассматривать 1977, 1980 и 1982 гг. как маловодные, а 1978, 1979 и 1981 гг. как многоводные. По температурному режиму вегетационные периоды 1977, 1980 и 1981 гг. характеризовались сравнительно сухой погодой и довольно высоким прогревом воды в летнее время и 1978, 1979, 1982, напротив, прохладной дождливой погодой и низкими температурами в течение лета (табл. 37).

Температура воды в Волжском плесе Рыбинского
водохранилища в разные годы

Годы	Месяцы					
	V	VI	VII	VIII	IX	X
1977	12,5—20,0	14,0—22,5	20,0—21,6	17,8—24,2	5,2—17,6	1,2
1978	10,0—16,0	12,5—18,1	18,0—19,5	14,2—17,2	—	2,3
1979	12,5—18,0	16,1—20,0	18,7—20,8	18,5—19,3	10,6—15,0	—
1980	9,5	12,7—22,0	18,6—19,0	16,6—20,0	7,1—15,0	2,6—6,0
1981	14,6—15,0	16,0—24,8	21,6—24,0	14,1—24,4	11,5—12,9	—
1982	13,5	12,3—17,0	21,3—22,8	19,6	11,7—12,0	—

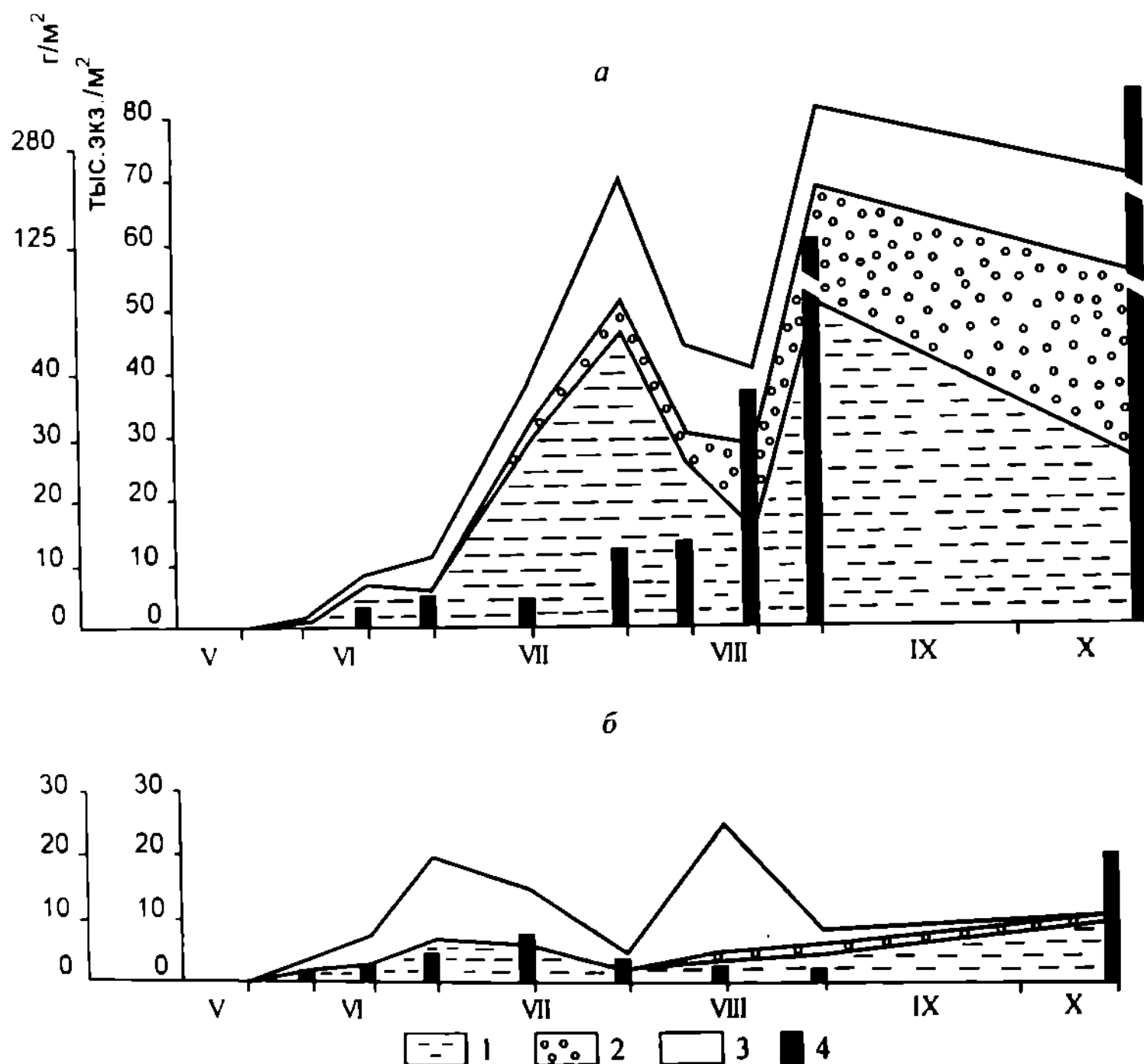


Рис. 8. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона на предметных стеклах в закрытом побережье у о. Спидинский в 1977 г.(а) и в 1978 г.(б); (1 — личинки хирономид; 2 — дрейссена; 3 — наидиды + прочие, 4 — биомасса. По оси ординат: слева направо — биомасса и численность. По оси абсцисс — длительность экспозиции, месяцы)

На основании этого выделялись следующие сочетания уровня и температурного режимов: низкий уровень + высокая температура (1977, 1980 гг.), низкий уровень + низкая температура воды (1982 г.), высокий уровень + высокая температура (1981 г.), высокий уровень + низкая температура (1978, 1979 гг.). Следует иметь в виду, что такое деление условно, поскольку каждый год имел свои особенности, как в ходе изменения уровня воды, так и ее температуры. Например, 1978 и 1979 гг. по температурному режиму весьма близки, но по водному режиму существенно отличались, хотя они и отнесены к одной и той же категории «многоводных». Характерная особенность наполнения водохранилища в 1978 г. — весьма высокий уровень во втором полугодии, а 1979 г. отличался высоким уровнем в зимнее время.

В закрытом побережье у острова Спицинский в 1977 г. при низком уровне воды в сочетании с высокой температурой процессы обрастания проходили активно. Основную часть зооперифитона в первую половину лета составляли личинки хирономид (рис. 8).

В июле и августе субстраты заселялись молодью дрейссены. Осенью численность обрастателей составила 68,6 тыс. экз./м², биомасса — 287,0 г/м². На долю дрейссены приходилось 42% численности и 95% биомассы. Индекс видового разнообразия Шеннона по численности и биомассе обрастателей, как и число видов на протяжении июня—июля непрерывно увеличивались (рис. 9). Осенью за счет резкого возрастания биомассы дрейссены индекс по ее величине имел очень низкое значение.

В 1978 г. при низкой температуре в течение вегетационного периода и высоком уровне воды интенсивность процессов обрастания резко снизилась. В эти годы особенно хорошо были выражены отличия на первых этапах сукцессии зооперифитона при 2-недельной экспозиции субстратов и ежемесячной их замене (рис. 10).

По сравнению с 1977 г. значительно уменьшилась численность личинок хирономид и дрейссены из-за неблагоприятных температур для осуществления биологических циклов и ухудшения условий питания. По данным С. И. Кузнецова и др. (1982) величина продукции органического вещества, продукции бактериальной биомассы, деструкции были в 1,5—2 раза ниже, чем в 1977 г. Осенью численность зооперифитона

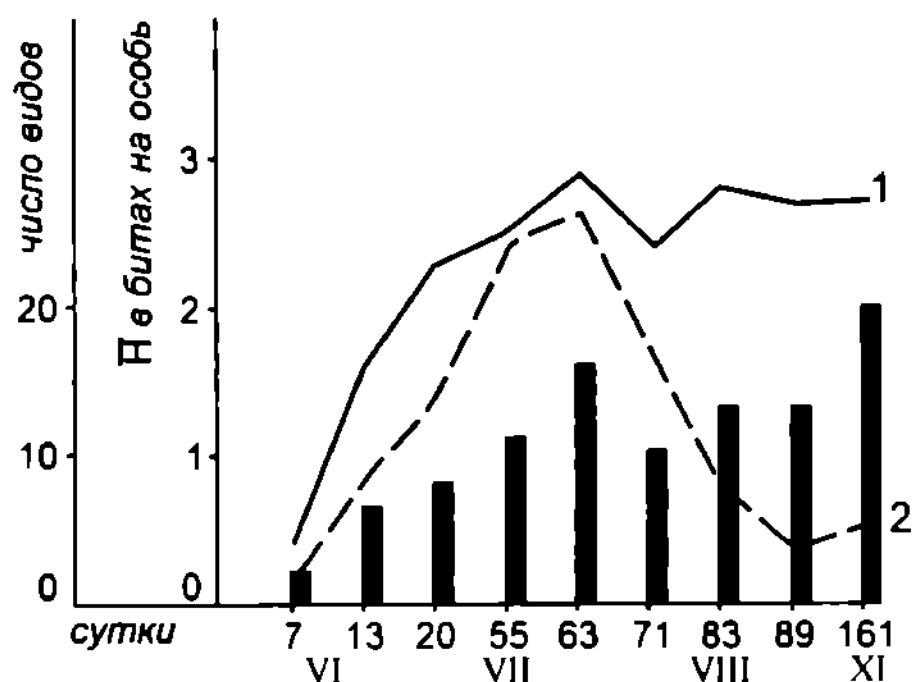


Рис. 9. Индекс видового разнообразия Шеннона (\bar{H}) и число видов в зооперифитоне закрытого побережья Волжского плеса Рыбинского водохранилища (о. Спицинский) в 1977 г. (1 — \bar{H} по численности, биты на особь; 2 — \bar{H} по биомассе, биты на грамм. столбики — число видов)

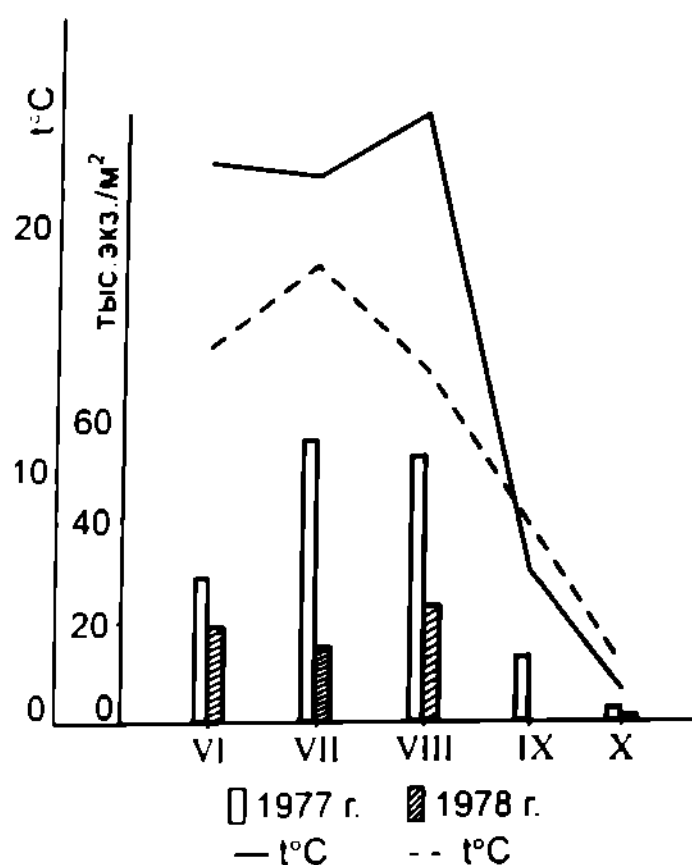


Рис. 10. Температура воды и численность зооперифитона при ежемесячной 2-недельной экспозиции стекол в закрытом прибрежье Волжского плеса Рыбинского водохранилища (о. Спицинский) в разные годы (температура, °C, численность — тыс. экз./м²)

составила 10,8 тыс. экз/м², биомасса — 20,9 г/м², т. е. соответственно в 6 и 10 раз меньше, чем в 1977 г. Однако индекс видового разнообразия Шеннона по-прежнему был высок (рис. 11), т. е. оказался малочувствительным к особенностям хода сукцессии зооценоза в сильно изменившихся условиях среды.

Сходные процессы отмечены и при формировании обрастаний на приустьевых участках р. Шуморовки. В олигомиксных (дрейсеновых) сообществах темп и величина накопления биомассы к концу вегетационного периода определялись в основном сроками и интенсивностью размножения дрейссены: чем раньше личинки дрейссены оседали на субстраты и чем дольше сохранялась температура воды более 10—11°C, при которой не прекращается рост моллюсков, тем больше был прирост биомассы (рис. 12). Наименьшее накопление

биомассы обрастаний в конце вегетационного сезона наблюдалось при слабом прогреве водоема и поздних сроках размножения моллюсков (1979 г.) и наибольшие — при благоприятных условиях для размножения и роста моллюсков (1981 г.)

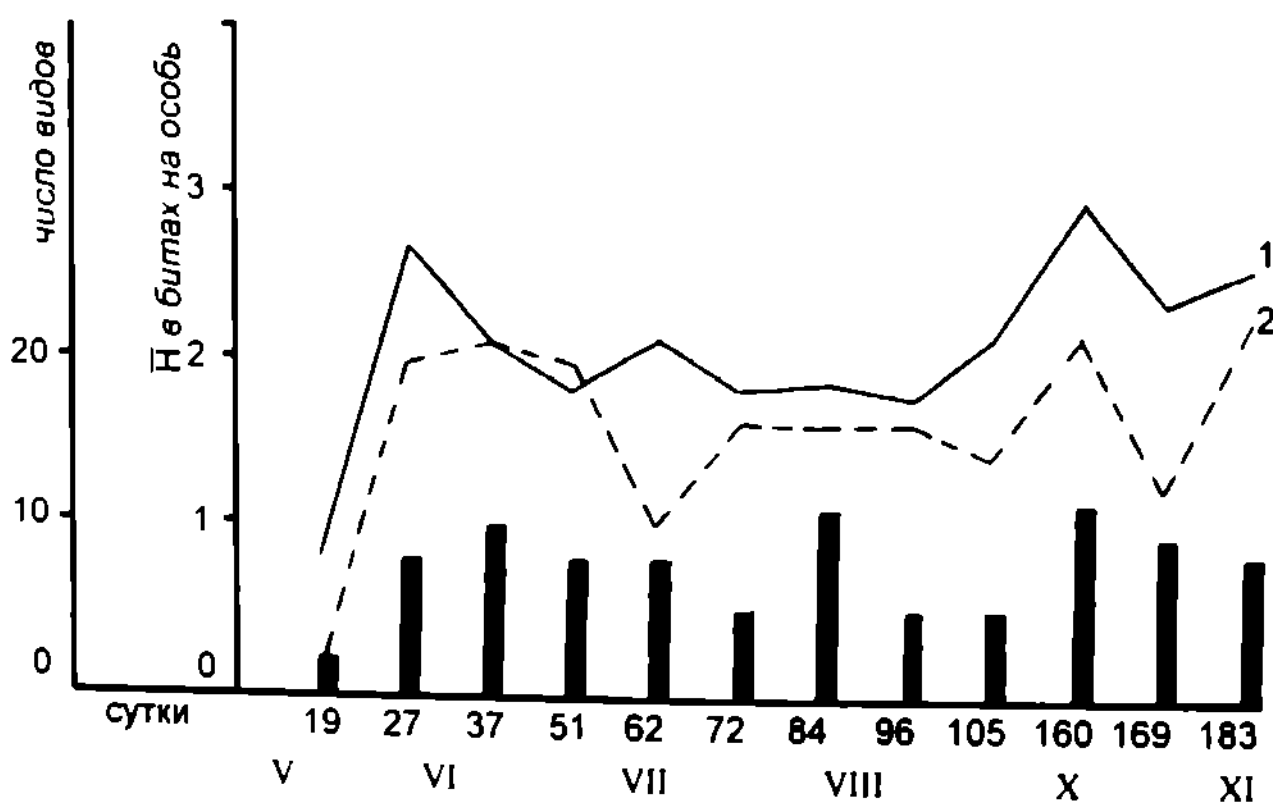


Рис. 11. Индекс видового разнообразия Шеннона (\bar{H}) и число видов в зооперифитоне закрытого прибрежья Волжского плеса Рыбинского водохранилища (о. Спицинский) в 1978 г. (Обозначения те же, что и на рис. 7)

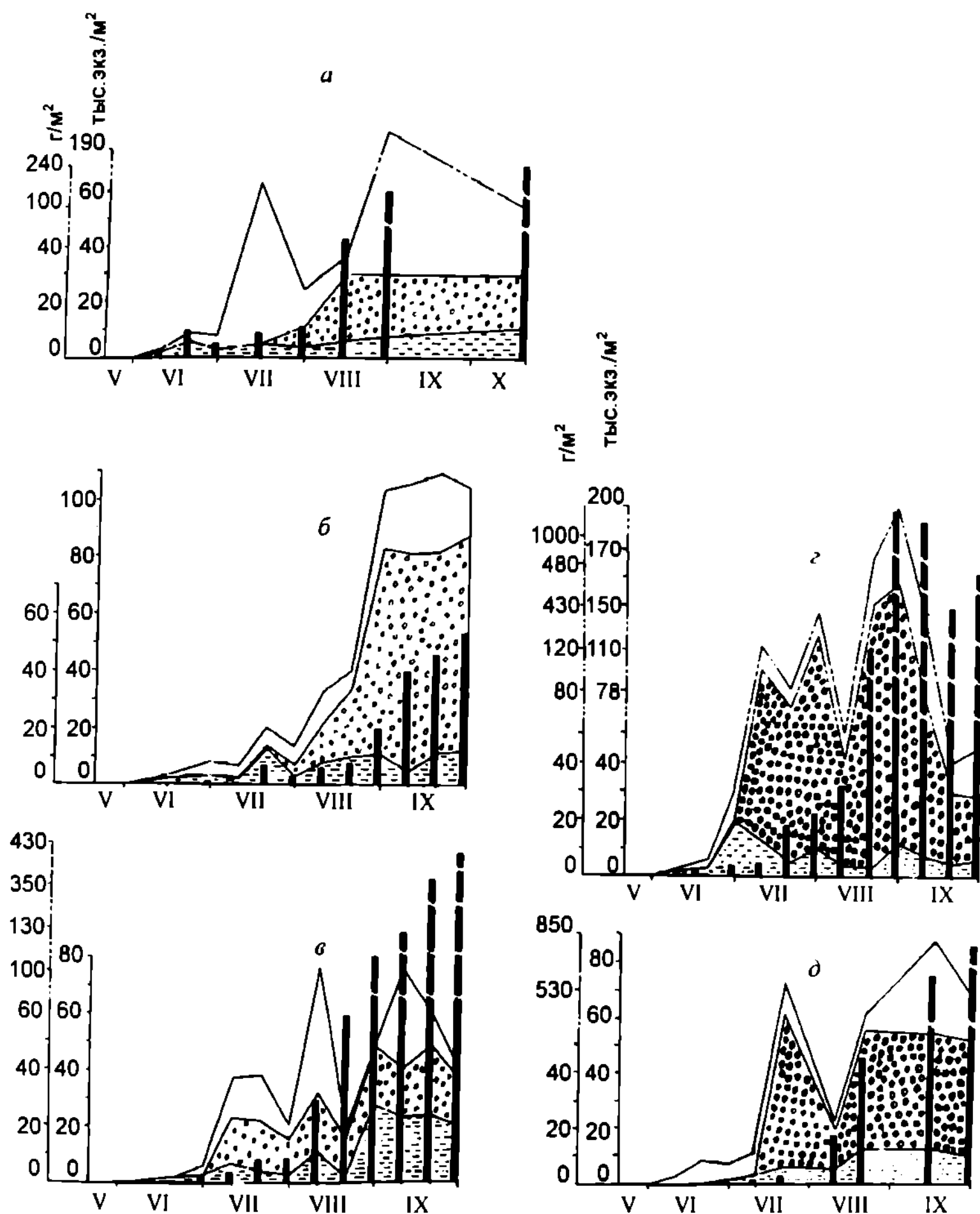


Рис. 12. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./м^2) зооперифитона на предметных стеклах в закрытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища (р. Шумовка) в разные годы (а — 1978 г.; б — 1979 г.; в — 1980 г.; г — 1981 г.; д — 1982 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 8)

В открытом побережье процессы обрастания шли несколько слабее, чем в защищенном побережье. В 1978—1980 гг. накоплений биомассы из дрейссены не наблюдалось, численность личинок хирономид была невысокой (рис. 13). Наиболее интенсивно зооперифитон развивался в 1981 г. при необычайно сильном прогреве водоема и высоком уровне воды. Процессы обрастания шли настолько бурно, что уже в конце авгу-

ста численность обрастателей достигала 101,9 тыс. экз/м², а биомасса — 224,3 г/м². На долю дрейссены приходилось 84,3% численности и 99,1% биомассы.

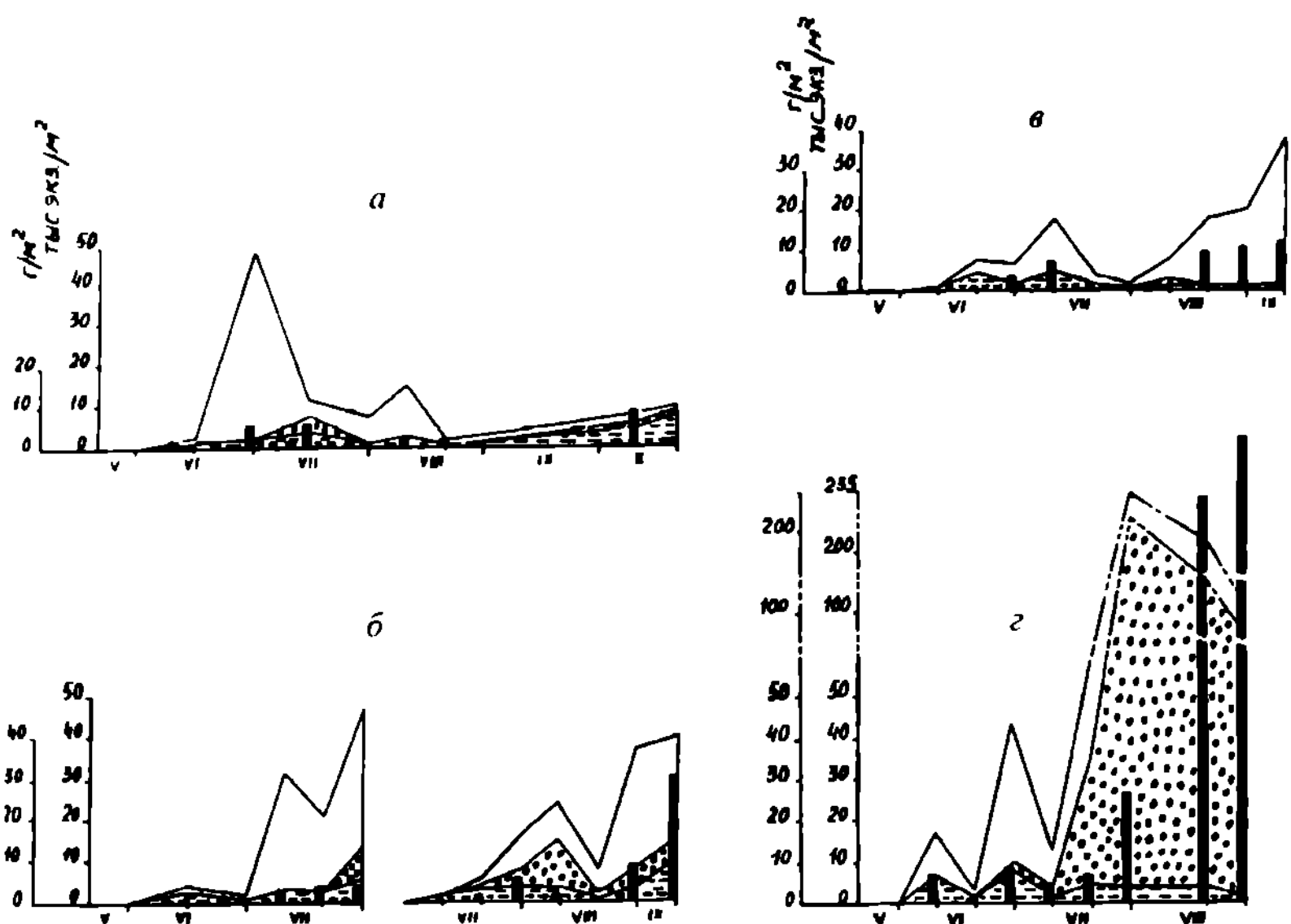


Рис. 13. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз/м²) зооперифитона на предметных стеклах в открытом побережье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в разные годы. (а — 1978 г.; б — 1979 г.; в — 1980 г.; г — 1981 г.). Остальные обозначения те же, что и на рис. 8)

Следовательно, при различных сочетаниях температурного и водного режимов на разных участках прибрежной зоны наиболее интенсивно процессы обрастания шли при высоком и низком уровне и режиме, сопровождавшихся высокой температурой в течение всего вегетационного периода и гораздо слабее — при высоком уровне и низком прогреве воды.

Высокая естественная пространственная неоднородность среды водоемов находит отражение в мозаичности структуры зооперифитона не только на разных биотопах, но и на одном и том же субстрате. Например, на забитых в грунт деревянных брусках с большой площадью и градиентами среды от поверхности до дна характер поселений обрастателей был связан, прежде всего, с их фотореакцией, обеспеченностью пищей, биоценотическими связями.

Светолюбивые личинки хирономид *Cricotopus gr. silvestris* поселялись преимущественно на 0,5-метровой глубине, в менее освещенных горизонтах их численность оказывалась низкой. В обрастаниях на затопленных деревьях эти личинки образовывали скопления даже у самой поверхности воды (Луферов, 1962). Личинки *Glyptotendipes glaucus* индифферентны

к свету и распределялись на всех горизонтах более или менее равномерно. Они строили домики примерно на одинаковом расстоянии друг от друга, причем располагали их вертикально вдоль бруска (Скальская, 1982). Дрейссена заселяла субстраты на всех глубинах, но при возможности миграции, она предпочитала придонные горизонты, по всей вероятности, ориентируясь по градиенту концентрации пищи или другим параметрам.

Высокая неоднородность поселений отмечена и на горизонтально располагавшихся субстратах — упавших с берегов деревьев в небольших реках юго-западного побережья Рыбинского водохранилища (Скальская, 1993). В данном случае структура сообществ определялась как степенью занятости субстратов первопоселенцами, а также и внутренними связями. Особым богатством зооперифитона отличались Малиновские ручьи № 1, 2, 3. Во всех ручьях на топляках в массе поселялись мшанки *Cristatella mucedo*, занимавшие верхнюю центральную часть затопленного дерева, нижнюю сторону заселяла дрейссена, боковые ветви полностью покрывали губки *Spongilla lacustris*, среди которых попадались клубневидные наросты мшанок *Plumatella fungosa*. В зоне контакта поселений губок, мшанок и дрейссены зооперифитон оказался чрезвычайно богатым. Численность беспозвоночных составляла 61,7 тыс. экз./м², биомасса — 2,7 кг/м². Большая часть биомассы приходилась на долю дрейссены. В насыщенном сообществе биоценотические связи имели разнообразные оттенки — от конкуренции за жизненное пространство до тесного комменсализма. Между колониями *Cristatella mucedo* обитало очень много олигохет, которые использовали в пищу фекальные пеллеты мшанок.

При сплошном покрытии субстратов губками в р. Черной численность зооперифитона была невелика, всего лишь 28,2 тыс. экз./м², но биомасса оказалась очень высокой — 2,9 кг/м², на долю доминанта приходилось 99,8%. Здесь численно преобладали олигохеты *Enchytraeus albidus* и *Nais barbata*. Из личинок хирономид наиболее значительна роль *Cricotopus gr. silvestris*. В данном случае сформировалось сообщество значительно беднее по числу видов и численности, чем в биоценозе мшанок. Наличие у губок жестких кремниевых спикул и специфических ароматических выделений, по-видимому, отпугивало беспозвоночных, что служит самосохранению и экспансии колоний на субстрате.

В целом, в разные годы интенсивность процессов обрастания и величина накопления биомассы зависели от факторов общеводоемной и внутриводоемной зональной значимости. Высокую пространственную мозаичность структуры зооперифитона определяли самые разнообразные факторы локальной значимости, создававшие микрорежимные условия не только на субстратах, но и в толще воды. Среди категорий факторов, создающих микрорежимные условия развития зооперифитона на конкретных участках, наиболее важны антропогенные нагрузки, которые оказывают как прямое отрицательное влияние на гидробионтов, так и опосредованное, путем изменения ряда естественных параметров среды — температуры, химических ингредиентов, количества взвесей и т. д. В силу чрезвычайной важности этих факторов в жизни водоемов их влияние на биоту Верхней Волги будет рассмотрено в отдельных главах.

ГЛАВА VI

Трансформация структуры и особенности сукцессий зооперифитона при искусственном подогреве воды тепловыми электростанциями

Температурный режим и факторы, сопутствующие подогреву воды в Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС

Изучение длительного влияния подогретых вод тепловых электростанций на жизнь водоемов представляет интерес не только с позиций охраны окружающей среды. Созданные в водоемах очаги с искусственно высокой температурой можно рассматривать как «эксперимент» в природе по влиянию на биоту главного фактора среды — температуры. Это позволит расширить наши представления о путях трансформации биологических структур водоемов разных географических зон при потеплении климата Земли.

Изучение влияния последствий сброса подогретых вод Костромской ГРЭС на зооперифитон Горьковского водохранилища начаты нами в 1973—1975 гг. после пуска электростанции (1969 г.). В 1986—1987 гг. работы были продолжены. Исследования выполнялись на одних и тех же станциях (рис. 14). Станция 1 находилась в зоне естественного температурного режима и служила контролем, ст. 2 — вблизи водосбросного канала и характеризовалась наиболее высоким подогревом, ст. 4 и 5 — у правого берега водохранилища по ходу потока теплых вод, ст. 3 — в заливе реки Шачи. Они располагались на глубине 3—4 м.

Поступление подогретых вод Костромской ГРЭС в Горьковское водохранилище началось с декабря 1969 г., когда был пущен первый энергоблок. К 1973 году работало 8 блоков, расход воды достиг $86 \text{ м}^3/\text{сек}$. Подогретые воды сбрасывались в залив р. Шачи и далее в водохранилище по короткому каналу № 1, берега которого были укреплены бетонными плитами.

Часть сбросных вод не попадала сразу в водохранилище, а шла вверх по заливу, главным образом в верхних слоях со скоростью $0,04\text{—}0,09 \text{ м/сек}$. Характер распространения теплых вод вверх по акватории залива зависел от объема сбрасываемой воды, уровня водохранилища, а также направления и скорости ветра. При максимальной мощности ГРЭС даже при ветре противоположного направления теплые воды поднимались вверх по заливу приблизительно на $2,5\text{—}3,0 \text{ км}$, при благоприятном ветре это расстояние увеличивалось. Постепенно охлаждаясь и перемешиваясь с нижележащими слоями воды залива, они выходили в водохранилище.

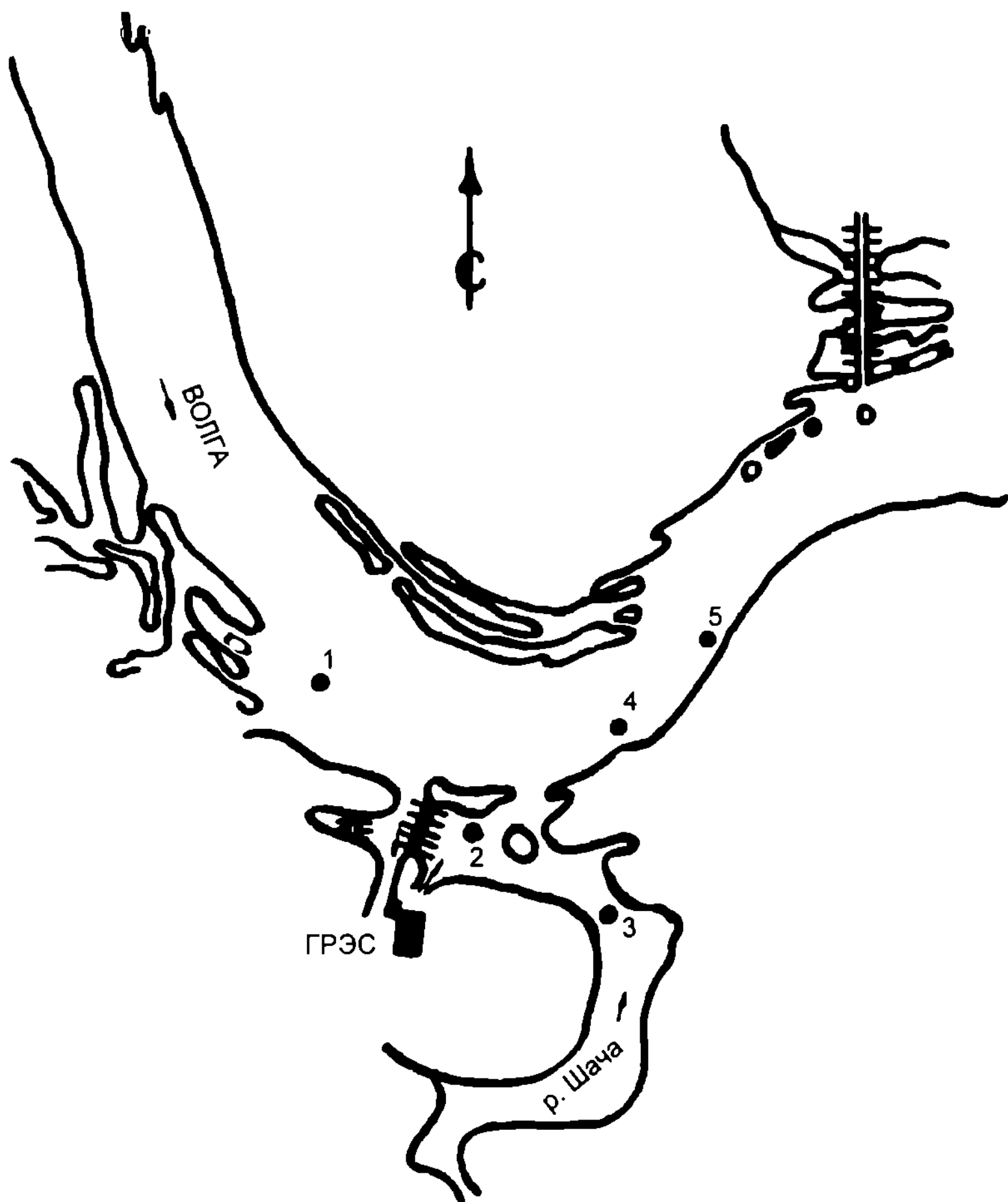


Рис. 14. Схема расположения станций в Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС

В зоне водосброса отмечалась сильная пульсация течений, особенно высока турбулентность потока в водосбросном канале. Большая часть теплых вод от III очереди (пуск осуществлен в 1979 г.) шла по водосбросному каналу № 2 в залив реки Кешки.

Температура воды в водосбросных каналах определялась совокупным влиянием климатических факторов и режимом работы тепловой электростанции. Так, например, в канале № 1 при высоком уровне естественного прогрева воды в летний период 1977 г. в зоне подогрева ежемесячно сумма температур значительно превышала естественные показатели (табл. 38).

Некоторые температурные параметры Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС
в 1977 г. (°C)

Месяц показатели	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Водозаборный канал												
Сумма темп.	6,2	5,6	14,8	55,8	411,1	538,2	615,7	611,8	391,3	109,4	34,4	17,7
Среднемес. темп.	0,2	0,2	0,5	1,9	13,3	18,0	19,9	19,8	13,0	3,5	1,1	0,6
Наиб. темп.	0,2	0,2	0,8	6,4	18,3	22,2	22,7	24,3	17,5	7,2	1,6	0,8
Наим. темп.	0,2	0,2	0,1	0,7	6,6	13,7	18,7	15,3	6,5	0,1	0,1	0,2
Водосброс ГРЭС												
Сумма темп.	262,5	237	278,2	293,2	597	766,7	833	830	616	350,7	283,1	268,2
Среднемес. темп.	8,4	8,5	9,0	9,8	19,3	25,6	26,9	26,8	20,5	11,3	9,4	9,0
Наиб. темп.	9,6	10,1	10,3	14,2	25,5	29,6	29,4	31,7	25,4	15,1	10,7	9,9
Наим. темп.	5,8	5,8	5,5	5,4	8,4	21,2	23,2	20,0	12,8	6,9	5,5	5,4
Среднемноголет- няя темп. воды водохранилища				1,2	10,1	17,0	20,2	19,0	13,2	6,0	1,0	

В летний период она поднималась до 29,4—31,7°C. Эффект искусственного подогрева по абсолютным показателям снижался в годы с температурным режимом близким к среднегодовым показателям или ниже их, как это наблюдалось соответственно в 1986 и 1987 гг. Однако и в эти годы уровень подогрева оставался высоким. Так, в 1986 г. в летнее время в зоне наибольшего влияния ГРЭС температура воды превышала естественную на 3,9—7,0°C, на других участках — на 2,3—5,5°C (табл. 39).

Таблица 39

**Температура воды (°C) Горьковского водохранилища
в районе Костромской ГРЭС в разные годы**

Дата набл.	Неподогрев. зона ст. 1	Подогреваемая зона			
		ст. 2	ст. 3	ст. 4	ст. 5
1986 г.					
30.V.	16,2	20,6	20,0	20,2	19,2
5.VI.	17,7	21,6	23,2	21,0	20,0
2—3.VII.	17,8	21,7	21,4	20,7	19,6
4—6.VIII.	21,5	28,5	25,5	27,0	25,0
15.X.	4,0	14,0	—	10,0	7,0
1987 г.					
28.V.	10,2	15,8	13,2	13,6	11,6
7—10.VII.	17,0	24,6	21,8	19,4	17,3
27.VIII.	15,6	23,0	20,0	19,0	16,8
15—18.IX.	12,4	19,4	—	14,2	13,2

При слабом естественном прогреве в 1987 г. температура воды на большинстве станций оказалась ниже по сравнению с прошлым годом, но вблизи водосбросного канала она по-прежнему на 5,6—7,7°C была выше естественной. Наиболее характерное распределение изотерм в летнее время представлено на рис. 15.

Зимой вода в заливе не замерзала, но ее температура не поднималась выше 8,0°C, т. е. была недостаточной для того, чтобы активно протекали биологические процессы. Такое положение ледово-термической обстановки сохранялось до половодья. В апреле, когда водохранилище еще покрыто льдом, температура воды в зоне водосброса поднималась до 11°C (рис. 16). Следовательно, наиболее высокий перепад температур приходился на весну и осень.

Спустя 13 лет со времени проведения первых исследований зооперифитона Горьковского водохранилища у Костромской ГРЭС произошли существенные изменения экологической обстановки, связанные не только с работой электростанции, но и технической реконструкцией водосливного устройства, укреплением берегов водосбросного канала. В 1977 г. вместо бетонных плит, быстро разрушавшихся под действием высоких температур, берега покрыли гравием и щебнем. Турбулентность потока в сочетании

с высокой температурой способствовали вымыванию с укрепленных берегов минеральных частиц, что приводило к их значительной концентрации в толще воды по ходу потока теплых вод. Этот фактор большинством исследователей, как правило, не учитывался. О повышенном содержании взвешенного вещества в зоне сброса подогретых вод ТЭС упоминалось в одной из работ (Blagojevic, 1982), посвященной этой проблеме.

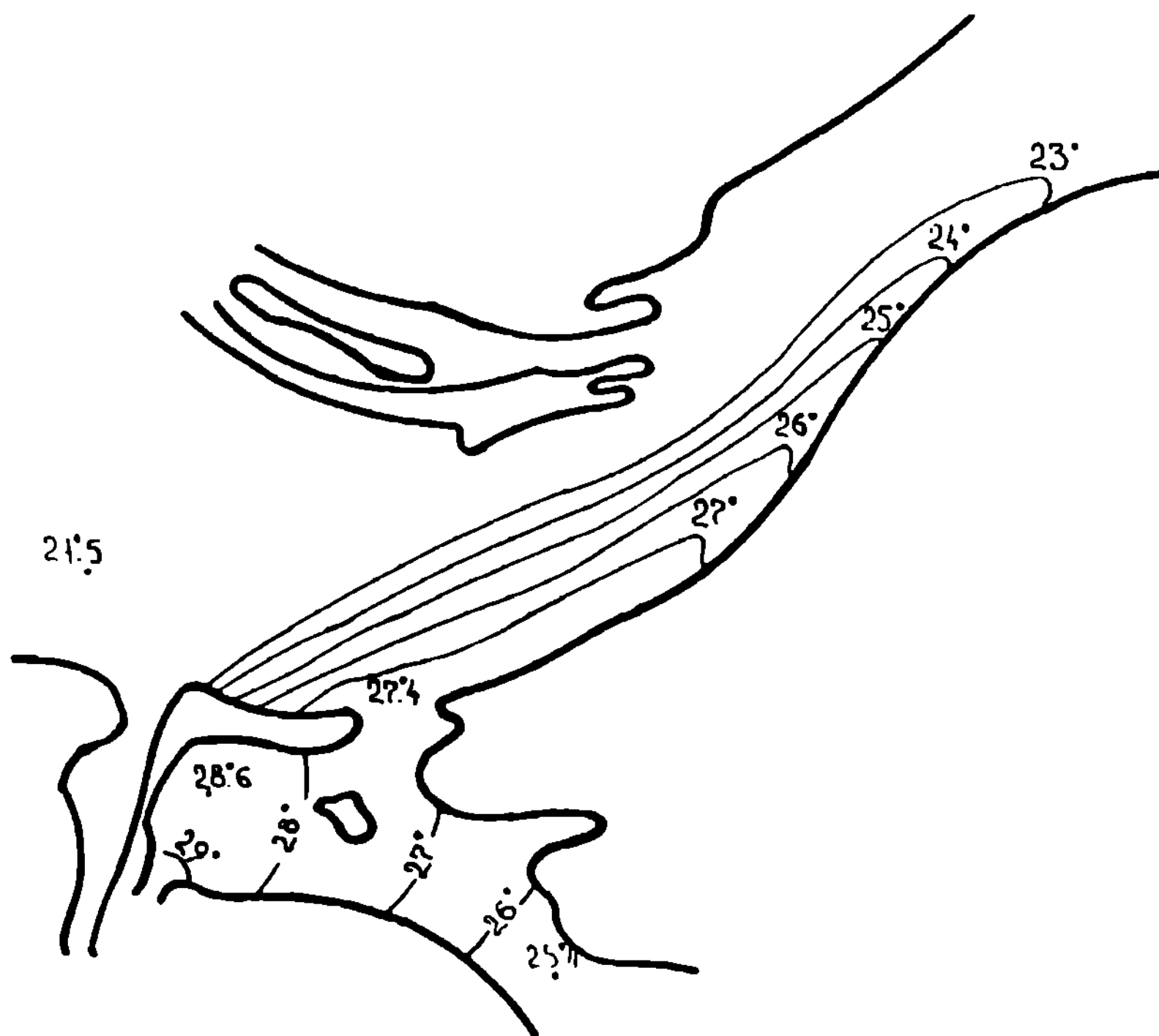


Рис. 15. Распределение изотерм в Горьковском водохранилище в августе 1986 г.

В связи с высоким содержанием взвешенных частиц на вертикальных поверхностях деревянных брусев накапливался довольно толстый слой ила (табл. 40).

За пределами зоны подогрева вес осадка был значительно меньше. Следовательно, создавался дополнительный к искусственному подогреву фактор — повышенное содержание взвесей в толще воды и на субстратах. Другие существенные сопутствующие факторы — высокая скорость потока сбрасываемых вод и перемешивание водных масс в открытой части водохранилища, связанный не только с ветровой активностью, но и движением скоростных, нефтеналивных судов и сухогрузов. Таким образом,

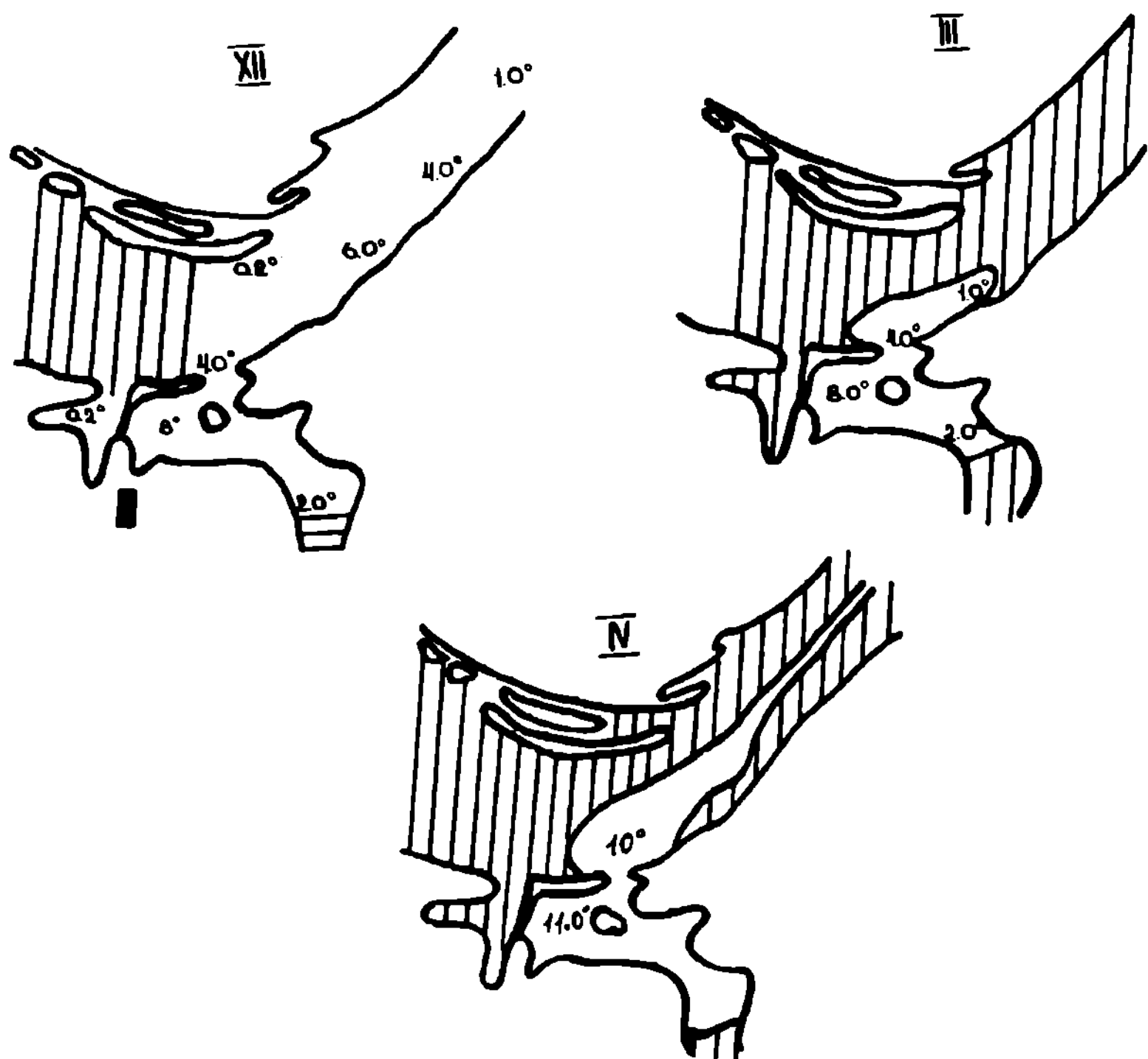


Рис. 16. Ледово-термический режим Горьковского водохранилища у Костромской ГРЭС в зимний период

воздействие подогретых вод на жизнь водоемов осуществляется совокупным влиянием факторов, прямо или косвенно связанных с температурой и независимых от нее.

Таблица 40

Количество ила (г/м^2) в обрастаниях на древесных субстратах в Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС (1986—1987 гг.)

Месяцы	Неподогрев. зона ст. 1	Подогреваемая зона			
		ст. 2	ст. 4	ст. 5	ст. 3
VII	162	670	700	722	243
VIII	82—106	666—702	522—1060	740—813	150—187
IX	120	864—955	861—1201	833—1036	164—203
X	92	702—806	875	652	

Рассматривая проблему воздействия высоких температур на гидробионтов Кларк (Clark, 1969) подчеркивал, что водные животные лучше адаптировались к высоким температурам, чем к низким. В целом искусственное повышение температуры до определенных пределов вызывало ускорение метаболизма у гидробионтов, что приводило к увеличению потребления кислорода, ускорению развития, сокращению продолжительности жизни. Вопросы, связанные с трансформацией структуры биоты, особенностями сукцессий сообществ, отдаленными последствиями воздействия искусственного подогрева на водоемы, требовали специальных исследований.

Формирование видовой структуры зооперифитона при длительной работе Костромской ГРЭС

В первые же годы работы Костромской ГРЭС было установлено, что процессы обрастания в зоне подогрева проходили более интенсивно, чем за ее пределами, но состав доминирующих форм оказался сходным (Скальская, 1974; 1976 а, б; 1978). При наиболее высокой температуре 26,4—29,1°C отмечалась повышенная смертность личинок хирономид и молоди дрейссены, однако выжившие моллюски росли быстрее, чем за пределами этой зоны. Влияние подогрева отражалось также и на фенологических сдвигах биологических циклов беспозвоночных. Последнее обстоятельство характерно практически для всех водоемов-охладителей и касалось почти всех групп гидробионтов (Мордухай-Болтовской, 1975; Ляхнович и др., 1979; Янкявичюс и др., 1979; Hillman et al., 1980; Parkin et al., 1981; Diné et al., 1982; Raddum, 1985; Кузьмичева и др., 1985; Крючков и др., 1985; Каратаев и др., 1990).

На первых этапах изучения влияния подогретых вод на биоту водоемов обсуждались вопросы возможного превращения этих зон в своеобразные оазисы, населенные элементами субтропической флоры и фауны (Мордухай-Болтовской, 1975). Однако при сравнительно непродолжительной эксплуатации электростанций в зонах подогрева обитали относительно теплолюбивые или эвритермные виды, свойственные типу водоема и ландшафтно-климатической зоне, в которой располагался водоем-охладитель. Препятствием для проникновения тропических видов могли служить не только пространственные барьеры, но и весь комплекс абиотических характеристик водоемов, определяющих их экологический статус.

По мере формирования экологического режима водоемов-охладителей отмечались довольно значительные изменения их биоты не только за счет искусственного увеличения температуры, но и путем стихийного и целенаправленного расселения в них отсутствовавших ранее теплолюбивых и тропических видов. Так, например, массовым компонентом водоема-охладителя Березовской ГРЭС стал случайный вселенец теплолюбивый моллюск физелла, размножение которого происходит круглогодично при температуре 10—32°C (Лаенко, 1985; Нагорская, 1987). Успешно акклиматизирован в этом водоеме субтропический вид речной креветки *Macrobrachium hippoense* (Алехнович и др., 1987). Благоприятные условия для развития исключительно в зоне влияния подогретых вод Трипольской ГРЭС и Киев-

ской ТЭЦ-5 нашел единственный в пресных водах вид камптозоа — *Urnatella gracilis*, достигающий массового развития при температуре 30°C (Протасов, 1980). Вероятность его расселения в пресных водах весьма велика.

В морских прибрежных водах, подверженных «термальному загрязнению», аналогичным образом создавались благоприятные условия для жизнедеятельности субтропических и тропических видов гидробионтов (Милейковский, 1978).

В специфических условиях среды зон подогрева тепловых электростанций, не свойственных природным биотопам, ранее отсутствовавшие или редкие виды могут достигать огромной численности. Эти зоны превращаются в своеобразные «инкубаторы» гидробионтов, что может способствовать расширению зон их обитания, усилению роли в водоемах, изменению структуры гидробиоценозов.

В Горьковском водохранилище в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС к середине 80-х годов произошли коренные изменения структуры зооперифитона, обусловленные суммарным эффектом влияния работы электростанции. В пределах почти каждой группы беспозвоночных отмечены существенные изменения в составе и лидерстве. Значительно сократилось число видов хирономид и ракообразных. Среди последних отсутствовали в основном виды, не являющиеся типичными обростателями, такие как *Disparalona rostrata* (Koch.), *Macrothrix laticornis* (Jur.) и др.

Из личинок хирономид выпадали из состава перифитона обитатели северных ручьев, рек, озер — *Micropsectra curvicornis* Tsher., *Synorthocladius semivirens* (Kieff), *Trissocladius potamophilus* (Tsher.), а также виды, свойственные литорали и сублиторали озер — *Cryptochironomus ex gr. conjugens* Kieff, *Polypedilum ex gr. nubeculosum* Mg, *Paratrichocladius triquetra* (Tsher.), *Paratendipes albimanus* Mg и др. Все эти виды не играли заметной роли в перифитоне разных температурных зон и чаще всего относились к разряду редких. Численность личинок хирономид несколько уменьшилась, причем существенной разницы в обилии доминирующих видов в разных температурных зонах не отмечено (табл. 41).

Влияние подогрева на гетеротопных беспозвоночных сводилось к более раннему вылету имаго и появлению дополнительных генераций (Скальская, 1974; Parkin et al., 1981; Raddum, 1985). Однако несоответствие уровня искусственного прогрева воды естественной температуре воздуха особенно ранней весной препятствовало нормальному ходу роения имаго и появлению новых генераций. Дополнительные генерации вероятны в летне-осенний период при благоприятном сочетании степени прогрева воды и воздуха.

Видовой состав олигохет заметно увеличился, частично за счет 5 дополнительных представителей рода *Nais*. Из них широко распространенные виды *Nais barbata*, *N. pardalis*, *N. bretscheri*, *Ripistes parasita* в зоне подогрева в отдельные периоды достигали высокой численности и оказывались доминирующими. В водоемах-охладителях Украины олигохеты проявляли высокую стойкость к подогреву и способны были выдерживать температуру 34°C (Афанасьев, 1987).

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) доминирующих видов в обрастающих на древесных субстратах в разных температурных зонах Горьковского водохранилища у Костромской ГРЭС

Станции, время наблюдений	Личинки хирономид				Олигохеты							
	Cricotopus intersest.		лич. хир. I возр.		Nais barbata		Nais pardalis		Nais bretscheri		Nais variabilis	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
1986 г.												
Контроль, ст. 1												
VII	6,1	1,6	1,7	0,04	0,6	0,02	ед.	0	0	0	0	0
VIII	9,1	1,5	0,7	0,02	1,9	0,08	0,1	0,01	0	0	0	0,005
X	19,6	0,8	0,4	0,01	0,1	0,004	0	0	0	ед.	0	0
средние	11,6	1,3	0,9	0,02	0,9	0,03	0	0	0	0	0	0
Зона подогрева, ст. 2												
VII	2,6	0,8	0,5	0,01	8,2	0,3	4,0	0,1	0	0	0	0
VIII	7,6	1,1	2,6	0,06	11,4	0,5	18,8	0,74	11,3	0,45	14,0	0,5
X	28,2	1,7	5,9	0,1	13,8	0,5	26,6	1,1	34,9	1,3	0,3	0,01
средние	12,8	1,2	3,0	0,06	11,1	0,4	16,5	0,65	15,4	0,6	4,8	0,17
ст. 4												
VII	1,6	0,5	0,3	0,01	1,0	0,04	0,6	0,02	0	0	0	0,004
VIII	1,0	0,2	0,6	0,01	2,1	0,1	1,1	0,05	0	0	ед.	0,05
X	10,6	0,8	2,8	0,04	6,4	0,3	0,2	0,01	0	0	0,6	0,02
средние	4,4	0,5	1,2	0,02	3,2	0,15	0,6	0,03	0	0	0,2	0,01
ст. 5												
VII	1,1	0,3	0,1	0,003	0,6	0,02	0,2	0,01	0	0	0	ед.
VIII	3,5	0,6	0,5	0,01	0,6	0,03	0	0	0	0	0	0,01
X	16,3	0,8	0,6	0,01	0,2	0,01	0,3	0,01	0	0	0,6	0,02
средние	7,0	0,6	0,4	0,01	0,5	0,02	0,2	0,01	0	0	0,2	0,01

Станции, время наблюдений	Личинки хирономид				Олигохеты									
	Cricotopus intersect.		лич. хир. I возр.		Nais barbata		Nais pardalis		Nais bretscheri		Nais variabilis		Ripistes parasita	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
ст. 3														
VII	3,6	0,6	0,5	0,01	2,7	0,1	0,9	0,04	0	0	0	0	0	0
VIII	10,8	1,0	1,4	0,03	4,2	0,2	1,2	0,05	0	0	0	0	3,3	0,1
X	24,3	1,4	0,6	0,01	3,1	0,1	3,9	0,2	0	0	2,3	0,1	17,8	0,6
средние	12,9	1,0	0,8	0,02	3,3	0,1	2,0	0,1	0	0	0,8	0,03	7,0	0,2
1987 г.														
Контроль, ст. 1														
VII	0,1	0,02	0,4	0,01	2,5	0,1	0	0	0	0	0,5	0,3	ед.	
VIII	1,0	0,4	0,3	0,01	0,9	0,04	ед.	0	0	0	0,4	0,02	3,8	0,2
Зона подогрева, ст. 2														
VII	0,9	0,3	1,0	0,02	3,7	0,2	2,0	0,1	0,3	0,01	1,6	0,07	ед.	
VIII	4,0	0,8	0,6	0,01	3,4	0,1	3,2	0,1	0	0	2,2	0,08	0,1	0,005
IX	0,6	0,1	2,6	0,05	3,3	0,1	1,8	0,1	0,5	0,2	1,5	0,06	ед.	
X	3,5	0,2	0,7	0,01	17,4	0,8	8,4	0,4	4,9	0,2	0,2	0,01	0	0
средние	2,2	0,4	1,2	0,02	7,0	0,3	3,8	0,2	1,4	0,1	1,4	0,05		
ст. 4														
VII	ед.	0	0,7	0,01	24,6	1,1	0,6	0,02	0	0	0,5	0,02	0,1	0,004
VIII	3,7	0,65	1,4	0,3	8,5	0,4	0,2	0,01	0	0	3,7	0,2	6,4	0,3
IX	1,0	0,1	2,2	0,04	7,4	0,3	2,0	0,1	3,9	0,2	9,4	0,4	11,7	0,4
средние	1,6	0,25	1,4	0,1	13,5	0,6	0,9	0,04	1,3	0,06	4,5	0,2	6,1	0,2
ст. 5														
VII	0	0	0,4	0,01	2,9	0,1	0,6	0,02	0	0	1,5	0,07	0,1	0,1
VIII	5,4	1,0	2,0	0,04	2,6	0,1	ед.	0	0	0	0,9	0,04	ед.	0
IX	1,6	0,1	1,3	0,02	12,0	0,6	0,3	0,01	0	0	2,8	0,1	0,4	0,01
средние	2,3	0,4	1,2	0,02	5,8	0,3	0,3	0,01	0	0	1,7	0,07	0,16	0,03

Другие виды червей — *Nais elinguis* Mull, *N. behningi* Mich встречались только в подогреваемой зоне и были немногочисленны. Первый из них обитает в родниках и ручьях с быстротекущей холодной водой, но был найден и в сильнопрогретаемых прудах и арыках Средней Азии; второй — обычен в реках с быстрым течением, на песчаных и каменистых грунтах, а также живет вместе с колониями мшанок *Plumatella* и *Fredericella* (Чекановская, 1962). Их развитие в подогреваемой зоне, вероятно, связано с совокупным влиянием сопутствующих подогреву факторов среды. В ряде работ (Chakroft, 1976; Donze, 1978; Cairns et al., 1986—1987) подчеркивалось, что в природе и эксперименте довольно часто изменения в видовом разнообразии и численности беспозвоночных оказывались не связанными с повышением температуры, а определялись совсем иными факторами. По-видимому, увеличение разнообразия экологических ниш в зоне водосброса привело к усложнению структуры и связей в сообществах обрастателей.

В последние годы в зоне влияния Костромской ГРЭС расширился видовой состав и возросла численность перифитонных нематод, в то время как за ее пределами они по-прежнему оставались крайне малочисленными. Среди представителей этой группы доминировали *Tobrilus helveticus* (Hofm.), *Punctodora bioculata* (Schulzt.), первый из них всеядный, второй живет только в обрастаниях, потребляет диатомовые водоросли. Два других вида — *Plectus cirratus* Bast и *P. acuminatus* Bast с меньшей численностью относятся к детритофагам, живут там, где накапливается большое количество осадков.

Аналогичное явление отмечено в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. В придонных скоплениях нитчаток видовое разнообразие и численность нематод были значительно выше, чем на участках, не подвергавшихся обогреву (Величко, 1980). Однако для нематод морской бореальной фауны искусственный подогрев оказался неблагоприятным. В зоне воздействия теплых вод отмечалась тенденция снижения видового разнообразия и количественных характеристик, но интенсивность дыхания всей совокупности нематод мейобентоса в холодной воде была ниже, чем в теплой (Цалолихин, 1980). Возможно, виды, живущие в сравнительно узком температурном диапазоне, острее реагировали на искусственное повышение температуры, чем виды, обитающие в более широких границах изменения этого фактора.

Непосредственно в зоне водосброса Костромской ГРЭС по ходу потока теплых вод из состава перифитона выпала дрейссена не только по причине отрицательного воздействия подогрева, но и вследствие насыщенности воды минеральными взвесями. За пределами основного потока теплых вод она по-прежнему оставалась одним из главных компонентов перифитона. Эпизодически при улучшении экологических условий немногочисленные поствелигеры появлялись на субстратах, но при очередном изменении ситуации моллюски исчезали.

В перифитоне водоемов-охладителей Украины граница распределения дрейссены лежала при средних значениях температуры 27°C, причем при умеренном подогреве до 26—28°C ее численность и биомасса в бентосе были весьма высокими (Владимиров, 1986). Массовая гибель дрейссены в Кучурганском водоеме-охладителе наблюдалась при температуре 32°C

(Тодераш и др., 1987). Известны случаи 72-процентной гибели дрейссены в водозаборном канале тепловой электростанции, куда эпизодически попадала вода с температурой 29°C (Афанасьев и др., 1988). По сравнению с дрейссеной брюхоногие моллюски проявляли наибольшую устойчивость к высоким температурам, некоторые виды были способны выдерживать кратковременное повышение до 38 и 42°C (Голубев, 1986).

Глубокие изменения структуры сообществ в условиях искусственного подогрева свойственны и другим биотопическим группировкам гидробионтов. Так, например, длительное воздействие подогретых вод Змиевской ГРЭС привело к смене доминантов в бентосе и растительности, преимущественному развитию теплолюбивых и эвритермных видов (Колесник и др., 1990). В Кучурганском лимане-охладителе на фоне упрощения структуры ведущих комплексов бентических сообществ высокого обилия достигали теплолюбивые виды (Владимиров, 1983). В бентосе озера Торренс исчезали или снижали численность обычные виды двустворок и червей и обильными становились ранее редкие или отсутствовавшие виды (Thomos, 1986).

Доминирующей группой беспозвоночных перифитона в зоне подогрева у Костромской ГРЭС стали мшанки, ранее здесь не встречавшиеся. Впервые они появились в 1977 г. В конце 80-х годов наиболее пышное развитие мшанок *Plumatella casmiana* и *Fredericella sultana* наблюдалось вблизи водосбросного канала. Они поселялись на субстратах на всех глубинах отдельными колониями, а в верхнем 0,5-метровом горизонте образовывали сплошные толстые наросты. Их обилие на верхнем горизонте было связано с тем, что здесь меньше всего взвесей и больше всего пищи. В условиях значительных скоростей течения вблизи водосброса (до 0,4—0,5 м/сек) и турбулентности потока собственные планктонные сообщества не успевали сформироваться. В толще воды находился тот планктон, который попадал из водозаборного канала. Во время прохождения агрегатов ГРЭС планктонные организмы подвергались действию высоких температур и механическому травмированию (Ривьер, 1974; Елагина и др., 1977), после чего они служили легкоусвояемой пищей мшанкам. Таким путем создавались оптимальные условия для их роста и размножения. Ниже водосброса теплых вод с падением температуры и усилением волновой активности мшанок в перифитоне становилось меньше.

В зоне естественного температурного режима эти виды мшанок отсутствовали. Встречались лишь единичные колонии *Plumatella fungosa*. Все эти виды мшанок были обнаружены нами ранее в водохранилищах Волги (Скальская, 1987). Среди них *Plumatella casmiana* и *Fredericella sultana* встречались отдельными мелкими колониями и не создавали плотных поселений. Мшанка *Plumatella casmiana* имела широкое распространение в нижеволжских водохранилищах, другой вид — *Fredericella sultana* вообще редок в бассейне Волги, кроме Куйбышевского водохранилища, где он входил в число наиболее представленных. Возможно, статобласты этих мшанок попали в зону водосброса вместе с гравием и щебнем, который использовался для укрепления берегов водосбросного канала.

Массовое развитие мшанок в перифитоне зоны воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС — явление не уникальное для водоемов-охладителей. В зоне влияния подогретых вод Березовской ГРЭС с 1981 г.

в обрастаниях в массе стала развиваться мшанка *Plumatella fungosa*, где она достигала колоссальной биомассы — 22,5 кг/м² при толщине нароста 3 см (Михаевич, 1986). В перифитоне водоемов-охладителей Украины (Трипольская ГРЭС, Чернобыльская АЭС) доминирующее положение по биомассе занимала мшанка *Plumatella emarginata* (Протасов и др., 1986). Эти данные свидетельствуют о закономерном явлении массового развития мшанок в богатых планктоном водоемах-охладителях разных географических зон. Однако они отсутствовали в перифитоне олиготрофного озера Имандра, принимающем стоки Кольской АЭС (Крючков и др., 1985).

Экология мшанок слабо изучена, однако имеются сведения об их способности переносить очень высокую температуру — до 44°C (Хмелева и др., 1986). По-видимому, массовое развитие этих беспозвоночных в водоемах с искусственным подогревом — результат их толерантности к высоким температурам при высоком уровне обеспеченности пищей.

В историческом прошлом появление мшанок относят к палеозою (Горюнова, 1986). На протяжении последующих этапов в истории Земли они испытывали периоды расцвета и упадка, шло массовое вымирание как морских, так и наземных животных, но мшанки сохранились. Истоки толерантности этих беспозвоночных к высоким температурам заключаются в их исторически обусловленных широких приспособительных возможностях. Структура трансформированных сообществ перифитона с доминированием мшанок, вероятно, может служить моделью подобных зооценозов прошлых геологических эпох, когда мшанки были процветающей группой водных животных. Природа быстро воссоздавала их адекватно изменению главного фактора среды — температуры. На данном этапе формирование фауны водоемов-охладителей идет по архаическому пути. В дальнейшем не исключена вероятность усиления роли элементов субтропической и тропической фауны и активизация коэволюционных процессов.

Особенности сезонных сукцессий зооперифитона в разных температурных зонах

Антропогенная трансформация экологических ниш гидробионтов коренным образом изменила не только структуру зооперифитона, но и усложнила ход сукцессионных процессов. Скорость и направленность сукцессий сообществ гидробионтов в водоемах-охладителях — одна из слабо изученных сторон воздействия искусственного подогрева на биоту. В водоемах умеренной зоны сезонные сукцессии сообществ идут на фоне изменений главного фактора среды — температуры. Искусственное нарушение естественных границ колебаний этого фактора повлекло за собой коренную перестройку видовой структуры ценозов и существенно повлияло на ход сукцессий.

Сукцессия зооперифитона Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС на участках с естественным температурным режимом была связана с реализацией жизненных стратегий основных групп беспоз-

звоночных — личинок хирономид и дрейссены. Бедность состава находила отражение и в невысоких значениях индекса видового разнообразия Кабэ (табл. 42).

Таблица 42

Индекс видового разнообразия Кабэ зооперифитона Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС

Время набл.	Неподогр. зона ст. 1	Подогреваемая зона			
		ст. 2	ст. 4	ст. 5	ст. 3
1986 г.					
VII	11,2	27,2	22,4	17,4	14,5
VIII	17,2	33,3	31,4	21,4	16,4
X	15,1	30,2	36,1	17,3	21,4
1987 г.					
VII	16,3	31,4	24,1	18,5	23,2
VIII	22,3	31,4	29,2	23,3	—
IX	—	28,3	30,3	25,2	—

Доля личинок хирономид в течение всего вегетационного периода 1986 г. составляла 44—89% численности и 48—87% биомассы (рис. 17). Постоянное присутствие на субстратах личинок хирономид первого возраста позволяет сделать вывод о растянутости периода размножения у доминирующего вида *Cricotopus intersectus*.

Дрейссена начала размножение в июне, первые осевшие велигеры обнаруживались на древесных субстратах в начале июля, через месяц их численность достигала 6,6 тыс. экз./м², биомасса — 0,9 г/м², но к середине октября она сильно уменьшалась вследствие миграций моллюсков в придонные слои. Отмечалось незначительное накопление детрита на субстратах и поэтому олигохеты развивались крайне слабо. В сезонном аспекте кривая скорости сукцессии сообщества имела плавный ход (рис. 18). Срав-

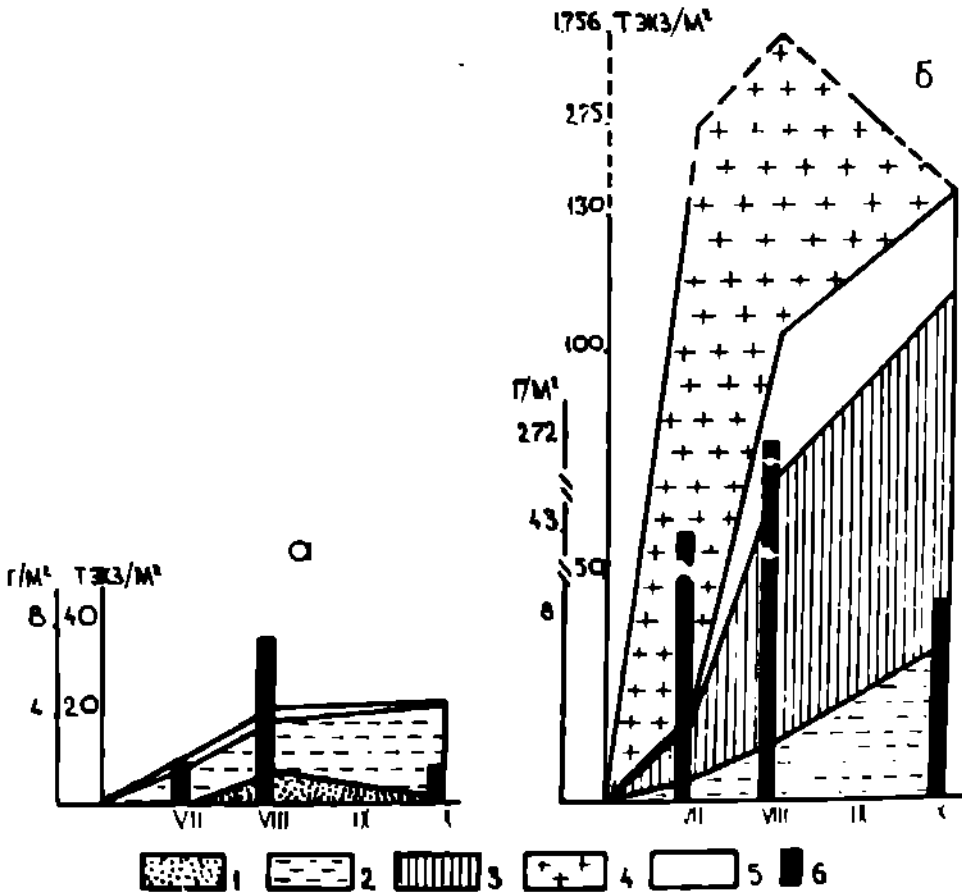


Рис. 17. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз./м²) зооперифитона на древесных субстратах в Горьковском водохранилище в зоне естественного температурного режима на ст. 1 (а) и в зоне сильного подогрева на ст. 2 (б) в 1986 г. (1 — дрейссена, 2 — личинки хирономид, 3 — олигохеты, 4 — мшанки, 5 — прочие, 6 — биомасса)

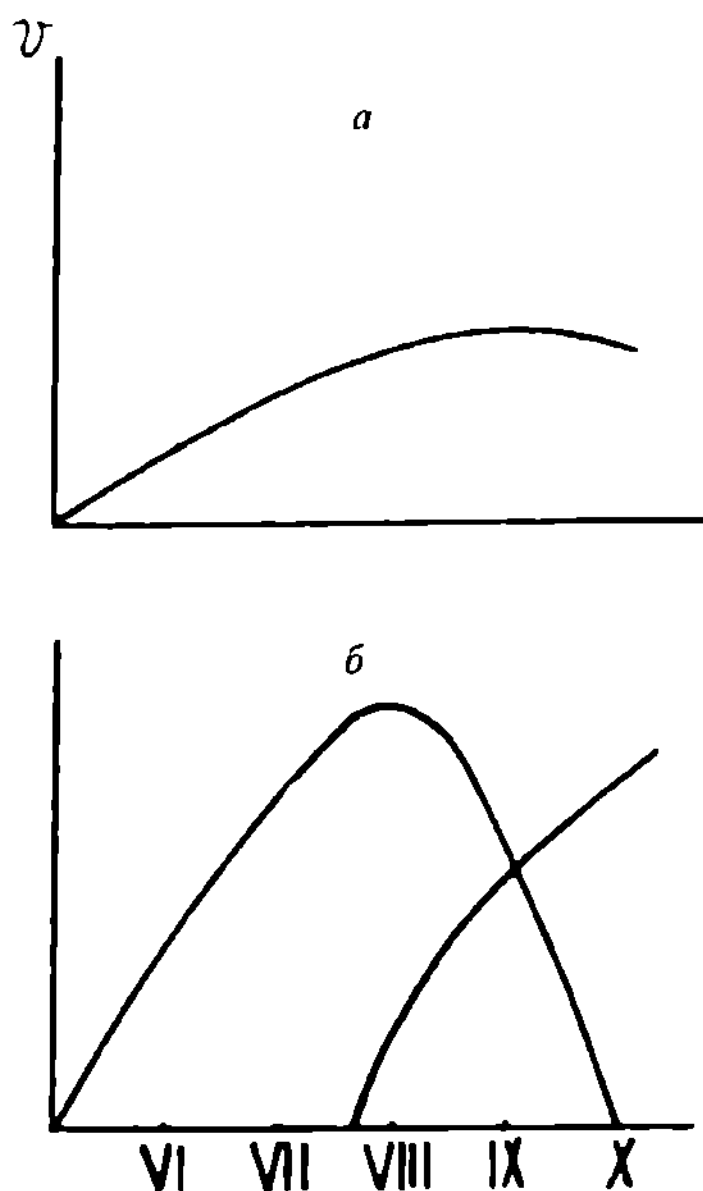


Рис. 18. Схема типов сукцессий в зоне естественного температурного режима на ст. 1 (а) и в зоне сильного подогрева на ст. 2 (б) в 1986 г.

нительно невысокая плотность поселений беспозвоночных, фильтрационный способ питания основных компонентов, отсутствие хищников на поверхности субстратов, позволяет отнести биоценотические связи в сообществе к категории слабых. Вероятно, недостаток пищи, однообразие экологических ниш для обрастателей послужили основными лимитирующими факторами в ходе сукцессии.

В зоне подогрева увеличилось число функционально значимых факторов, определявших ход и результат сукцессии (табл. 43).

Кроме прямого воздействия подогрева на беспозвоночных, приводившего к их частичной гибели и ускорению метаморфоза, косвенное влияние высоких температур в сочетании с высоким динамизмом водных масс сказывалось в частности, на увеличении в толще воды количества взвешенных веществ в виде разрушенного планктона и вымываемых с берегов минеральных частиц.

Таблица 43

Главные факторы среды, определявшие ход сукцессий зооперифитона в Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС (1986 г.)

Факторы среды	Контроль (неподогреваемая зона)	Подогреваемая зона (водобросной канал)
Температура воды, °С	до 21,5	до 28,5
Обеспеченность пищей	естественная	обильная в виде полуразрушенного планктона и накопленных седиментов, богатых органическим веществом
Биоценотические связи	слабые	сложные, консортивного типа
Количество взвесей	небольшое	обильное, за счет размыва берегов
Скорость течения, м/сек	0,02—0,17	0,5

Высокое содержание взвесей в толще воды и на субстратах, с одной стороны, ограничивало развитие организмов-фильтраторов, а с другой — способствовало усилению роли беспозвоночных с иным способом добывания пищи — собирателей-детритофагов.

В сезонном аспекте под влиянием искусственного подогрева воды весной примерно на месяц раньше, чем в естественных условиях, активизировалась жизнь всего комплекса живых организмов, а осенью для большинства из них период размножения и активного роста значительно удлинялся. В результате нарушения ритмов развития личинок насекомых при прямой, незамкнутой системе водоснабжения ГРЭС ущерб фауне от вылета имаго во внеурочный ранневесенний период и поздней осенью, по-видимому, не могли оказать серьезного влияния на численность их личинок в сообществах. Эти потери способны пополняться за счет биостока с выше-лежащих участков, а также расселения имаго с прилегающих территорий. Как правило, у большинства беспозвоночных перифитона потенциальные возможности для увеличения генеральной совокупности во время размножения значительно превосходят реальные биотопические возможности. Это положение хорошо подтверждается на примере дрейссены. Во время размножения численность ее велигеров в толще воды достигала, как правило, сотен тысяч экземпляров на 1 м^3 , но лишь небольшая часть молодежи моллюсков находила необходимые субстраты, где они могли удовлетворять жизненные потребности.

Материалы 1986 и 1987 гг. отражают иную, отличающуюся от первоначальной картину хода сукцессий зооперифитона Горьковского водохранилища в условиях длительного воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС. К началу июля 1986 г. было сформировано разнообразное в видовом отношении с высокой численностью обрастателей сообщество, значительно превосходившее по этим характеристикам контрольную зону (рис. 17). Общая численность гидробионтов с учетом зоидов мшанок составила 293,4 тыс. экз./ м^2 , биомасса 43,6 г/ м^2 . Без учета мшанок численно преобладали наидиды *Nais barbata*, *N. pardalis*, а по биомассе — личинки хирономид *Cricotopus intersectus*.

К началу августа сообщество достигало апогея в развитии, общая численность и биомасса беспозвоночных (без учета мшанок) соответственно составляли 105,0 тыс. экз./ м^2 и 8,6 г/ м^2 . Наидиды доминировали по численности (57,4%), а по биомассе преобладали личинки ручейников (38,3%), наидиды и личинки хирономид (по 27%). Мшанка *Plumatella casmiana* покрывала субстраты сплошным ковром от поверхности воды до 0,5-метровой глубины, численность её зоидов составила 3,680 тыс. экз./ м^2 , биомасса 0,6 кг/ м^2 . Образование таких феноменально многочисленных сообществ возможно за счет увеличения сложности субстратов.

В данном случае дополнительным субстратом для мелких беспозвоночных оказались трубки цистидов мшанок, которые простирались в толщу воды, используя третье измерение пространства. Сами колонии мшанок полностью покрывали субстраты I порядка (древесину), которые становились недоступными для поселения других беспозвоночных. Трубки цистидов мшанок были субстратами II порядка. Они заселялись многочисленными простейшими, олигохетами, гидрами, личинками ручейников, хирономид и т. д. В свою очередь домики личинок насекомых служили уже субстратами III порядка для простейших, олигохет, нематод. Таким путем создавались богатые, многоярусные сообщества, чего не наблюдалось в контрольной зоне.

В аналогичных условиях зоны подогрева Чернобыльской АЭС на трубках цистидов мшанки *Plumatella emarginata*, несмотря на высокую температуру воды 34°C, численность инфузорий составляла 1,0—1,5 млн. экз./м² (Мовчан и др., 1986). Высокой интенсивностью отличались процессы обростания в водоеме-охладителе Игналинской АЭС, где численность перифитонных организмов в обогреваемой зоне в 2—6 раз была выше, чем за ее пределами (Янкявичюс, 1987).

После достижения максимума в развитии зооперифитона в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС заканчивался первый цикл сукцессии, результатом которого стал зооценоз мшанок с ярко выраженными консортивными связями. В дальнейшем мшанки *Plumatella casmiana* отмирали, трубки цистидов распадались, освобождая огромное количество статобластов разных типов, для некоторых из них для дальнейшего развития необходима зимняя диапауза. У мшанки *Plumatella fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС с иным жизненным циклом вегетационный сезон был растянут с марта по декабрь (Михаевич, 1991), поэтому возможны и другие варианты развития подобных сообществ.

С отмиранием мшанок распадался и прежний зооценоз, поверхность субстратов I порядка освобождалась, и начинался второй цикл сукцессии, постепенно формировалось новое сообщество, кривая скорости этого процесса поднималась вверх (рис. 18). К середине октября численность и биомасса беспозвоночных во вновь сформированном сообществе были высокими — соответственно 134,5 тыс. экз./м² и 8,7 г/м². Субстраты верхних горизонтов, ранее занятые мшанками, заселялись главным образом личинками хирономид *Cricotopus intersectus*, преобладавшими над всеми остальными группами. На средних и нижних горизонтах наидиды по численности превосходили другие группы беспозвоночных при доминировании *Nais pardalis* и *N. bretscheri*. В этот период температура воды на водосбросе составляла 12—14°C, в контроле всего 4,0°C. В условиях естественного температурного режима, как это мы наблюдали в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, по мере охлаждения водоема у наидид еще в сентябре прекращалось бесполое размножение и увеличение численности. В это время у них начинался половой процесс. Основную часть популяции составляли поясковые особи, которые после откладки коконов погибали. В обогреваемой зоне и в октябре наидиды продолжали бесполое размножение, что и способствовало созданию их высокой численности. Эти данные свидетельствуют об удлинении периода биологической активности беспозвоночных в обогреваемой зоне. В целом, биологические циклы гидробионтов главным образом и определяли особенности хода сукцессионных процессов.

Летне-осенний цикл сукцессии зооперифитона заканчивался созданием разнообразного по составу и богатого по численности сообщества, в котором 67,1% численности и 37,1% биомассы приходилось на мелких беспозвоночных — наидид и нематод, использующих в пищу детрит и водоросли, накапливавшиеся на субстратах. В водоемах-охладителях Украины в обростаниях камней и бетонных откосов олигохеты по числу видов и числен-

ности превосходили другие группы беспозвоночных. Доминирующие виды — *Pristina aequiseta*, *Nais pardalis*, *N. bretscheri* составляли от 51 до 89% численности беспозвоночных, но реакция разных видов червей на искусственный подогрев неоднозначна (Афанасьев, 1987; Афанасьев и др., 1987).

Ниже водосброса Костромской ГРЭС по градиенту падения температуры воды соответственно беднее становился зооперифитон, чему способствовали не только снижение уровня нагрева, но и повышенная волновая активность за счет ветрового перемешивания воды. В целом облик формировавшихся сообществ повторял таковой зоны наибольшего подогрева, но его количественные характеристики были ниже (рис. 19).

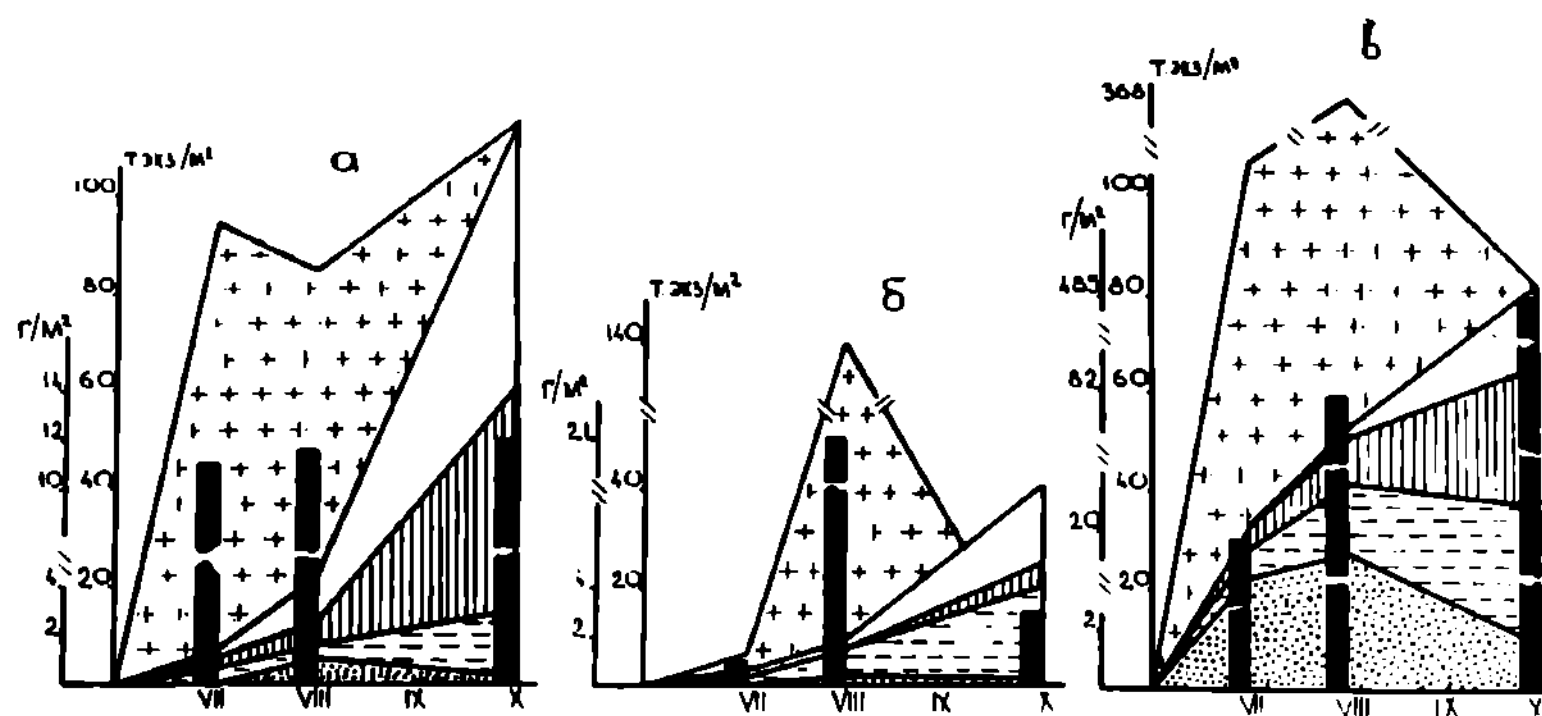


Рис. 19. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз/м²) зооперифитона на древесных субстратах в Горьковском водохранилище на разных участках зоны подогрева в 1986 г. (а — ст. 4, б — ст. 5, в — ст. 3. Остальные обозначения те же, что и на рис. 17)

На участке залива реки Шачи, расположенного за пределами основного потока теплых вод, действие сопутствующих факторов сглажено. Здесь меньше взвесей, слабее волновая активность, скорости течения невелики. Основные животные-обрастатели были представлены теми же группами, что и на других участках зоны подогрева. Однако из-за меньшего содержания взвесей и сравнительно умеренного нагрева, в отличие от зоны наибольшего влияния стоков, к числу доминирующих компонентов относилась и дрейссена. Местная популяция моллюсков на хорошо прогреваемых участках начинала размножаться значительно раньше, чем в зоне естественного температурного режима. Соответственно и заселение субстратов поствелигерами происходило здесь раньше и обильнее, чем в контроле (табл. 44). Вследствие нарушения ритмов размножения дрейссены в зоне подогрева дополнительное оседание молоди на субстраты оказывало влияние на величину среднего размера моллюсков, но размерный диапазон сеголетков здесь был гораздо шире, чем в зоне с естественным температурным режимом.

**Размерная структура сеголетков дрейссены в обрастаниях на стеклах
в Горьковском водохранилище у Костромской ГРЭС
(июль — август 1986 г.)**

Размеры, мм	Численность, тыс. экз./м ²			
	контроль, ст. I		зона умеренного подогрева, ст. 3	
	3.VII	5.VIII	3.VII	5.VIII
0,2	0	0	1,1	4,9
0,3	0	0,1	9,7	10,8
0,4—0,5	0	0	8,3	4,2
0,6—0,7	0	0	0,8	1,8
0,8—0,9	0	0,2	1,4	0,3
1,0—2,9	0	8,8	1,8	2,6
3,0—4,9	0	0	0	2,9
5,0—6,9	0	0	0	0,8
Всего	0	9,1	23,1	28,3
Средний размер, мм	0	1,9	0,5	1,1

Размерный состав моллюсков на древесных субстратах разных горизонтов довольно сильно отличался (табл. 45). Они предпочитали наиболее прогреваемые верхние слои, где сеголетки оказывались крупнее, чем у дна. Обычные скопления моллюсков на придонных горизонтах не отмечены. В зоне подогрева в середине октября около четверти численности сеголетков оказывались половозрелыми, но вероятно, они уже не могли размножаться, т. к. температура воды в этот период составляла 9,0°C, недостаточная для начала нереста. Лишь в начале осени незначительная часть сеголетков, достигших половозрелости, могла принимать участие в размножении. Вероятно, эти поздно отродившиеся велигеры встречались в планктоне до конца октября, хотя в зоне естественного температурного режима они отсутствовали еще в сентябре (Елагина и др., 1978).

Нарушение ритма размножения дрейссены характерно для водоемов-охладителей различных регионов. Умеренное повышение температуры воды приводило к ускорению темпов роста моллюсков, увеличению биомассы, сокращению продолжительности жизни (Скальская, 1974; Станчиковская, 1977; Kognobis, 1977; Ляхнович и др., 1979; Каратаев и др., 1979; Lewandowski et al., 1983; Протасов и др., 1984; Владимиров, 1986).

Нарушение репродуктивного цикла под влиянием подогретых вод электростанций отмечено и у морских моллюсков мидий. При температуре воды 25—29°C их смертность на искусственных субстратах достигала 89—100% (Jncze et al., 1980; Parache, 1988).

Характер распределения мшанок в реке Шаче — зоне умеренного подогрева у Костромской ГРЭС, оказавшихся весьма чувствительными к повышенным температурам и обилию пищи, иной, чем в зоне наибольшего подогрева. Они поселялись здесь на всех глубинах и не создавали плотных поселений на верхнем горизонте.

**Размерная структура сеголетков дрейссены в обрастаниях
на древесных субстратах в Горьковском водохранилище
у Костромской ГРЭС в октябре 1986 г.**

Размеры, мм	Численность, тыс. экз./м ²				
	Контроль, ст. 1		Зона умеренного подогрева, ст. 3		
	средний горизонт	придонный горизонт	средний горизонт	придонный горизонт	в локальных скоплениях
0,2	0	0	0	0	0
0,3	0	0	0	0	0
0,4—0,5	0	0	0	ед.	0
0,6—0,7	0	0,4	0	ед.	0
0,8—0,9	0,3	0,7	0,1	0,1	0
1,0—2,9	0,4	2,2	2,3	5,7	3,9
3,0—4,9	0	0	1,1	0,5	4,4
5,0—6,9	0	0	0,7	0,1	4,3
7,0—8,9	0	0	1,3	ед.	5,2
9,0—10,9	0	0	0,8	0	2,4
11,0—12,9	0	0	0,6	0	2,8
13,0—14,9	0	0	0,1	0	0,5
15,0—16,9	0	0	0	0	0
Всего	0,7	3,3	7,0	6,4	24,0
Средний размер, мм	1,2	1,1	6,0	2,1	6,8

В 1987 г. сравнительно слабый естественный прогрев водоема существенно не отразился на общем характере сукцессий и составе основных групп беспозвоночных в разных температурных зонах, но количественные характеристики снизились и особенно ощутимо в зоне непосредственного сброса теплых вод. Мшанки развивались значительно слабее, чем в предыдущем году. Летом их биомасса составляла всего лишь 14,5 г/м² при численности зооидов 97,0 тыс. экз./м². Они не создавали сплошных поселений на верхнем горизонте. Наряду с доминирующими видами *Plumatella casmiana*, *Fredericella sultana* впервые здесь были отмечены колонии мшанок *Paludicella articulata*. Без учета мшанок численность и биомасса зооперифитона на протяжении вегетационного периода возрастала и оказалась максимальной в сентябре — соответственно 56,6 тыс. экз./м² и 4,1 г/м² (рис. 20). Как и в прошлом году, к этому времени наидиды и нематоды составляли основную долю сообщества — 72,6% численности и 42,7% биомассы. Среди олигохет доминировали *Nais barbata*, *N. pardalis*, *N. bretscheri*, *Dero obtusa*. Особенностью хода сукцессии зооперифитона на ст. 4, расположенной приблизительно в 200 метрах от водосброса, было появление на субстратах молоди моллюсков. В августе их численность на придонном

горизонте достигала 29,9 тыс. экз./м², биомасса 19,6 г/м², но к середине сентября эти показатели снизились до 2,6 тыс. экз./м² и 1,7 г/м². Следовательно, эта зона остается неблагоприятной для моллюсков-фильтраторов.

В заливе р. Шачи наблюдалось усиление роли мшанок на всех глубинах. В июле их биомасса составляла 59,1 г/м² против 16,5 г/м² в предыдущем году. Развивалось три вида мшанок: *Plumatella casmiana*, *Fredericella sultana*, *Plumatella emarginata*, первый из них доминировал.

В зоне естественного температурного режима существенных отличий в ходе сукцессии зооперифитона по сравнению с прошлым годом не отмечено. Наблюдалось лишь усиление роли наидид — расширение видового состава и увеличение численности при одновременном сокращении количества личинок хирономид доминирующего вида *Cricotopus intersectus*. Это явление обычно наблюдается при ухудшении метеоусловий, неблагоприятно отражающихся на роении имаго хирономид. Сроки и интенсивность заселения субстратов молодью дрейссены были сходными с теми, что и в 1986 г.

В Ивановском водохранилище, принимающем подогретые воды Конаковской ГРЭС, исследования сезонных сукцессий зооперифитона не проводились. Сборы материалов выполнены в июле 1991 г. по всему водохранилищу. Пробы собраны с естественных субстратов — макрофитов, камней, затопленной древесины.

При одной и той же прямоточной системе обеспечения водой для ох-

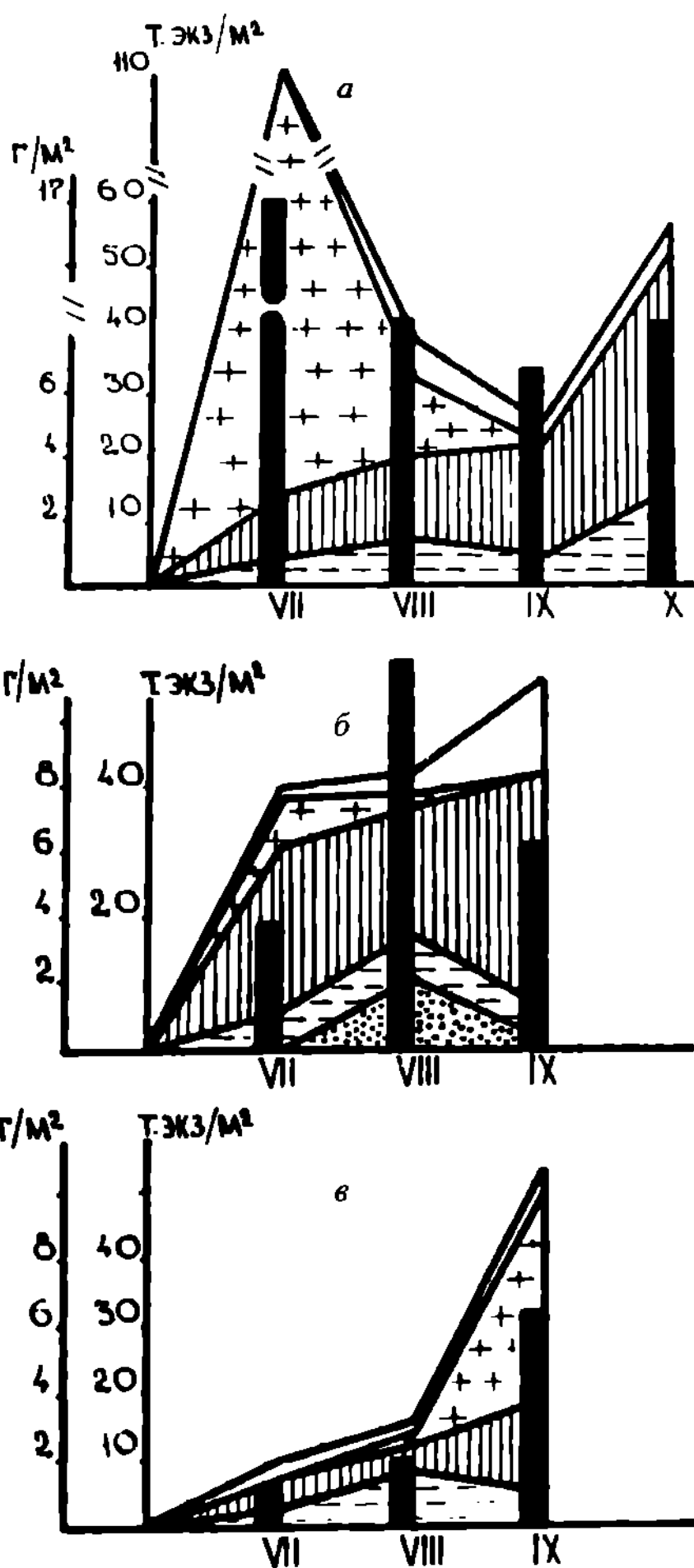


Рис. 20. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз./м²) зооперифитона на древесных субстратах в Горьковском водохранилище на разных участках зоны подогрева в 1987 г. (а — ст. 2, б — ст. 4, в — ст. 5. Остальные обозначения те же, что и на рис. 17)

лаждения агрегатов Конаковской и Костромской ГРЭС техническое решение этого вопроса для каждой станции имело ряд отличий, заключавшихся в разной удаленности водозаборных каналов от водосбросных, их протяженности, особенностях морфометрии зон, принимающих сточные воды, разной степени их зарастаемости и т. д. В обогреваемом Мошковичском заливе (Конаковская ГРЭС) на слабопроточных участках обильно развивались различные макрофиты. В начале июля их поверхность сильно заиливалась, среди растений в массе развивались нитчатки. В таких условиях зооперифитон на макрофитах был значительно беднее, чем в заливах с естественным температурным режимом. Ранее встречавшиеся здесь мшанки не найдены, отсутствовали губки, о последних вообще мало сведений в литературе, касающейся водоемов-охладителей. О них упоминается лишь в работе А. А. Протасова (1978). В районе Трипольской тепловой электростанции им были найдены губки *Spongilla lacustris* только в водозаборном канале. Угнетение фитофильных беспозвоночных в зоне подогрева Конаковской ГРЭС отмечалось также Н. Н. Жгаревой (1979). Увеличение показателей обилия фауны наблюдалось лишь весной и осенью.

На фоне выпадения целых групп или видов зооперифитон все же оставался разнообразным, в основном за счет вторичноводных беспозвоночных — личинок хирономид, ручейников, поденок, а из первичноводных преимущественное развитие получали олигохеты. Среди личинок хирономид в Мошковичском заливе доминировали *Cricotopus gr. silvestris*, *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus intersectus*. Обнаружены минеры древесины — личинки хирономид р. *Stenochironomus*. Высокое развитие среди олигохет получали *Nais barbata*, *N. communis*, *N. pardalis*, *Slavina appendiculata*. В небольшом количестве развивались личинки ручейников *Ecnomus tenellus*.

Длительное воздействие подогретых вод тепловых электростанций приводит к перестройке структуры доминирующих комплексов обрастателей и усложнению хода сукцессий. Непосредственное влияние повышенных температур в зоне влияния Костромской ГРЭС сказывалось, как это отмечалось и ранее, на фенологических сдвигах биологических циклов беспозвоночных, заключавшееся в более ранних сроках начала размножения и удлинения периода биологической активности у большинства из них. У доминирующих видов мшанок отмечены более ранние сроки размножения, но подогрев воды не приводил к удлинению сроков размножения, вероятно, вследствие их внутренних особенностей и необходимости прохождения статобластами зимней диапаузы. Выявлено два типа сукцессий зооперифитона: моноциклический, свойственный, природным участкам водоема и дидициклический, отмеченный в зоне подогрева. Для последнего типа характерно бурное нарастание темпов созидания сообществ и достижения максимума обилия беспозвоночных к середине лета. Многоярусное сообщество мшанок — результат первого цикла сукцессии. Затем следует угасание и распад зооценоза, но одновременно начинался второй цикл — на освободившейся территории формировалось новое сообщество с доминированием личинок хирономид, наидид, нематод, т. е. беспозвоночных, типичных для антропогенно нарушенных зон. Такой тип сукцессии зооперифитона в зоне подогрева — один из возможных вариантов его хода в случае потепления климата Земли.

ГЛАВА VII

Влияние промышленных и бытовых стоков на зооперифитон водохранилищ и малых рек

Структура и динамика численности перифитонных инфузорий в условиях загрязнения

Многочисленные крупные города, расположенные в бассейне Волги, с той или иной степенью очистки сбрасывают сточные воды, содержащие различные вредные для гидробионтов вещества. Основным источником загрязнения Рыбинского водохранилища служат стоки предприятий г. Череповца. Город расположен вблизи зоны слияния вод рек Шексны и Суды. Смешивание водных масс в этом районе способствовало естественному разбавлению городских стоков, что снижало остроту эффекта загрязнения, однако не решало полностью эту проблему.

Исследования влияния городских стоков на совершенно не изученное сообщество перифитонных инфузорий Шекснинского плеса проводилось в 1985 и 1986 г. Эти беспозвоночные чрезвычайно быстро заселяли твердые субстраты и служили хорошими индикаторами качества воды (Скальская и др., 1988). Здесь обнаружено 16 видов (табл. 46), значительно меньше, чем в Волжском плесе этого водохранилища, где насчитывалось более 100 видов (Мыльникова, 1987). Большое отличие в наборе видов инфузорий этих плесов заключалось не только в неодинаковой полноте исследований, но и в естественной неравноценности водных масс. Состав доминирующих комплексов, уровень количественного развития в них не совпадали.

В Шекснинском плесе преобладающее развитие получали *Metacineta mystacina*, *Epistylis plicatilis*, *Vorticella campanula*, *V. nebulifera*, *Acineta papillifera*, *Heliophrya collini*. Эти инфузории были обнаружены и в перифитоне Волжского плеса, однако такие виды как *Acineta papillifera*, *Epistylis plicatilis*, *Vorticella nebulifera* не входили в число массовых.

В Волжском плесе максимальная численность инфузорий при различных вариантах экспозиции субстратов не превышала 17 млн. экз./м². На загрязненных бытовыми стоками участках Шекснинского плеса она превосходила эти показатели более чем в три раза. Подобная закономерность прослеживалась на морских и солоноватоводных перифитонных инфузориях (Kusters, 1974), других биотопических группировках этих простейших. Так, в планктоне и бентосе политрофного озера численность инфузорий оказалась соответственно в 5 и 11 раз выше, чем в олиготрофном (Лиєпа, 1984). Видовой состав инфузорий был выше в местах с высокой скоростью раз-

ложения органического вещества и большей вариабельностью абиотических факторов. В соответствии с этим, в зоне смешения рек Суды и Шексны зарегистрировано наибольшее число видов инфузорий. В августе 1985 г. здесь формировалось сравнительно разнообразное сообщество, включавшее главным образом α - и β - мезосапробные виды *Heliophrya collini*, *Metacineta mystacina*, *Vorticella convallaria*. Два первых вида относились к хищникам и последний — к бактериофагам.

Таблица 46

**Видовой состав инфузорий Шексинского плеса
Рыбинского водохранилища**

Виды	Сапроб- ность	Станции					Трофич. группа по В.В.Жарикову и др., 1992
		Кабачино	ниже р. Ягор- бы	р. Кошта	р. Суда	о. Ваган- ниха	
Kinetofragminophora							
<i>Acineta papillifera</i> Ker.	β	+	0	0	+	+	(?)
<i>A. tuberosa</i> Ehrb.	β	+	+	0	+	0	(?)
<i>Chilodonella cuculus</i> O.F.M.	α	0	+	0	+	+	хищник (?)
<i>Ch.uncinata</i> Ehrb.	α	0	+	+	0	0	бактериодетрифаг
<i>Heliophrya collini</i> De Saed.Til.	β	+	0	0	+	+	хищник (инфузо- рии)
<i>Lionotus fasciola</i> Ehrb. Wrz.	α	0	0	0	+	+	бактериодетритофаг
<i>Metacineta mystacina</i> Ehrb.	β	+	0	0	+	+	хищник (инфузо- рии)
Oligohymenophora							
<i>Epistylis plicatilis</i> Ehrb.	α	0	+	0	0	0	бактериодетритофаг
<i>Vorticella campanula</i> Ehrb.	β	0	+	0	+	0	—
<i>V. convallaria</i> L.	α	0	+	0	0	+	—
<i>V. microstoma</i> Ehrb.	ρ	0	+	+	0	0	—
<i>V. monilata</i> (Penard.)	α	0	+	0	0	0	—
<i>V. nebulifera</i> O.F.M.	α	0	0	0	0	+	—
Polyhymenopora							
<i>Aspidisca costata</i> Du- jar.	α	0	+	+	0	0	—
<i>Oxytricha pelionella</i> O.F.M.	α	0	0	0	0	+	хищник (?)
<i>Stentor roeseli</i> Ehrb.	β	0	0	0	+	+	неселективный все- ядный (водоросли, бактерии)

На незагрязненных участках, расположенных выше города Череповца в это время развивался всего один вид — *Metacineta mystacina*, который характеризовал эту зону как β -мезосапробную. При экспозиции 8 суток отмечалась их наибольшая численность (табл. 47). Этот вид отсутствовал в обрастаниях на сильно загрязненных участках ниже р. Ягорбы и в р. Коште и появился лишь за пределами города у о. Ваганиха. Эти простейшие используют в пищу жгутиконосцев и подвижных инфузорий (Жариков, 1992).

Таблица 47

Численность (млн. экз./м²) инфузорий в обрастаниях при разной экспозиции стекол в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в августе 1985 г.

Виды	Кабачино (выше г. Череповца)			Ниже р. Ягорбы			р. Кошта			о. Ваганиха		
	длительность экспозиции											
	6 сут.	8 сут.	11 сут.	6 сут.	8 сут.	11 сут.	6 сут.	8 сут.	11 сут.	6 сут.	8 сут.	11 сут.
<i>Epistylis plica- tilis</i>	0	0	0	39,0	22,0	3,0	0	0	0	0	0	0
<i>Metacineta mystacina</i>	7,8	10,8	1,8	0	0	0	0	0	0	8,7	0,6	0
<i>Acineta tube- rosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,78	5,7	6,0
<i>Acineta foetida</i>	0	0	0	0	0,36	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vorticella mo- nilata</i>	0	0	0	4,5	0	5,7	0	0	0	0	0	0
Прочие	0	0	0,15	0,15	1,2	0,06	0	1,65	0,15	0	0	0,09
Всего	7,8	10,8	1,95	43,65	23,56	8,76	0	1,65	0,15	0,78	14,4	6,69

Ниже р. Ягорбы особенно обилен был *Epistylis plicatilis*, который достигал высокой численности — 39 млн. экз./м². Здесь же в значительном количестве развивалась *Vorticella monilata*. Оба эти вида относятся к бактериофагам. Они характерны для α -мезосапробной зоны. На локальных наиболее загрязненных участках р. Кошты обнаружены совсем другие виды *Chilodonella uncinata*, *Aspidisca costata*, тоже показатели α -мезосапробной зоны, но их численность оказалась значительно ниже и не превышала 1,65 млн. экз./м².

Большинство инфузорий, развивавшихся в исследованном районе, по способу питания оказались фильтраторами, потреблявшими в основном бактериопланктон. Для Рыбинского водохранилища и в целом для водоемов умеренных широт установлено, что температура являлась лимитирующим фактором для развития бактериопланктона (Романенко, 1986). Отсюда в сезонном аспекте наблюдалась приуроченность максимального развития инфузорий к периоду наибольшего прогрева водоема и наилучшей обеспеченности пищей. В летний период в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на участках не подвергающихся прямому антропогенному воздействию перифитонные инфузории активно заселяли субстраты в первые же

сутки после погружения их в воду. В сентябре с понижением температуры до 9—10°C развитие инфузорий сильно замедлялось (Мыльникова, 1982). В зонах антропогенного воздействия в зависимости от типа загрязнений видовое разнообразие и уровень количественного развития перифитонных инфузорий значительно отличались от участков с естественными характеристиками среды.

Результаты более полных исследований перифитонных инфузорий Шекснинского плеса в 1986 г. совпали с теми данными, которые были получены в 1985 г. На природных участках р. Шексны, расположенных выше г. Череповца, в течение всего сезона наблюдений зарегистрировано 4 вида инфузорий, характерных для β -мезосапробной зоны (табл. 48). Массовое развитие любого из найденных видов могло служить показателем чистоты воды.

Таблица 48

Численность (млн. экз./м²) перифитонных инфузорий на стеклах в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в 1986 г.

Длительность экспозиции, сутки (дата)	Кабачино (выше г. Череповца)	Ниже р. Ягорбы	р. Кошта	р. Суда	о. Ваганиха
24(26.VI—20.VII)		52,0	0	4,3	0,35
4(20—24.VII)	0,75	12,9	0	0,75	0,45
6(20—26.VII)	1,2	5,8	0	0,45	0,5
8(20—28.VII)	23,8	22,4	0	9,1	2,4
15(28.VII—12.VIII)	—	28,8	0	0,5	8,3
8(12—20.VIII)	—	3,3	0	—	0,7
17(20.VIII—6.IX)	5,6	2,5	0	5,9	13,9
10(6—16.IX)	1,7	2,3	0,5	6,4	—

В июле наибольшей численности здесь достигали два вида *Metacineta mystacina* и *Acineta papillifera*, которые соответственно составляли 50,4 и 43,6% от общей численности инфузорий.

На участке ниже р. Ягорбы, загрязняемом бытовыми стоками города, обнаружено 9 видов инфузорий, из них 6 — характерны для α -мезосапробной зоны, 2 — для β -мезосапробной и 1 вид — для полисапробной. В большинстве случаев численность инфузорий здесь оказывалась значительно выше, иногда в десятки раз, чем на других станциях. Как и в предыдущем году, в июле—августе при разных вариантах экспозиции стекол высокой численности достигала *Epistylis plicatilis*, что составляло 36—95% от общей. Ей сопутствовали *Vorticella campanula*, *V. monilata* и *V. convallaria*. Все они используют в пищу бактерий. Эти данные свидетельствуют о наличии зоны хронического загрязнения органическими веществами.

На локальных сильно загрязненных промышленными стоками города участках р. Кошты в летний период инфузории практически не развивались. Лишь в сентябре в небольшом количестве появились характерные для сильно загрязненных участков *Chilodonella uncinata*, *Vorticella microstoma*, *Aspidisca costata*.

Большинство инфузорий р. Суды принадлежали к β -мезосапробным организмам. Их численность была сравнительно невелика — 0,5—9,1 млн. экз./м³. В июле преобладали *Forticella campylocha*, *Metacineta mystacina*, *Acineta tuberosa*, в сентябре появилась *Heliophrya collini*. Эти виды указывали на низкую сапробность воды.

В зоне смешения воды рек Суды и Шексны (о. Ваганиха) зарегистрировано 9 видов инфузорий, из них 5 — относились к α -мезосапробным организмам и 4 — к β -мезосапробным. Наибольшее количество инфузорий отмечено в конце лета — начале осени. В августе доминировали *Forticella nebulifera* (54,2% от общей численности) и *Heliophrya collini* (33,7%), в сентябре — *Metacineta mystacina* (60,4%) и *Acineta papillifera* (21,6%). Здесь складывался неустойчивый режим органической нагрузки и эта зона может быть оценена как переходная от α - к β -мезосапробной.

Наряду с традиционными способами оценки загрязнения водоемов, основанными на видовом разнообразии, количественном развитии сапробиотических видов для этих целей используется трофическая структура различных сообществ. В Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища на незагрязненных участках преобладали в основном хищные перифитонные инфузории, в зонах с высоким уровнем органических нагрузок — бактериофаги. При токсическом загрязнении развитие инфузорий сильно подавлялось, в случае ослабления нагрузки слабо развивались виды, характерные для полисапробных вод. Изменение трофической структуры перифитонных инфузорий отмечено в условиях загрязнения рек Югославии (Primc, 1988). С увеличением их сапробности снижалась роль альгофагов и повышалось число потребителей бактерий. Благодаря обилию пищи всеядные инфузории становились бактериофагами.

Реакция сообществ мейо- и макробеспозвоночных перифитона на различные виды городских стоков

Зооперифитон участков Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища, расположенных выше г. Череповца, а также в реке Суде, практически не подвергавшихся прямому влиянию стоков, в целом соответствовал набору доминирующих групп и видов, характерных для природных участков Волжского плеса. Отличия в составе зооперифитона заключались в присутствии в обрастаниях Шекснинского плеса личинок поденок *Baetis vernus*, моллюска *Viviparus viviparus*, которые не характерны для перифитона Волжского плеса.

Ход сезонной сукцессии соответствовал тем закономерностям, которые были отмечены нами ранее в Волжском плесе (Скальская, 1982). Наибольшего разнообразия зооперифитон достигал в июле-августе. К концу вегетационного периода формировалось дрейссенное сообщество, в котором основную долю биомассы создавали эти моллюски. Осенью на придонных горизонтах численность молоди моллюсков в обычных скоплениях составляла 205 тыс. экз./м², биомасса — 576,6 г/м². Среди личинок хирономид доминировали *Glyptotendipes glaucus*, к осени возрастала роль личинок *Cricotopus gr. silvestris* и *Endochironomus albipennis*. Из олигохет преобладающее развитие получали *Nais barbata* и *Ripistes parasita*.

При значительных вариациях температурного и уровня режимов в разные годы, отражающихся на ходе сезонных сукцессий, индекс видового разнообразия сообщества оставалось довольно сходным по величине (табл. 49). Количественные характеристики зооперифитона определялись в значительной мере ходом прогрева водоема. Низкий прогрев воды в течение вегетационного периода тормозил сроки и интенсивность размножения и роста наиболее теплолюбивых видов, главным образом дрейссены, личинок хирономид. Высокий прогрев водоема, наоборот, стимулировал эти процессы.

Таблица 49

Индекс видового разнообразия Кабз (Cabe, 1981) зооперифитона Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в разные годы (древесные субстраты)

Время наблюдений	Природные сообщества		Трансформированные сообщества			
	Кабачино	р. Судя	ниже р. Ягорбы	р. Кошта	о. Ваганиха	о. Лыбей
1986 г.						
VII	19,3	18,4	20,3	5,3	20,4	
VIII	21,2	23,3	19,3	7,3	18,2	
IX	17,4	18,4	13,4	7,4	—	
1987 г.						
VII	21,4	23,4	18,2	7,6	14,4	9,4
VIII	22,4	19,3	17,2	11,2	10,6	11,4
IX	19,2	27,3	27,4	11,4	—	14,4
1988 г.						
VII	21,3	20,4	27,1	15,1	17,3	16,2
IX	—	21,3	19,2	—	9,2	16,2

На участках водоема, находившихся под влиянием городских стоков естественные экологические ниши гидробионтов разрушались, что коренным образом изменяло структуру формирующихся сообществ: исчезали прежние виды-доминанты, преимущественное развитие получали виды, способные в изменившихся условиях осуществлять биологические циклы. В зоне прямого влияния городских стоков — р. Коште, участке р. Шексны ниже впадения р. Ягорбы — в перифитоне полностью отсутствовала дрейссена. Ее поселения восстанавливались в районе о. Ваганиха (Скальская, 1990), причем численность и средний размер моллюсков в летний период почти не отличались от таковых на незагрязненных участках — ст. Кабачино (табл. 50).

**Размерная структура сеголетков дрейссены Шекснинского плеса
Рыбинского водохранилища в 1986 г. (древесные субстраты)**

Размеры, мм	Численность, тыс.экз./м ²									
	Кабачино				ниже р. Ягорбы	р.Кошта	о.Ваганиха			
	пов. гор.	сред. гор.	прид. гор.	сред- ние по стан- ции			пов. гор.	сред. гор.	прид. гор.	сред- ние по стан- ции
29.VII										
0,2	0	0,9	0,3	0,4	0	0	0,5	2,2	1,1	1,3
0,3	0,1	2,7	0,4	1,1	0	0	0,4	0,8	3,2	1,5
0,4—0,5	0,4	2,8	1,7	1,6	0	0	0,6	1,4	4,2	2,1
0,6—0,7	1,7	8,4	2,4	4,2	0	0	0,7	1,0	2,0	1,2
0,8—0,9	2,1	4,0	0,1	2,1	0	0	0,7	0,4	1,2	0,8
1,0—2,9	0,2	0,1	ед.	0,1	0	0	0,3	0,5	0,2	0,2
Всего	4,5	18,9	4,9	9,5	0	0	3,2	6,3	12,0	7,1
Средн. разм.	0,72	0,6	0,53	0,62	0	0	0,57	0,45	0,47	0,50
12.VIII										
0,2		0,2	0,2	0,1	0	0	0,2	0,3	0,3	0,3
0,3	0,3	0,6	0,7	0,5	0	0	0,2	1,2	1,4	0,9
0,4—0,5	0,2	0,4	0,6	0,4	0	0	1,2	2,7	1,9	1,9
0,6—0,7	0,4	0,5	0,5	0,5	0	0	2,0	3,3	3,7	3,0
0,8—0,9	0,7	1,7	0,8	1,1	0	0	1,8	1,5	1,4	1,6
1,0—2,9	4,2	3,0	1,6	2,9	0	0	0,9	0,4	1,0	0,8
Всего	5,8	6,4	4,4	5,5	0	0	6,3	9,4	9,7	8,5
Средн. разм.	1,19	0,93	0,82	0,98	0	0	0,74	0,59	0,62	0,65

На правобережных участках ниже р. Ягорбы — зоне распространения бытовых стоков — массовое развитие получали олигохеты. По сравнению с другими участками их численность оказывалась максимальной (табл. 51). Формировалось олигомиксное сообщество с ярко выраженным преобладанием одного вида олигохет — *Nais barbata*, численность которого могла достигать 90% от общей. К сопутствующим видам принадлежали *Nais pardalis*, *Dero obtusa*. В таком сообществе видовое разнообразие сохранялось на высоком уровне. Выпадение некоторых обрастателей компенсировалось за счет расширения числа видов процветающей группы беспозвоночных — олигохет. Эта группа беспозвоночных приурочена к субстратам, содержащим большое количество органических веществ. В эксперименте с *Dero obtusa* было показано, что наибольшая скорость размножения и быстрое нарастание биомассы червей возможно при содержании органических веществ до 35—40% и температуре от 11 до 26°C (Коротун, 1959).

**Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) олигохет в перифитоне
Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища
в разные годы (древесные субстраты)**

Станции, время наблюдений	1986 г.		1987 г.		1988 г.		1990 г.	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
Природные участки								
Кабачино								
VII	1,7	0,07	2,6	0,10	7,6	0,34	—	—
VIII	22,4	0,86	5,1	0,17	—	—	—	—
IX	9,0	0,29	11,2	0,62	—	—	—	—
средние	11,0	0,41	6,3	0,30	—	—	—	—
р. Суда								
VII	1,0	0,04	2,0	0,08	6,4	0,26	—	—
VIII	1,5	0,05	6,2	0,23	—	—	—	—
IX	0,9	0,03	10,0	0,38	1,3	0,04	—	—
средние	1,1	0,04	6,1	0,23	3,8	0,15	—	—
Загрязненные участки								
Ниже р. Ягорбы								
VII	13,9	0,54	57,8	2,6	171,7	7,6	39,0	1,4
VIII	12,4	0,42	11,7	0,45	—	—	—	—
IX	6,0	0,24	56,4	2,10	107,8	7,2	26,8	1,14
средние	10,8	0,40	42,0	1,72	139,8	7,4	32,9	1,27
р. Кошта								
VII	0	0	0	0	0	0	—	—
VIII	0	0	0	0	0	0	—	—
IX	0	0	0	0	0	0	—	—
о. Ваганиха								
VII	3,6	0,14	0,6	0,02	19,8	0,87	0,9	0,03
VIII	1,9	0,07	0,1	0,004	—	—	—	—
IX	—	—	—	—	5,7	0,23	0,6	0,02
средние	2,8	0,10	0,3	0,012	12,7	0,55	0,75	0,02

Высокую степень доминантности на уровне семейства представлял собой зооперифитон р. Кошты, куда поступают промстоки. Сообщество обрастателей представлено почти одними вторичноводными беспозвоночными — личинками хирономид. Первичноводные, массовые на других участках гидробионты — дрейссена, олигохеты и другие беспозвоночные отсутствовали. Несмотря на то, что численность личинок хирономид в зоне загрязнения и за ее пределами существенно не отличалась (табл. 52), что по-видимому, обусловлено устойчивостью личинок к стрессовым воздействиям, вероятность полноценного завершения метаморфоза у них невелика. Специально этот вопрос нами не исследовался, однако имеются данные о нежизнеспособности имаго хирономид при высокой стойкости их личинок в условиях влияния промстоков с низкими и высокими значениями рН (Дыга и др., 1981).

Еще более высокий уровень загрязнения отмечен на локальных участках вблизи дамбы. В слабо развитом сообществе преобладающей группой беспозвоночных оказались нематоды — *Diplogaster rivalis* (Leyd.), *Tobrilus helveticus* (Hofm.), *T. gracilis* (Bast.). Первый из них имел наибольшую численность. Этот вид характерен для полисaproбных условий.

Таблица 52

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) личинок хирономид в перифитоне Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища в разные годы (древесные субстраты)

Станции, время наблю- дений	1986 г.				1987 г.				1988 г.			
			в т.ч. лич. I возраста				в т.ч. лич. I возраста				в т.ч. лич. I возраста	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
Природные участки												
Кабачино												
VII	3,1	0,5	1,6	0,03	1,9	0,43	1,0	0,02	10,8	0,51	5,1	0,08
VIII	20,4	2,0	9,6	0,21	2,1	0,64	0,6	0,01	—	—	—	—
IX	15,5	5,1	1,3	0,03	1,1	0,38	0,3	0,01	—	—	—	—
средние	13,0	2,5	4,2	0,09	1,7	0,48	0,6	0,01	—	—	—	—
р. Суда												
VII	4,9	0,53	2,2	0,05	4,0	0,76	2,2	0,04	48,0	5,4	24,7	0,50
VIII	11,1	2,04	3,4	0,07	3,5	0,60	1,9	0,03	—	—	—	—
IX	7,9	4,68	0,7	0,02	5,9	0,65	3,2	0,05	18,5	2,93	7,9	0,15
средние	8,0	2,42	2,1	0,05	4,5	0,67	2,4	0,04	33,2	4,2	16,3	0,32
Загрязненные участки												
Ниже р. Ягорбы												
VII	2,6	1,2	0,8	0,02	1,0	0,19	0,6	0,01	11,0	2,5	2,3	1,1
VIII	4,7	1,7	0,7	0,02	2,2	1,1	0,2	0,003	—	—	—	—
IX	4,1	4,9	0,2	0,004	1,7	0,93	0,6	0,02	5,3	1,7	—	—
средние	3,8	2,6	0,6	0,015	1,6	0,74	0,5	0,01	8,1	2,1	1,4	0,55
р. Кошта												
VII	6,0	0,67	2,7	0,06	1,8	0,47	0,1	0,04	62,3	5,2	35,1	0,68
VIII	2,2	1,28	0,2	0,005	13,5	1,02	4,3	0,07	—	—	—	—
IX	1,2	1,41	ед.	—	10,3	0,90	6,2	0,12	—	—	—	—
средние	3,1	1,12	1,0	0,02	8,5	0,80	3,5	0,07	—	—	—	—
о. Ваганиха												
VII	4,5	0,9	3,0	0,05	0,5	0,03	0,1	0,003	6,9	1,1	1,2	0,02
VIII	13,4	2,97	1,6	0,03	0,7	0,16	0,2	0,003	—	—	—	—
средние	8,95	1,93	2,3	0,04	0,6	0,09	0,15	0,003	—	—	—	—
о. Любец												
VII	—	—	—	—	0,2	0,2	0,1	0,002	3,1	0,48	0,7	0,02
VIII	—	—	—	—	0,3	0,09	0,1	0,001	—	—	—	—
IX	—	—	—	—	0,2	0,08	0,1	0,002	5,2	3,28	0,8	0,02
средние	—	—	—	—	0,2	0,06	0,1	0,002	4,2	1,9	0,8	0,02

Индекс видового разнообразия зооперифитона на этих участках был крайне низок, в 3—4 раза меньше, чем на природных участках. Сходная ситуация складывалась на загрязненных участках Камского водохранилища. В перифитоне вдвое снижалось видовое разнообразие личинок хирономид, исчезали моллюски, уменьшалась численность беспозвоночных, возрастала роль олигохет (Губанова, 1968; Губанова и др., 1975). В оборотной воде бумажного производства богатой органикой наряду с огромными скоплениями бактерий, грибов в обрастаниях преобладали бесцветные жгутиконосцы, инфузории, нематоды и олигохеты (Павлинова, 1935). Создавались специфические сообщества, компоненты которого способны быстро размножаться и утилизировать избыток органических веществ.

При анализе структур зооперифитона, сформированных за вегетационный период на различных участках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища можно выделить следующие основные их типы: 1) хирономидно-дрейссенный, в котором 60—86% численности приходилось на личинок хирономид и дрейссену, основную долю биомассы создавали моллюски; 2) наидидный, в нем массовое развитие получали олигохеты, главным образом из семейства Naididae, составлявшие до 90 и более процентов численности и биомассы; 3) нематодный (или хирономидно-нематодный) — основная часть слаборазвитых сообществ представлена нематодами (до 70% численности).

Первый тип сообществ характерен для сравнительно чистых природных вод, он распространен на большей части акватории Рыбинского водохранилища. Второй тип связан с участками, подвергающимися органическому загрязнению. Существует явный параллелизм в формировании однотипных структур в бентосе и перифитоне при сходных условиях существования. Подобно тому, как в бентосе умеренных широт в присутствии большого количества легкоусвояемого органического вещества создавались огромные по численности популяции олигохеты *Tubifex tubifex* (Финогенова и др., 1986), так и в перифитоне вследствие бесполого размножения практически неограниченно увеличивалась численность другой олигохеты — *Nais barbata*. При разнице в биотопической приуроченности их сходство состояло в высокой способности утилизировать органические вещества на рост и размножение. В данном случае однообразие биотопа, характеризовавшееся избыточным содержанием органических веществ в толще воды и на субстратах, приводило к экспансии олигохет и формированию монотонных сообществ. В перифитоне, несмотря на выпадение некоторых видов, сохранялось высокое видовое разнообразие, поддерживаемое процветающей группой беспозвоночных.

Третий тип структуры зооперифитона — нематодный — представлял собой явные признаки деградации сообществ, свидетельствовавшие о довольно сильном токсическом загрязнении. Эти признаки заключались в снижении основных качественных и количественных характеристик. По сравнению с незагрязненными участками в этих зонах примерно в три раза уменьшалось число видов беспозвоночных, а их численность и биомасса снижались соответственно в 7 и 3 раза. Гомотопные беспозвоночные выпадали из состава сообществ обрастателей, за исключением нематод, обладающих толстой многослойной кутикулой, способной предохранять их от неблагоприятных химических воздействий среды.

Высокая жизнестойкость нематод поддерживалась также их способностью переходить в латентное состояние (Парамонов, 1962). Сообщества нематодного типа были зарегистрированы по мере роста загрязнения и в морском эпибентосе, где их численность достигала 90% от общей (Dafni, 1974).

Последствия влияния аварийных выбросов загрязняющих веществ на зооперифитон Рыбинского водохранилища

Зимой 1987 г. произошла авария на очистных сооружениях города Череповца и водоем длительное время находился под воздействием мощных выбросов загрязняющих веществ. Полученные нами с помощью метода искусственных субстратов материалы по зооперифитону дают представление о структурных преобразованиях этих сообществ под воздействием постоянного уровня загрязнения, а также оценить нанесенный во время аварии ущерб фауне и проследить процесс ее восстановления.

Аварийные стоки коксохимического производства г. Череповца привели к гибели многих гидробионтов. В обрастаниях на древесных субстратах встречались мертвые личинки хирономид, поденок, рачки *Sida crystallina*. Зооперифитон участков, расположенных в зоне воздействия аварийных выбросов, практически не развивался (Скальская, 1990). Слабый естественный прогрев водоема в период аварии усугубил ход процессов самоочищения водоемов, в то же время сравнительно низкая температура воды способствовала большей выживаемости чувствительных к загрязнению мелких рачков. В опытах с лабораторной культурой *Daphnia magna* было показано, что с увеличением температуры воды от 15 до 25°C витальная концентрация солей тяжелых металлов снижается, причем весьма существенно, например, для цинка в 10 раз (Щербань, 1977).

Иная ситуация складывалась в зоне поступления бытовых стоков. Аварийные сбросы способствовали еще большей аккумуляции органических веществ на участке ниже р. Ягорбы, что привело к дальнейшему увеличению численности доминирующих видов олигохет — *Nais barbata* и *Dero obtusa*. В июле была отмечена их максимальная численность — 171,7 тыс. экз./м² и биомасса 7,6 г/м² (табл. 51). Близкие к этим величины количества олигохет отмечены в Днепровском водохранилище. При постоянном притоке пищевого материала и благоприятном газовом режиме осенью их численность в перифитоне достигала 144,9 тыс. экз./м², биомасса — 21,7 г/м² (Дыга и др., 1968). Массовое развитие получал тот же самый вид, что и в Рыбинском водохранилище — *Nais barbata*, его численность составляла 76,0—86,1% от общей.

В отличие от водоемов, содержащих большое количество органических веществ, в горном каньонообразном Саянском водохранилище при отсутствии органических загрязнений численность олигохет в перифитоне оказалась крайне низкой и не превышала 1,2 тыс. экз./м², биомасса — 0,5 г/м², где преобладали совсем другие виды — *Stylaria lacustris* и *Chaetogaster diaphanus* (Гольд и др., 1987).

Кроме олигохет на загрязненных участках ниже р. Ягорбы в большом количестве развивались нематоды, в основном *Tobrilus helveticus*, популя-

ция которого была представлена особями с необычайно крупными индивидуальными размерами, что возможно в условиях высокой обеспеченности пищей.

Спустя год после аварии на Череповецком металлургическом комбинате благодаря очистительному действию половодья, биологические структуры, подвергшиеся стрессовым нагрузкам, по отдельным параметрам частично восстанавливались. Высокий естественный прогрев водоема в 1988 г. активизировал процессы размножения гидробионтов, которые протекали значительно интенсивнее, чем в 1986 г., накануне аварии. В летний период численность молоди моллюсков на субстратах в зоне, которая подвергалась наибольшему разрушению, составляла 52,0 тыс. экз./м², биомасса — 1,1 г/м², что почти в 7 раз больше, чем в 1986 г. Однако в дальнейшем, последствия аварии отрицательно сказывались на выживаемости моллюсков. При высокой численности молоди моллюсков можно было ожидать образования характерных для осени больших скоплений дрейссены у дна. На этом горизонте плотных поселений моллюсков не было. Их численность и биомасса оказались невысокими, в несколько раз меньше, чем в 1986 г., когда при гораздо меньших потенциальных возможностях в осенних скоплениях моллюсков было больше.

Учитывая довольно сильные вариации численности и биомассы сеголетков дрейссены, следует сравнить средние размеры моллюсков на одну и ту же дату для Шекснинского и Волжского плесов. Эти величины наиболее объективно отражали условия обитания для них. В Волжском плесе биомасса и размеры моллюсков оказались гораздо выше, чем в Шекснинском (табл. 53).

Таблица 53

Размерная структура сеголетков дрейссены в перифитоне на древесных субстратах в Шекснинском и Волжском плесах Рыбинского водохранилища в сентябре 1988 г. (в скоплениях у дна)

Размеры, мм	Численность, тыс. экз./м ²			
	Шекснинский плес			Волжский плес
	о. Ваганиха	о. Каргач	о. Любец	э/б Сунога
0,2	0	0	0	0
0,3	0	0	0	0
0,4—0,5	0	0	0	ед.
0,6—0,7	0	0	0	0
0,8—0,9	0	0,1	0,1	0
1,0—2,9	4,7	2,0	5,0	0,8
3,0—4,9	10,5	1,7	4,2	2,1
5,0—6,9	9,0	0,6	1,2	3,3
7,0—8,9	0,7	0,2	0,6	4,2
9,0—10,9	0	0	0,1	2,9
11,0—12,9	0	0	0	1,1
13,0—14,9	0	0	0	0,1
Общая числ.	24,9	4,6	11,2	14,5
Общая биом., (г/м ²)	181,9	20,9	58,7	419,1
Средний размер, мм	4,3	3,3	3,4	7,3

Эти отличия в большей мере связаны с губительными последствиями аварии для популяций моллюсков, чем с другими естественными вариациями среды. Уменьшение размеров дрейссены отмечено также в загрязненном водохранилище в Подмоскowie (Строганов и др., 1975).

Для оценки последствий аварии на металлургическом комбинате г. Череповца для зооперифитона Рыбинского водохранилища в июле 1990 г. были собраны пробы по всему водоему как с естественных субстратов — коряг, затонувших деревьев, веток кустарников, так и закрепленных нами на некоторых станциях искусственных субстратов. Исследовались однолетние сообщества на ежегодно затопляемых субстратах; двух-трехлетние — в зоне периодического осушения и многолетние, сформированные в зоне постоянного затопления.

Сравнение зооперифитона северо-восточной части водохранилища, находящейся в зоне непосредственного воздействия стоков г. Череповца и юго-западной, наименее подверженной этому влиянию показало, что при общем сходстве состава обрастателей обнаруживались значительные отличия в доминирующих комплексах беспозвоночных, которые нельзя отнести за счет вариаций естественных параметров среды (табл. 54). Избегали загрязненных зон личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus*. Они преобладали только на биотопах юго-западного побережья и участках выше г. Череповца, не подверженных влиянию стоков. На незагрязненных участках средняя численность личинок *Glyptotendipes glaucus* составляла 4,1 тыс. экз./м², биомасса — 10,8 г/м², в то время как в зоне влияния городских стоков они были малочисленны — соответственно 0,4 тыс. экз./м² и 0,6 г/м².

Наиболее эврибионтными среди хирономид оказались личинки *Cricotopus intersectus*, которые обнаруживались повсеместно. Их численность в двух сравниваемых зонах водохранилища отличалась незначительно — 2,3 тыс. экз./м² при биомассе 0,3 г/м² для северо-восточной части и соответственно 3,6 тыс. экз./м² и 0,5 г/м² — для юго-западной. Близкими по значению оказались численности личинок хирономид I возраста, которые активно расселяются по водоему. При почти равных потенциальных возможностях для заселения субстратов личинки все же избегали загрязненных зон. Средняя численность и биомасса личинок хирономид для северо-восточной части водохранилища, подвергающейся загрязнению, оказалась гораздо ниже — 7,6 тыс. экз./м² и 1,5 г/м², чем на природных участках — соответственно 17,0 тыс. экз./м² и 13,9 г/м². В перифитоне Волги ниже г. Саратова число видов и средняя численность личинок хирономид были в 1,5—2 раза ниже, чем в реке выше города, что также было обусловлено вредным влиянием городских стоков на гидробионтов (Константинов, 1970).

Поселения дрейссены в Рыбинском водохранилище локализованы как на разного рода субстратах, приподнимающихся над дном, так и на песчаных мелководьях зоны постоянного затопления. В северо-восточной части многочисленные поселения дрейссены отмечены на участке выше г. Череповца, в реке Ухре, у д. Крестцы. Численность и биомасса в многолетних популяциях моллюсков достигала 5,1 тыс. экз./м² и 1613,5 г/м². В районе станций Любец, Ольхово, Хвощевик моллюски отсутствовали.

Численность (тыс. экз./м²) и биомасса (г/м²) зооперифитона
Рыбинского водохранилища в июле 1990 г. (древесные субстраты)

Станции	В том числе													
	Всего		лич. хирон.		из них				Олигохеты		мшанки	губки	дрейссена	
					Glyptot. glaucus		Sticot. inters.							
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
Северо-восточное побережье														
о.Южок	21,4	1617,2	8,6	3,4	0,5	1,5	0,4	0,1	7,5	0,3	+	+	5,1	1613,5
р.Суда	77,7	10,6	4,3	4,9	1,4	4,0	0,6	0,1	3,1	0,1	0	0	40,5	0,3
Любец	4,4	6,2	3,2	0,6	0,4	0,2	1,1	0,3	1,1	0,04	5,5	0	0	0
Ольхово	79,9	12,4	8,4	1,3	0,2	0,1	3,6	0,5	17,0	0,6	3,1	4,6	0	0
Хвощевик	18,8	20,6	14,0	1,2	0,7	0,3	4,1	0,5	1,5	0,05	16,3	0	0	0
р.Согожа	4,9	7,5	3,1	0,3	0	0	0,9	0,1	0,7	0,03	5,1	0	6,8	1,3
р.Ухра	11,9	9,8	6,6	1,0	0,1	0,3	4,2	0,5	3,6	0,2	3,4	1,4	1,3	0,2
Крестцы	3,6	177,8	0,9	0,2	0,1	0,02	0	0	1,3	0,06	1,7	0	1,1	175,5
Юго-западное побережье														
р. Сить	99,0	171,1	13,7	7,1	3,9	5,2	1,8	0,2	12,9	0,5	0	24,0	72,4	139,4
Малиновский ручей № 1	61,7	2731,0	8,0	7,0	2,7	4,9	0,3	0,04	36,7	1,6	328,0	566,0	9,0	1827,4
Малиновский ручей № 2	81,8	368,8	24,2	15,1	10,4	12,2	0,7	0,2	30,7	1,2	351,0	0	3,0	1,1
Малиновский ручей № 3	124,7	50,0	17,0	8,3	4,4	5,5	4,5	0,4	1,8	0,01	+	0	105,8	41,6
Р. Лама	1373,2	4905,2	49,6	76,6	13,5	65,2	11,1	1,9	64,3	2,8	+	0	1259,3	4825,8
Р. Черна	28,2	2903,1	9,2	2,6	1,0	0,9	1,0	0,13	13,9	0,5	+	2898,0	3,9	2,0
Р. Сыроверка	137,6	146,7	18,7	4,9	0,8	2,9	11,3	1,0	17,9	0,7	+	2,8	100,6	138,3
Р. Кесьма	48,4	14,9	8,5	1,9	0,3	0,1	0,4	0,1	2,5	0,1	+	0	35,5	12,6
Р. Молога	7,9	2,2	4,4	1,8	0	0	1,6	0,4	2,0	0,1	0	0	0	

Спустя три года после аварии условия для воспроизводства численности моллюсков в этой зоне все еще оставались неблагоприятными. У о. Ваганиха численность молоди моллюсков на искусственных субстратах была ничтожной — 0,7 тыс. экз./м² при биомассе 0,4 г/м², по-прежнему они не создавали поселений на придонном горизонте. Очевидно донные сообщества восстанавливаются значительно медленнее, чем планктонные.

Дрейссена оказалась довольно чувствительной к различным видам загрязнения. В опытах с пересадкой этих моллюсков из чистой воды в водоем, загрязненной стоками металлургического завода, отмечено нарушение или прекращение их размножения и роста (Crochard et al., 1987). В условиях загрязнения воды тяжелыми металлами характер регулирования их концентраций в теле дрейссены различен. В воде с малой концентрацией цинка его накопление в мягких тканях идет в линейной зависимости от времени содержания, а при высокой (до 3 мг/л) — в экспоненциальной (Maarouf et al., 1987). Дрейссена способна регулировать концентрацию меди в организме при низких ее концентрациях в воде (13 мкг/л), но регуляция накопления кадмия в ее организме отсутствует (Kraak et al., 1992).

Биотопы юго-западной части водохранилища, не подвергающиеся прямому интенсивному загрязнению городскими стоками, населены многочисленными популяциями дрейссены. В приустьевых участках рек Кесьма, Черная, Сыроверка, Лама, Малиновских ручьях дрейссена оказалась самым многочисленным компонентом перифитона. Особенно велика ее численность в реках, по берегам которых расположены села, пашни, пастбища для скота. Так например, в реке Лама в многослойных поселениях численность моллюсков достигала 1 259,3 тыс. экз./м², а биомасса — 4825,8 г/м². В таких сообществах одновременно в массе развивались личинки хирономид, олигохеты и другие беспозвоночные, т. е. под влиянием сельскохозяйственных стоков, не содержащих токсических соединений, происходила гипертрофия основного комплекса беспозвоночных, характерных для большинства природных биотопов. Образование плотных поселений дрейссены на таких биотопах создает предпосылки для высоких темпов воспроизводства, расселения и восстановления ее популяций в водохранилище.

В последние годы существенным компонентом зооперифитона водохранилища стали губки и мшанки. Они распространились по всему водохранилищу, однако прослеживается приуроченность некоторых видов к отдельным участкам водохранилища. Особенно многочисленны колонии мшанок и губок в реках с минимальным антропогенным прессом. Их берега покрыты лесом, обеспечивающим защиту от разрушающего действия штормовых ветров и поступление дополнительных естественных органических веществ за счет листового опада. В реках Сыроверка, Черная, Малиновских ручьях № 1, 2, 3 постоянно и в большом количестве развивается мшанка *Cristatella mucedo*, численность ее червеобразных колоний достигала 9,8 тыс. экз./м², биомасса — 332,8 г/м². Этот вид отсутствовал на биотопах северо-восточной части водохранилища, что по всей вероятности, связано с загрязнением, распространившимся на большую территорию Шекснинского и часть Главного плесов. В 1981 г. мшанка *Cristatella mucedo* в большом количестве была обнаружена нами в реке Ухре, в сборах 1990 г. она здесь отсутствовала. Другие виды мшанок *Plumatella emarginata*, *P. repens*,

P. fungosa, *Paludicella articulata* встречались по всему водохранилищу, но на биотопах северо-восточной зоны не создавали плотных поселений.

Эти же беспозвоночные фильтраторы — мшанки, дрейссена — достигали высокого развития в слабо загрязненных водоемах Подмосковья (Кривенко, 1989). Широкое распространение в водоемах беспозвоночных-фильтраторов способствует высоким темпам самоочищения.

Среди беспозвоночных перифитона олигохеты семейства Naididae могут служить показателями органического загрязнения, т. к. они чрезвычайно отзывчивы на обеспеченность пищей в виде детрита, водорослей и органические вещества антропогенного происхождения. Выделенный нами наидидный тип сообщества зооперифитона в черте г. Череповца ниже р. Ягорбы характеризовал эту зону как подвергающуюся хроническому загрязнению органическими веществами. Дальнейшие исследования показали улучшение экологической обстановки в этом районе. В июле и сентябре 1990 г. численность зооперифитона составляла 34,5—45,1 тыс. экз./м², биомасса соответственно 3,2—4,4 г/м², что в 4—5 раз меньше, чем в год аварии (Скальская, 1990). По-прежнему в сообществе преобладали олигохеты, составлявшие 77,6—86,5% общей численности, но стали появляться мшанки.

В целом на биотопах северо-восточной части водохранилища средняя численность олигохет была почти в три раза ниже, чем на юго-западной и лишь в зоне влияния бытовых стоков их численность была в несколько раз выше, чем на природных биотопах. Сравнительно высокая численность олигохет наблюдалась на биотопах, подверженных антропогенному эвтрофированию, а также в сообществах с высоким развитием дрейссены и мшанок. Среди колоний *Cristatella mucedo* черви находили благоприятные условия для развития. Они использовали в пищу фекальные пеллеты мшанок. В таких условиях численность червей достигала 30,7—36,7 тыс. экз./м², биомасса — 1,2—1,6 г/м². На исследованных биотопах везде доминировал один и тот же вид червей — *Nais barbata*.

Следовательно, аварийные стоки г. Череповца нанесли большой вред фауне Рыбинского водохранилища. В дальнейшем благодаря очистительному действию весенних половодий, происходило частичное восстановление разрушенных структур зооценозов, однако популяции дрейссены продолжают испытывать угнетение.

Сообщества обрастателей малых рек в условиях загрязнения

В многочисленных притоках водохранилищ обитает чрезвычайно разнообразная фауна. Они представляют собой своеобразные природные заповедники, где сохраняется высокое видовое разнообразие гидробионтов. Однако и малые реки в ряде случаев подвергаются сильному загрязнению. Таковы, например, реки Кошта, Ягорба, Серовка, Латка и др. (Рыбинское водохранилище), ручей Перемерка и др. (Иваньковское водохранилище), р. Черемуха и др. (Горьковское водохранилище).

На берегах одной из них — р. Латке расположен сырзавод, который сбрасывает в реку неочищенные стоки. Ширина реки составляет 1,5—5,0 м, глубина — 30—50 см, в местах сужения скорость течения достигала

0,3—0,5 м/сек. На ее протяжении имеются родники, поэтому температура воды составляла 10,4—12,0°C и лишь в устье при впадении в водохранилище она поднималась до 15,8°C. Река очень сильно зарастает различными водными макрофитами. Зооперифитон реки богат и разнообразен, летом 1996 г. здесь было обнаружено 108 видов (табл. 55).

Таблица 55

Видовой состав зооперифитона р. Латки (1996 г.)

Виды	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
SPONGIA							
<i>Spongilla lacustris</i> L.	0	0	+	0	0	0	0
HYDROZOA							
<i>Hydra</i> sp.	0	0	0	0	0	0	+
NEMATODA							
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Duj.	0	0	0	+	+	0	0
<i>Eudorylaimus lindbergi</i> Andr.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Monhystera stagnalis</i> Bast.	0	0	0	+	0	0	0
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bast.)	0	0	0	+	+	0	0
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micol.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Myelonchulus lacustris</i> (Cobb.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Nematoda</i> (sp.)	0	+	0	0	+	+	+
OLIGOCHAETA							
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruit.)	+	0	0	0	+	0	+
<i>Ch. diastrophus</i> (Gruit.)	0	0	0	0	+	0	+
<i>Ch. linnaei</i> Baer.	+	+	0	0	+	0	0
<i>Ch. sp.</i>	0	+	0	0	0	0	0
<i>Pristina rosea</i> (Piquet.)	0	0	0	0	+	+	0
<i>Stylaria lacustris</i> L.	0	0	0	0	+	0	+
<i>Nais barbata</i> Müll.	0	0	0	0	0	0	+
<i>N. pseudobtus</i> Piquet.	0	0	0	0	+	0	0
<i>N. elinquis</i> Müll.	0	0	0	0	+	0	0
<i>N. communis</i> Piquet.	0	0	0	0	+	0	0
<i>N. variabilis</i> Piquet.	0	+	0	+	+	0	+
<i>N. pardalis</i> Piquet	0	0	0	0	+	0	0
<i>Enchytraeus</i> sp.	+	0	0	0	+	0	0
<i>Aulodrilus pluriseta</i> (Piquet.)	0	0	0	+	0	+	0
<i>A. sp.</i>	+	0	0	0	+	0	0
HIRUDINEA							
<i>Helobdella stagnalis</i> L.	+	0	0	0	0	0	+
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	+	0	0	0	0	+	+
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	+	+	+	0	+	0	+
<i>Haemopsis sanguisuga</i> (L.)	+	0	0	0	+	0	0

Виды	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
EPHEMEROPTERA							
<i>Cleoptilum sp.</i>	0	0	0	0	0	+	0
<i>Centropilum luteolum</i> (O.F.Müll.)	0	+	0	0	0	+	0
<i>Baetis rhodani</i> Pict.	0	0	0	0	0	+	0
<i>B. sp.</i>	+	0	0	0	0	0	0
<i>Haprophlebia fusca</i> (Curt.)	0	0	+	0	0	+	0
<i>Larvula Ephemeroptera</i>	0	+	0	0	0	0	0
TRICHOPTERA							
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pict.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Agraylea multipunctata</i> Curt.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Holocentropus stagnalis</i> Alb.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Lipe reducta</i> Hag.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Plectrocnemia conspersa</i> Curt.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Limnophilus flavicornis</i> (Fabr.)	0	0	0	0	0	+	0
<i>L. politus</i> McL.	0	+	0	0	0	0	0
<i>L. rhombicus</i> L.	0	0	+	0	0	+	0
<i>L. sp.</i>	+	0	0	0	0	0	0
<i>Anabolia soror</i> McL.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Potamophylax stellatus</i> Curt.	+	0	0	0	0	+	0
<i>Athripsodes aterrinus</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Athripsodes sp.</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Triaenodes bicolor</i> Curt.	0	0	0	0	0	0	+
CHIRONOMIDAE							
<i>Procladius verrugineus</i> Kieff.	0	0	0	0	+	0	0
<i>P. nigriventris</i> Kieff.	0	0	0	0	+	0	0
<i>larvula Tanypodinae</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Thienemannimyia sp.</i>	0	0	0	0	+	+	0
<i>Trissopelopia sp.</i>	0	0	0	0	0	0	+
<i>Zavrelimyia sp.</i>	+	0	0	0	0	0	0
<i>Brillia modesta</i> (Meig.)	0	0	0	0	0	+	0
<i>Eukiefferiella sp.</i>	0	+	0	0	0	0	+
<i>Orthocladius gr. saxicola</i> Kieff.	0	0	0	0	0	0	+
<i>O. consobrinus</i> Holm.	0	0	0	0	+	0	0
<i>O. sp.</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Cricotopus gr. silvestris</i> F.	0	+	0	+	+	0	+
<i>Cricotopus intersectus</i> (Staeg.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>C. bicinctus</i> (Mg.)	0	0	0	0	+	+	+
<i>Paratrachocladius triquetra</i> (Tsher.)	0	0	0	0	0	+	0
<i>Psectrocladius delatoris</i> Zelen.	0	0	0	0	+	0	0

Виды	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Reocricotopus brunensis</i> Goet.	0	+	0	0	0	0	0
<i>R. sp.</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Parasmittia carinata</i> Strenz.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Parakiefferiella bathophila</i> Kieff.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Smittia aquatilis</i> Goet.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	0	+	0	0	+	0	+
<i>Thienemanniella flaviforceps</i> Kieff.	+	0	+	0	0	0	0
<i>Tanytarsus usmaensis</i> Pag.	0	0	0	0	+	+	0
<i>T. pallidicornis</i> Walk.	0	0	0	0	+	+	0
<i>T. verralii</i> G.	0	0	0	0	+	+	0
<i>T. medius</i> Reis. et Fitt.	0	+	0	0	0	0	0
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palm.	+	0	0	0	+	0	0
<i>P. quantuplex</i> G.	0	0	0	0	0	0	+
<i>P. sp.</i>	0	+	0	0	0	0	0
<i>Micropsectra praecox</i> (Mg.)	+	0	0	0	+	+	0
<i>Cryptochironomus sp.</i>	0	+	0	0	0	0	+
<i>Parachironomus pararostratus</i> Harm.	0	0	0	0	0	0	+
<i>P. vitiosus</i> (Goet.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>Glyptotendipes sp.</i>	0	+	0	0	0	0	0
<i>Chironomus gr. thummi</i> K.	0	0	0	+	+	0	0
<i>Ch. heterodentatus</i> Konst.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Polypedilum convictum</i> (Walk.)	0	+	0	0	0	0	0
<i>Pentapedilum exsectum</i> K.	+	0	0	0	+	0	0
<i>P. sordens</i> (V.d.Wulp.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Paratendipes gr albimanus</i> Mg.	+	0	0	0	+	+	0
LARVA INSECTA							
<i>Ceratopogonigae</i> (Gen. sp.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Tabanus sp.</i>	0	+	0	0	0	0	0
<i>Simulium sp.</i>	+	+	0	0	0	+	0
<i>Eristalis sp.</i>	0	0	0	+	0	0	0
<i>Coleoptera</i> (Gen sp.)	0	0	0	0	0	0	+
CRUSTACEA							
<i>Ostracoda</i> (Gen. sp.)	0	+	0	0	+	0	0
<i>Asellus aquaticus</i> L.	+	0	0	0	0	0	0
MOLLUSCA							
<i>Pisidiidae</i> (Gen. sp.)	+	+	+	0	+	+	0
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	0	0	0	0	+	0	+

Виды	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Limnaea auricularia</i> (L.)	0	+	0	0	+	+	+
<i>L. lagotis</i> (Schr.)	0	0	+	0	+	+	+
<i>L. stagnalis</i> (L.)	+	0	0	0	+	+	+
<i>L. glutinosa</i> (O.F.Mull.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>Physa fontinalis</i> (L.)	0	+	+	0	+	+	+
<i>Acroloxus lacustris</i> (L.)	0	+	0	0	+	+	0
<i>Anisus vortex</i> (L.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>A. draparnaldi</i> (Shep.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>A. contortus</i> (L.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>Tardigrada</i> (Gen. sp.)	0	0	0	0	+	0	0

Вода верхней Латки от истоков до сырзавода чистая, прозрачная до дна. В июне 1996 г. доминирующий комплекс беспозвоночных-обрастателей слагался из личинок ручейников (38,1% численности), олигохет (19,6%), личинок хирономид (17,5%). В меньшей степени представлены ракообразные, пиявки, моллюски и другие беспозвоночные (рис. 21).

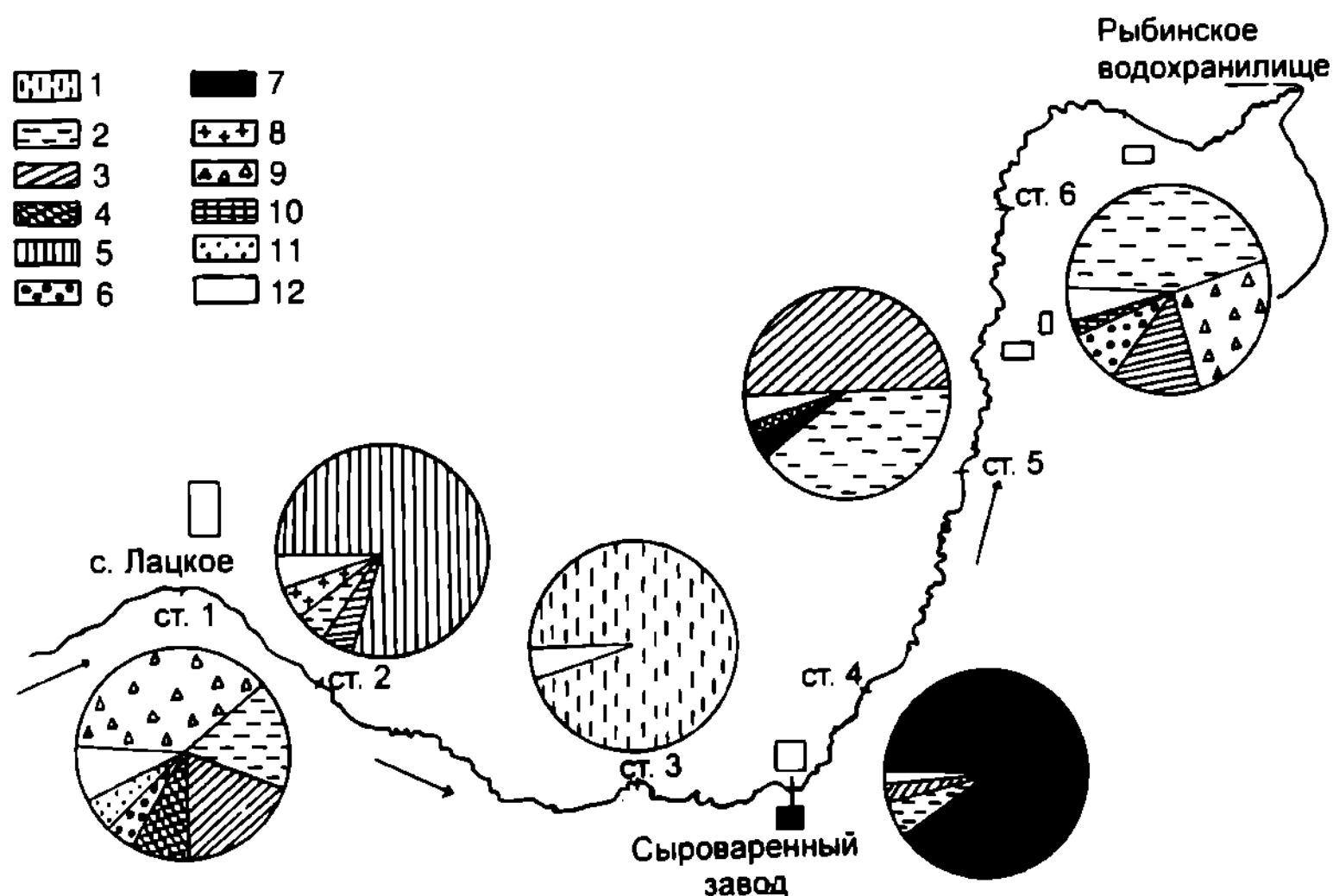


Рис. 21. Структура зооперифитона в р. Латке в июне 1996 г. (Процентное соотношение числа беспозвоночных в пробах, на ст. 3 — соотношение биомасс: 1 — губки, 2 — личинки хирономид, 3 — олигохеты, 4 — ракообразные, 5 — личинки мошек, 6 — моллюски, 7 — нематоды, 8 — гидры, 9 — личинки ручейников, 10 — личинки поденок, 11 — пиявки, 12 — прочие)

Среди ручейников доминировали крупные личинки *Potamophylax stellatus*, из личинок хирономид преобладали *Micropsectra praecox*, из ракообразных — *Asellus aquaticus*. В местах с повышенной скоростью течения в большом количестве развивались оксифильные личинки симулиид — р. *Simulium*. Они были ядром разнообразного зооценоза и составляли 80,3% численности обрастателей. На затопленной коряге обнаружена крупная колония губок *Spongilla lacustris*.

Экологическая ситуация резко изменялась на участках, располагавшихся ниже стоков сырзавода. Вода средней Латки была молочно-зеленоватого цвета, а в зоне непосредственного выброса отходов производства имела специфический запах, на поверхности образовывались черные пленки. На дне накапливался толстый слой черного ила. Из верхних участков реки беспозвоночные перифитона попадали в пессимальную зону, они испытывали внезапный стресс, которому не могли противостоять, вследствие этого здесь наблюдалось резкое обеднение и полная смена состава зооценоза, что характерно для зон антропогенного загрязнения водоемов. В зоне наибольшего воздействия стоков сырзавода на ст. 4 было зарегистрировано всего 6 видов животных, среди которых массового развития достигали нематоды — *Tobrilus helveticus*, *Monhystera stagnalis*, *Dorylaimus stagnalis*, которые составляли 90,9% численности. Следовательно, загрязненная зона, неблагоприятная для обитателей чистых участков, становилась зоной экологического оптимума для низкоорганизованных животных — круглых червей. Как и на сильнозагрязненных участках Рыбинского водохранилища складывался типичный техногенный зооценоз с преобладанием нематод.

Ниже по течению в процессе самоочищения реки зооперифитон постепенно восстанавливался. Примерно, в 1,5 км зооценозы вновь становились разнообразными, но основную долю обрастаний составляли личинки хирономид и олигохеты и лишь на нижней Латке наряду с этими беспозвоночными вновь становились многочисленными личинки ручейников, поденок, брюхоногие моллюски и другие беспозвоночные.

В последующий период сброс в реку неочищенных стоков временно прекратился, прошли сильные дожди, увеличился уровень воды. В результате этого экологическая ситуация значительно улучшилась. На ст. 4 вода стала чище, прозрачность возросла до 40 см, исчезли черные пленки с поверхности воды и специфический запах. За счет такого радикального изменения гидрологии и гидрохимии реки очень быстро изменилась и структура зооперифитона. В числе доминантов оказались личинки хирономид, олигохеты и нематоды (рис. 22).

Благодаря отсутствию новых загрязнений и очищающего действия поверхностного стока после дождей, оставшиеся органические вещества перерабатывались крупными личинками хирономид *Chironomus gr. thummi*. При 1,5-месячной экспозиции древесных субстратов численность и биомасса обрастателей оказались равными соответственно 24,6 тыс. экз/м² и 39,4 г/м². Доминирующие личинки хирономид составляли 49,7% численности и 99,3% биомассы. На ст. 3, располагавшейся выше сырзавода при такой же экспозиции субстратов сформировавшийся зооценоз включал молодь личинок ручейников, поденок, хирономид и мелких олигохет. Численность и биомасса были невысокими — соответственно 3,8 тыс. экз/м² и 0,7 г/м².

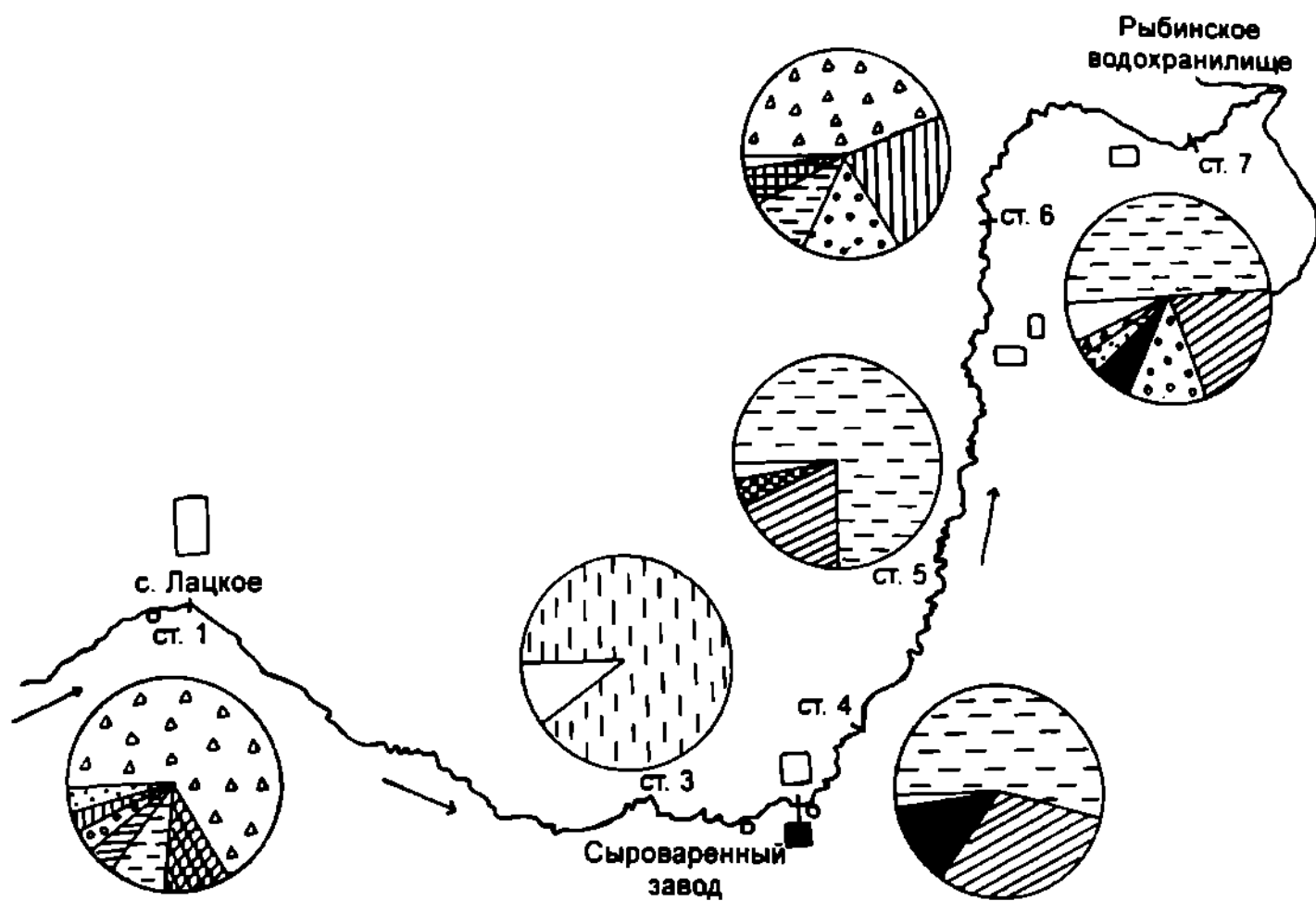


Рис. 22. Структура зооперифитона в р. Латке в конце июля — начале августа 1996 г. Обозначения те же, что и на рис. 21

В низовьях реки, где сказывался подпор воды со стороны водохранилища, происходила аккумуляция загрязняющих веществ, приносимых стоком, и в разнообразном зооценозе вновь появлялись нематоды, но они составляли всего лишь 8% численности.

Следовательно, в зоне прямого воздействия стоков сырзавода в реке Латке формировались специализированные сообщества беспозвоночных, способные утилизировать накопленные органические вещества и осуществлять биологические циклы. Оксифильные, массовые на незагрязненных участках группы беспозвоночных — личинки ручейников, поденок, мошек, брюхоногие моллюски и др. здесь не развивались. Они не выработали способ выживания в сильно загрязненной среде. Основной механизм адаптаций сообществ обрастателей к загрязнению реки — снижение видового разнообразия и смена доминантов, что уже наблюдалось на других сильно загрязненных водоемах. В целом р. Латка, в основном, успешно нейтрализует сточные воды сырзавода за счет интенсивных процессов самоочищения, в которых велика роль различных видов растений и их фауны. Однако в период дождей и паводка смываются и подхватываются течением накопленные органические вещества, которые поступают в водохранилище. Сохранение и выживание сообществ беспозвоночных в такой среде достигается наличием естественных рефугиев, которые выполняют роль буферов, предохраняющих систему от разрушения (Богатов, 1995).

Хронически загрязнены стоками крупного промышленного города Череповца малые реки Серовка, Ягорба, Кошта. В реке Серовке зарегистрирован типичный техногенный тип структуры зооперифитона — нематодный.

Доминировали круглые черви *Neoactinolaimus dzujbani* и олигохеты *Dero obtusa*. Сходный зооценоз отмечался в реке Ягорбе, преобладали те же группы гидробионтов, что и в реке Серовке, но с другими доминантами. По численности лидировали олигохеты с преобладающим видом *Nais barbata* и нематоды, главным образом *Tobrilus helveticus*. Такая ситуация наблюдалась здесь с 1985 г. и до настоящего времени.

Особенностью состава зооперифитона р. Кошты служит полное отсутствие олигохет в противоположность двум другим рекам — Серовке и Ягорбе, где эти беспозвоночные развивались в массе. Это обстоятельство служит показателем наличия в р. Коште загрязняющих веществ, подавляющих развитие олигохет. В основном здесь присутствовали вторичноводные беспозвоночные — личинки хирономид, а из первичноводных — только стойкие к химическим воздействиям нематоды. При улучшении экологической ситуации в обрастаниях появлялись мшанки *Plumatella fungosa*.

Сильно загрязняется стоками г. Твери р. Перемерка. В перифитоне на древесных субстратах были обнаружены представители всего лишь трех групп беспозвоночных — личинок хирономид, олигохет и нематод. Однако только наидиды развивались в массе среди водорослей и детрита, покрывавших субстраты. Формировалось типичное для таких условий сообщество наидид численностью 161,0 тыс. экз./м² и биомассой 6,3 г/м². Массовое развитие получали черви *Dero obtusa* и *Aulophorus furcatus*, первый из них предпочитает непроточные водоемы и живет не только в перифитоне, но и в бентосе; второй — эврибионт, обитает в водоемах разного типа. На долю олигохет в этом сообществе приходилось 98,8% численности и 86,5% биомассы.

Таким образом, фауна малых рек, испытывающих различные типы антропогенных нагрузок, обеднена. Реакция их зооценозов на сильное загрязнение сходна с таковой других типов водоемов — водохранилищ, озер. Из состава фауны выпадают многие беспозвоночные и формируются техногенные сообщества, в которых остаются главным образом нематоды — беспозвоночные с высокими адаптивными возможностями к экстремальным условиям среды.

ГЛАВА VIII

Зооперифитон малых озер Вологодской и Ярославской областей с различной минерализацией и pH среды

Краткая морфометрическая и гидрохимическая характеристика озер

Изучение антропогенного закисления экосистем, начавшееся более 130 лет назад наиболее бурно развивается в последние десятилетия (Gorham, 1989). Сжигание угля, нефти, газа сопровождается выбросами в атмосферу кроме обычных CO_2 и H_2O больших количеств серы и азота. Соединяясь с атмосферной влагой, они выпадают на землю в виде кислотных дождей и снегов. Кислотные осадки на 60—70% определяются присутствием серной кислоты и на 20—30% азотной. Кроме того, они могут содержать повышенное количество меди, свинца, алюминия, ртути и других вредных веществ (Комов и др., 1984).

Во всем мире отрицательные последствия закисления огромны. В штате Онтарио (Канада) выявлено 140 озер лишенных рыб вследствие ацидификации. Их гибель наблюдалась также в озерах Бельгии, Дании, Нидерландах, Швеции, Италии, Великобритании. Масштабы ацидификации расширяются на подземные воды и почвы (Muniz, 1981). Реакция различных группировок гидробионтов на изменение pH неоднозначна. Снижение этого показателя отрицательно влияло на беспозвоночных бентоса, снижалось видовое разнообразие, численность (Moosberg et al., 1979; Matthias, 1983; Brettfeld, 1987; Guerold et al., 1989), но в некоторых закисленных водоемах число видов не связано с величиной pH, а определялось иными факторами (Friday, 1987). В условиях ацидификации реакция фитоперифитона проявлялась в увеличении численности и биомассы нитчатых зеленых водорослей (Stokes, 1989). В эксперименте наиболее толерантной к низким значениям pH оказалась водоросль *Mougeotia* (Muller, 1980). Наблюдалось повышение первичной продукции и объема клеток водорослей (Mulholland et al., 1986), но резкая смена pH приводила к подавлению продукции (Tease et al., 1984). При закислении озер происходило замещение надводных макрофитов мхами (Kettamies et al., 1985).

Закисление водоемов — процесс обратимый и может быть приостановлен известкованием (Huckabee et al., 1989; Forsberg, 1989). Известкование озер проводилось в Норвегии, что давало положительный эффект, но были и отрицательные последствия — образование большого количества осадков,

изменение химизма воды, кратковременность задержки извести в водоемах (Rosseland et al., 1988).

Уровень возможного закисления водоемов определяется прежде всего химическим составом пород, образующих основание, режимом питания и гидрологическими условиями. В центральной России характер рельефа равнинный, довольно много заболоченных лесов и верховых болот, вследствие чего выпадают обильные осадки. В водоемах преобладают осадочные породы, поэтому опасность закисления велика. В зоне меловых отложений из-за насыщенности воды щелочными и щелочно-земельными элементами кислые осадки не опасны, однако, различные примеси вредных веществ представляют угрозу и для водоемов этих регионов.

Слабоминерализованные озера Дарвинского заповедника, расположенные на заболоченной территории, в значительной степени подвергаются антропогенному закислению. Водоемы, на которых проводились наши исследования довольно сильно отличаются по площади, наиболее крупное из них оз. Дорожив ($0,2 \text{ км}^2$), а самое маленькое оз. Змеиное — площадь которого всего лишь $0,004 \text{ км}^2$. Среди обследованных водоемов наибольшие глубины отмечены в оз. Дорожив — до 4,0 м и оз. Мотыкино — до 3,5 м, остальные мелководные — от 1,5 м (оз. Островское) до 2,5 (оз. Кривое и Змеиное). Донные осадки озер содержат большое количество ило-детритных и торфяных отложений. В отличие от крупных озер, где высока роль автохтонных процессов (Николаев, 1975), в формировании режима небольших озер преобладают аллохтонные процессы, лабильность их систем весьма велика. Вероятно, в формировании настоящих фаун современные экологические факторы главнее, чем исторические.

Важнейшая черта этих водоемов — низкая минерализация. Содержание кальция в воде определяет химическую группу вод, уровень их минерализации и величину pH. В наиболее минерализованных озерах Кривое и Хотавец содержание в воде основного катиона кальция находилось в пределах 3,2—9,0 мг/л, в кислотных озерах 0,4—2,8 мг/л (табл. 56).

Низкая минерализация озер обусловлена высоким уровнем заболоченности водосборной территории. Кроме того, формирование гидрохимического режима в них в значительной степени находится под влиянием атмосферных осадков, поставляющих не только основные ионы, но и биогены, особенно в озерах на верховом болоте, где химический состав воды практически идентичен кислотным атмосферным осадкам. Озера заповедника имеют сложную природу закисления: естественную за счет поступления органических кислот с водосбора, и антропогенную, за счет окислов серы, попадающих в водоемы с атмосферными осадками, но антропогенная составляющая доминирует в кислотных озерах, особенно в светловодных с низким содержанием растворенного органического вещества (Комов и др., 1994). Как следствие атмосферного загрязнения наибольшие концентрации сульфатов отмечены в кислотных светловодных озерах Мотыкино и Дорожив в темноводных олигокислотных — Хотавец и Кривое.

**Некоторые гидрохимические характеристики озер Дарвинского заповедника
(по: Комов и др, 1994) и озера Плещеево (по: Экосистема озера Плещеево, 1989)**

Озера	1983—1989 гг.	1989 г.							1989— 1990 гг.	
	pH	pH	ср. цветн., град.	окисл. перм. мг O ₂ /л	Ca ²⁺ мг/л	Mg ²⁺ мг/л	Na ⁺ мг/л	K ⁺ мг/л	Fe _{св} мг/л	сумма ио- нов, мг/л
Хотавец	5,5—10,0	6,2—8,5	105	27,8	3,2—6,1	1,5—5,0	0,5—1,2	0,4	0,8—1,5	32,3
Кривое	5,0—7,4	5,8—6,9	400	50,8	5,6—9,0	1,4—6,8	0,8—2,7	0,2—0,8	1,9	44,9
Островское	3,8—6,5	—	150—250	20—50	1,8—2,0	0,6—3,0	1,1—1,2	0,2—0,6	1,1	8,5
Дубровское	3,5—6,0	3,5—4,6	180	23,9	0,8—1,9	0,6—1,3	0,6—1,0	0,2—0,8	0,4—0,6	9,7
Змеиное	3,7—6,0	4,2—4,9	115	19,5	0,4—1,0	0,3—1,0	0,2—2,5	0,4—0,8	0,3—0,5	8,6
Дорожлив	4,3—4,7	4,3—4,6	22	5,0	1,1—2,8	0,5—1,5	0,5—1,1	0,3—0,6	0,2	13,7
Мотыкино	3,8—6,0	3,8—5,1	20	4,8	0,6—1,3	0,3—1,0	0,4—1,1	0,4—0,6	0—0,2	9,2
Плещеево	8,2—8,7	—	10—20	—	37,2—48,4	9,7—16,0	8,0—8,2	1,2	—	300,0

В период с 1983 по 1989 гг. наибольшей амплитудой колебаний рН отличалось оз. Хотавец. Это единственное из обследованных озер, которое имеет периодическую связь с Рыбинским водохранилищем и осуществляется она весной во время паводка. Высокой стабильностью рН характеризовалось оз. Дорожив, границы значений этого показателя укладывались в довольно узкие пределы 4,3—4,7. По тройной номенклатуре — степень гумификации, уровень закисления, трофический тип, предложенной В. Т. Комовым и В. И. Лазаревой (1994), исследованные озера разделены на светловодные, ацидные, олиготрофные (оз. Мотыкино и Дорожив); темноводные, ацидные, дистрофные (оз. Дубровское, Островское), темноводное, нейтральное, эвтрофное (оз. Хотавец) и темноводное, олигоацидное, эвтрофное (оз. Кривое). Закисление озер сопровождалось повышенным содержанием в воде алюминия за счет перехода нерастворимых соединений в растворимые формы. Наиболее высокое его содержание отмечено в озере Дубровском. Для большинства озер характерен благоприятный кислородный режим, лишь в сильно гумифицированном озере Кривом наблюдался летний дефицит. В целом, перечисленные особенности гидрохимических параметров для беспозвоночных обитателей могут расцениваться как экстремальные.

Иная экологическая ситуация наблюдается на одном из замечательных водоемов России — озере Плещеево. Водоем окаймляет низменная равнина, но низинные болота, развитые на западном побережье в настоящее время на большей части осушены. Площадь озера равна 51,5 км² с наибольшей глубиной 24,3 м. В отличие от озер Дарвинского заповедника, у которых вся площадь представляет собой мелководье, в озере Плещеево литораль с изобатой 3,0 м составляет 21,2% площади и 2% объема воды (Экосистема озера Плещеево, 1989).

Основное количество воды поступает в озеро со стоком р. Трубеж. Кроме того, в жизни озера значительную роль играют подземные воды, составляющие около 15% приходной части водного баланса, видимо, поэтому содержание солей превосходит этот показатель для большинства озер Ярославской области и составляет 300 мг/л. Наименьшую минерализацию имеет вода поверхностного стока, который в водном балансе озера составляет 60%, на долю очень мягких атмосферных осадков приходится 5%. Гидродинамические и климатические факторы наибольшее влияние оказывают на минерализацию прибрежных вод и почти не влияют на пелагиаль. Цветность воды озера Плещеево невысокая, а рН слабощелочная. В отличие от искусственных водоемов — волжских водохранилищ колебания уровня воды невелики, внутригодовой показатель в среднем равен 65 см, что чрезвычайно важно для сохранности наиболее богатой фауны мелководных участков. В озере Плещеево годовая амплитуда прозрачности воды равна 6—7 м, ее колебания определяется в основном уровнем развития фитопланктона. В поверхностном слое воды содержание кислорода во все сезоны высокое, в среднем 10—12 мг/л.

До изобаты 4,0 м по всему периметру озера грунты представляют собой средние и мелкие пески, до глубины 10—14 м — илистый песок, а вся котловина озера занята черным илом. Наиболее мозаичная картина распределения донных отложений отмечена в эстуарии р. Трубеж. В водоеме сильно развиты волновые процессы, которые приводят к сильному взмучиванию литорали.

На примере этих озер мы можем проследить основные направления трансформации биоты водоемов, устойчивость различных групп беспозвоночных к дефициту минеральных солей и совокупному влиянию естественного и антропогенного закисления.

Особенности состава и динамики зооперифитона озер Дарвинского заповедника

Влияние закисления на биоту водоемов осуществляется как прямым путем через нарушение физиологических процессов у гидробионтов и токсическим действием тяжелых металлов, так и косвенным, связанным с изменениями в пищевых цепях, трансформацией органического вещества и физико-химических характеристик среды (Stenson et al., 1989). Часто не удавалось выявить корреляционной зависимости между количественным развитием гидробионтов и рН среды. В каждом конкретном водоеме в качестве главных, определявших структуру и уровень развития сообществ, выступали самые разнообразные факторы. В некоторых случаях логическое предположение о токсическом воздействии металлов на гидробионтов при закислении не подтверждалось в экспериментах. Так, в опытах с добавлением небольших количеств кадмия на фоне закисления среды (рН 4—8) не привело к уменьшению скорости роста водоросли хлореллы при низких значениях рН. Наоборот, торможение роста наблюдалось при рН 6—8 — оптимальных для роста водоросли (Рудкова и др., 1988). Известно также, что низкое содержание кальция вызывает обеднение флоры и фауны водоемов. Так например, число видов перифитонных водорослей в ручьях, бедных известью, было вдвое меньше, чем в богатых (Kapp, 1966).

Видовой состав зооперифитона закисленных озер складывался под влиянием суммы факторов среды, но в наибольшей степени он зависел от общей минерализации, уровня трофности, рН воды. С помощью различных вариантов метода искусственных субстратов в исследованных озерах обнаружено 97 видов и групп обростателей. Наиболее представлены были личинки хирономид — 23 вида, олигохеты — 19, нематоды — 17, личинки ручейников — 14, личинки поденок — 6, остальные беспозвоночные по числу видов относились к числу второстепенных групп (табл. 57). В данном случае вполне очевидно взаимное влияние фаун озер и примыкающего к ним Рыбинского водохранилища. В нейтральных озерах Хотавец и Кривое среди хирономид доминировали личинки *Cricotopus intersectus*, *Glyptotendipes glaucus*, которые характерны и для перифитона водохранилища. Общие виды для этих водоемов отмечены и среди других групп беспозвоночных — олигохет, ракообразных, личинок ручейников и т. д.

При довольно значительном сходстве видового состава зооперифитона этих водоемов имелись и существенные отличия. Прежде всего, в озерах отсутствовала дрейссена, которая в Рыбинском водохранилище является одним из главных компонентов сообществ обростателей и бентоса, создающим наибольшую биомассу. В одном из гумифицированных озер Западной Сибири, окруженном сфагновыми болотами, моллюски тоже отсутствовали (Юхнева, 1969), что, по-видимому, характерно для водоемов такого типа.

**Видовой состав зооперифитона озер Дарвинского заповедника
на различных субстратах**

Беспозвоночные	1989 -- 1990 гг.	1995 г.					
	древесина	стекла		лиственной опад			
		оз. Хотавец	оз. Дубровское	береза		хлопковое дерево	
				оз. Хотавец	оз. Дубровское	оз. Хотавец	оз. Дубровское
<i>Hydra sp.</i>	+	+	0	+	0	+	0
NEMATODA							
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Duj.	+	0	0	+	0	+	0
<i>Neoactinolaimus duplicidentatus</i> (Andr.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>N. dzjubani</i> Gag.	0	0	0	0	+	+	0
<i>Paractinolaimus macro-laimus</i> (De Man)	+	0	0	0	0	+	+
<i>Eumonhystera dispar</i> (Bast.)	0	0	0	0	0	+	0
<i>E. tuporis</i> Gag.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Aphanolaimus viviparus</i> Plot.	0	+	0	0	0	+	0
<i>Plectus cirratus</i> (Bast.)	0	+	0	0	0	+	0
<i>P. tenuis</i> Bast.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Achromadorina terri-cola</i> de Man.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ironus ignavus</i> Bast.	0	+	0	0	0	+	+
<i>Tobrilus helveticus</i> (Hofm.)	0	0	0	+	0	+	+
<i>Trypila glomerans</i> (Bast.)	0	0	0	+	0	+	+
<i>Mononchus niddensis</i> Skw.	0	0	0	0	0	+	+
<i>Myelonchulus lacustris</i> (Cobb.)	0	0	0	0	0	+	0
<i>M. brachyris</i> (Butsch.)	0	0	0	+	0	+	0
OLIGOCHAETA							
<i>Aeolosoma niveum</i> Leyd.	+	0	0	0	0	+	0
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruit.)	+	+	0	+	+	+	+
<i>Ch. diastrophus</i> (Gruit.)	+	+	0	+	0	0	0
<i>Ch. crystallinus</i> Veyd.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Ch. langi</i> Bret.	0	0	0	+	+	+	+
<i>Pristina breviseta</i> Bour.	+	0	0	0	0	0	0
<i>P. foreli</i> Piquet.	0	0	0	0	0	+	0

Беспозвоночные	1989—1990 гг.	1995 г.					
	древесина	стекла		лиственной опад			
		оз. Хота- вец	оз. Дуб- ровское	береза		хлопковое дерево	
				оз. Хота- вец	оз. Дуб- ровское	оз. Хота- вец	оз. Дуб- ровское
<i>P. amphibiotica</i> Last.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Stylaria lacustris</i> L.	+	+	0	+	0	+	0
<i>Ripistes parasita</i> O.Schm.	+	+	0	+	0	+	0
<i>Dero digitata</i> (Müll.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Dero obtusa</i> Udek.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Vejdovskiiella comata</i> (Veyd.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Nais barbata</i> Müll.	+	+	0	0	0	+	0
<i>N. pseudobtusa</i> Piquet.	+	+	+	+	0	+	0
<i>Nais variabilis</i> Piquet.	+	+	0	+	+	+	+
<i>N. pardalis</i> Piquet.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Enchytraeus albidus</i> Henl.	0	0	0	+	0	0	0
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O.F.Müll.)	0	0	0	0	0	+	0
HIRUDINEA							
<i>Helobdella stagnalis</i> L.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	0	0	0	+	0	+	0
EPHEMEROPTERA							
<i>Cloen simile</i> (Eat.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>larvula Baetidae</i>	+	0	0	0	0	0	0
<i>Baetis</i> sp.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Caenis</i> sp.	+	0	0	0	0	0	0
<i>C. horaria</i> (L.)	0	0	0	+	0	+	0
<i>Paraleptophlebia sub- marginata</i> (Steph.)	+	0	0	0	+	+	+
TRICHOPTERA							
<i>Oxyethira costalis</i> Curt.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe	+	0	0	+	0	+	0
<i>Cyrnus cfr. insoludus</i> McL.	+	0	0	0	0	0	0
<i>C. flavidus</i> McL.	0	0	+	+	+	+	+
<i>Ecnomus tenellus</i> Ramb.	+	0	0	+	+	0	0
<i>Phryganea bipunctata</i> Retz.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ph. grandis</i> L.	0	0	0	0	0	+	0

Беспозвоночные	1989—1990 гг.	1995 г.					
	древесина	стекла		лиственной опад			
		оз. Хо- тавец	оз. Дуб- ровское	береза		хлопковое дерево	
				оз. Хо- тавец	оз. Дуб- ровское	оз. Хо- тавец	оз. Дуб- ровское
<i>Limnophilus flavicornis</i> (Fabr.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>L. politus</i> McL.	0	0	0	0	0	0	+
<i>L. rhombicus</i> L.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Phacopteryx brevipennis</i> Curt.	0	0	0	0	+	0	+
<i>Mystacides longicornis</i> L.	+	+	0	0	0	0	+
<i>Triaenodes bicolor</i> Curt.	+	0	0	+	0	0	0
<i>Oecetes</i> sp.	0	0	0	0	0	+	0
CHIRONOMIDAE							
<i>Ablabesmyia lentiginosa</i> Fries.	0	0	0	0	0	+	0
<i>A. monilis</i> Edw.	0	0	0	0	+	0	+
<i>Cricotopus gr. silvestris</i> F.	+	0	0	0	0	0	0
<i>C. intersectus</i> (Staeg.)	+	+	0	0	0	+	0
<i>Psectrocladius simulans</i> Joh.	+	0	0	0	+	0	+
<i>P. bisetus</i> Goet.	+	0	0	0	0	0	0
<i>P. sp.</i>	+	0	0	0	0	0	+
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.)	+	0	0	+	0	+	0
<i>Parakiefferiella batho- phila</i> (Kieff.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	+	0	0	+	+	+	+
<i>Tanytarsus verrallii</i> G.	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. gr. lestagei</i> G.	+	0	0	0	0	0	0
<i>T. sp.</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Paratanytarsus</i> sp.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Parachironomus arcua- tus</i> Goet.	+	0	0	+	0	0	0
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	+	+	0	+	0	+	+
<i>Endochironomus albi- pennis</i> Mg.	+	+	0	+	+	+	+
<i>Limnochironomus nervo- sus</i> Staeg.	+	0	0	+	0	0	0
<i>L. gr. iritimus</i> K.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Polypedilum convictum</i> Walk.	+	0	+	0	+	0	+

Беспозвоночные	1989—1990 гг.	1995 г.					
	древесина	стекла		листовой опад			
		оз. Хотавец	оз. Дубровское	береза		хлопковое дерево	
				оз. Хотавец	оз. Дубровское	оз. Хотавец	оз. Дубровское
<i>Pentapedilum sordens</i> (V.d.Wulp.)	+	0	0	+	0	+	0
<i>Pseudochironomus prasinatus</i> Staeg.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Microtendipes gr. chloris</i> Mg.	0	0	0	0	0	+	0
CERATOPOGONIDAE							
<i>Bezzia bicolor</i> (Meig.)	+	0	+	0	+	+	+
<i>B. xanthocephala</i> Goet.	0	0	0	0	0	0	+
<i>B. sp.</i>	0	0	0	0	+	0	+
<i>Palmomyia lineata</i> (Meig.)	0	0	0	+	0	+	0
ODONATA							
<i>Aeschna sp.</i>	0	0	0	0	0	0	0
COLEOPTERA							
<i>Gyrinus sp.</i>	0	0	0	0	0	+	0
CRUSTACEA							
<i>Sida crystallina</i> O.F.Mull.	+	+	0	+	0	+	0
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F.Mull.)	0	0	0	0	0	+	0
<i>Asellus aquaticus</i> L.	0	0	0	+	0	+	0
MOLLUSCA							
<i>Anisus albus</i> (O.F.Mull.)	0	0	0	0	0	+	0
BRYOZOA (TENTACULATA)							
<i>Plumatella repens</i> (L.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>P. fruticosa</i> Allm.	+	0	0	0	0	0	0
TARDIGRADA							
<i>Tulinia ruffoi</i> Bert.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Murroyon sp.</i>	0	0	0	+	0	0	0
<i>Tardigrada (sp.)</i>	+	0	0	0	0	+	0

Кроме дрейссены, в кислотных озерах отсутствовали губки, мшанки, которые широко распространены в водохранилище. В то же время в озерах заповедника найдены личинки мокрецов *Bezzia bicolor*, личинки хирономид *Tanytarsus lestagei*, *Psectrocladius bisetus*, нематоды — *Ironus ignavus*, *Paractinolaimus macrolaimus*. Некоторые из них типичные обитатели заболоченных водоемов. В Рыбинском водохранилище они не обнаружены.

Наиболее богат видовой состав обрастателей на природных субстратах — древесине и листовом опаде и крайне беден на стеклах. В Рыбинском водохранилище в перифитоне обильны типичные обрастатели с фильтрационным типом питания — дрейссена, губки, мшанки. В озерах заповедника именно эти беспозвоночные испытывали угнетение главным образом за счет низкой минерализации воды и ухудшения условий питания.

В обрастаниях на древесных субстратах состав доминирующих комплексов в озерах с различными значениями pH значительно отличался. Если в озерах Хотавец и Кривое среди хирономид преобладали виды, свойственные перифитону Рыбинского водохранилища, то в кислых доминировали совсем другие виды — *Psectrocladius simulans*, *P. bisetus*, которые не обнаружены в нейтральных озерах. Характерным компонентом зооперифитона озер оказались личинки мокрецов *Bezzia bicolor*. Они практически отсутствовали в нейтральных озерах, а в кислых составляли довольно существенный компонент сообществ. Личинки мокрецов широко распространены в водоемах разного типа, в том числе и болотах. Они имеют прозрачную кутикулу, закрытую трахейную систему, лишенную дыхалец и способны переносить суровые условия среды, даже длительное отсутствие пищи. Так, например, у личинки *Bezzia bicolor* продолжительность голодания может составлять 22 дня, у других видов — до 30 и более дней (Глухова, 1979). Эти биологические особенности мокрецов, по-видимому, способствуют выживанию личинок в условиях закисления водоемов.

В целом в кислых озерах наблюдалась тенденция усиления роли вторичноводных беспозвоночных, она особенно заметна на фоне контрастного доминирования в Рыбинском водохранилище первичноводных беспозвоночных — дрейссены, мшанок, губок. Вторичноводные беспозвоночные — личинки хирономид, поденок, ручейников, стрекоз — преобладали также в бентосе закисленных рек (Simpson, 1985).

Кроме общих факторов, влияющих в целом на биоту озер, существуют разнообразные частные, которые могут в зависимости от направленности их действия в значительной мере сглаживать или перекрывать отрицательные последствия закисления. Фактический материал по зооперифитону озер, собранному с применением разного рода искусственных субстратов, достаточно убедительно иллюстрирует многообразие связей между абиотическими факторами и структурными характеристиками сообществ обрастателей.

Озеро Хотавец. Для этого водоема характерно наличие трех максимумов развития фитопланктона: весной доминировали диатомовые и сине-зеленые водоросли, летом и осенью — диатомовые и криптомонады. По уровню развития водорослей озеро относилось к эвтрофному типу (Минеева, 1994; Корнева, 1994). В нем складывались относительно благоприятные условия для развития зооперифитона — наличие субстратов в виде макрофитов, затопленных пней и коряг, обилие пищи в виде бактерий и водорослей, удовлетворительный гидрохимический режим. Стрессовую ситуацию для гидробионтов могло создавать эпизодическое снижение pH воды до 5,5 во время половодья, но в этот период беспозвоночные находятся еще в малоактивном состоянии.

Всего в озере обнаружено 26 видов и групп мейо- и макробеспозвоночных, из них 11 видов олигохет, 9 видов личинок хирономид, личинки

поденок и ручейников, гидры, ракообразные, нематоды. Полный список беспозвоночных в различных озерах приводится в одной из работ (Скальская, 1994).

В 1989 г. доминирующий комплекс состоял из личинок хирономид *Cricotopus intersectus* и *Glyptotendipes glaucus*, олигохет *Ripistes parasita* (рис. 23). Эти же беспозвоночные обычны и в перифитоне Рыбинского водохранилища. В сезонном аспекте наблюдалась тенденция уменьшения роли личинок хирономид, а роль наидид возрастала. Из других групп беспозвоночных присутствовали рачки *Sida crystallina*, но их численность была невелика. Личинки поденок и нематоды встречались единично.

На протяжении 1990 г. состав доминирующих групп и видов не изменился, но из-за слабого прогрева водоема численность личинок хирономид по сравнению с прошлым годом уменьшилась, хотя их относительная роль в сообществе возросла. Индекс видового разнообразия Кабэ зооперифитона в период исследований изменялся от 10,2 до 14,3 (табл. 58) и был существенно ниже, чем на природных участках ближайшего к озерам Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. Как правило, численность зооперифитона здесь оказывалась выше, чем в других озерах, но биомасса чаще всего была одного порядка.

Таблица 58

**Индекс видового разнообразия Кабэ зооперифитона
озер Дарвинского заповедника**

Озера	1989 г.				1990 г.		
	VII	VIII	IX	X	VI	VII	IX
Хотавец (темноводное, нейтральное, эвтрофное)	10,2	13,3	13,4	—	12,2	14,3	10,4
Кривое (темноводное, олигоацидное, эвтрофное)	—	13,3	—	12,4	8,5	7,4	—
Дубровское (темноводное, ацидное, дистрофное)	9,5	10,3	7,4	—	6,4	10,3	9,3
Мотыкино (светловодное, ацидное, олиготрофное)	9,3	—	—	7,6	3,7	9,5	9,6
Змеиное (светловодное, ацидное, мезотрофное)	—	7,2	5,6	—	1,5	5,8	10,5
Островское (темноводное, ацидное, дистрофное)	—	20,4	—	—	12,2	11,4	—
Дорожив (светловодное, ацидное, дистрофное)	5,1	—	—	—	—	—	—

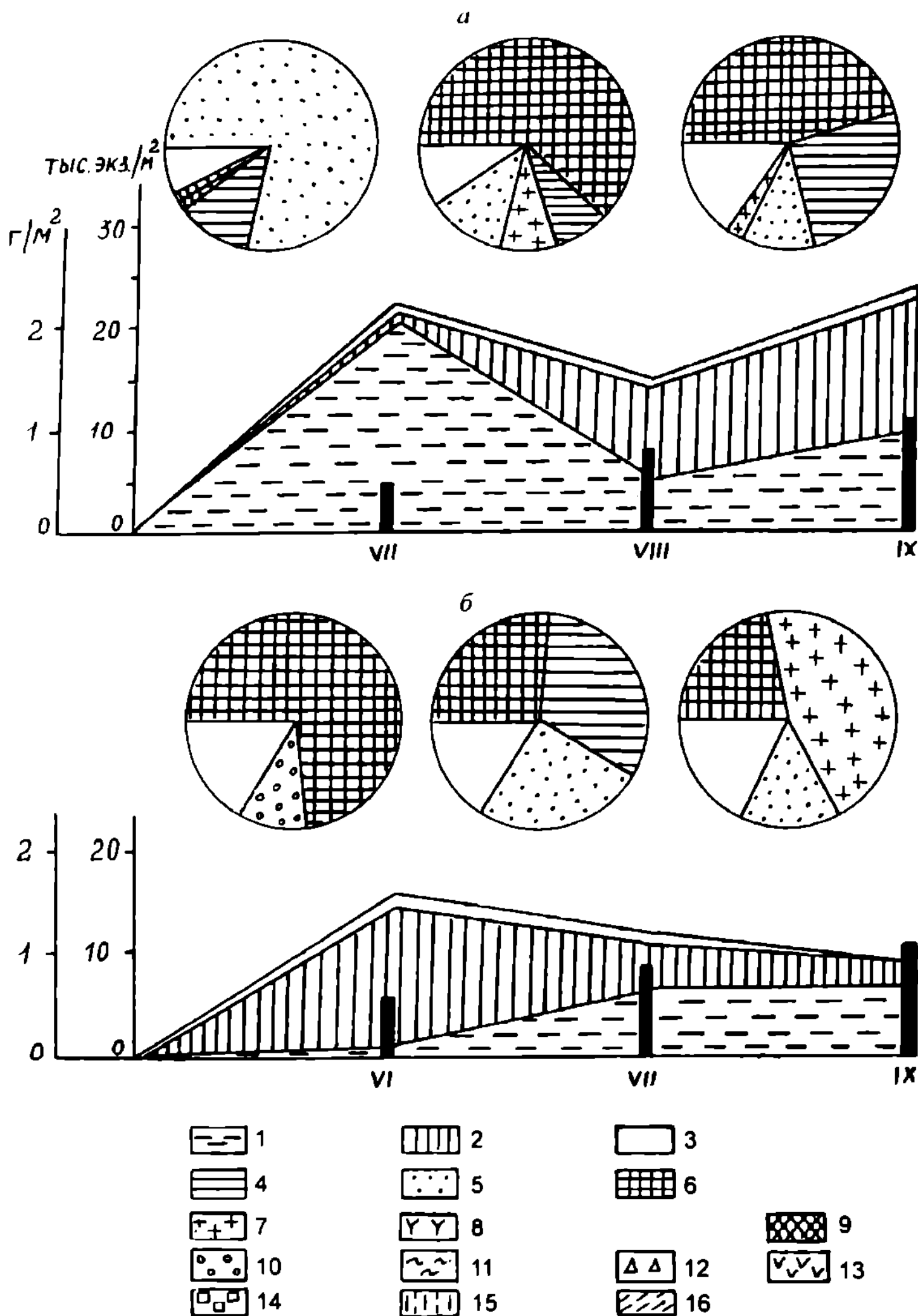


Рис. 23. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона на древесных субстратах в озере Хотавец в 1989 (a) и в 1990 (б) годах. (Столбики — биомасса, циклограммы — процентное соотношение численности беспозвоночных. 1 — личинки хирономид, 2 — олигохеты, 3 — прочие, 4 — *Cricotopus intersectus*, 5 — личинки хирономид I возраста, 6 — *Ripistes parasita*, 7 — *Glyptotendipes glaucus*, 8 — *Ecnomus tenellus*, 9 — *Psectrocladius bisetus*, 10 — *Nais variabilis*, 11 — *Bezzia bicolor*, 12 — *Nematoda*, 13 — *Tanytarsus gr. lestagei*, 14 — *Psectrocladius simulans*, 15 — *Cyrrus cfr. insolutus*, 16 — *Aeolosoma niveum*)

Озеро Кривое.

Водоем характеризуется небольшой площадью и самой высокой цветностью среди исследованных озер. Низкое положение относительно Балтийской системы (102 м), вероятно, ставит его в постоянную зависимость от водосбора, обеспечивающего приток высокоцветных болотных вод. Озеро окружено лиственными деревьями, что способствовало поступлению дополнительной органики в виде листового опада. В экспериментах было показано, что при разложении листьев происходило повышение pH и буферной емкости воды (Deano et al., 1985).

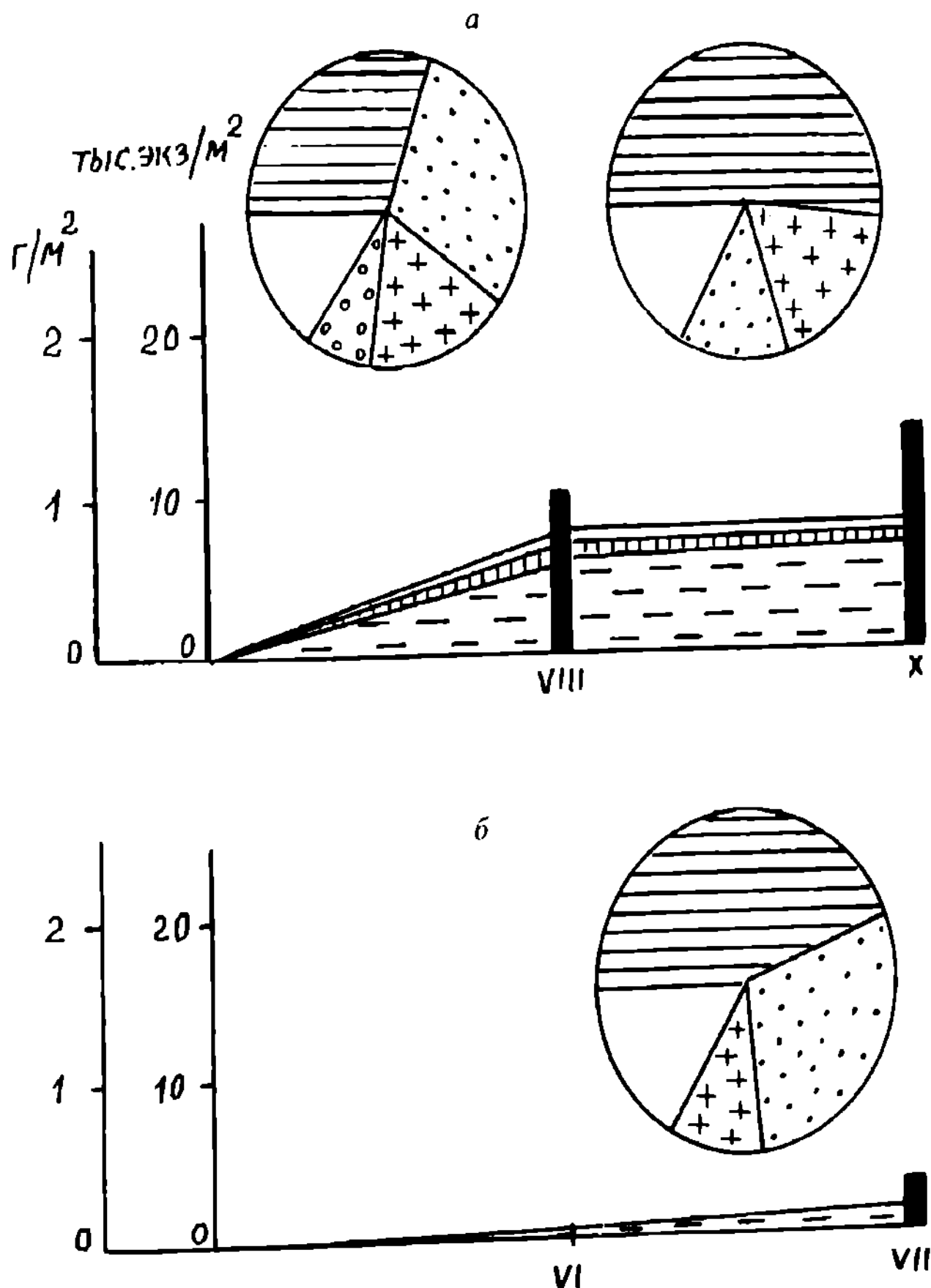


Рис. 24. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз/м²) зооперифитона на древесных субстратах в озере Кривом в 1989 (а) и 1990 (б) годах. Обозначения те же, что и на рис. 23

Динамика фитопланктона озера определялась рафидофитовой водорослью *Goniosentrum semen* — типичным сфагнофилом, представителем гумифицированных водоемов (Корнева, 1994). Из-за низкой прозрачности воды развитие водорослей ограничивалось верхним горизонтом. В обрастаниях на древесных субстратах, как правило, водоросли почти не развивались. Характерный для субстратов детритно-водорослевый осадок не накапливался. Растворенный кислород у дна отсутствовал в течение всего года.

Всего в озере обнаружен 21 вид беспозвоночных перифитона. В 1989 г. численность обрастателей не превышала 7,7 тыс. экз./м² при биомассе 1,1 г/м². Преобладали личинки хирономид *Cricotopus intersectus* и *Glyptotendipes glaucus* — те же виды, которые доминировали в оз. Хотавец. Олигохеты составляли незначительную долю перифитона, но преимущественное развитие получали совсем другие виды, чем в оз. Хотавец (рис. 24).

В 1990 г. по всей вероятности из-за большого количества осадков в летний период усилилось влияние водосбора на водоем, что отрицательно сказалось на интенсивности процессов обрастания. Индекс видового разнообразия оказался ниже по сравнению с предыдущим годом. В конце июля на придонном горизонте образовалась мертвая зона, где беспозвоночные отсутствовали. На верхнем горизонте численность обрастателей составляла 3,2 тыс. экз./м², биомасса 0,5 г/м². В сообществе доминировали личинки хирономид *Cricotopus intersectus* и мшанки *Plumatella repens* с небольшим числом живых зооидов. Большая часть трубок цистидов была заполнена статобластами. Этот вид мшанок чрезвычайно эврибионтен. Известно его нахождение в одном из озер на юго-западе Гренландии (Roep, 1977), а также в ручье, заполненном артезианскими водами с pH около 6,5 (Dehdashti et al., 1986).

Озеро Островское. Водоем расположен на 105 мБС, что ставит его в меньшую зависимость от водосбора, чем оз. Кривое, но цветность воды довольно высокая — 150—250 град. Минимальные значения pH приходились на период снеготаяния и составляли 4,4—4,6, в летнее время этот показатель, как правило, не превышал 6. На древесных субстратах развивались водоросли и накапливался детрит. Среди нитчаток обитали олигохеты. Летний зооперифитон в 1989 г. оказался самым богатым с индексом разнообразия 20,4, но уровень количественного развития оказался невысоким — численность 4,5 тыс. экз./м², биомасса — 3,3 г/м² (рис. 25). Преобладали наидиды *Nais variabilis*, *Ripistes parasita*, мокрецы *Bezzia bicolor*. На долю нематод приходилось 11,8% численности и 2,9% биомассы, из них преобладал *Paractinolaimus macrolaimus* — обитатель кислых заболоченных водоемов. Обнаружены небольшие колонии мшанок *Plumatella fruticosa* — редкий в водохранилищах Волги вид.

Летом 1990 г. наблюдалось изменение структуры зооперифитона, индекс видового разнообразия снижался, что вероятно, было связано с влиянием болотных вод при дождливом лете. В перифитоне преобладали олигохеты *Nais variabilis* и *Aelosoma niveum*, последний вид в предыдущем году не был обнаружен. Черви очень мелкие, размером от 0,3 до 1,0 мм. Виды этого рода характерны для дистрофных озер и способны инцистироваться при пересыхании водоемов. Из перифитона выпали олигохеты *Ripistes parasita*, хотя в озере Хотавец их численность в этот период колебалась от 3,0 до 12,0 тыс. экз./м². Основную долю биомассы зооперифитона создавали личинки хирономид и мокрецов.

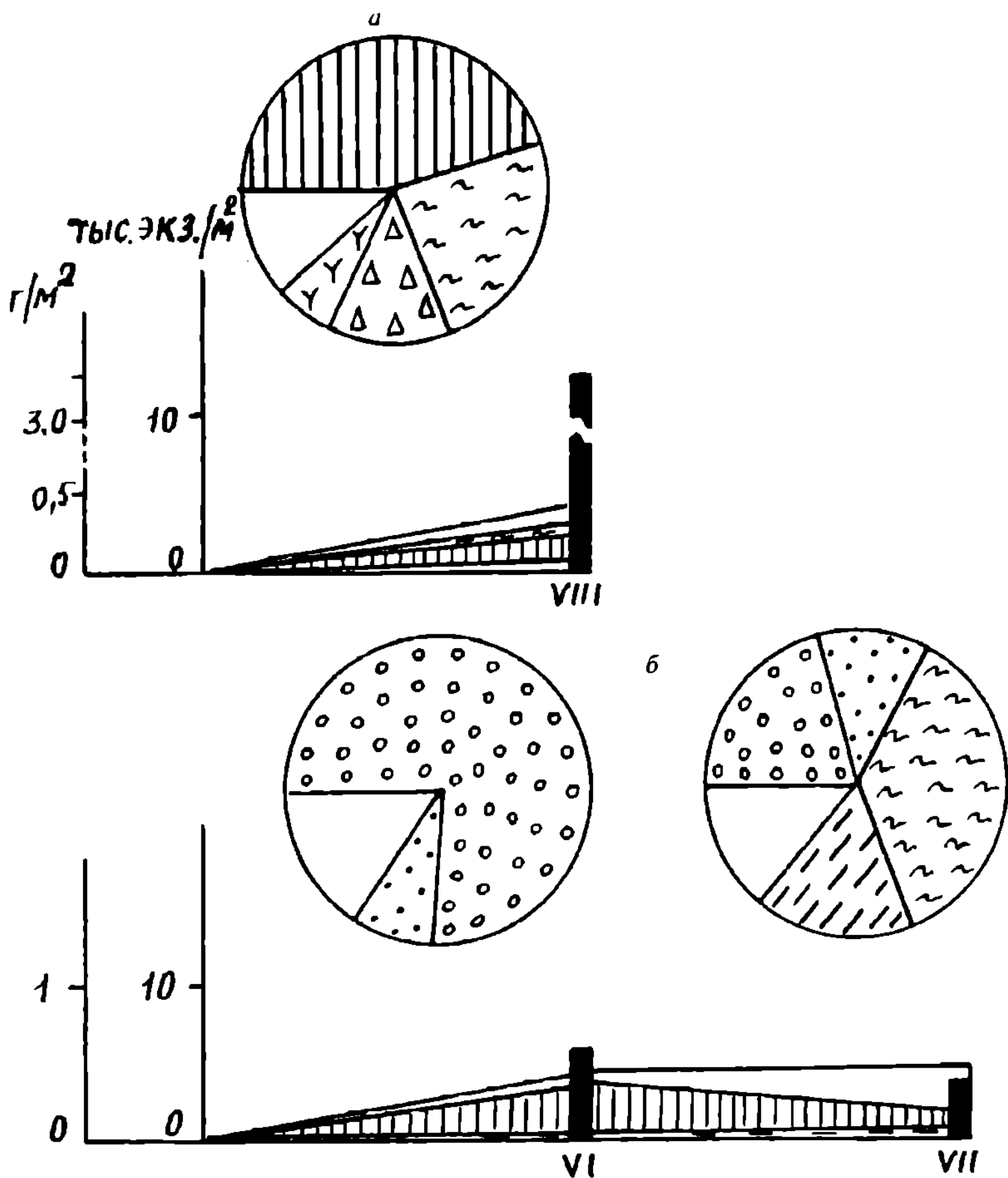


Рис. 25. Биомасса (г/м^2) и численность (тыс. экз./ м^2) зооперифитона на древесных субстратах в озере Островском в 1990 г. Обозначения те же, что и на рис. 23

Озеро Дубровское. В озере наблюдался один летний пик численности зеленых водорослей, обусловленный развитием хламидомоноса (Корнева, 1994). Значение pH, как правило, ниже 5. Среди исследованных водоемов выделяется наиболее высоким содержанием алюминия.

Всего в озере найдено 26 видов беспозвоночных. При довольно высоком разнообразии зооперифитон количественно беден, хотя в отдельные периоды, как это наблюдалось в 1990 г. биомасса достигала сравнительно высокой величины $5,9 \text{ г/м}^2$, однако 98% приходилось не на численно преобладающий комплекс беспозвоночных — олигохет *Aeolosoma niveum* и нема-

тод *Ironus ignavus*, а на немногочисленных, но крупных личинок ручейников *Mystacides longicornis* и *Cyrnus cfr. insolutus* (рис. 26). Первый из них альгофаг, а второй — хищник.

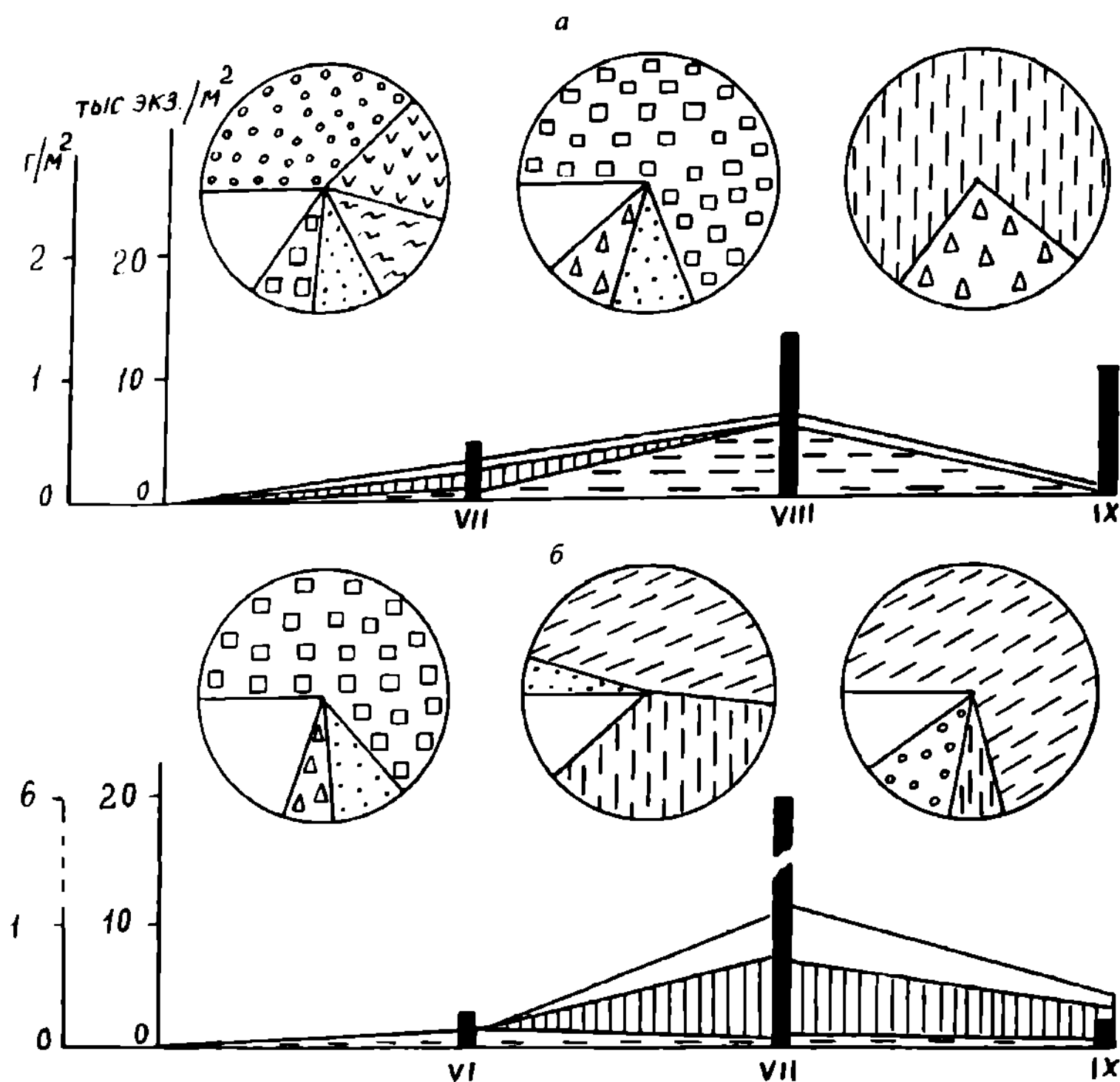


Рис. 26. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз./м²) зооперифитона на древесных субстратах в озере Дубровском в 1989 (а) и в 1990 (б) годах. Обозначения те же, что и на рис. 23

В летнем перифитоне этого озера накапливался детрит, в большом количестве развивались нитчатые водоросли и диатомеи, среди которых обитали наидиды *Nais barbata*, личинки хирономид *Psectrocladius simulans*, *Tanytarsus gr. lestagei*, личинки мокрецов *Bezzia bicolor* и нематоды *Ironus ignavus*, *Plectus cirratus*. Осенью наблюдалось обеднение видового состава и снижение количественных характеристик, доминантами становились нематоды и личинки ручейников. При ухудшении метеоусловий и усилении влияния водосбора происходило снижение роли личинок хирономид в сообществе и увеличение доли олигохет и нематод.

Озеро Змеиное. Среди исследованных водоемов выделяется наименьшей площадью. Роль ветрового перемешивания воды незначительна, поэто-

му нитчатые водоросли, развивавшиеся на субстратах, не содержали иловых частиц. В фитопланктоне преобладающее развитие получали криптомонады, динофлагелляты и золотистые водоросли (Корнева, 1994).

Видовой состав зооперифитона в этом водоеме не богат, всего найдено 13 видов, из них 3 вида наидид. Невысокое разнообразие наидид по сравнению с другими озерами отчасти может быть связано с недостатком иловых отложений на субстратах, где обычно многие олигохеты находят благоприятные условия для питания и размножения. Кроме того, не исключается отрицательное воздействие на этих беспозвоночных низких значений pH. В экспериментах с бентосными олигохетами *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex* показана их высокая чувствительность к закислению (Дыга и др., 1981). При pH 3,4 через 5—10 мин первыми погибали олигохеты. Наиболее устойчивыми оказались личинки хирономид *Chironomus f. l. plumosus*. В работе канадских исследователей (Kerekes et al., 1989) также отмечалась высокая устойчивость личинок хирономид к закислению. В озерах с pH 5,2; 4,6; 4,8 в бентосе доминировали личинки насекомых, среди которых хирономиды составляли 92—96%.

В озере Змеином в летнем зооперифитоне преобладали тоже личинки хирономид, среди которых доминировал *Psectrocladius simulans*. На его долю приходилось 81,6% численности и 87,1% биомассы (рис. 27).

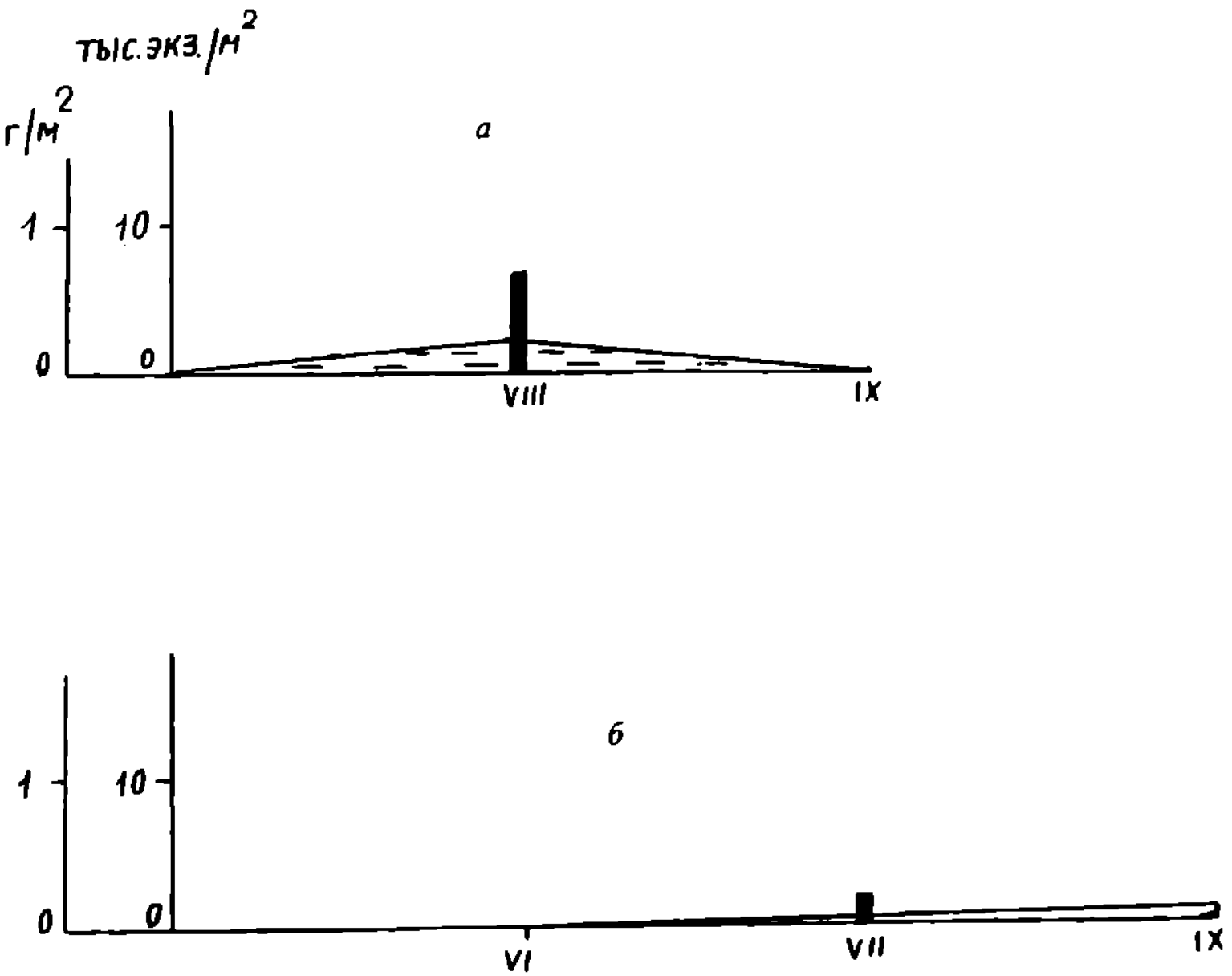


Рис. 27. Биомасса (г/м²) и численность (тыс. экз./м²) зооперифитона на древесных субстратах в озере Змеином в 1989 (а) и в 1990 (б) годах. Обозначения те же, что и на рис. 23

Личинки мокрецов *Bezzia bicolor* соответственно составляли 5,8 и 5,0%. Остальные беспозвоночные представлены единичными экземплярами. Осенью зооперифитон становился беднее и хотя обнаруживались почти все группы беспозвоночных, свойственные этому водоему, численность и биомасса обрастателей были ничтожными — 0,2 тыс. экз./м² и 0,05 г/м². Как обычно, в годы с ухудшением метеоусловий уровень развития перифитона снижался за счет снижения роли хирономид. В перифитоне обнаруживались тардиграды, нематоды, личинки мокрецов. Эти данные свидетельствовали о крайней деградации фауны и жизнь в нем сохранялась за счет болотных форм. Сходный состав фауны обнаружен в бентосе одного из озер Индонезии с рН 2,8, в котором оставались главным образом нематоды и хирономиды (Green et al., 1988).

Озеро Мотыкино. Отличительной особенностью озера была низкая цветность (20 град.) Степень развития фитопланктона в озере по данным Л. Г. Корневой (1994) низкая, что, вероятно, связано с рядом факторов — недостатком биогенов, низкими рН и возможным угнетением водорослей при избытке света. Наличие по берегам низкорослых сосен исключало поступление в озеро дополнительной органики в виде листового опада, как это отмечалось в других озерах. Все эти факторы оказывали неблагоприятное воздействие на беспозвоночных перифитона. Всего обнаружено 17 видов обрастателей с очень низким уровнем количественного развития (рис. 28). Вариабельность количественных характеристик зооперифитона в разные годы незначительна и касалась она в основном изменений величины биомассы за счет крупных, но немногочисленных личинок ручейников *Cyrtus insolutus*. На субстратах развивались водоросли *Xanthidium armatum* Breb (*Rabenh*) и нитчатки. В летнем зооперифитоне численно преобладали наидиды *Nais variabilis*, по биомассе личинки ручейников *Cyrtus insolutus* и мокрецы *Bezzia bicolor*. Осенью количественные характеристики снижались.

Озеро Дорожив. Самое крупное из исследованных озер, относящееся к низкоцветным, характеризующееся высокой стабильностью рН (табл. 56). Из-за большой площади и глубины, высокого положения относительно БС влияние водосбора на водоем незначительно. Июльская съемка 1989 г. показала, что индекс видового разнообразия зооперифитона был равен 5,1, т. е. оказался минимальным по сравнению с другими озерами. В монодоминантном сообществе преобладали личинки хирономид *Psectrocladius bisetus*, отсутствовавшие во всех других озерах. Они составляли 77,7% численности и 90,8% биомассы. У личинок этого вида отмечены aberrации в строении зубцов ментума, анальные папиллы оказались в 2 раза длиннее, чем у личинок этого вида, описанных Вюлькером (Wulker, 1956) из водоемов Лапландии и Лунца. Гипертрофия папилл у личинок, вероятно, связана с повышенной функциональной нагрузкой на осморегуляторные процессы в условиях довольно «жесткого» гидрохимического режима при сравнительной стабильности внутриводоемных процессов.

Другой вид субстратов — листовый опад деревьев представляет беспозвоночным не только территорию для поселения и укрытия, но и пищу для грызущих животных. При изучении влияния кислотных дождей отмечалось, что разлагающие листья смягчают вредное влияние низких рН и выступают

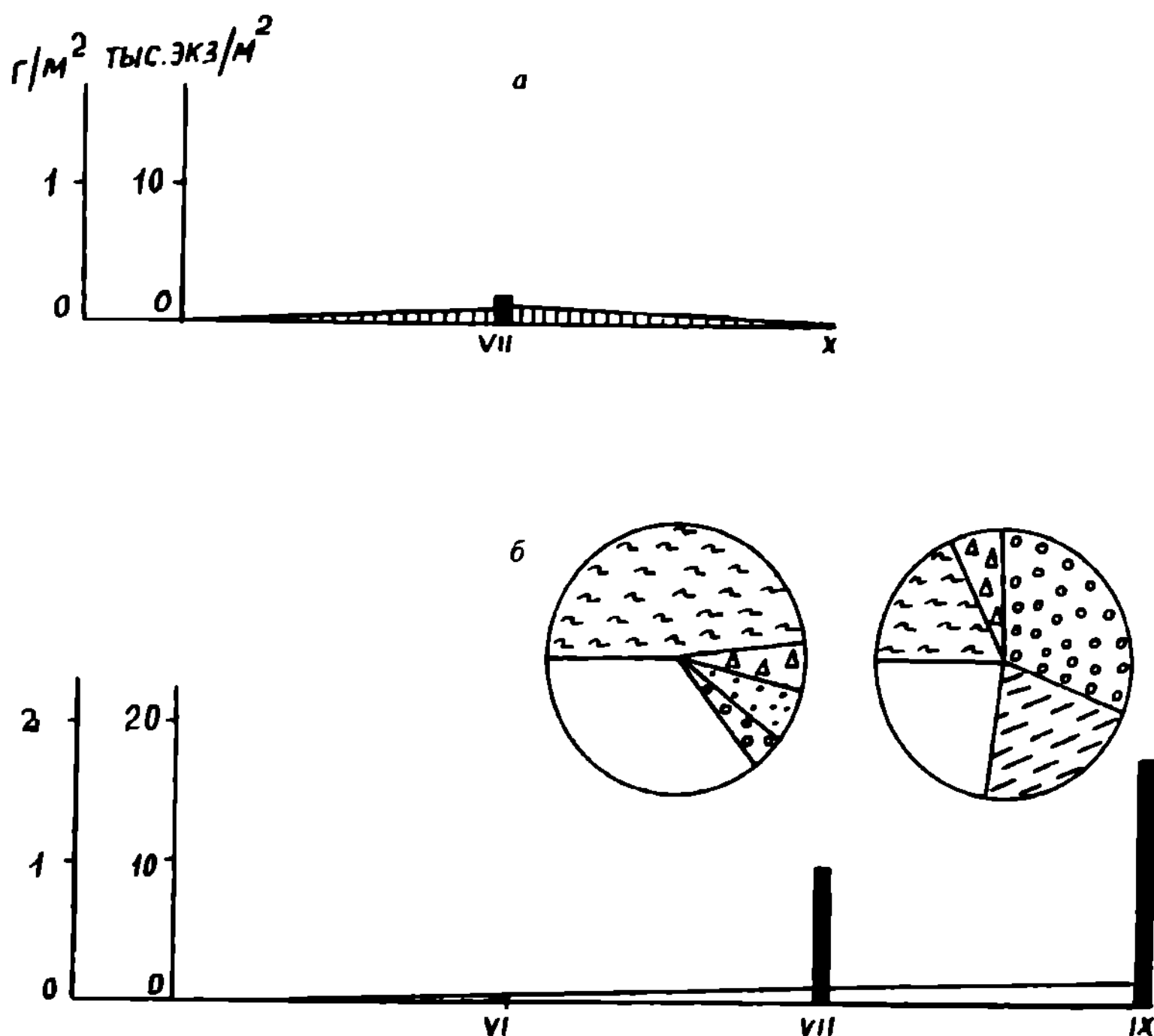


Рис. 28. Биомасса ($г/м^2$) и численность (тыс. экз/ $м^2$) зооперифитона на древесных субстратах в озере Мотыкино в 1989 (а) и в 1990 (б) годах. Обозначения те же, что и на рис. 23

в качестве буфера (Salim et al., 1994), но механизмы этого процесса еще недостаточно изучены. Интенсивность разложения листьев связывается прежде всего с величиной pH, механической прочностью листовых пластин, составом и обилием поселяющихся гидробионтов (Reice, 1878; Carpentern et al., 1983; Francis et al., 1984; Andersson, 1985; Mackay et al., 1985; Perry et al., 1989; Griffith et al., 1993). Эти исследователи отмечали низкую скорость распада листьев в кислых водоемах по сравнению с нейтральными.

В кислых озерах Дарвинского заповедника достаточно объемно исследована микобиота воды, филлопланы и отмерших листьев кубышки желтой (Воронин и др., 1994). В кислых озерах происходит активное заселение отмерших листьев кубышки водными грибами, а в нейтральном их мало и преобладает бактериальная деструкция этого субстрата. По мнению авторов развитие грибов в кислых озерах лимитирует отсутствие питательных веществ, а не низкий уровень pH.

В наших исследованиях, проводившихся совместно с американским специалистом Берри Пултоном, контактирующие с дном установки с листьями заселялись богатой смешанной перифито-бентосной фауной, сходной

по составу с беспозвоночными, обитавшими на древесных субстратах. Наибольшее число видов отмечено в нейтральном оз. Хотавец: на листьях хлопкового дерева — 54 вида, на листьях березы — 30 видов, в кислом оз. Дубровском соответственно — 32 и 16 видов.

В оз. Хотавец при 33-суточной экспозиции на листьях различных пород деревьев не отмечено различий в числе видов. Близкими оказались величины численности и биомассы беспозвоночных, сходна структура доминирующих комплексов (табл. 59). По численности доминировали олигохеты *Ripistes parasita*, живущие в прикрепленных к субстратам домиках-трубках и питающиеся оригинальным фильтрационным способом. Основную долю биомассы давали крупные, немногочисленные хищники — пиявки *Erpobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis*, личинки ручейников р. *Cyrtus*, а также личинки хирономид с фильтрационным и смешанным типом питания — *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes glaucus*. Доля детритофагов, способных потреблять в пищу органическое вещество листьев, невелика. В данном случае поверхность листьев использовалась как субстрат для прикрепления или служила территорией для охоты и укрытия. Вследствие этого роль беспозвоночных в разрушении листьев оказалась сравнительно невысокой, в результате потери в их весе составляли 14 и 20%.

В начале сентября, через 77 суток от начала опыта, потери в весе листьев достигли 48 и 52%. По сравнению с июлем, произошли значительные изменения в сообществе. Они практически не коснулись состава беспозвоночных и заключались в изменении численности и размерной структуры прежних доминантов. Разрушение целостности субстратов отрицательно повлияло на численность червей *Ripistes parasita*, она снизилась на порядок, хотя в обрастаниях на стеклах их роль оставалась высокой. Количество личинок хирономид увеличилось почти вдвое по сравнению с июлем, главным образом за счет поселения молодых личинок. Возросла роль водяных осликов, которые принимали активное участие в разрушении листьев. Изменение структуры сообщества и снижение общей численности беспозвоночных-фильтраторов, по-видимому, не оказывало решающего влияния на конечный результат потерь в весе листьев. Вероятно, в процессе разложения органического вещества листьев активная роль принадлежала бактериям и беспозвоночным детритофагам.

В кислом оз. Дубровском в июле фауна на листьях обоих видов растений оказалась сходной по видовому составу и количественному развитию, но была иной, чем в нейтральном оз. Хотавец. Доминирующими по численности беспозвоночными выступали мелкие, в основном 1,5—2,0 мм личинки поденок *Paraleptophlebia submarginata*, отсутствовавшие в нейтральном озере, и личинки хирономид *Corynoneura scutellata* и *Polypedilum convictum*. Общая численность и биомасса беспозвоночных были значительно меньше, чем в оз. Хотавец. Основную долю биомассы слабо развитого сообщества давали крупные, немногочисленные личинки ручейников р. *Cyrtus* и *Limnophilus*. Трофическая структура зооценоза слагалась из детритофагов и хищников, роль фильтраторов ничтожна. Несмотря на слабое развитие беспозвоночных, процессы разрушения листьев шли интенсивнее, чем в нейтральном озере, потери в весе составили 24 и 56%.

Среднее количество беспозвоночных на искусственных субстратах (листьях деревьев) в озерах Дарвинского заповедника в июле и сентябре 1995 г.

Показатели	Экспозиция, озеро, субстраты	Эксп. 33 сут. (22. VI—25. VII)				Эксп. 77 сут. (22. VI—7. IX)			
						оз. Хотавец		оз. Дубровское	
						а	б	а	б
Начальный вес листьев, г		5,0	5,0	5,0	5,0	5,0	5,1	5,0	5,0
Конечный вес листьев, г		4,3	4,0	3,8	2,2	2,6	2,4	2,0	2,0
Разница в весе, г		0,7	1,0	1,2	2,8	2,4	2,7	3,0	3,0
Число видов бесп. в пробе		26	26	13	12	27	31	11	11
Общая числ. бесп., экз.		1370	1863	188	127	951	1108	350	378
Общая биом. бесп., мг		386,3	269,0	79,7	60,2	333,8	213,7	103,4	147,0
В том числе (экз.—мг):									
Oligochaeta		726—25,0	1283—43,5	13—0,4	6—0,2	68—2,1	83—1,4	20—0,4	24—0,4
Chironomidae		483—128,3	457—87,8	61—10,9	30—10,4	813—167,2	875—98,6	215—5,1	159—4,0
Sida crystallina		85—13,9	76—17,0	0	0	7—1,9	96—19,7	0	0
Trichoptera		5—63,8	4—24,5	6—50,2	2—35,0	5—26,7	9—16,4	3—6,7	8—33,4
Hirudinea		4—132,9	2—90,0	0	0	6—100,1	7—60,4	0	0
Ephemeroptera		1—0,1	1—0,1	102—17,4	84—13,3	2—0,8	7—1,2	109—91,1	184—109,2
Asellus aguaticus		4—6,6	0	0	0	10—29,8	5—9,7	0	0
Прочие		62—15,3	40—6,0	6—0,8	5—1,2	41—5,2	26—6,3	3—0,2	3—0,01

П р и м е ч а н и е: а — листья хлопкового дерева; б — листья березы.

В сентябре структура сообщества не претерпевала серьезных изменений по сравнению с июлем, но количественные показатели выросли. Увеличилась численность молодых личинок хирономид *Polypedilum convictum* и биомасса личинок поденок *Paraleptophlebia submarginata*, последние выросли, и основная их часть имела размеры от 2,0 до 4,0 мм. Потери в весе листьев составили 60% и по-прежнему оказались выше, чем в нейтральном озере.

Следовательно, фауна озер Дарвинского заповедника, заселявшая листья различных пород деревьев, отличалась по составу и количественному развитию. Она значительно богаче и обильнее в нейтральном оз. Хотавец, чем в кислотном оз. Дубровском и сходна по составу в каждом из них с зооперифитонам на древесных субстратах. Трофическая структура доминирующих комплексов беспозвоночных в этих озерах также существенно различалась.

В нейтральном озере преобладали в основном беспозвоночные-фильтраторы и хищники, в кислотном — собиратели, детритофаги и хищники. Скорость разрушения листьев в разных озерах была связана с механическими свойствами субстратов, величиной pH, трофической структурой консументов и не зависела от общего количества беспозвоночных-фильтраторов. На первых этапах процессы деструкции листовых пластин наиболее интенсивно шли в кислотном озере, причем листья березы с более хрупкой структурой в обоих озерах разлагались быстрее, чем плотные листья хлопкового дерева. Высокой скорости разрушения листьев в кислотном, дистрофном оз. Дубровском способствовали беспозвоночные-детритофаги, а также, по всей вероятности, и гифомицеты, которые проявляли высокую биологическую активность в водоемах такого типа. Здесь же возможны и более активные физико-химические процессы разложения естественных органических веществ по сравнению с нейтральным оз. Хотавец.

Результаты исследования сообществ беспозвоночных озер заповедника с помощью различных вариантов метода искусственных субстратов не противоречат друг другу. Влияние закисления на биоту осуществляется как прямым путем — через физиологические процессы, так и косвенным — через изменение связанных с ним гидрохимических параметров. Оно может перекрываться еще более сильным влиянием других, не менее значимых факторов, к числу которых принадлежит трофность озер.

В фитопланктоне этих водоемов при снижении величины pH наблюдалось уменьшение биотического разнообразия, увеличение доли стенобионтов, олигосапробов, ацидофилов. Возрастала роль зеленых и золотистых водорослей и степень доминирования. В большинстве случаев биомасса водорослей в наиболее закисленных озерах была низкой и соответствовала олиго- и ультра-олиготрофным водам (Корнева, 1994). Аналогичные данные получены для бентоса кислых озер и рек Северной Америки и Европы (Moosberg et al., 1979; Muniz, 1981; Kettamies et al., 1985).

Каждое озеро оказалось уникальным по морфометрическим, абиотическим и биотическим характеристикам. Частные характеристики озер находили отражение в сложной системе регулирования внутриводоемных процессов. Так, в оз. Кривом при высокой цветности воды с увеличением глубины процессы фотосинтеза подавлялись, в придонных горизонтах

наблюдался дефицит кислорода, что в итоге приводило к слабому развитию беспозвоночных перифитона. Для озера Островского, характеризовавшегося значительными колебаниями pH и цветности, свойственно промежуточное переходное состояние от нейтрального к кислотному типу. Здесь формировалась смешанная фауна, включавшая виды, характерные для нейтральных озер, а при усилении влияния водосбора появлялись беспозвоночные болотного комплекса.

Несмотря на своеобразие условий в каждом водоеме, прослеживались общие тенденции в трансформации структуры зооперифитона по мере закисления и перспективы превращения этих водоемов в болота. В целом происходило снижение видового разнообразия и количественных характеристик гидробионтов не только под влиянием закисления и сопутствующего загрязнения токсическими веществами, но и вследствие низкого уровня обеспеченности пищей.

Из состава фауны наиболее закисленных озер полностью выпадал ряд беспозвоночных крупных таксономических категорий — типов, классов, отрядов, среди которых моллюски, мшанки, пиявки и другие беспозвоночные. В этих водоемах появлялись виды болотного комплекса, отсутствовавшие в нейтральных озерах. Преимущественное развитие в них получали личинки хирономид, а в некоторых озерах и нематоды. Эти же группы беспозвоночных оставались и в сильно загрязненных токсическими веществами участках Рыбинского водохранилища (р. Кошта), что позволяет предполагать наличие единых механизмов трансформации среды и биоты в условиях закисления и промышленного загрязнения водоемов.

Сравнительный анализ зооперифитона озера Плещеево и озер Дарвинского заповедника

Большой интерес представляет сравнение фаун беспозвоночных-обработателей слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника и озера Плещеево с высокой степенью минерализации. Следует иметь в виду, что в крупных водоемах с высоким разнообразием экологических ниш для гидробионтов фауна богаче, чем в небольших. Тем не менее, сравнение представленности отдельных систематических групп гидробионтов позволяет выявить общие тенденции трансформации биоты, устойчивость различных гидробионтов к закислению.

До наших исследований зооперифитон озера Плещеево не исследовался, но хорошо изучена фауна зарослей (Жгарева, 1986, 1992). Растительные ассоциации в озере расположены пятнами, перемежающимися песчаными пляжами и плесами. Большая часть населения зарослей — типичные обрастатели, среди которых много прикрепленных и ползающих беспозвоночных.

В мелководных озерах Дарвинского заповедника почти вся площадь — это литораль, но почти лишенная растительности. Лишь в оз. Хотанец и Дубровское у берегов развивается в основном кубышка желтая. Для кислых озер характерно исчезновение зарослей макрофитов (Muniz, 1981). В таких водоемах потенциальные возможности для развития специфической биотопической группировки беспозвоночных — перифитона снижались вследст-

вие угнетения водных растений, служащих естественными субстратами для обрастателей.

Население зарослей макрофитов озера Плещеево представлено в основном хирономидно-олигохетным комплексом. С появлением в водоеме в 1984 г. мощного фильтратора дрейссены структура биоты может подвергнуться изменениям, возможны перегруппировки доминирующих комплексов.

Исследования зооперифитона оз. Плещеево летом 1996 г. показали его высокое видовое разнообразие. Общее число беспозвоночных оказалось больше, чем в зарослях макрофитов этого водоема, а также и в зооперифитоне озер Дарвинского заповедника (табл. 60).

Таблица 60

Число видов обрастателей озер Вологодской и Ярославской областей

Беспозвоночные	Озера Дарвинского заповедника	Оз. Плещеево (Жгарева, 1986)	Оз. Плещеево (собственные данные, 1996 г.)
Личинки хирономид	23	28	34
Личинки ручейников	15	13	10
Личинки поденок	5	13	9
Нематоды	17	—	17
Олигохеты	18	15	11
Моллюски	1	22	17
Ракообразные	3	2	7
Пиявки	2	4	3
Прочие	10	16	15
Всего	94	113	123

Частично эти отличия связаны с неравномерной изученностью разных групп беспозвоночных в озере Плещеево. Наибольшее видовое разнообразие в сравниваемых озерах отмечено среди личинок хирономид, из которых большая часть — это представители ортокладиин и танитарзин. Некоторое преобладание числа видов личинок ручейников в озерах заповедника по сравнению с озером Плещеево связано, вероятно, с учетом на листовом опаде не только обрастателей, но и бентосных форм.

Самой уязвимой группой беспозвоночных в слабоминерализованных озерах заповедника с различными значениями рН оказались моллюски. Дефицит минеральных солей в сочетании с низкими значениями рН послужил главной причиной отсутствия этих беспозвоночных в озерах заповедника, в то время как в оз. Плещеево их насчитывалось более двух десятков видов. Кроме моллюсков, в наиболее кислых озерах отсутствовали пиявки, ракообразные, гидры, мшанки. Наибольшую эврибионтность среди беспозвоночных проявляли круглые и малощетинковые черви, которые широко распространены как на природных, так и загрязненных участках водоемов.

Всего в оз. Плещеево обнаружено 123 вида и групп мейо- и макробеспозвоночных (табл. 61). Наибольшее видовое разнообразие отмечено среди личинок хирономид — найдено 34 вида, из которых 22 — относятся к ортокладиинам и танитарзинам, большинство из них предпочитают чистые

водоемы. Из моллюсков присутствовали прудовики, катушки, вальватиды и др. Перифитонные нематоды представлены обычными видами, среди которых полисапробные беспозвоночные не обнаружены.

Таблица 61

Видовой состав зооперифитона оз. Плещеево (1996 г.)

Беспозвоночные	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Spongia sp.</i>	0	0	0	0	+	0	0
<i>Hydra sp.</i>	+	+	0	+	+	+	+
NEMATODA							
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Duj.	0	0	0	+	+	+	+
<i>Crocodyrilmus flavomaculatus</i> (Lins.)	+	0	0	0	0	+	0
<i>Eudorylaimus carteri</i> (Bast.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Monhystera stagnalis</i> Bast.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Eumonhystera dispar</i> (Bast.)	0	0	0	0	+	0	+
<i>Plectus cirratus</i> (Bast.)	0	0	0	0	+	+	0
<i>P. tenuis</i> Bast.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Chromadorina viridis</i> (Lins.)	+	0	+	0	0	0	+
<i>Ch. bioculata</i> (Sch. in Car.)	+	+	0	0	0	0	0
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bast.)	0	0	0	0	0	+	+
<i>T. helveticus</i> (Hofm.)	+	+	—	+	+	+	0
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micol.)	+	0	0	0	0	+	0
<i>Neotobrilus longus</i> (Leyd.)	+	0	0	0	0	+	+
<i>Epitobrilus medius</i> (G.Schn.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>Mesotobrilus stefanski</i>	0	0	0	0	0	0	+
<i>Trypila glomerans</i> (Bast.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Mononchus absconditus</i> (Tsal.)	0	0	0	0	0	0	0
OLIGOCHAETA							
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruit.)	0	0	0	0	0	+	+
<i>Ch. diastrophus</i> (Gruit.)	0	0	0	0	+	0	+
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nais barbata</i> O.F.Müll.	+	+	+	0	0	+	+
<i>N. pseudobtusa</i> Piquet.	+	0	0	0	+	+	0
<i>N. variabilis</i> Piquet.	+	0	0	0	0	+	0
<i>N. pardalis</i> Piquet.	+	+	0	0	0	0	0
<i>N. communis</i> Piquet.	+	0	0	0	0	0	0
<i>N. bretscheri</i> Mich.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Specaria josinae</i> (Veyd.)	0	0	0	0	0	+	+
<i>Ophidonais serpentina</i> (O.F.Müll.)	0	0	0	+	0	0	0
HIRUDINEA							
<i>Helobdella stagnalis</i> L.	0	+	0	+	0	+	0

Беспозвоночные	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Eprobodella octoculata</i> L.	0	+	0	+	+	0	0
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	0	0	0	+	0	0	0
EPHEMEROPTERA							
<i>Ephemera vulgata</i> L.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Cloen simile</i> (Eat.)	+	+	0	0	0	0	0
<i>Cloeoptilum nanum</i> (Bog.)	0	+	0	0	0	0	0
<i>Centroptilum luteolum</i> (O.F.Müll.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Baetidae</i> (juv.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Heptageniidae</i> (sp.)	0	0	0	0	0	0	+
<i>Caenis undosa</i> Tien.	0	+	0	+	0	0	0
<i>C. macrura</i> Steph.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Paraleptophlebia</i> sp.	0	0	0	0	+	0	0
TRICHOPTERA							
<i>Agraylea multipunctata</i> Curt.	+	+	+	+	0	+	+
<i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe	0	+	0	0	0	0	0
<i>Cyrnus flavidus</i> McL.	0	+	0	0	+	0	0
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eat.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Lipe phaeopa</i> (Steph.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Curt.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Plectrocnemia conspersa</i> (Curt.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Anabolia</i> sp.	0	+	0	0	0	0	0
<i>Athripsodes</i> sp.	0	+	0	0	0	0	0
<i>Trichoptera</i> (sp.)	0	0	0	0	0	0	0
CHIRONOMIDAE							
<i>Ablabesmyia monilis</i> Edw.	+	+	0	0	0	0	0
<i>Pottastia campestris</i> Edw.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Trissocladius</i> sp.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holm.)	0	0	+	+	0	0	0
<i>O.</i> sp.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> F.	+	+	+	0	+	+	+
<i>C. holsatus</i> Goet.	+	0	0	0	0	0	0
<i>C. bicinctus</i> (Mg.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>C.</i> sp.	0	0	0	+	0	0	0
<i>Acricotopus lucidus</i> Staeg.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Rheocricotopus</i> cfr. <i>effusus</i> (Walk.)	+	0	0	0	+	0	0
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.)	+	0	+	+	+	+	+
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	+	0	0	0	+	0	+
<i>C.</i> sp.	+	+	0	0	0	+	+
<i>Thienemanniella flaviforceps</i> Kieff	0	0	0	0	+	0	0

Беспозвоночные	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	+	0	0	0	0	0	0
<i>Tanytarsus palludicornis</i> Walk.	+	0	0	0	+	0	0
<i>T. usmaensis</i> Pag.	0	+	0	0	+	0	0
<i>T. verralii</i> G.	0	0	0	0	+	0	0
<i>T. sp.</i>	+	0	0	0	0	0	0
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palm.	0	+	0	+	0	+	+
<i>Micropsectra curvicornis</i> Tsher.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	+	0	0	0	+	0	0
<i>Cryptochironomus</i> sp.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Parachironomus pararostratus</i> Harn.	0	+	0	0	0	0	0
<i>P. arcuatus</i> Goet.	0	+	0	0	+	0	+
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	+	+	0	+	0	+	+
<i>G. mancurianis</i> Edw.	0	+	0	0	0	0	0
<i>G. gripekoveni</i> Kieff.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	0	0	0	+	0	0	0
<i>Limnochironomus tritonus</i> Kieff.	0	0	0	0	0	+	0
<i>L. sp.</i>	0	+	0	0	0	0	0
<i>Polypedilum convictum</i> Walk.	0	0	0	0	0	0	+
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer.)	+	+	0	0	+	0	0
LARVA INSECTA							
<i>Palmomyia longipennis</i> Kieff.	0	0	0	0	+	0	0
<i>P. lineata</i> (Meig.)	0	+	0	0	0	0	0
<i>Bezzia</i> sp.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Ceratopogonidae</i> (sp.)	0	0	+	0	0	0	0
<i>Brachycera</i> (sp.)	0	+	0	0	0	0	0
<i>Lepidoptera</i> (sp.)	0	+	0	0	0	0	+
<i>Coleoptera larva</i> (sp.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Gyrinus</i> sp.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Helmis</i> sp.	0	0	0	0	+	0	0
CRUSTACEA							
<i>Sida crystallina</i> O.F.Müll.	+	+	0	+	0	0	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F.Müll.)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cypridopsis newtoni</i> Brad et Robert	+	+	0	0	0	0	0
<i>C. vidua</i> (O.F.Müll.)	0	+	0	0	0	0	0
<i>Cyclocypris laevis</i> (O.F.Müll.)	0	+	0	0	0	0	0
<i>Asellus aquaticus</i> L.	+	+	0	0	+	0	0
<i>Gammarus lacustris</i> Sars.	0	+	0	0	+	+	+
MOLLUSCA							
<i>Pisidiidae</i> (sp.)	+	0	0	0	+	0	0
<i>Euglesa</i> sp.	0	0	0	0	0	+	0
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	+	+	+	+	0	+	+

Беспозвоночные	Станции						
	1	2	3	4	5	6	7
<i>Valvatidae (sp.)</i>	0	+	0	0	0	0	+
<i>Valvata cristata</i> O.F.Müll.	0	0	0	0	+	0	0
<i>V. depressa</i> C.Pfeif.	0	0	0	0	+	0	0
<i>V. pulchella</i> Stud.	0	0	0	0	+	0	0
<i>Viviparus contectus</i> (Mill.)	0	0	0	+	0	0	0
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	+	+	0	0	+	+	+
<i>Limnaea stagnalis</i> (L.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>L. lagotis</i> (Schr.)	+	+	0	0	+	+	0
<i>L. ovata</i> (Drap.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>L. glutinosa</i> (O.F.Müll.)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Planorbharius</i> cfr. <i>corneus</i> (L.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Planorbis planorbis</i> (L.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>P. carinatus</i> (O.F.Müll.)	+	0	0	0	0	0	0
<i>Anisus vortex</i> (L.)	0	+	0	0	0	0	0
BRYOZOA (TENTACULATA)							
<i>Fredericella sultana</i> Blum	0	0	0	+	+	0	0
<i>Plumatella repens</i> L.	0	0	0	0	0	+	+
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier	0	+	0	0	0	0	0

В отличие от озер заповедника зооперифитон оз. Плещеево характеризуется высоким уровнем мозаичности структуры на различных биотопах и соответственно высоким набором видов в пробах. На некоторых станциях в каждой пробе присутствовало более 40—50 видов беспозвоночных, чего мы никогда не наблюдали ни в озерах заповедника, ни в водохранилищах. При таком высоком общем видовом разнообразии крайне мало видов, которые встречались бы на всех исследованных станциях — это олигохета *Stylaria lacustris*, рачок *Eurycercus lamellatus*.

У истока р. Вексы зооперифитон на камнях включал 46 видов. Наибольшее разнообразие принадлежало 4 группам беспозвоночных — личинкам хирономид, нематодам, моллюскам и олигохетам (рис. 29). Эти же группы имели и наибольшую представленность, их доля составляла от 10,5 до 37,4%. При высоком видовом разнообразии ярко выраженных доминантов не отмечено. Самые многочисленные виды — *Stylaria lacustris*, *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Crocodyrilaimus flavomaculatus* составляли от 11,2 до 15% общей численности.

Вблизи этой станции на деревянных сваях зооперифитон тоже был богат, но доминировали другие группы беспозвоночных. Массового развития здесь достигали остракоды *Cypridopsis newtoni* — обитатели чистых вод, требовательные к хорошему кислородному режиму. Без учета этих мелких рачков наибольшее развитие получали личинки хирономид *Cricotopus* gr. *silvestris*, *Corynoneura* sp., моллюски *Dreissena polymorpha*. Дрейссена имела размеры от 0,5 до 21,0 мм. Присутствовали моллюски *Bithynia tentaculata*, мелкие вальватиды, личинки ручейников, поденок, колонии мшанок *Cristatella mucedo* и другие беспозвоночные.

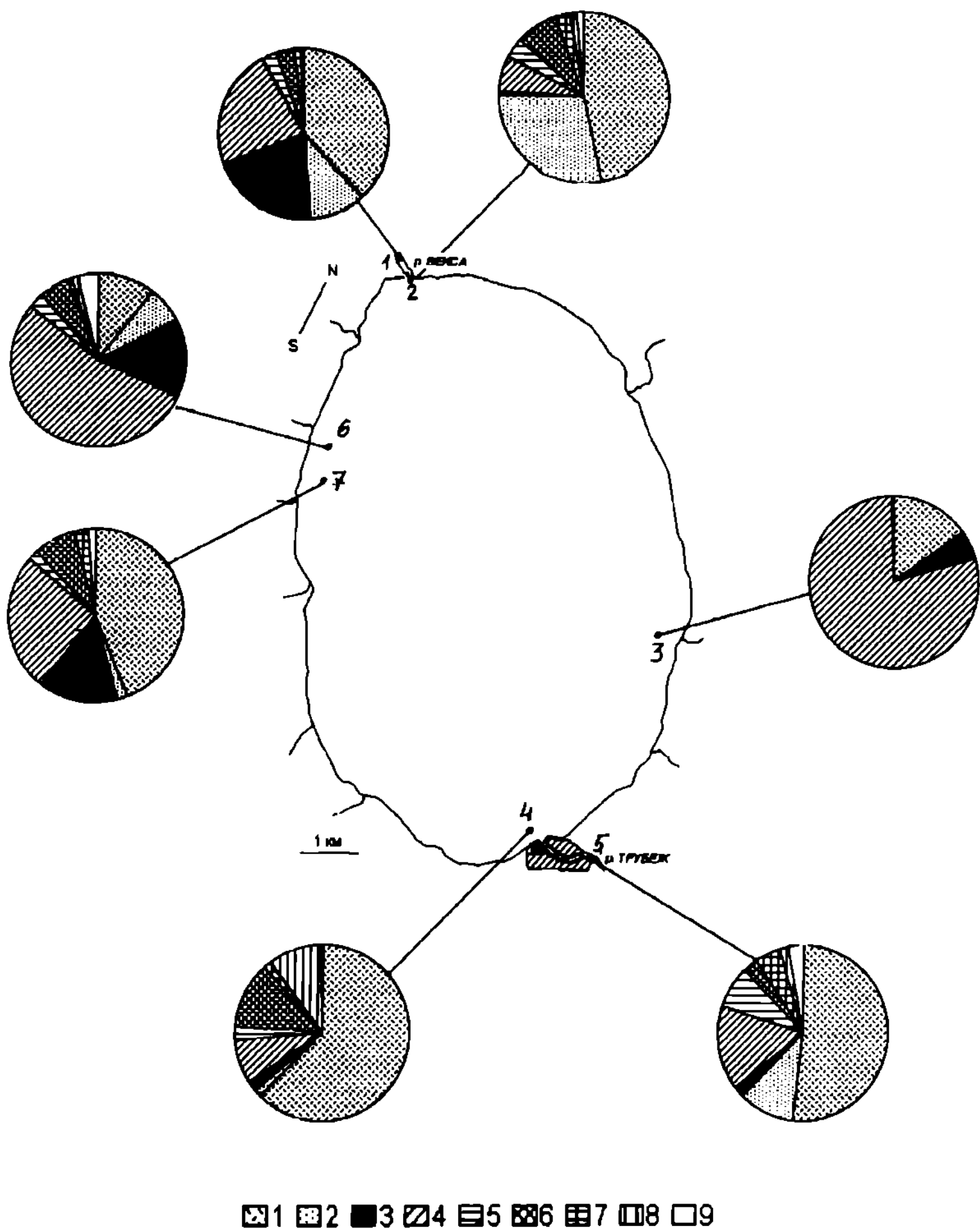


Рис. 29. Структура зооперифитона озера Плещеево летом 1996 г. Станции 1 и 2 — р. Векса, ст. 3 — водозабор, ст. 4 — устье р. Трубеж, ст. 5 — р. Трубеж, ст. 6 и 7 — у пансионата «Славич». 1 — личинки хирономид, 2 — моллюски, 3 — нематоды, 4 — олигохеты, 5 — личинки ручейников, 6 — ракообразные, 7 — личинки поденок, 8 — пиявки, 9 — прочие

На более глубоководной станции в районе водозабора зооперифитон оказался беднее, чем на прибрежных станциях, но количественно богаче. Массового развития достигали олигохеты с доминирующим видом *Nais barbata*. Они составляли 76,8% общей численности. Высокий уровень развития олигохет, вероятно, был связан с приносом большого количества

пищевого материала с потоком воды, поступающим в водозаборное сооружение. Таким путем зооперифитон реагировал на антропогенное вмешательство. Кроме малощетинковых червей развивались личинки хирономид, дрейссена, личинки ручейников, мокрецов, нематоды. Среди последних доминировал типичный обрастатель *Chromadorina viridis*, который обычен при хорошем кислородном режиме.

В устье реки Трубеж преобладали личинки хирономид, ракообразные, пиявки, олигохеты. Здесь отмечено сравнительно невысокое видовое разнообразие — всего 22 вида, что, видимо, отчасти связано с прессом хищников — крупных пиявок, главным образом *Erpobdella octoculata*. Их размеры равны от 3 до 13 мм, они составляли 9,9% общей численности беспозвоночных.

Выше по течению р. Трубеж (ст. 5) обнаружен самый богатый зооценоз — 53 вида. Здесь в массе развивались мшанки *Fredericella sultana*. Без учета мшанок доминирующими группами беспозвоночных были личинки хирономид, олигохеты, и моллюски. Существенна роль личинок ручейников и поденок. Среди хирономид преобладали *Microtendipes pedellus* и личинки первого возраста, которые вместе составляли 41,8% численности. Обнаружены крупные пиявки, водяные ослики, озерный бокоплав, мелкие вальватиды. Из олигохет преобладали *Nais pseudobtusa*, среди поденок — *Ephemera vulgata*.

Сходен по составу зооперифитон станций 6 и 7. В обрастаниях на камнях на ст. 6 обнаружено 35 видов беспозвоночных. Наибольшее развитие получали олигохеты, нематоды, личинки хирономид, моллюски. В каждой из групп доминантами соответственно были *Stylaria lacustris* и *Nais barbata*, *Brevitobrilus stefanski* и *Dorylaimus stagnalis*, *Paratanytarsus confusus*, из моллюсков — *Limnaea lagotis*, *Bithynia tentaculata*. В осадке на этой станции в большом количестве найдены пораженные грибами дафнии. Вероятнее всего мертвых дафний принесло нагонными ветровыми течениями. Обычно паразитические грибы успешно могут развиваться только в чистой воде при наличии разного рода органических субстратов — водорослей, беспозвоночных, рыб.

Результаты исследований зооперифитона озер с различной минерализацией и рН среды показали, что низкое видовое разнообразие и количественные характеристики зооценозов озер Дарвинского заповедника хорошо контрастируют с процветающей фауной нейтрального оз. Плещеево, среди которой в числе доминантов обитатели природных вод, ряд из них требователен к высокому содержанию кислорода, явные сапробиотические виды не найдены. Низкая минерализация и ацидификация озер заповедника наибольший урон нанесла моллюскам, которые практически отсутствовали в этих озерах, в то время как в оз. Плещеево они относятся к одной из наиболее разнообразных по числу видов групп.

В настоящее время, судя по состоянию зооперифитона, экосистема озера Плещеево успешно нейтрализует поступающие в него антропогенные стоки.

ГЛАВА IX

Использование зооперифитона для оценки экологического состояния водоемов Верхней Волги в конце XX столетия

Общие и специфические черты трансформации структуры зооперифитона при антропогенном воздействии на водоемы

При сравнении фауны обрастаний водоемов различного типа — Рыбинского водохранилища, озер Дарвинского заповедника, озера Плещеево, р. Латки выявлено, что наибольшее сходство по индексу Серенсена отмечено между водохранилищем и остальными водоемами. Этот индекс равен 32—38%. Несколько ниже он для фауны озер Дарвинского заповедника, с одной стороны, и оз. Плещеево и р. Латка, с другой стороны, соответственно 24 и 31%. Близкие значения индекса сходства между зооперифитоном оз. Плещеево и р. Латкой, который равен 31%.

Из почти 300 видов и групп беспозвоночных этих водоемов только 12 имели встречаемость 100%, это — круглые и малощетинковые черви: *Dorylaimus stagnalis*, *Stylaria lacustris*, *Nais barbata*, *N. variabilis*, *N. pardalis*, *N. pseudobtusa*, *Chaetogaster diaphanus*, *Ch. diastrophus*; пиявки: *Helobdella stagnalis*, *Erpobdella octoculata*; личинки хирономид: *Cricotopus gr. silvestris* и *Corynoneura scutellata*. Большинство этих беспозвоночных относились к разряду второстепенных и не достигали высокого развития, за исключением олигохет *Nais barbata*, которые в массе развивались при высоком уровне обеспеченности пищей. По способу питания указанные виды относились к хищникам и собирателям пищевых частиц на субстратах. Истинные перифитонные беспозвоночные с фильтрационным типом питания в эту группу не входили. Небольшая доля широкораспространенных видов обрастателей, всего 4% от общего числа, свидетельствует о высокой степени гетерогенности среды, несмотря на значительное антропогенное влияние, гомогенизирующее ее. С другой стороны, преобладание среди широкораспространенных видов олигохет, вероятно, можно рассматривать как показатель их высокой устойчивости к ряду антропогенных нагрузок и способности быстро увеличивать численность в летнее время путем примитивных способов бесполого размножения.

При любом типе антропогенного воздействия на водоемы («тепловое» загрязнение, бытовые и промышленные стоки городов, закисление) универсальной ответной реакцией сообществ обрастателей оказывалось глубокое изменение видового разнообразия. Согласно правилу экологической неадаптивности А. П. Левича (1980) в любой доступной нам выборке всегда есть

виды, представленные единичными экземплярами. Именно эти редкие виды при загрязнении водоемов в зависимости от степени экологической валентности исчезали или становились доминантами. Для сохранения фаунистического богатства внимание экологов должно быть обращено не только на массовые, но и на редкие виды.

Снижение видового разнообразия и количественных характеристик сообществ обрастателей свойственно водоемам, принимающим стоки промышленных предприятий, а также озерам, подвергающимся антропогенному закислению. Наиболее незащищенными от прямого неблагоприятного воздействия токсических веществ оказывались первичноводные животные, не имеющие стойких защитных приспособлений от неблагоприятных воздействий среды — это олигохеты, гидры, мшанки, губки и др. беспозвоночные. Из большого систематического разнообразия гидробионтов, свойственного естественным биотопам, в токсических зонах оставались наиболее стойкие беспозвоночные, в процессе эволюции выработавшие различные морфологические или биологические приспособления для выживания в суровых условиях среды. К ним относятся нематоды, тардиграды, личинки мокрецов, хирономид и другие гидробионты. Наличие у нематод толстой многослойной кутикулы, способность ряда беспозвоночных к анабиозу и длительному голоданию, временное пребывание личинок насекомых в водоемах и высокая степень вероятности пополнения их убыли по различным причинам не только за счет новых генераций собственных популяций, но и путем расселения имаго с соседних водоемов способствовали их сохранению. При всех типах стрессорного воздействия на водоемы наиболее стойкий комплекс беспозвоночных перифитона слагался в основном из личинок хирономид, олигохет, нематод — животных, которых В. Н. Грезе (1947) обнаружил в бентосе Таймырского озера на обширных мелководьях, подверженных естественному длительному зимнему промерзанию и в том числе грунта до -20°C .

Результаты наших исследований в основном подтверждают данные о том, что в условиях катастрофических нарушений среды естественный отбор благоприятствует видам с мелкими размерами (Moore, 1995). Исключения составляют кислые озера Дарвинского заповедника, в зооперифитоне которых при крайне низком видовом разнообразии и количественных характеристиках наибольшую биомассу давали крупные личинки ручейников.

Трансформация структуры зооперифитона в очагах с искусственно повышенной температурой воды в толерантных для гидробионтов пределах за счет работы тепловых электростанций, в отличие от токсического загрязнения и закисления водоемов, шла по пути увеличения видового разнообразия и количественных характеристик. Однако увеличение видового разнообразия нельзя отнести только за счет повышенной температуры. Непосредственное воздействие подогрева проявлялось в отторжении холодолюбивых и усилении роли теплолюбивых видов, изменении фенологии, ускорении циклов развития гидробионтов. Сопутствующие подогреву дополнительные факторы — повышенное содержание взвесей, увеличение скоростей течения, изменение условий питания гидробионтов способствовали возрастанию видового разнообразия путем увеличения количества потенциальных экологических ниш для эври- и стенобионтных беспозвоночных. В том случае,

когда повышенная температура не сопровождается высоким динамизмом водных масс, ее отрицательное влияние на структуру сообществ обрастателей приводит к сокращению видового разнообразия.

В зоне влияния бытовых стоков видовое разнообразие зооперифитона сохранялось на уровне природных сообществ. Даже при аварийной ситуации и избыточном поступлении бытовых стоков оно не снижалось, а сопровождалось биологической экспансией олигохет — расширялся их видовой состав, увеличивалась численность и биомасса при одновременном сокращении числа видов других систематических групп беспозвоночных. Высокое видовое разнообразие обеспечивалось в основном представителями всего лишь одного семейства — наидид. Разнообразие сообществ более высокого ранга, чем видовое, снижалось. Для более полного представления о характере изменений сообществ гидробионтов при антропогенном воздействии на водоемы целесообразно учитывать их разнообразие на уровне более крупных таксонов — семейств, отрядов, классов, типов.

Нарушение естественных ритмов и темпов размножения беспозвоночных-обрастателей — одна из характерных черт зон антропогенного воздействия. В зонах наибольшего загрязнения темпы воспроизводства численности одного из главных компонентов зооперифитона верхневолжских водохранилищ — дрейссены снижались, популяции моллюсков нерегулярно пополнялись молодью или полностью отсутствовали в обрастаниях. Однако поселения дрейссены на незагрязненных участках служили источником сохранения и расселения этого вида в водоемах Верхней Волги. В токсических зонах нарушался метаморфоз личинок хирономид, отмечалась гибель значительной части куколок. В кислом оз. Дубровском личинки хирономид *Endochironomus albipennis*, свойственные перифитону различных водоемов незагрязненных зон, развивались только до II возраста, в дальнейшем метаморфоз прерывался. У видов, адаптированных к низким значениям pH, отмечались абберрации в строении ментума.

Независимо от направления изменения видового разнообразия (снижение, увеличение, стабильный уровень) происходила сопутствующая этим преобразованиям смена доминирующих комплексов беспозвоночных на виды наиболее приспособленные к новым условиям с соответствующей экологической валентностью. Смена доминирующих комплексов в сообществах обрастателей при разных типах антропогенного воздействия базировалась как на прямом неблагоприятном воздействии аномальных значений параметров среды на беспозвоночных, так и косвенном влиянии на различные стороны жизнедеятельности. В соответствии с новыми условиями среды преимущественное развитие получали виды, способные в трансформированной среде осуществлять жизненно важные функции — питание, рост, размножение. Основные структурно-таксономические типы сообществ обрастателей — бризозойный, наидидный, нематодный, инсектный и их варианты, выделенные нами при различных типах загрязнения водоемов, могут служить прообразом будущих структур при расширении антропогенного пресса на среду.

Формирование новых типов сообществ обрастателей в зонах антропогенного воздействия сопровождалось изменением их трофической структуры. В большинстве нарушенных биотопов типичные обрастатели-филтра-

торы (губки, мшанки, дрейссена, некоторые виды личинок хирономид), населяющие незагрязненные водоемы, испытывали прямое или опосредованное угнетение. На участках с повышенным содержанием органических веществ различного происхождения (бытовые стоки, вымывание и взмучивание иловых частиц с берегов и дна) беспозвоночные-фильтраторы замещались животными с иным способом добывания пищи — собирателями пищевых частиц, накапливавшихся на субстратах. Это, прежде всего, олигохеты и нематоды, большинство из них растительноядные или детритофаги, но есть и хищники.

Индикатором направления сукцессий при разных типах антропогенного воздействия на водоемы могут служить направление хода продукционно-деструкционных процессов и филогенетический ранг доминирующих групп беспозвоночных в сформированных сообществах. Так, например, при искусственном обогащении водотоков биогенными элементами вначале стимулировалось автотрофное звено, по мере возрастания органической нагрузки значение продуцентов снижалось, усиливалась роль консументов, а затем редуцентов. Упрощение отношений перифитонных сообществ с окружающей средой происходило через метаболический прогресс к его организационной деградации (Абакумов, Тальских, 1985).

В зонах воздействия городских стоков и при закислении водоемов ход сукцессий направлен на формирование примитивных или малочисленных сообществ, состоящих главным образом из представителей круглых и малощетинковых червей, а также наиболее выносливых вторичноводных беспозвоночных. При искусственном увеличении температуры воды путем стимулирования биологических процессов скорость сукцессий была высокой. Процессы созидания и разрушения структур шли вдвое быстрее, чем на природных участках. Результатом первого бурно протекавшего цикла сукцессии в зоне воздействия стоков Костромской тепловой электростанции был биоценоз мшанок — истинных обрастателей, достигших в историческом развитии в связи с сессильностью и колониальностью вершины биологического прогресса. Но после угасания и распада этого сообщества во второй половине вегетационного периода начинался новый цикл сукцессии. На освободившихся субстратах формировалось сообщество типичное для антропогенно нарушенных биотопов. В нем доминировали личинки хирономид, наидиды, нематоды. Для загрязненных зон оказалось типичным усиление роли ило-детритного комплекса — наидид и нематод, что свидетельствует о регрессивных тенденциях в ходе сукцессий, так как преимущественное развитие получали филогенетически менее организованные группы, чем в природных биотопах.

Условия нейтрализации антропогенных нарушений среды обитания экологическими системами водоемов разного типа — озерами, водохранилищами, реками, несмотря на общность реакций беспозвоночных, формирующих специфические техногенные структуры обрастателей, различны. Для естественных экосистем озер и небольших рек в большинстве случаев характерен относительно стабильный уровенный режим, к годовым и межгодовым колебаниям которого вся экосистема хорошо адаптирована. Состояние биоты этих водоемов зависит, главным образом, от типа загрязняющих веществ, соотношения объемов естественных водных масс и поступающих стоков, периодичности полного обновления воды. В связи

с этим наиболее уязвимы к различным антропогенным нарушениям экосистемы малых бессточных озер, подобных озерам Дарвинского заповедника. Крупные водоемы, к которым принадлежит оз. Плещеево, имеют длительную периодичность полного обновления водных масс, немного более 5 лет (Экосистема озера Плещеево, 1989) и поэтому тоже потенциально подвержены опасности загрязнения. Однако даже при современном уровне антропогенного воздействия в озере активно идут процессы самоочищения, чему способствует быстрое разбавление вредных веществ путем перемешивания, аэрации воды под влиянием волнений и течений, а также вселение в озеро моллюска-фильтратора дрейссены.

Высокой степени экологического риска подвержены малые реки, особенно те из них, которые испытывают прямое влияние городских и промышленных стоков. При больших масштабах поступления загрязняющих веществ, превышающих самоочистительный потенциал реки, полностью блокируются процессы обрастания, и зооперифитон практически не развивается. Подобную картину мы наблюдали в р. Черемухе, протекающей по территории г. Рыбинска. Улучшение экологического состояния реки возможно за счет половодья, на санитарную и оздоровительную роль которого указывал П. А. Худяков (1976). При современном уровне промышленного производства, глобальных процессах загрязнения окружающей среды влияние половодья на водоемы уже не столько однозначно. С одной стороны, паводковые воды, несущие взвеси и загрязняющие вещества, могут способствовать разбавлению и снижению токсичности сильно загрязненных вод. С другой стороны, они могут ухудшить экологическое состояние водоемов слабо или почти не подвергающихся прямому антропогенному воздействию.

Иная ситуация характерна для водохранилищ Верхней Волги. В Рыбинском водохранилище, которое характеризуется замедленным водообменом, сменяемость среднего годового объема происходит за 6,2 месяца (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972, с. 28). В жизни водохранилищ чрезвычайно важное значение имеют колебания уровня воды, отрицательные последствия которых для биоты общеизвестны. Резкие колебания уровня режима угнетают богатейшую прибрежную фауну. Отношение беспозвоночных к изменению этого фактора выражается в разного рода реакциях избегания или укрытия, зарывания в грунт и т. д. Период обсыхания может быть длительным и не все беспозвоночные благополучно переживают его, многие погибают. В результате резких колебаний уровня воды в современной структуре зооперифитона волжских водохранилищ, в отличие от водоемов с естественно регулируемым водным режимом, сильно обеднена фауна брюхоногих моллюсков, которые входили в состав обрастаний на первых этапах после создания этих водоемов. Среди моллюсков в обрастаниях на Верхней Волге господствует дрейссена. Ее популяции хорошо адаптированы к жизни в водоемах с нестабильным уровнем режимом. В случае гибели моллюсков на осушаемой зоне, ее поселения вновь восстанавливаются за счет планктонных личинок в массе отрождаемых моллюсками, обитающими в зонах постоянного затопления.

Другие виды моллюсков находятся в менее выгодном положении для сохранения популяций. Жизненная стратегия ряда брюхоногих и мелких двустворчатых моллюсков оказалась тесно связанной с прибрежной зоной, где происходит откладка яиц на твердые субстраты или живорождение. Они не выработали адаптаций к выживанию в условиях длительного осушения и выпали из состава фауны обрастаний прибрежной зоны.

С другой стороны, неестественные колебания уровня воды искусственным путем вызывают периодический переход прибрежной зоны от водных к наземным сукцессиям. Это явление, по всей вероятности, в целом, благоприятно для экологического состояния водоема. При длительном обнажении прибрежные участки подвергаются аэрации и разложению загрязняющих веществ, идут сукцессии наземных сообществ. Дальнейшее заполнение водой этих участков переводит их на новый качественный скачок, вновь активизируются сукцессионные процессы, но уже водных сообществ, происходит периодическое «омоложение» наиболее активной зоны водохранилищ, функционально связанной с открытой акваторией. Такое состояние периодического осушения и обводнения, подобно летованию прудов, хотя и приводит к обеднению фауны, но предотвращает заболачивание мелководий и способствует бурным процессам самоочищения за счет качественно новых сукцессий как водных, так и наземных сообществ.

Основные подходы и критерии оценки состояния водоемов по зооперифитону

Для оценки степени загрязнения водоемов существует довольно много показателей, базирующихся на известных индикаторных системах сапробности Кольквитца и Марссона (Kolkwitz, Marsson, 1909), Пантле и Бука (Pantle, Buck, 1955), Зелинки и Марвана (Zelinka, Marvan, 1961, 1966) и др. До настоящего времени организмы — индикаторы сапробности не потеряли своего значения при мониторинге (Schroever, 1988), но такая информация недостаточна для оценки состояния водоемов при токсическом, «тепловом», радиационном загрязнении, закислении. Так например, для оценки качества воды по зообентосу насчитывалось более 60 методов (Ваканов, 1994; Баканов, 2000), каждый из которых дает ценную информацию о водоеме. Комплексные методы трудоемки, требуют участия специалистов разного профиля.

При любом мониторинге, в первую очередь, необходимы сведения о естественных факторах среды, определяющих ход сукцессионных процессов и его возможные варианты. В связи с этим предложено учитывать два биологически важных климатических фактора: дату вскрытия водоема весной и продолжительность безледного периода (Абакумов и др., 1991), так как нередко «фактор года» доминирует над другими характеристиками среды (Басова, 1985). Указывалось на необходимость акцента на массовые или «ключевые» виды хищников, если они контролируют естественные флуктуации изучаемого сообщества (Christie, 1980). При мониторинге экосистем днепровских водохранилищ наименее изменчивыми оказались климаксные сообщества (Зимбалевская, 1988).

Использование обрастателей в качестве показателей антропогенного загрязнения водоемов дает надежную информацию о состоянии среды. Применение метода искусственных субстратов позволяет получать информацию о формировании сообществ на свободной территории в любом заданном режиме экспозиции, на строго фиксированных участках водоема, сходных по естественным экологическим условиям, но отличающихся уровнем антропогенных нагрузок.

Индикаторами качества воды могут быть живущие в обрастаниях бактерии, водоросли, коловратки (Горидченко и др., 1988), бесцветные жгутиконосцы (Золотарев, 1987), инфузории (Kralik, 1958; Bauer, 1987), личинки поденок, веснянок, ручейников (Dickson et al., 1972), губки, мшанки (Sladecsek, 1980a; 1980b), нематоды (Dafni, 1974) и другие гидробионты, но каждая группа несет специфическую информацию о среде.

Хорошим показателем уровня загрязнения и интенсивности процессов самоочищения служит количественный анализ бактериального перифитона, в частности, интенсивность размножения первоначально осевших бактерий. Подобные данные нельзя получить по бактериопланктону (Пунчохарж, 1983), в то же время определение числа фекальных стрептококков лучше проводить в планктоне (Puncsochaz et al., 1980). Индикаторами состояния среды служат различные структурные комплексы гидробионтов. Так, в днепровских водохранилищах структура сообществ раковинных амёб в перифитоне соответствовала уровням трофности, в частности в дистрофирующихся участках преобладали арцеллы (Дехтяр, 1989; Дехтяр и др., 1988), в волжских водохранилищах в зоне сброса бытовых стоков в массе развивались олигохеты из семейства Naididae (Скальская, 1990).

Несмотря на высокую чувствительность перифитонных организмов к загрязнению среды, не все характеристики перифитона могут быть индикаторами состояния водоемов. Для этих целей подчеркивалась необходимость исследования структурных и функциональных взаимосвязей (Rodgers et al., 1979), но в условиях стресса наиболее устойчивыми были именно функциональные характеристики (Odum, 1985). При токсическом загрязнении Татарбунарской оросительной системы структура зоообрастателей оказалась более чувствительной по сравнению с БПК₅ (Шевцова, 1988). О необоснованности использования при мониторинге биомассы водорослевых обрастаний упоминается в одной из работ (Backhaus, 1969) в связи с тем, что она может быть одинаково высокой в чистой и в загрязненной воде. Некоторые водоросли перифитона толерантны к загрязнению воды металлами (Hans et al., 1988) и поэтому не могут быть использованы как индикаторные организмы. Высокие требования к экологическим индикаторам выдвинули Кернс и МакКормик (Cairns, McCormick, 1992): они должны быть биологически и социально удобными, чувствительными к антропогенным стрессам, иметь низкую естественную изменчивость, удобными для оценки ряда воздействий и в то же время быть специфическими к отдельным его видам, хорошо измеримыми, интерпретируемыми, обладать постоянством в пространстве и времени, не содержать излишней информации и т. д. Возможно, такие виды будут найдены.

Учитывая достоинства и недостатки использования перифитона при мониторинге, продолжается разработка методических приемов сбора

материалов и критериев оценки характера и уровня антропогенного воздействия на водоемы. Они весьма разнообразны и часто зависят от типа водоема и особенностей его фауны и применимы к конкретным водоемам. Универсальных методов пока не существует. Для водотоков 1—3 порядка, находящихся в состоянии деградации, хорошие результаты показал мультиметрический индекс, который объединял 3 класса измерений — таксономическое богатство, число таксонов поденок, веснянок, ручейников; баланс сообщества, т. е. проценты танитарзин, поденок, ручейников; таксономический индекс сходства и др. (Paller et al., 1997).

При сборе материалов с помощью метода искусственных субстратов необходимо соблюдать ряд общих требований: 1) искусственные субстраты должны изготавливаться из нейтральных, качественно однородных материалов, одинаковой площади и ориентации в пространстве; 2) выбор станций производится на максимально идентичных по естественным параметрам среды и отличающихся лишь уровнем антропогенного воздействия; 3) сроки установки субстратов в водоеме, длительность экспозиции, периодичность отбора проб должны быть одинаковыми для всех станций. Конкретные сроки проведения работ планируются в зависимости от особенностей биологии тех групп гидробионтов, которые исследуются; 4) обеспечение репрезентативности выборок. Полученные материалы подвергаются в дальнейшем разнообразным стандартным и дополнительным приемам обработки и анализа. В случае использования качественных сборов перифитона, пробы собираются примерно с равной площади и обрабатываются полностью. Обилие беспозвоночных выражается в процентах.

Чувствительность различных видов и групп беспозвоночных перифитона к антропогенным нагрузкам различна, но ответная реакция большинства из них сводится к нарушению физиологических и поведенческих реакций, подавлению репродуктивного потенциала, разрушению структур сообществ, свойственных данному биотопу. Глубина, направление перестройки структуры сообществ зависят от типа и силы антропогенного воздействия на водоемы.

Итоги наших многолетних исследований структуры зооперифитона Рыбинского, Горьковского водохранилищ, озер Дарвинского заповедника, находящихся под влиянием городских стоков, «теплового» загрязнения и закисления позволили предложить несколько критериев оценки состояния водоемов при разных типах загрязнения (Скальская, 1994; Skalskaya, 1993). Они показали неплохие результаты при мониторинге на водохранилищах, озерах и реках.

Первый критерий. Видовое разнообразие и количественная характеристика зооперифитона. Для оценки видового разнообразия рекомендуем индекс Кабэ (Cube, 1981). В зонах токсического воздействия и при закислении озер его значение оказывалось в 2—3, а численность и биомасса в 4—5 раз ниже, чем на контрольных участках. На акватории распространения теплых вод электростанций, в условиях повышенного динамизма водных масс на водосбросе, при отсутствии летальных значений температур, наоборот, индекс видового разнообразия в 2 раза, а численность и биомасса иногда в десятки раз были выше, чем на природных участках (Скальская, 1989). Видовое разнообразие сообществ обрастателей характеризует представленность

беспозвоночных на уровне видов. Этой характеристики оказалось недостаточно для оценки разнообразия сообществ в зонах промбытовых стоков, где отсутствовали многие группы беспозвоночных при сохранении высокого разнообразия видов за счет почти одного семейства малощетинковых червей — наидид. В связи с этим нами предложено оценивать разнообразие сообществ на более высоком таксономическом уровне, чем видовое. В зооперифитоне водоемов Верхней Волги нами было выделено 11 основных групп обрастателей разных систематических категорий (Скальская, 1998). Такой подход к оценке разнообразия сообществ дает более полную информацию о состоянии водной среды. К примеру, в водотоках Юкона (Канада), загрязненных сточными водами золотых приисков, наиболее чувствительным критерием загрязнения оказалось количество семейств макробеспозвоночных (Bailey, 1999).

Второй критерий. Структурно-таксономические типы зооперифитона. Тип структуры получает название по доминирующим по численности и биомассе видам и группам беспозвоночных. Для большинства природных биотопов волжских водохранилищ характерен хирономидно-дрейсеновый в сочетании с бризойно-спонгиевым типом, в котором более 50% численности создают унитарные организмы (дрейссена, личинки хирономид) и до 90 и более процентов биомассы — дрейсена, губки, мшанки. На локальных биотопах возможен бризойно-спонгиевый тип (доминировали мшанки и губки). В условиях «теплого» загрязнения массового развития достигали разные виды мшанок. При двуциклическом характере сукцессий сообщество первого цикла имело бризойный тип, второго — хирономидно-наидидно-нематодный.

Участкам с большим содержанием взвесей легкоусвояемого органического вещества свойствен наидидный тип, в котором высокой численности достигали чаще всего олигохеты сем. Naididae. Нематодный тип (до 70% численности приходилось на нематод) свидетельствовал о крайней деградации сообществ зооперифитона под влиянием токсических стоков. Инсектный (или инсектно-нематодный) тип включает в основном личинок насекомых — хирономид, мокрецов, ручейников и нематод. Характерен для водоемов с низкими значениями pH.

Третий критерий. Трофическая структура зооценозов перифитона. На незагрязненных участках водоемов основные обрастатели по способу питания — фильтраторы. Под влиянием антропогенных стоков увеличивалось содержание разного рода взвесей в толще воды и на субстратах или ухудшались условия питания для этих беспозвоночных, что приводило к угнетению фильтраторов и усилению роли ило-детритного комплекса — олигохет, нематод, способ добывания пищи у которых иной — собирание пищевых частиц на субстратах.

Четвертый критерий. Эколого-биотопический анализ. Учет групп первичноводных и вторичноводных беспозвоночных с использованием сведений по экологии доминирующих видов. Этот критерий особенно показателен для зон токсического загрязнения, а также при закислении водоемов, где наблюдалось выпадение многих первичноводных беспозвоночных (моллюсков, ракообразных, гидр, олигохет и т. д.), кроме нематод, обладающих толстой многослойной кутикулой, а также животных с высокими анабиоти-

ческими возможностями. Преимущественное развитие получали личинки насекомых. В токсической зоне могли развиваться личинки хирономид, хотя вероятность завершения полного метаморфоза у них невелика. В озерах с низкими значениями pH наряду с видами хирономид, характерными для заболоченных водоемов, преобладали личинки мокрецов, ручейников, в меньшей мере поденок, стрекоз.

Пятый критерий. Популяционный анализ. Единицей сравнительной экологии служит жизненная схема видов, поэтому целесообразно при мониторинге использовать особенности хода биологических циклов гидробионтов и основные характеристики популяций доминирующих видов — плотность, смертность, возрастной, размерный состав. Кроме того, обращается внимание на «здоровье» особей — наличие аберраций в строении органов, присутствие на поверхности тела гидробионтов различных эпибионтов. Все эти характеристики дают дополнительную ценную информацию о состоянии водной среды и тех нарушениях, которые вызваны загрязнениями.

На основании этих критериев по степени и характеру загрязнений нами было выделено три основных уровня качества водной среды (Скальская, 1998): первый уровень — экологическое благополучие. Станции характеризовались высоким таксономическим разнообразием зооперифитона. Кроме обычных групп организмов — личинок хирономид, дрейссены, олигохет, присутствовали и чувствительные к загрязнению беспозвоночные — губки, гидры, личинки ручейников, поденок и другие беспозвоночные. Наблюдался высокий темп роста дрейссены, на ее раковинах эпибионты отсутствовали. Преобладали беспозвоночные с фильтрационным типом питания. Второй уровень — удовлетворительное экологическое состояние. Развивались основные группы беспозвоночных, свойственные большинству биотопов водоема. Таксономическое разнообразие сообществ снижалось, оксифильные виды отсутствовали. Основной структурно-таксономический тип сообщества — хирономидно-дрейссенный. Темп роста моллюсков снижался, на их раковинах могли поселиться эпибионты. Тип питания доминирующих гидробионтов — фильтрационный. Третий уровень — неудовлетворительное экологическое состояние. Он, в свою очередь, по характеру и силе антропогенного воздействия разделялся на ряд типов. Тип А — сильное токсическое загрязнение: беспозвоночные в перифитоне не развивались или же присутствовали только устойчивые к антропогенным нагрузкам группы, главным образом нематоды, формируя специфический, не свойственный природным биотопам, нематодный тип сообщества. В зависимости от состава загрязняющих веществ нематодам могли сопутствовать олигохеты или личинки хирономид. По типу питания беспозвоночные относились в основном к хищникам и собирателям пищевых частиц на субстратах. Тип Б — высокая нагрузка на водоем легкоусвояемыми органическими веществами. Зооперифитон характеризовался обилием олигохет, доля которых в сообществе могла достигать 90% и более. Основной тип питания сходен с предыдущим. Животные-фильтраторы практически отсутствовали. Тип В — умеренное токсическое загрязнение. Разнообразие сообществ невысокое. Чаще всего доминировали личинки хирономид на разных стадиях развития, встречались погибшие куколки с полуразложившимися передними сегментами. Могли присутствовать олигохеты, эврибионтный байкаль-

ский бокоплав и другие беспозвоночные, у которых наблюдались элементы нарушения биологических циклов.

На основании такого анализа делалось заключение об экологическом состоянии водоемов на исследованных участках.

Уровни загрязнений водоемов Верхней Волги по состоянию зооперифитона

Исследование зооперифитона Верхней Волги в 90-х годах показало тесную связь экологического состояния водоемов с важнейшими климатическими факторами — температурным, уровнем режимом, характером поверхностного стока, от которых в целом зависит степень разбавления вредных веществ, активность биологических циклов беспозвоночных и в конечном итоге интенсивность процессов самоочищения (Скальская, 1985, 1993, 1998). Ход естественных биологических процессов в водохранилищах находится под влиянием стоков крупных промышленных городов — Тверь, Череповец, Рыбинск, Ярославль, Тутаев, Кострома.

В связи с ежегодными изменениями абиотических характеристик среды, экологическая ситуация в регионе соответственно была нестабильной. В 1992 г. вегетационный период оказался маловодным. В августе уровень воды в Рыбинском водохранилище был значительно ниже НПУ (рис. 30).

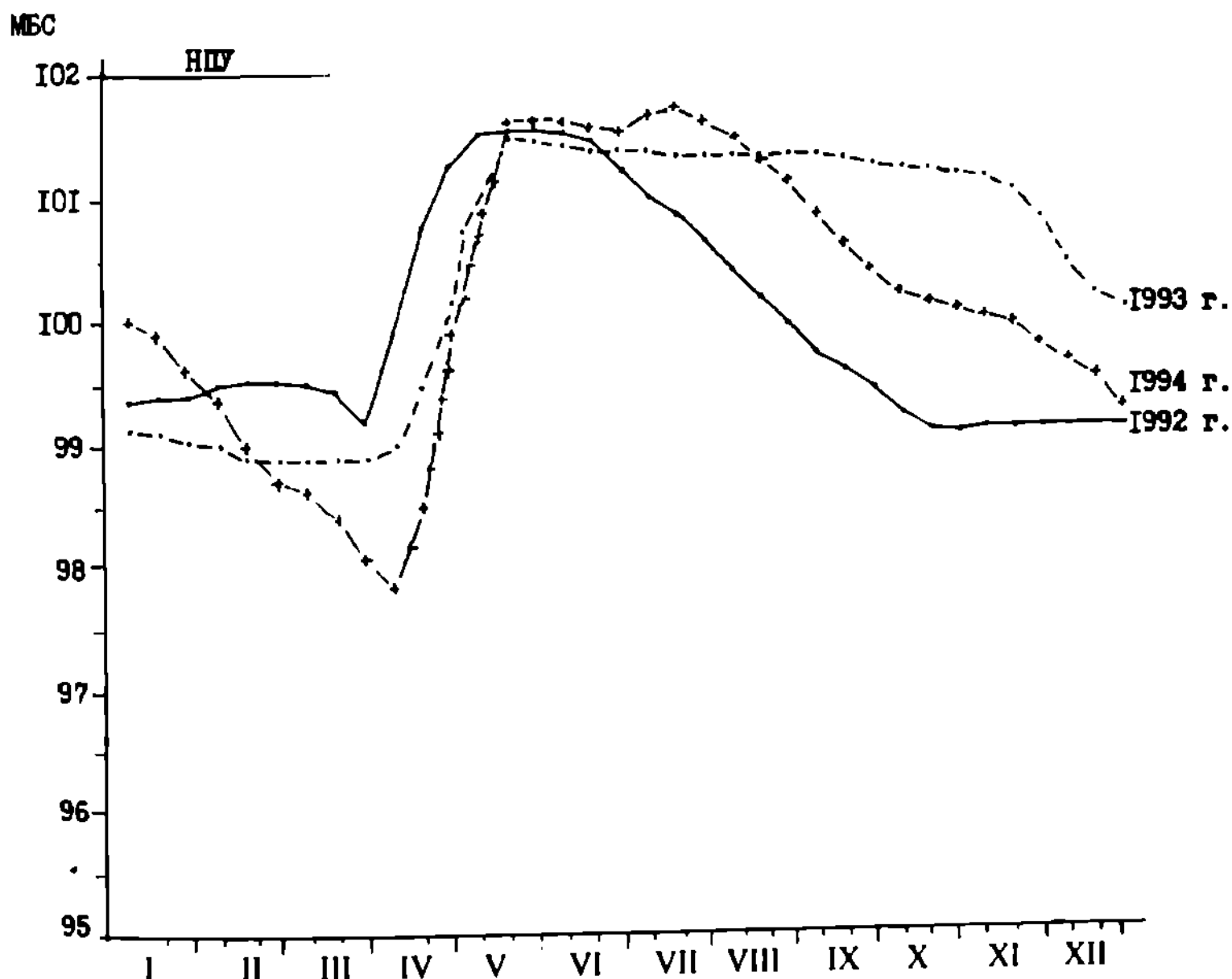


Рис. 30. Уровни воды в Рыбинском водохранилище в 1992—1994 гг.

**Критерии и уровни загрязнений некоторых участков Рыбинского и Горьковского водохранилищ по зооперифитону
(август 1992 г.)**

Станции	Критерии							Уровни загрязнений
	1		2	3	4	5		
	число видов	число групп						
Глебово	26	10	полимиксный (дрейс-сена, личинки хирономид и др.)	фильтраторы	преобладают первичноводные животные	нарушений жиз- ненных циклов не отмечено	I уровень (эко- логическое благополучие)	
Рыбинская ГЭС	15	8	полимиксный (дрейс-сена, гидры, лич. хи-рономид, ракообраз-ные)	фильтраторы + хищники + собира-тели	»	»	»	
Переборы	19	8	полимиксный (лич. хирономид, дрейссе-на, олигохеты)	фильтраторы + со-биратели	»	»	»	
Горводозабор г. Ры-бинска	15	6	полимиксный (лич. ручейников, хироно-мид, олигохеты, гид-ры)	хищники + фильт-раторы + собира-те-ли	»	»	»	
Нижне ГОС г. Ры-бинска	4	3	олигомиксный (оли-гохеты)	собиратели	»	»	III уровень, тип Б (органи- ческое загряз- нение)	
Р. Черемуха	0	0	0	0	0	0	III уровень, тип А (сильное токсическое за- грязнение)	

Характер прогрева был близок к средне-многолетним характеристикам. Из 6 обследованных станций Рыбинского и речного участка Горьковского водохранилища вода оказалась токсичной только в р. Черемухе (табл. 62). Процессы обрастания здесь полностью были блокированы. Загрязненными оказались участки ниже очистных сооружений г. Рыбинска, в зооперифитоне в большом количестве развивались олигохеты, их относительное обилие составляло 90%, что служило показателем повышенного содержания легкоусвояемых органических веществ. Остальные станции характеризовались высоким разнообразием беспозвоночных, присутствием оксифильных видов, высоким темпом роста сеголетков дрейссены. В районе Глебово размерный диапазон моллюсков составлял от 0,4 до 7,8 мм, их средний размер равен 4,3 мм. Эти величины сопоставимы с таковыми для наименее загрязненных участков Волжского плеса, которые зарегистрированы в 70—80-х годах с аналогичными климатическими характеристиками вегетационного сезона (Скальская, 1985). В районе горводозабора г. Рыбинска обнаружены типичные реофилы — личинки ручейников *Hydropsyche ornatula*, которые доминировали в обрастаниях. При наличии необходимых субстратов (каменей, галечников, коряг и т. д.) они могут обитать по всему профилю русла реки. До зарегулирования и загрязнения Волги этот вид был обычным и массовым компонентом донных и перифитонных сообществ.

Экологическая обстановка резко изменилась в 1993 г. В отличие от предыдущего года вегетационный период оказался холодным, дождливым, с высоким уровнем воды. За лето выпало более 400 мм осадков. Усиление поверхностного стока способствовало ухудшению экологической ситуации в регионе. Отмечалось превышение ХПК и БПК, загрязнение вод нефтепродуктами и фенольными соединениями (Флеров и др., 1996). В сентябре наблюдалось ухудшение качества воды на ряде ранее благополучных станций — Глебово, Переборы, горводозабор г. Рыбинска (табл. 63). Однако высокий уровень воды способствовал разбавлению сильно загрязненных вод р. Черемухи, в результате чего здесь зарегистрирован разнообразный, хотя и необильный зооценоз, т. е. река была загрязнена, но не столь сильно, как в предыдущем году. Можно, очевидно, полагать, что поверхностный сток оказался чище, чем вода в реке, но грязнее, чем на тех станциях, где ее качество ухудшилось.

В 1994 г. отмечалось снижение уровней загрязнения в регионе, чему в немалой степени способствовали климатические факторы, которые стимулировали процессы самоочищения. Осень 1993 года была теплой и продолжительной, что положительно сказалось на состоянии популяций гидробионтов, в том числе и дрейссены. Летом она активно размножалась и в перифитоне ряда станций заняла доминирующее положение. В районе г. Мышкина, Перебор, водозабора Кабельного завода (г. Рыбинск), устье р. Которосли (г. Ярославль) и других станций на ее долю приходилось от 29,4 до 99,2% численности. Своеобразие условий среды на каждой станции сказывалось на состоянии сеголетков моллюсков. Так, например, на ст. Переборы в перифитоне доминировали сеголетки дрейссены размером от 0,5 до 3,2 мм при средней величине 1,2 мм, раковины моллюсков были покрыты инфузориями.

Критерии и уровни загрязнений водоемов Верхней Волги по зооперифитону (сентябрь 1993 г.)

Станции	Критерии								Уровни загрязнений
	1		2	3	4	5			
	число видов	число групп	структурно-таксономические типы	трофическая структура	эколого-биотопический анализ	популяционный анализ			
1	2	3	4	5	6	7	8		
Прилуки	1	1	Личинки хирономид	Собиратели	Преобладают вторичноводные беспозвоночные	Присутствуют только личинки I и II возраста		III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)	
Мышкин	5	1	»	»	»	Преобладают личинки I и II возраста		»	
Глебово	4	2	»	»	»	»		»	
Переборы	4	2	Личинки хирономид + олигохеты	»	»	»		»	
Р. Черемуха	27	6	Личинки хирономид + олигохеты + нематоды	»	Преобладают вторичноводные и первичноводные беспозвоночные, присутствуют полисапробные виды	Нарушений жизненных циклов не отмечено		»	
Водозабор завода «Рыбинские моторы»	4	2	Личинки хирономид	»	»	»		»	

1	2	3	4	5	6	7	8
Горводозабор г. Рыбинска	4	2	Личинки хирономид	Собиратели	Преобладают вторичноводные и первичноводные беспозвоночные, присутствуют полисапробные виды	Нарушений жизненных циклов не отмечено	III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)
Нижне ГОС г. Рыбинска	4	3	Единичные экземпляры беспозвоночных	»	»	»	III уровень, тип А (сильное токсическое загрязнение)
Тутаев	5	4	Личинки хирономид + гидры + олигохеты	Собиратели + хищники	Преобладают вторичноводные и первичноводные беспозвоночные	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	II уровень (удовлетворительное состояние)
Водозабор завода «Резинотехники»	2	2	Единичные экземпляры беспозвоночных	—	—	—	III уровень, тип А (сильное токсическое загрязнение)
Северный водозабор г. Ярославля	7	3	Личинки хирономид + олигохеты + личинки ручейников	Собиратели + хищники	Преобладают первичноводные и вторичноводные животные	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	II уровень (удовлетворительное состояние)
Нижне ГОС г. Ярославля	3	2	Личинки хирономид + олигохеты	Собиратели	»	Преобладают личинки хирономид I и II возраста	III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)
Красный Профинтерн	5	3	Личинки хирономид + олигохеты + личинки ручейников	Собиратели + хищники	»	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	II уровень (удовлетворительное состояние)

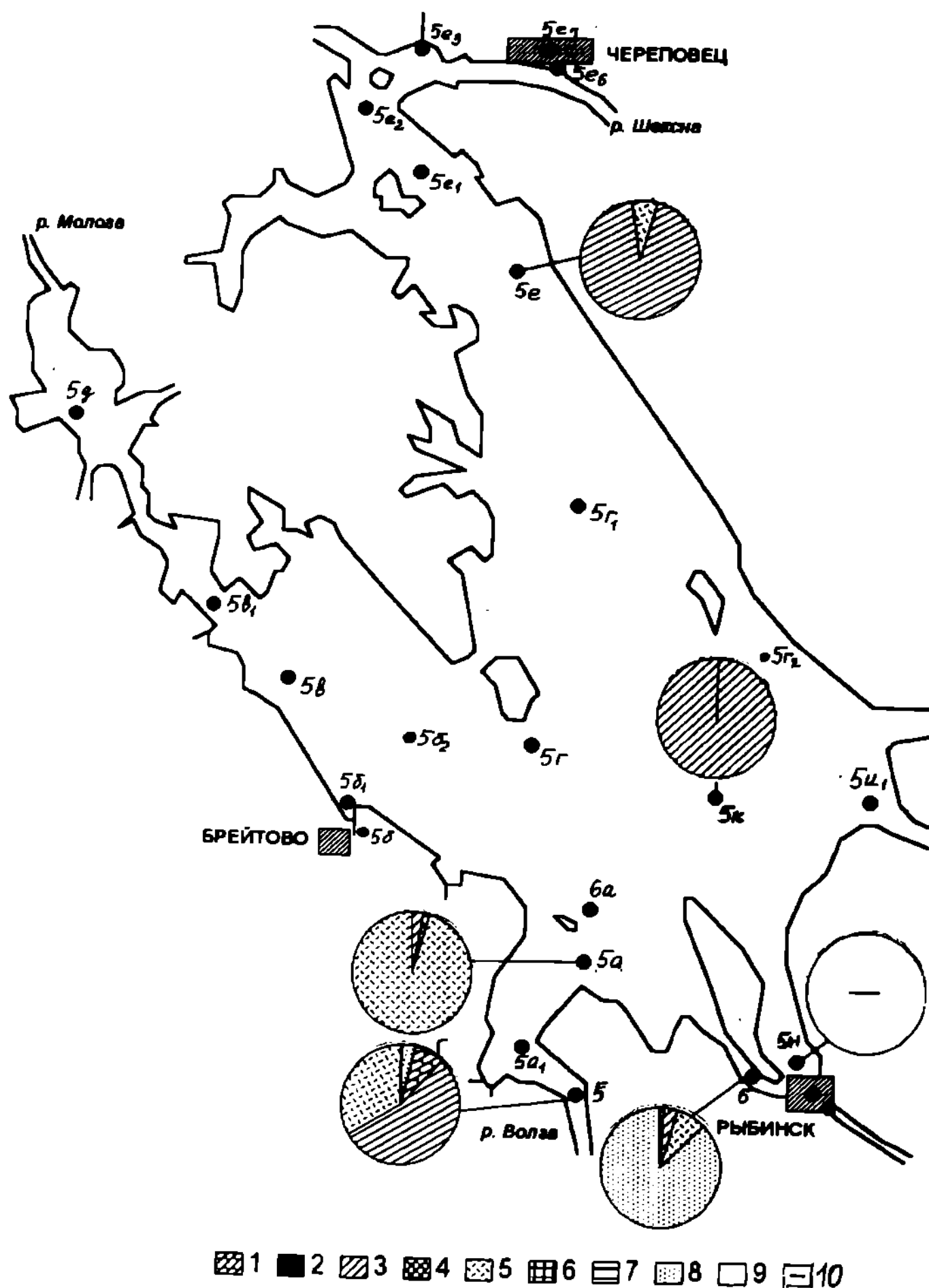


Рис. 31а. Структура зооперифитона на судоходных буях в Рыбинском водохранилище в августе 1994 г. (Процентное соотношение числа беспозвоночных в пробах, без учета колониальных животных. Присутствие в пробах губок и мшанок обозначено сверху циклограмм: Г — губки, М — мшанки. Другие обозначения: 1 — гидры, 2 — нематоды, 3 — олигохеты, 4 — ракообразные, 5 — личинки хирономид, 6 — личинки поденок, 7 — личинки ручейников, 8 — моллюски, 9 — прочие). Номера и названия станций: ст. 5 — Глебово, ст. 5н — Рыбинская ГЭС, ст. 5е3 — р. Кошта, ст. 5е1 — Любец, ст. 5е2 — Торов, ст. 5е — Мякса, ст. 5е6 — р. Ягорба, ст. 5е7 — р. Серовка, ст. 5а1 — Коприно, ст. 5а — Югские ворота, ст. 5г — Центральный мыс, ст. 5г1 — Средний Двор, ст. 5д — Весьегонск, ст. 5б — р. Сить, ст. 5в — Первомайка, ст. 5г2 — Измайлово, ст. 5к — Всехсвятское, ст. 5и1 — р. Ухра, ст. 5в1 — Противье, ст. 5б1 — Брейтово (прибрежье), ст. 5б2 — 3 км напротив Брейтово, ст. 6 — Переборы, ст. 6а — Молога-1

Развитие эпибионтов на теле крупных беспозвоночных служит показателем наличия загрязнения, но не столь сильного, чтобы привести к гибели моллюсков или самих поселенцев. В районе г. Мышкина моллюски находились в более благоприятных условиях. Эпибионты на раковинах отсутствовали. Размеры моллюсков составляли от 0,7 до 5,5 мм, в среднем — 2,9 мм, т. е. они были более чем в два раза крупнее чем у Перебор. Из обследованных станций наиболее загрязненными оказались участки в районе Рыбинской ГЭС (ст. 5н), р. Солоница (ст. 19а), где беспозвоночные в перифитоне отсутствовали (рис. 31). В меньшей мере была загрязнена р. Волга в центре г. Ярославля, а также ряд станций, где в зооперифитоне присутствовали моллюски, губки, личинки ручейников, гидры.

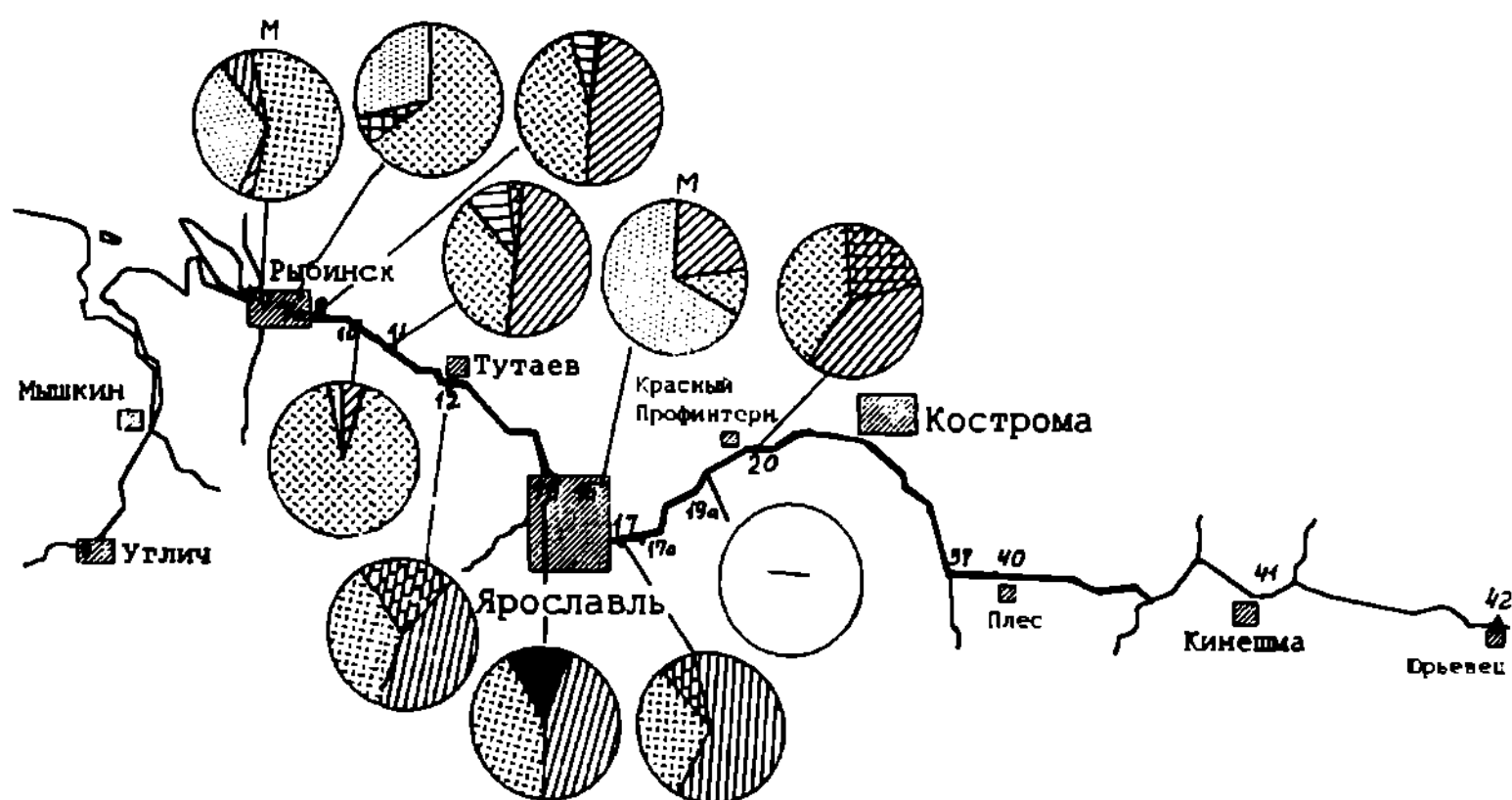


Рис. 31б. Структура зооперифитона на судоходных буях в речном участке Горьковского водохранилища в августе 1994 г. Номера и названия станций: 7 — водозабор Рыбинского моторного завода, 7а — Кабельный завод г. Рыбинска, 8 — Горводозабор г. Рыбинска, 8а — р. Черемуха, 10 — ниже ГОС г. Рыбинска, 11 — Песочное, 12 — Тутаев, 15 — Центральный водозабор г. Ярославля, 16 — устье р. Которосли, ст. 17 — ниже ГОС г. Ярославля, 19а — р. Солоница, 20 — Красный Профинтерн, 36 — выше устья р. Норы, ст. 37а — Костромская ГРЭС, 40 — выше Плеса, 41 — ниже Кинешмы, 42 — Юрьевец. Остальные обозначения те же, что и на рис. 31а

Особенностью вегетационного сезона 1995 г. был низкий уровень воды и незначительное количество осадков. При таком сочетании климатических факторов вновь обострилась экологическая ситуация на ранее загрязненных станциях. В р. Черемухе процессы обрастания были полностью подавлены, зооперифитон не развивался. Аналогичная ситуация отмечалась в Рыбинском водохранилище в районе Всехсвятского, Брейтова, Перебор (рис. 32). Типичные для загрязненных участков нематодный и олигохетный типы структуры зооперифитона отмечены в реках Серовка, Ягорба. Влияние загрязняющих веществ прослеживалось и в районе Любца.

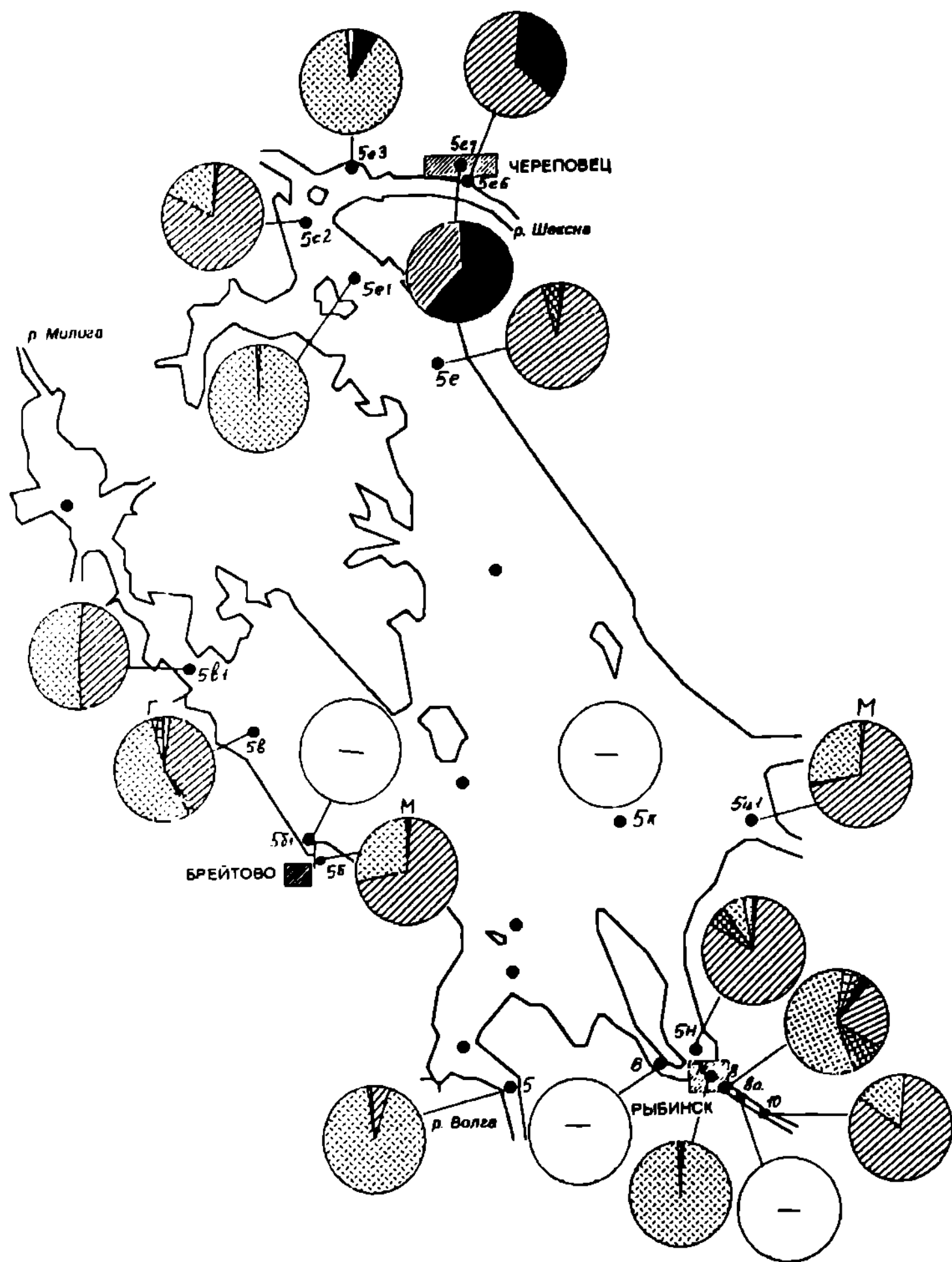


Рис. 32. Структура зооперифитона на судоходных буях в Рыбинском водохранилище и речном участке Горьковского водохранилища в июле 1995 г. Обозначения те же, что и на рис. 31 а, б

Здесь развивались только личинки хирономид, среди которых преобладали *Cricotopus intersectus* всех возрастных групп от личинок I возраста до куколок, но среди последних отмечено значительное число мертвых полуразложившихся особей. В районе Мяксы, Рыбинской ГЭС зооперифитон был разнообразным, но преобладали олигохеты, что позволяет констатировать наличие повышенного содержания органических веществ на этих станциях.

Благополучная экологическая обстановка отмечалась в реках Ухра, Сить, в районе Первомайки. Зооперифитон здесь состоял как из широко распространенных, так и чувствительных к загрязнению видов беспозвоночных. Высокого развития достигали мшанки *Paludicella articulata*, в меньшей мере — *Cristatella mucedo*, *Plumatella emarginata*. Встречались губки, личинки хирономид, поденок, рачки *Sida crystallina*.

В 1996 г. вегетационный период характеризовался аномально низким уровнем воды, как результат очень низкого паводка и сработки воды через Рыбинскую ГЭС. По состоянию зооперифитона сильно загрязненными оказались станции в центре Рыбинского водохранилища — ст. Всехсвятское и Средний Двор (табл. 64). Беспозвоночные здесь не развивались. Загрязнение органическими веществами зарегистрировано на ст. Брейтово, где в массе развивались олигохеты *Nais barbata*, которые составляли 89% численности. На речном участке Горьковского водохранилища по-прежнему сильно загрязненной оказалась р. Черемуха и участок в районе Кабельного завода. Здесь найдены всего лишь единичные экземпляры беспозвоночных. Однако на северных участках Рыбинского водохранилища некоторое улучшение экологической обстановки наблюдалось в реках Ягорба и Кошта.

В первой из них наряду с доминирующей группой обрастателей — олигохетами, появились хирономиды, причем преобладающее развитие получили личинки *Orthocladius obtexens* Br., ранее не встречавшиеся в перифитоне водохранилищ. Впервые отдельные экземпляры личинок этого вида найдены в 1995 г. в районе Любца и р. Согоже. В р. Коште обнаружены живые колонии мшанок р. *Plumatella*, а также единичные экземпляры олигохет, длительное время здесь отсутствовавшие. Возможно, улучшение состояния этих рек было связано с меньшим антропогенным прессом на среду. Как и в предыдущие годы благополучная экологическая ситуация отмечалась в районе Первомайки и р. Ухре, где зооценозы оказались разнообразными и обильными.

В начале августа 1997 г. исследования зооперифитона Верхней Волги проводилось в основном на русловых станциях, ряд участков зон прямого антропогенного воздействия не изучался. Экологическая обстановка в регионе значительно улучшилась, чему в немалой степени способствовали особенности климатических условий. Лето было теплым с небольшим количеством осадков. После двух предыдущих маловодных лет уровень воды был высоким, в августе он всего лишь на 1 м оказался ниже НПУ. Высокий уровень воды при низком поверхностном стоке поддерживался ограничением объемов сбросов через агрегаты Рыбинской ГРЭС. На ранее высохших участках активизировались сукцессионные процессы. Это способствовало улучшению в целом экологического состояния водоемов.

На станциях различных плесов Иваньковского водохранилища с прозрачностью воды 110—130 см структура зооперифитона характеризовалась высоким разнообразием групп и видов. В районе Липни зооценоз имел дрейссеново-хирономидный тип, в котором 76,8% численности беспозвоночных приходилось на моллюсков *Dreissena polymorpha* и хирономид, среди последних доминировали широко распространенные в верховолжских водохранилищах личинки *Cricotopus intersectus*. Сеголетки дрейссены были представлены разноразмерными особями от 0,7 до 4,5 мм при среднем значении 2,6 мм.

Критерии и уровни загрязнений водоемов Верхней Волги по зооперифитону (июль 1996 г.)

Станции	Критерии							Уровни загрязнений
	1		2	3	4	5		
	число видов	число групп						
р. Ухра	13	5	Гидры + личинки хирономид + личинки поденок	Собиратели + хищники	Преобладают первичноводные и вторичноводные животные	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	I уровень (экологическое благополучие)	
Первомайка	15	6	Личинки хирономид + олигохеты + губки	Собиратели + фильтраторы	»	»	»	
Брейтово	3	3	Олигохеты	Собиратели	Преобладают первичноводные животные	»	III уровень, тип Б (органическое загрязнение)	
р. Серовка	4	2	Олигохеты + нематоды (в большом количестве)	Собиратели	»	»	III уровень, тип А (сильное токсическое загрязнение)	
р. Ягорба	7	3	Олигохеты	»	»	»	III уровень, тип Б (органическое загрязнение)	
р. Кошта	5	3	Личинки хирономид + мшанки	Собиратели	Преобладают вторичноводные животные	»	III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)	
Торово	3	2	Личинки хирономид	»	»	»	»	
Любец	5	1	»	»	»	Преобладают личинки I возраста	»	

Станции	Критерии							Уровни загрязнений
	1		2	3	4	5		
	число видов	число групп	структурно-таксономические типы	трофическая структура	эколого-биотопический анализ	популяционный анализ		
Макса	7	3	Личинки хирономид	Собиратели	Преобладают вторичноводные водные	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)	
Средний Двор	0	0	0	0	0	0	III уровень, тип А (сильное токсическое загрязнение)	
Всехсвятское	0	0	0	0	0	0	»	
Переборы	6	3	Олигохеты	Собиратели	Преобладают первичноводные водные	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	III уровень, тип Б (органическое загрязнение)	
Югские ворота	9	4	Личинки хирономид + олигохеты	»	Преобладают первичноводные и вторичноводные водные	»	III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)	
Глебово	7	4	Личинки хирономид + дрейссена	Собиратели + фильтраторы	»	»	II уровень (удовлетворительное состояние)	
р. Черемуха	4	3	Единичные экземпляры животных	0	0	0	III уровень, тип А (сильное токсическое загрязнение)	
Кабельный завод г. Рыбинск	5	2	»	0	0	0	»	
Горводозабор г. Рыбинска	3	2	Личинки хирономид	Собиратели	Преобладают вторичноводные водные	Нарушений жизненных циклов животных не отмечено	III уровень, тип В (умеренное токсическое загрязнение)	

Богат и разнообразен был зооперифитон ст. Корчева. Здесь изобиловали все основные группы обрастателей — дрейссена, губки, мшанки, личинки хирономид, олигохеты, гидры. Ядром сообщества оказалась дрейссена. Наблюдалось активное заселение субстратов ее личинками и высокий темп роста моллюсков. В период наблюдений сеголетки имели размеры от 0,5 до 5,9 мм при средней величине 3,0 мм — максимальной для исследованного региона.

На станциях Юрьевское и Дубна высокой плотности колоний достигали губки *Spongilla fragilis* и мшанки — *Hyalinella punctata*, *Paludicella articulata*. Среди хирономид доминировали личинки *Cricotopus intersectus*. Эти участки могут быть охарактеризованы как экологически благополучные.

Иная картина наблюдалась в Шошинском плесе на ст. Безбородово. В мелководном, сильно зарастающем, с обильным цветением и низкой прозрачностью воды (50 см) заливе перифитон развивался слабо. В таких условиях подавлялось развитие беспозвоночных фильтраторов — губок, мшанок, дрейссены. В основном здесь обитали личинки хирономид с обычным доминантом для этого водоема. Этот залив служит поставщиком естественной органики в водохранилище.

В Угличском водохранилище почти на всех исследованных станциях присутствовали губки и мшанки. На станциях Кимры, в устье Нерли, Калязин, Прилуки зооперифитон был богат и разнообразен. Среди мшанок на ст. Кимры преобладали *Plumatella emarginata* и *Paludicella articulata*, у Калязина — *Plumatella emarginata* и *P. fungosa* в меньшей степени развивались *Paludicella articulata* и *Plumatella repens*. На ст. Прилуки доминировали губки *Spongilla fragilis* и мшанки *Plumatella emarginata*.

Своеобразие зооперифитона ст. Мышкин заключалось в обильном развитии рачков *Sida crystallina*. Они составляли 57,2% численности и имели размеры от 0,6 до 2,5 мм. Рачки находились в активной фазе жизненного цикла с высокой долей яйценосных самок. В большом количестве поселялась дрейссена, личинки хирономид. Сеголетки представлены разноразмерными особями от 0,1 до 3,2 мм при средней величине 1,5 мм. По состоянию зооценозов эти участки водохранилища правомерно классифицировать как экологически благополучные.

Загрязненным оказался верхний бьеф Угличской ГЭС. Несмотря на высокую прозрачность воды 130 см беспозвоночные-фильтраторы имели очень низкую плотность, дрейссена отсутствовала. На 97,9% численности зооперифитон состоял из личинок хирономид с преобладающим видом *Cricotopus intersectus*.

Значительно улучшилось экологическое состояние Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (рис. 33а) В районе ст. Торова в обрастаниях расширился видовой состав личинок хирономид. Здесь обитали личинки *Cricotopus intersectus*, *Orthocladius obtexens*, *Endochironomus albipennis*. Судя по наличию личинок разных возрастных групп у первых двух видов метаморфоз завершался вылетом имаго.

Однако у наиболее чувствительного к загрязнению вида *Endochironomus albipennis*, долгое время здесь не развивавшегося, присутствовали только молодые личинки I и II возраста, в дальнейшем метаморфоз, вероятно, прерывался. Впервые за долгие годы наблюдений здесь появились мшанки, но они находились в угнетенном состоянии.

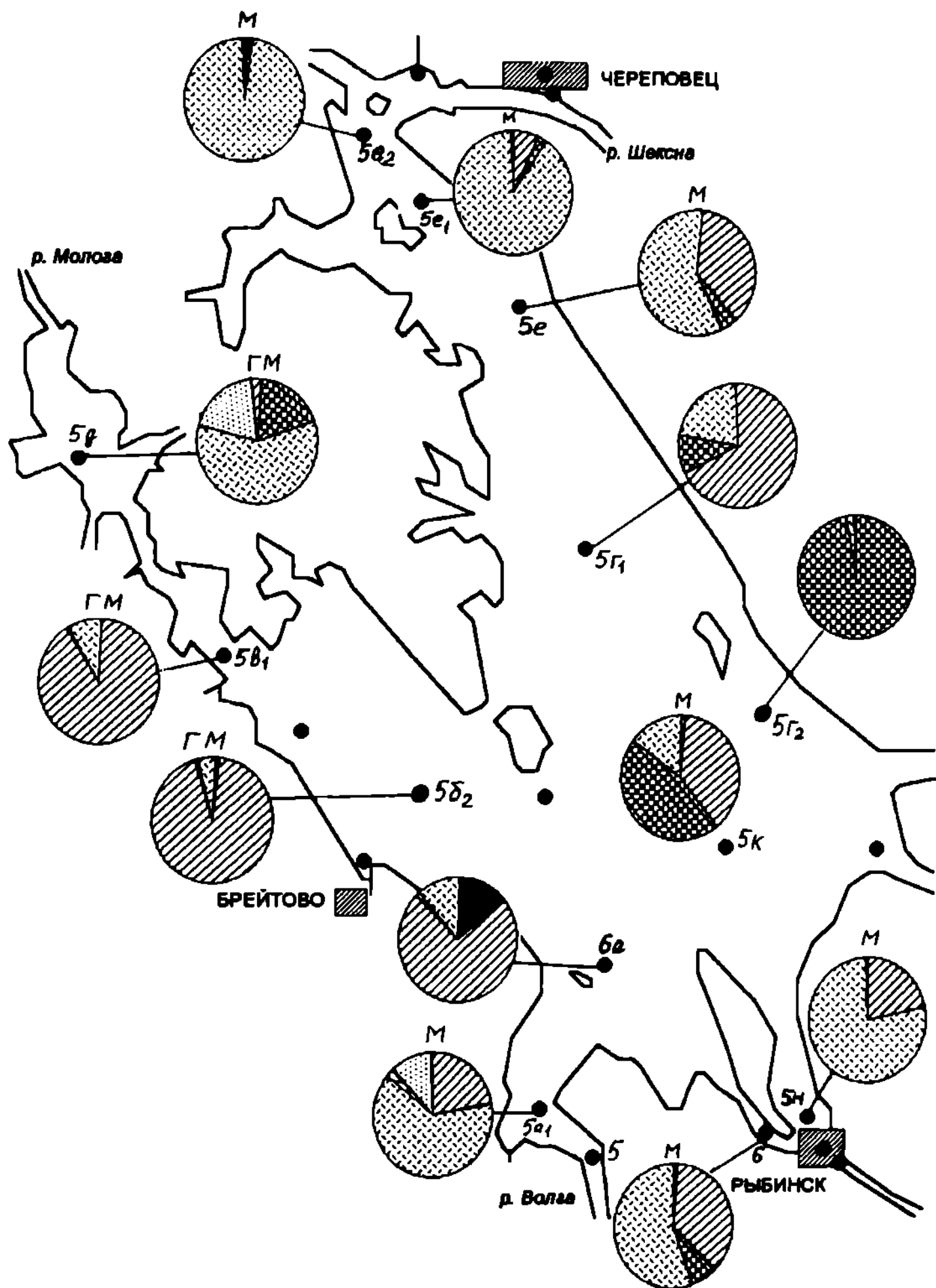


Рис. 33а. Структура зооперифитона на судоходных буях в Рыбинском водохранилище в августе 1997 г. Обозначения те же, что и на рис. 31а, б

Улучшились условия обитания и для беспозвоночных станции Любец. Здесь появились олигохеты. Основу зооперифитона составляли личинки хирономид с лидирующим видом *Cricotopus intersectus* и мшанки *Plumatella emarginata*. Колонии мшанок, в отличие от предыдущей станции, находились в нормальном состоянии и продуцировали большое количество ста-тобластов. Личинки *Endochironomus albipennis* развивались до более стар-ших возрастных групп, но у некоторых из них отмечались aberrации

в строении зубцов ментума. Обнаружены куколки р. *Cricotopus* с полуразложившимися головными концами.

В районе Мяксы зооперифитон не обилен и состоял из личинок хирономид (95, 2%) с обычным доминантом *Cricotopus intersectus* и байкальского бокоплава, размеры рачков составляли 2,0—4,0 мм. В районе Среднего двора, где зооперифитон в предыдущие годы не развивался, найдены олигохеты, личинки хирономид, байкальский бокоплав размером от 1,5 до 4,5 мм без яйценосных самок и единичные разноразмерные раковинки погибших сеголетков дрейссены. В районе Измайлово и Всехсвятского в зооценозах доминировали бокоплавы, но популяции рачков на первой из них были угнетены. Дрейссена здесь отсутствовала.

Экологически благополучными оказались глубоководные станции Моложского плеса — Весьегонск, Противье, а также станция напротив Брейтова в Главном плесе. В обрастаниях обильно развивались обитатели чистых вод — губки *Spongilla fragilis*, *S. lacustris*. Им сопутствовали личинки хирономид, олигохеты, моллюски, ракообразные, мшанки. В зонах наибольшего загрязнения в Шекснинском и Главном плесе Рыбинского водохранилища, а также на речном участке Горьковского водохранилища ниже г. Ярославля губки отсутствовали. Они появились в большом количестве лишь в районе Плеса и Кинешмы.

Зона загрязнения зарегистрирована на ст. Молога-1. Структура зооперифитона имела здесь обычный техногенный тип — олигохетно-нематодный. Олигохеты составляли 73,5% численности, а нематоды — 13,9%. Среди олигохет преобладал обычный широкораспространенный вид *Nais barbata*, нематоды представлены детрито- и бактериофагами — *Plectus cirratus*, *P. tenuis*, *Eumonhystera dispar*.

В низовьях Рыбинского водохранилища — на ст. Переборы обнаружен богатый зооценоз. Высокой плотности здесь достигали мшанки *Plumatella emarginata* и *P. fungosa*, которые продуцировали большое количество стаблостов. Трубки цистидов находились в нормальном состоянии. Среди ветвей колоний мшанок в массе обитали молодые личинки хирономид, ручейников, поденок, олигохеты, дрейссена, ракообразные.

В Горьковском водохранилище ниже шлюзов по сравнению с верхними участками экологическая ситуация резко обострялась. В бедных сообществах доминировали личинки хирономид, нематоды и единичные особи молодых моллюсков (рис. 33б). Напротив очистных сооружений г. Рыбинска зооперифитон был разнообразным, но не обильным. Около половины численности беспозвоночных приходилось на долю только что осевших очень мелких личинок дрейссены размером 0,15 мм, молодь более раннего отрождения отсутствовала, но, очевидно, и эти особи были обречены на гибель. В это же время на ряде станций Иваньковского водохранилища молодь дрейссены изобиловала в обрастаниях, сеголетки оказались представленными разноразмерными особями, что вообще характерно для незагрязненных биотопов.

Ниже г. Рыбинска вблизи устья р. Норы в обрастаниях изобиловали нематоды и олигохеты. Всего было найдено 7 видов нематод. Здесь создавались благоприятные условия для развития видов *Plectus cirratus* и *P. parvus*, тяготеющих к сапробионтам, а также двух видов хромадорин —

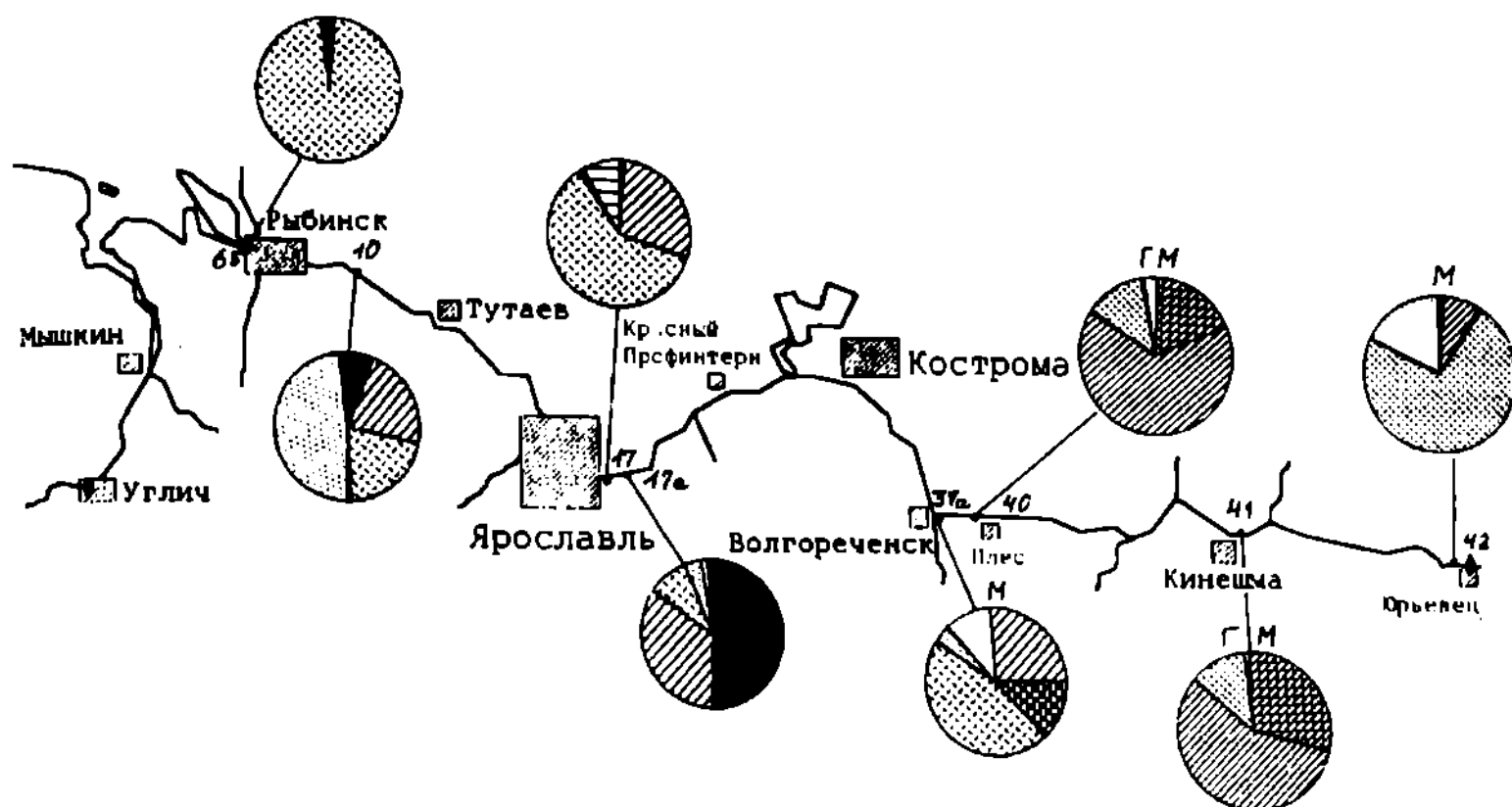


Рис. 336. Структура зооперифитона на судоходных буюх в речном участке Горьковского водохранилища в августе 1997 г. Обозначения те же, что и на рисунке 31а, б

Chromadorina bioculata и *Ch. viridis* — оксифилов, питающихся детритом и диатомовыми водорослями. Присутствие разных экологических групп круглых червей указывало на загрязнение. В то же время интенсивно шли процессы самоочищения, что позволяло участвовать в них и оксифильной группе нематод.

К сожалению, современные экономические трудности в стране, по-видимому, отразились и на режиме работы Костромской ГРЭС. В августе 1997 г. сброс стоков через канал № 1 не проводился. Вероятно, он использовался периодически, т. к. температура воды в водосбросном канале оказалась выше всего на 4°C выше, чем в р. Волге. Зона водосброса перегружена различными металлическими конструкциями — понтонами, опорами мостков, трубами, которые в теплой воде подвергались интенсивной коррозии. Их поверхность покрыта толстым слоем ржавчины в смеси с ило-детритными компонентами. Биологические обрастания здесь развивались слабо. В старых зооценозах на металлических конструкциях обнаруживались небольшие колонии мшанок, немногочисленные сильно обросшие моллюски дрейссена, личинки хирономид, олигохеты, т. е. группы беспозвоночных обычные для перифитона водохранилищ. В обрастаниях судоходных буюв появились личинки мокрецов, но их доля в зооценозе была невелика — 10,8% численности. Повышенная влажность воздуха в районе электростанции, видимо, привлекала имаго насекомых — типичных обитателей болот.

Улучшение экологической ситуации и восстановление структур зооценозов, свойственных природным участкам, наблюдалось ниже Костромской ГРЭС — в районе Плеса и Кинешмы. На первой из этих станций в обильном и богатом перифитоне доминировали губки *Ephydatia mulleri*, *Spongilla fragilis*, мшанки *Hyalinella punctata*, *Plumatella emarginata*. Среди колоний этих беспозвоночных в большом количестве поселялись самые разнообразные гидробионты, в том числе и молодь дрейссены, которая имела размеры

от 1,1 до 3,8 мм. Сходный тип структуры зооценоза отмечен ниже Кинешмы, отличия заключались в доминировании других видов мшанок — *Plumatella fungosa* и *P. casmiana*. У Юрьевца мшанок становилось мало, основу зооперифитона составляли дрейссена, личинки хирономид, олигохеты.

Снижение уровней загрязнения на участках ниже Костромской ГРЭС, возможно связано с положительным влиянием ее подогретых стоков на биоту нижележащих участков водохранилища. С одной стороны, отрицательное влияние работы ГРЭС на водоемы заключалось в гибели беспозвоночных при прохождении агрегатов электростанции и в зоне наибольшего подогрева, но, с другой стороны, по мере перемешивания стоков и охлаждения воды, дополнительное тепло способствовало активизации биологических процессов, удлинению вегетационного периода и, в конечном итоге усилению процессов самоочищения.

В целом, несмотря на улучшение экологической ситуации на Верхней Волге в 1997 г., периодически сильно загрязненными остается ряд станций Шекснинского, Главного плесов Рыбинского водохранилища и речного участка Горьковского водохранилища. Беспозвоночные продолжают испытывать угнетение, происходит снижение видового разнообразия, выпадение целых групп обрастателей из состава зооценозов, нарушение биологических циклов, формирование скудных или нетипичных для природных участков структур обрастателей.

На отдельных участках водоемов создавались зоны экологического бедствия, в которых беспозвоночные не развивались. Такова, например, река Черемуха, протекающая по территории г. Рыбинска. На менее загрязненных участках условия жизнедеятельности для многих беспозвоночных также неблагоприятны, формировались специфические техногенные зооценозы вермоидного типа, в которых доминировали низкоорганизованные беспозвоночные — круглые и малощетинковые черви. Легко представить будущее водоемов Верхней Волги при бесконтрольном их загрязнении — это царство примитивных малоценных беспозвоночных, но с высокими адаптивными возможностями.

Таким образом, современное экологическое состояние водоемов Верхней Волги определяется не только силой и типом антропогенного воздействия, но и климатическими факторами — температурным, уровнем режимом, характером поверхностного стока, причем влияние последнего неоднозначно. В засушливые годы с низким поверхностным стоком на локальных сильно загрязненных станциях процессы обрастания полностью блокировались или формировались специфические сообщества нематод и олигохет. В многоводные годы с обильными осадками и низким прогревом воды в результате разбавления сильно загрязненных вод экологическая обстановка улучшалась, однако на остальных станциях она ухудшалась, что связано с дополнительным поступлением загрязняющих веществ с водосборной территории.

Высокий уровень режим, сформированный половодьем и сохраняющийся долгое время, в сочетании с низким поверхностным стоком и высоким прогреве водоема в летнее время (как это наблюдалось в 1997 г.), в целом способствовали снижению уровней загрязнения водоемов Верхней Волги.

На основании многолетних данных по ряду станций можно выделить границы зон с различной степенью антропогенного воздействия. Участки с почти постоянно высоким уровнем загрязнения располагались вблизи крупных городов и поселков — р. Черемуха, Серовка, Ягорба, верховье р. Кошты, Торово, приустьевые участки р. Сити у Брейтова, ряд станций на речном участке Горьковского водохранилища. Район, где антропогенные нагрузки минимальны, включал Первомайку, р. Ухру и Сить. Все остальные станции находились в зоне с постоянно меняющимися уровнями загрязнения, иногда с резким ухудшением экологического состояния, которое может совпадать не только с изменениями объемов сточных вод, но и с неблагоприятными климатическими факторами.

Современные тенденции развития экосистемы верхневолжских водохранилищ

Формирование фауны обрастаний водоемов Верхней Волги — длительный процесс, который в Рыбинском водохранилище разделен нами во времени на 3 этапа, адекватно отражающие развитие всей экосистемы. Водохранилища создавались в разное время, исходные позиции в каждом из них были различными, но к середине 80-х годов, когда фауна перифитона была в основном сформирована, обнаружилось, что в разных водоемах состав доминирующих групп оказался чрезвычайно сходным. Более прогрессивными оказались полимиксные структуры. На природных участках, менее всего подверженных антропогенному воздействию, преобладающими группами беспозвоночных перифитона стали дрейссена, личинки хирономид, губки, мшанки. Состав зооперифитона этого региона по ряду беспозвоночных обнаруживает удивительное сходство с таковым рек равнинной части Западной Сибири — Обь, Иртыш, Таз, Тобол (Шарапова, 1998). В обоих регионах по числу видов наиболее широко представлены личинки хирономид, причем в числе доминантов отмечены одни и те же виды — типичные обрастатели *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Limnochironomus nervosus*, р. *Cricotopus*. К группе широко распространенных принадлежат и мшанки *Plumatella fungosa*, *Paludicella articulata*. Сходство видов наблюдается и по другим, менее представленным беспозвоночным.

В отличие от водоемов Верхней Волги в крупных реках Сибири широко распространены и обильны личинки мошек и ручейников, причем среди последних преобладают личинки *Hydropsyche ornatula*, *Neureclipsis bimaculata*, которые до зарегулирования Волги развивались в ней в большом количестве. Личинки мошек обычно живут на биотопах со значительными скоростями течения и благоприятным кислородным режимом. Нами они были обнаружены в массе на незагрязненных участках притока Рыбинского водохранилища — р. Латке. Снижение обилия личинок ручейников на Верхней Волге связано не только с коренным изменением гидрологии, но и сильной урбанизацией и ее последствиями для этого региона.

В менее освоенных человеком реках Сибири — Оби, Туре, на участках, подвергающихся загрязнению стоков городов, так же, как и в водоемах Верхней Волги, резко снижается численность, биомасса обрастателей, раз-

рушаются зооценозы ручейников, преобладающее развитие получают олигохеты. Одной из важнейших особенностей зооперифитона сибирских рек служит отсутствие в них мощного фильтратора — моллюска дрейссены.

Заселение дрейссеной водоемов Верхней Волги во многом определило состояние их биоты, т. к. она обитает как в бентосе, так и обрастаниях. Современное состояние ее популяций тесно связано с продолжающимися процессами грунтообразования. В Ивановском водохранилище, несмотря на то, что формирование донных осадков было завершено к середине 50-х годов, в 1990 г. на мелководьях вновь отмечался размыв дна, приводящий к увеличению площадей, занятых почвами и песчанистыми отложениями и одновременному сокращению площадей илов (Законнов, 1995). Процессы грунтообразования, несомненно, оказывают влияние на этих моллюсков, особенно на участках, подвергающихся наибольшей трансформации.

В осенних бентосных сборах 1995 г. на 17 станциях, из которых 11 располагались на глубине 7—16 м и 6 станций — на глубине 1,5—4,0 м дрейссена обнаружена на 3 из них. Наибольшая численность и биомасса моллюсков зарегистрирована на хорошо аэрируемых и прогреваемых мелководьях (1,5 м) у оз. Видогощь — соответственно 4,7 тыс. экз/м² и 6,2 кг/м², а наименьшая на глубине 14,0 м в районе верхнего бьефа Угличской ГЭС — соответственно 0,25 тыс. экз/м² и 1,1 кг/м².

На большинстве биотопов Рыбинского водохранилища, где обитают моллюски, дрейссена биологически активна, но испытывает угнетение в Шекснинском плесе — зоне воздействия стоков г. Череповца, на речном участке Горьковского водохранилища и малых реках, подвергающихся прямому воздействию токсических стоков. Исследования темпов ее воспроизводства в 90-х годах показывает снижение интенсивности ее размножения в Рыбинском водохранилище по сравнению с 70—80 годами. Состояние популяций дрейссены определяется не только антропогенным воздействием, но и процессами грунтообразования. По данным 1992 г. отмечена тенденция к сокращению площадей илистых отложений и увеличению площадей песка, ареалы торфянистых и торфогенных илов стали уменьшаться (Законнов, 1995), т. е. создаются благоприятные условия для расширения зоны обитания моллюсков. Характер грунтов для заселения их моллюсками чрезвычайно важен. Как и личинкам морских беспозвоночных, молоди дрейссены свойственна высокая степень избирательности мест обитания.

Исследование состояния популяций дрейссены и темпов воспроизводства ее численности в 1997 г. показало, что из 35 станций Верхней Волги в обрастаниях судоходных буев она обнаружена на 24, но только на 7 — ее доля в зооценозах составляла от 11,3 до 69,9%, на остальных участках — от 0,5 до 4,0%. Наиболее высокими темпами воспроизводства численности дрейссены характеризовалось Ивановское водохранилище (табл. 65).

Прямой связи между интенсивностью заселения молодью дрейссены различных субстратов и численностью ее личинок в планктоне при разовых сборах проб не отмечено. Наличие личинок в планктоне свидетельствует лишь о потенциальных возможностях пополнения имеющихся и созданию новых поселений моллюсков. Незначительная доля дрейссены в обрастаниях нередко была связана с высокой плотностью колониальных животных — губок и мшанок, таковы, например, станции Юрьевское, Прилуки, Брейтово, выше Плеса, ниже Кинешмы.

Материалы стандартных сборов проб зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1997 г. показали, что на ряде станций личинки дрейссены присутствовали с момента начала исследований (июль) и до конца сентября, в октябре они уже отсутствовали.

Таблица 65

Размерная структура сеголетков дрейссены в обрастаниях судоходных буев на Верхней Волге и численность личинок в планктоне 1—10 августа 1997 г.

Станции	Размеры моллюсков, мм									Всего, экз.	Средний размер, мм	Численность личинок в планктоне тыс. экз./м ³
	0,2—0,6	0,7—1,1	1,2—1,6	1,7—2,1	2,2—2,6	2,7—3,1	3,2—3,6	3,7—4	4,2 и более			
Юрьевское	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	121,5
Безбородово	2	1	0	0	0	0	0	0	0	3	0,6	—
Корчева	3	18	83	171	305	326	368	188	71	1546	2,9	5,0
Липня	0	10	67	181	345	339	140	30	4	1116	2,6	—
Дубна	0	4	1	2	0	0	0	0	0	7	1,2	—
г. Кимры	0	0	9	2	0	0	0	0	0	11	1,5	—
устье р. Нерли	1	0	0	0	1	0	0	0	0	2	1,4	28,8
г. Калязин	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7,5
Прилуки	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Верхний бьеф Угличской ГЭС	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Нижний бьеф Угличской ГЭС	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0,5	2,5
г. Мышкин	8	28	163	68	8	2	1	0	0	278	1,5	—
Коприно	32	2	3	2	4	3	2	2	0	50	1,0	—
Молога-1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Брейтово	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Противье	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1,2
Весьегонск	9	28	28	8	0	2	0	0	0	75	1,2	—
Средний двор	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Мякса	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3,8
Любец	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	53,0
Торово	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0,6	17,5
выше г. Череповца	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0,8	6,0

Станции	Размеры моллюсков, мм									Всего, экз.	Средний размер, мм	Численность личинок в планктоне тыс. экз./м ³
	0,2—0,6	0,7—1,1	1,2—1,6	1,7—2,1	2,2—2,6	2,7—3,1	3,2—3,6	3,7—4	4,2 и более			
Измайлово	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,2	—
Всехсвятское	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	—	18,0
Рыбинская ГЭС	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	—	58,8
Переборы	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0,4	2,9
Ниже шлюзов, Горьковское в-ще	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0,5	—
ГОС г. Рыбинск	173	0	0	0	0	0	0	0	0	173	0,2	—
Выше устья р. Норы	40	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0,2	40,0
устье р. Норы	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	—
Ниже г. Ярославля	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8,8
Костромская ГРЭС	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,2	—
Выше Плеса	0	1	0	4	5	4	3	1	0	18	2,7	15,0
Ниже г. Кинешмы	1	0	2	2	7	4	1	0	0	17	2,3	—
г. Юрьевец	100	15	3	2	3	2	5	4	9	143	1,1	13,0

Максимальная численность личинок в планктоне отмечена в конце июля в районе Брейтова и в начале августа — на ст. Наволок (табл. 66).

Таблица 66

Численность (тыс. экз./м³) личинок дрейссены в Рыбинском водохранилище в 1997 г. (интегральные пробы)

Станции	Дата отбора проб							
	9.VII	23.VII	4.VIII	20.VIII	11.IX	23.IX	9.X	22.X
Коприно	8,0	21,4	26,7	0	0,7	1,4	0	0
Молога	0	13,6	16,9	7,5	2,5	2,0	0	0
Наволоки	0	19,2	241,2	0	0	0	0	0
Измайлово	8,8	8,0	30,0	6,7	0	0	0	0
Средний двор	1,0	7,5	31,2	7,1	0	0	0	0
Брейтово	35,0	386,2	0	26,7	5,0	0	—	0

Она была минимальной на ст. Молога, где в начале 80-х годов зарегистрирована максимальная для водохранилищ численность личинок в планктоне. В обрастаниях на этой станции молодь отсутствовала, развивались в основном олигохеты и нематоды, что характерно для загрязненных станций.

В траловых сборах дрейссена собрана почти на всех станциях Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ, но отсутствовала на речном участке Горьковского водохранилища в районе Туношны (протока и русло Волги), а также ниже Кинешмы.

Наиболее интенсивно пополнялись молодью моллюсков донные популяции станции Волково, верхний и нижний бьефы Угличской ГЭС, Мышкин, Молога-2, на остальных участках оседание сеголетков было слабым или отсутствовало (табл. 67). Неблагоприятные условия для воспроизводства популяций дрейссены сложились в устье р. Созь (Ивановское водохранилище), на ст. Молога-1, Торово (Рыбинское водохранилище), где оседание молодежи практически не наблюдалось. По мере удаления от источника загрязнения Шекснинского плеса на ст. Хвощевик состояние популяций моллюсков улучшалось, шел естественный процесс их пополнения.

Для сравнения максимальных величин длины моллюсков мы использовали показатель среднего максимального размера — последний в ряду нарастания длины размерный класс, количество животных в котором еще более 1% численности (Дрейссена, 1994). Самыми крупными были моллюски Рыбинского водохранилища на незагрязненных участках Моложского плеса у Весьегонска, их максимальный размерный класс составил 34,0—35,9 мм, несколько меньше — в устье р. Созь и у Хвощевики — 32,0—33,9 мм. Самыми мелкими оказались моллюски в нижнем бьефе Угличской ГЭС — размерный класс был равен 2,0—21,9 мм. Эти характеристики, хотя и динамичны, тем не менее отражают современную размерную структуру донных популяций и условия их существования.

Кроме дрейссены к группе беспозвоночных, питающихся фильтрационным способом, принадлежат губки и мшанки. Широкое распространение и усиление роли этих беспозвоночных — более тонких фильтраторов, чем моллюски, в экосистеме верхневолжских водохранилищ началось в 80-х годах. Именно в этот период отмечено изменение размерного состава альгоценозов при постоянстве многолетних данных по биомассе (Корнева, 1991). В 80-х годах по сравнению с 50-ми увеличилась численность мелко-клеточных форм центрических диатомей, а также усилилась роль мельчайшей фракции — пикофитопланктона, численность компонентов которого измерялась миллионами экземпляров на литр. Очевидно, можно провести параллель между структурными преобразованиями альгоценозов и соответствующей реакцией на них животного населения, живущего за счет водорослей. Аналогичный пример, но с противоположным результатом, приводит Ю. Одум (1986). В одном из проливов близ Нью-Йорка искусственное изменение соотношения разных форм азота и фосфора вызвало перестройку структуры фитопланктона и замещение диатомовых водорослей и динофлагеллят на мелких зеленых жгутиконосцев. Вслед за этим, долгое время существовавшие в заливе «голубые» устрицы, а также и другие виды моллюсков, не смогли перейти на новый вид корма и постепенно вымерли от голода.

Размерная структура популяций дрейссены Верхней Волги, собранной при донном тралении в августе 1997 г., %

Размеры моллюсков, мм	Станции											
	Устье р. Сось	Липня	Верхний бьеф Угличской ГЭС	Нижний бьеф Угличской ГЭС	г. Мышкин	Коприно	Молога-1	Молога-2	Весьегонск	Торово	Хвощевик	Волково
0,5—1,9	0	0	0,9	0	1,2	0	0	1,8	0	0	0	0
2,0—3,9	0	0,6	2,4	6,4	3,3	0,5	0	1,8	0	0	0	18,6
4,0—5,9	0	5,9	19,9	5,4	12,6	2,1	0	9,5	0,6	0	6,4	27,0
6,0—7,9	1,4	4,7	18,5	3,9	24,5	6,8	0	13,1	0,6	0	8,9	9,5
8,0—9,9	0	3,0	23,2	0,5	22,4	3,7	2,0	9,0	0,6	0	5,5	4,4
10,0—11,9	0	4,7	6,2	1,0	14,3	2,1	4,0	5,4	0,6	0	1,7	0,8
12,0—13,9	5,6	12,4	6,6	4,9	4,4	6,3	10,0	2,3	5,7	0,5	0,4	2,0
14,0—15,9	2,8	20,1	0,9	10,3	2,8	16,3	40,0	5,4	10,7	5,3	5,5	5,6
16,0—17,9	4,2	16,0	5,7	21,7	0,4	38,9	25,0	12,7	27,7	30,6	18,3	9,1
18,0—19,9	9,7	8,3	2,8	31,0	2,4	14,7	7,0	12,2	23,3	33,0	7,7	8,7
20,0—21,9	16,7	5,3	5,7	14,3	4,5	3,7	4,0	10,8	9,4	20,6	2,6	3,6
22,0—23,9	19,4	4,7	5,7	0	0,3	2,6	3,0	5,9	6,3	6,2	3,0	4,4
24,0—25,9	13,9	7,7	0,5	0,5	1,2	1,0	2,0	4,1	0,6	1,4	14,5	3,2
26,0—27,9	13,9	1,8	0,5	0	1,2	0	2,0	0,9	3,1	0,5	11,9	2,0
28,0—29,9	6,9	2,4	0	0	0,4	0	0	2,3	5,0	0	9,4	0,8
30,0—31,9	4,2	2,4	0,5	0	0,8	0,5	1,0	1,8	4,0	1,4	2,6	0,4
32,0—33,9	1,4	0	0	0	0	0,5	0	0,5	0	0	1,3	0
34,0—35,9	0	0	0	0	0	0	0	0,5	1,2	0	0,4	0
Средний размер, мм	22,7	16,2	11,9	15,7	10,2	15,6	16,4	15,0	19,2	19,0	19,2	12,4

По данным Л. Г. Корневой (1992), несмотря на относительную стабильность средневегетационной биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище, высокая степень изменчивости его экологоценотических показателей дает основание полагать об усилении антропогенного эвтрофирования этого водоема. В пользу этого свидетельствует возрастание роли в обрастаниях беспозвоночных-седиментаторов — губок, мшанок, а также широкое распространение в верхневолжском регионе личинок хирономид *Cricotopus intersectus*, последние характерны для эвтрофных шведских озер (Hirvenoja, 1973). В то же время эти данные позволяют сделать вывод о сходстве путей формирования биоты водохранилищ с высокотрофными озерами, подобными оз. Бисерово (Московская обл.), оз. Неро (Ярославская обл.), в которых беспозвоночные-седиментаторы занимают доминирующее положение в сообществах обрастателей.

ГЛАВА X

Механизмы сукцессий зооперифитона

Сукцессии сообществ обрастателей в разных водоемах

Экологическая сукцессия — сложный процесс изменения во времени видовой структуры и биоценотических связей. Единой теории, объединяющей большой эмпирический материал по формированию структуры различных сообществ нет. В обзорах сукцессионных проблем, сделанных В. Г. Мордковичем (1988) и И. Э. Смелянским (1993) перечислены основные, ныне известные теоретические построения.

Методологическая основа современной экологии — аутоэкологический и синэкологический редукционизм (Гиляров, 1981). Отличаются они в основном тем, чему придается первостепенное значение в ходе сукцессии — внутренним или внешним связям. В последнее время ведущее значение принадлежит концепции синэкологического редукционизма, в которой главная роль отводится взаимодействию популяций. Движущей силой в организации сообществ сторонники этой концепции считают межвидовую и внутривидовую конкуренцию.

Роль конкуренции в организации сообществ безусловно важна, но это одна из сторон внутренних взаимодействий в сообществах. Многие экологи признавая чрезвычайную сложность, противоречивость и многогранность внутренних связей в сообществах, приходят к выводу, что населяющие какой-либо биотоп организмы, в состоянии использовать его возможности при наименьшей борьбе друг с другом. Теоретический анализ взаимоотношений на всех уровнях организации живого показал, что конкуренция подчас носила лишь потенциальный характер (Механизмы биологической конкуренции, 1964).

Существуют различные механизмы сглаживания возможной конкуренции. Так, по мере увеличения плотности популяций, хотя острота связей неизбежно возрастала, происходило территориальное разобщение конкурирующих видов, что в свою очередь снижало межвидовую конкуренцию (Шорыгин, 1955). Признавая существование межвидовой и внутривидовой конкуренции В. Н. Сукачев (1967) отмечал, что в процессе эволюции выработались различные приспособления разных видов организмов друг к другу и из совместного обитания они могли извлекать выгоду для себя. Один из способов избежать конкуренции — это разновременные ритмы развития организмов. Так например, в сильно насыщенном сообществе зарослей макрофитов у двух потенциально конкурирующих видов рачков *Ceriodaphnia pulchella* и *Peracanta truncata* сезонные максимальные пики их биомасс не совпадали, а следовали друг за другом (Зимбалева, 1974).

По мнению Уиттекера (1980) виды эволюционировали в направлении дифференциации ниш, что снижало конкуренцию между ними. Он считал, нет двух видов, которые бы занимали одну и ту же нишу в пределах одного стабильного сообщества.

Существует и иной подход к этой проблеме. Вводится принцип сосуществования, суть которого состоит в том, что естественный отбор может благоприятствовать развитию близких видов планктонных организмов и они могут эволюционировать параллельно (Ghilarov, 1984). Углубленный подход к проблеме меж- и внутривидовой конкуренции позволил Ярошику (Jarosik, 1987) прийти к выводу, что потенциально конкурирующие популяции в природных сообществах сосуществовали, не конкурируя между собой. В ходе сукцессии острота конкуренции сглаживалась и снималась путем взаимной адаптации и взаимоотношениям неконкурентного характера.

Внутренние связи в сообществах чрезвычайно разнообразны. В. Н. Беклемишев (1951) выделил 8 главных типов связей: прямые и косвенные топические, трофические, фабрические и форические. Изучение только одной связи «хищник-жертва» вызвал в 80-х годах огромный поток информации. Слабо изучены взаимоотношения водорослей и животных. Между тем, фитонциды водорослей и прибрежных растений, по мнению Ф. А. Гуревич (1978), в совокупности создавали в водоеме наряду с другими экологическими факторами особую среду, которая могла быть и благоприятной и неблагоприятной для жизни животных.

Значительную роль в организации сообществ играют поведенческие реакции животных, особенно ярко выраженные у личинок морских сессильных беспозвоночных, у которых существуют внутренние механизмы опознавания особей своего вида и выбора субстрата. Так, например, личинки колониальных асцидий оседали случайно и не реагировали на присутствие уже осевших особей своего вида и, наоборот, личинки одиночной асцидии и усонного рачка распределялись на субстратах агрегированно, скоплениями (Schmidt, 1982).

Широкий спектр внутренних взаимодействий в сообществах — одна из важнейших сторон экологической сукцессии, но не следует ее переоценивать. В. В. Мазинг (1973) подчеркивал, что абсолютизация одних аспектов и недооценка других приводит к односторонним подходам к проблеме структуры биогеоценозов, что недопустимо.

Сложность проблемы построения обобщенной модели сукцессии очевидна. Предпринимались попытки построения как общих, так и частных моделей, но при этом отдавалось предпочтение либо структурно-функциональным, либо биоценотическим аспектам. Наиболее популярна модель экологической сукцессии Одума (Odum, 1968), опирающаяся на работы Маргалефа. Суть ее заключалась в том, что биомасса сообщества в ходе сукцессии возрастала, отношение первичной продукции к суммарному дыханию снижалось, а видовое разнообразие вначале увеличивалось, а затем стабилизировалось в процессе старения сообщества. Наивысшим достижением сукцессии оказывалось высокое видовое разнообразие и стабильность сформированного сообщества.

В ряде работ (Kimmerer, 1984; Ryszkowski et al., 1985) высказывалось мнение о том, что видовое разнообразие не всегда может служить мерой

стабильности. Экосистема оставалась стабильной и при очень низком видовом разнообразии, но при достаточном обеспечении энергии. Стабильность численности популяций достигалась разнообразием трофических связей и разветвленностью пищевых цепей.

Предложенные Коннелом и Слейтером (Connell et al., 1977) три модели сукцессии — «облегчения», «толерантности» и «ингибирования», по существу, отражали лишь частные моменты этого процесса. Суть первой модели состояла в том, что первые поселенцы облегчали заселение последующим видам, второй — более поздние виды способны удовлетворяться уже истощенными ресурсами и третьей — каждый вид способен противостоять нашествию конкурента. Авторы считали наиболее вероятными первую и третью модели.

Экологическая сукцессия приводит к созданию, а затем и разрушению сообществ, так или иначе организованных в пространстве и времени. Пространственная составляющая включает великое множество мелких и крупных биотопов с уникальными абиотическими характеристиками, на которых развиваются чрезвычайно разнообразные неповторимые сообщества. В природе нет двух совершенно тождественных биоценозов, встречаются лишь однотипные (Сукачев, 1967). Значительно однообразнее временная составляющая, ее основное свойство — необратимость, вследствие этого разрушенное на конкретном биотопе сообщество никогда не восстанавливается, на нем могут возникать подобные, но качественно иные биоценозы. В ходе циклических преобразований сообщества возвращались к прежним соотношениям видов, но полного тождества не бывает, иначе процесс не имел бы поступательного развития, а был бы замкнутым (Мазинг, 1973), т. е. природа пребывает в состоянии непрерывной экологической и эволюционной адаптации (Бигон и др., 1989).

Первые попытки выявления закономерностей сукцессий перифитонных сообществ в пресных водах принадлежали С. Н. Дуплакову (1925, 1933). В оз. Глубоком им было выделено 2 периода в ходе процесса обрастания: 1-й — период качественных изменений продолжительностью 10—12 дней и 2-й — период количественных преобразований, который длился до конца летнего сезона. Не раскрывая механизмов этого процесса, он подчеркивал огромную роль в формировании структуры сообществ многообразных биоценологических отношений, условий среды, а также необходимость количественной меры этих связей.

В последующий период накапливались данные о сложности и неоднозначности этой проблемы, отмечалось несовпадение позиций авторов на скорость и конечный результат сукцессии сообществ обрастателей, обусловленные отчасти специфичностью фауны в разных водоемах.

В дельте Волги в развитии обрастаний К. В. Горбуновым (1955) было выделено 4 периода: эмбриональный, бурного роста, умеренной активности и сокращения биомассы. Число видов и биомасса обрастаний достигали максимума на 10-й день. К этому времени интенсивность фотосинтеза и дыхания снижались, более половины биомассы обрастаний приходилось на простейших, коловраток, бактерий. По данным других авторов (Cattaneo, 1975) для стабилизации обрастаний и достижения их сходства с сообществами на естественных субстратах требовалось около 4 недель.

Особенно бурно процесс обрастания протекал в летний период. За 48 часов экспозиции субстратов перифитон имел «зрелый вид» с обилием коловраток, инфузорий, олигохет, личинок хирономид, нематод. В развитии обрастаний в р. Москве отмечено 4 стадии: 1 — механического прилипания и закрепления; 2 — усиленного размножения бактерий и водорослей; 3 — стадия заселения животными, которые выедали образовавшееся органическое вещество; 4 — после усиленного размножения начиналось частичное отмирание, флотация частиц детрита и растворение избытка органического вещества (Мессинева и др., 1961; Скадовский и др., 1961).

Формирование видового состава фауны затопленных лесов в Рыбинском водохранилище в летний период завершалось в течение 2—3 суток, причем основную массу беспозвоночных составляли личинки хирономид I возраста (Луферов, 1965). Личинки хирономид доминировали в перифитоне лишь в первую половину лета, в июле—августе появлялась дрейссена — основной компонент обрастаний, дававший наибольшую биомассу (Скальская, 1982, 1985).

В каналах и водохранилищах Украины в первый же день погруженные в воду субстраты заселялись подвижными донными беспозвоночными, видовое разнообразие сообщества достигало максимума на 5—10 день. После переформирования ценоза — уменьшения числа случайных видов, появлялись типичные обрастатели, стабилизация наступала через месяц (Кафтанникова и др., 1973; Протасов, 1978). Сукцессия сообществ беспозвоночных перифитона слагалась из 2-х фаз — накопления и рассеивания. Первая фаза протекала с апреля до августа—сентября, вторая — с середины сентября. В это время спад численности беспозвоночных был обусловлен особенностями биологических циклов массовых видов.

Таким образом, результаты исследований сукцессий сообществ перифитона в разных водоемах показали, что на новых субстратах фаунистическое равновесие с окружающей средой наступало довольно быстро. Этот краткий период в развитии сообществ может быть обозначен как «эффект свободной территории», но на этом этапе формирование видового состава обрастаний не прекращалось. В последующий период происходили глубокие изменения в перифитоне, связанные с ходом биологических процессов как в водоеме, так и на субстратах. Так, в Учинском водохранилище смена состава обрастателей длилась на протяжении всего вегетационного периода (Строганов и др., 1970). Отмечены следующие основные преобразования в ценозе — вначале появлялась слизистая микробная пленка, через 2 недели — гифы грибов, протококковые и нитчатые водоросли, сувойки, кладки клещей и пиявки; через месяц — диатомей, личинки ручейников и хирономид; на 60-е сутки — синезеленые водоросли и мшанка фридрицелла; на 100-й день — диатомей становилось больше, разрасталась мшанка, поселялись губки, дрейссена. Осенью качественный состав не менялся, преобладали диатомей, мшанка и дрейссена.

Известная модель сукцессий МакАртура-Вильсона (MacArthur, Wilson, 1967; Wilson, 1969), разработанная для наземных беспозвоночных при заселении ими предварительно дефаунированных островов (по аналогии с искусственными субстратами в водной среде) довольно успешно использова-

лась как рабочая гипотеза при формировании перифитонных сообществ (Cairns et al., 1969, 1973, 1979; Dickson et al., 1972; Stauffer et al., 1974—1976; Протасов, 1979; McCormick et al., 1987). В ряде случаев при общем соответствии модели скорости заселения и скорости вымирания макробеспозвоночных на искусственных субстратах, общей тенденции в возрастании стабильности сообществ отметить не удалось (Dickson et al., 1972; McCormick, 1987). Подобную нестабильность исследователи объясняли отсутствием на субстратах достаточного разнообразия местообитаний. Кроме того, отсутствие стабильности может быть следствием доминирования в ценозе вторичноводных беспозвоночных — личинок поденок, веснянок, ручейников, особенностей их жизненных циклов, которые предполагают естественную смену поколений.

По мнению некоторых исследователей (Антипина и др., 1988), формирование ландшафтных комплексов Крыма в большей степени зависело от особенностей экологических условий, чем от трудностей вселения и размеров полуострова. Возможно, модель сукцессий МакАртура — Вильсона наиболее адекватно отражает лишь начальные этапы этого процесса.

При всем многообразии подходов к рассмотрению сукцессий сообществ обрастателей механизмы этого процесса еще недостаточно раскрыты. Для познания закономерностей экологических сукцессий сообществ важно иметь начальную точку отсчета времени и свободного пространства. В этом отношении перифитон на искусственных субстратах — удобный объект для познания механизмов сукцессий.

Пути заселения новых субстратов и фазы сезонной сукцессии зооперифитона в Рыбинском водохранилище

Исследование сукцессий зооперифитона проводилось нами в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в период 1977 — 1982 гг. с помощью метода искусственных субстратов. Отбор проб проводили в течение всего вегетационного периода с периодичностью 7—10 дней. По сути дела — это эксперимент в природе, но под контролем находилась лишь часть параметров — глубина погружения субстратов, длительность экспозиции. Станции располагались в открытом и закрытом побережье вблизи Борка. Удаленность от крупных промышленных центров, отсутствие населенных пунктов вблизи берегов позволило условно оценить этот район на современном этапе развития биоты водохранилища как естественный, наименее подверженный прямому антропогенному воздействию.

Источником заселения новых территорий перифитонными животными служит собственный перифитон водоема на различных субстратах. В эксперименте с простейшими показано, что скорость заселения свободных субстратов зависела от зрелости сообщества, служившего донором пионерных видов для новых сукцессий (Henebry et al., 1980), т. е. процесс обрастания, в целом, связан с состоянием биоты водоемов.

Последовательность заселения различными беспозвоночными новых субстратов прослеживалась на протяжении вегетационного периода с бла-

гоприятным для многих беспозвоночных сочетанием температурного и уровня режимов в 1977 г. (табл. 68). На протяжении мая—июня в обрастаниях на древесных субстратах преобладали личинки хирономид старших возрастных групп, унесенные с мест зимовки половодьем или в результате активных поведенческих реакций оказавшиеся на новых свободных субстратах.

По мере прогрева воды из статобластов прорастали мшанки и путем почкования быстро разрастались на субстратах. В июле — августе происходило массовое оседание молоди дрейссены, в этот же период шло активное обновление состава гетеротопов — вылет имаго и расселение молоди, изобиловали кладки различных беспозвоночных.

В начале августа появлялись мелкие колонии губок. Путем бесполого размножения увеличивалась численность олигохет. Осевшие моллюски быстро росли и становились ядром сообщества, осенью на их долю приходилось до 90 и более процентов биомассы (Скальская, 1985). В сентябре значительных изменений в составе обрастаний не происходило, а к октябрю все процессы жизнедеятельности гидробионтов сильно замедлялись, многие из них погибали, оставляя зимние яйца, геммулы, статобласты.

Следовательно, в формировании видового состава обрастателей можно выделить два периода — весенне-летний, связанный с увеличением разнообразия и обилия беспозвоночных, и летне-осенний, сопровождавшийся главным образом возрастанием численности и биомассы обрастателей.

В ходе сукцессий важную роль играла природа субстрата — его качество и скорость разрушения. Водные растения ежегодно возобновлялись и отмирали, поэтому на них, как правило, формировались однолетние сообщества. Субстраты другой природы (камни, затопленная древесина, антропогенные сооружения) разрушались медленнее. На них после зимовки активизировались процессы жизнедеятельности гидробионтов, возобновлялись циклы размножения обрастателей, плотность поселений увеличивалась. К концу второго вегетационного периода главное отличие структуры обрастаний от однолетних сообществ заключалось в присутствии не только сеголетков, но и годовиков дрейссены, соответственно биомасса значительно увеличивалась. Из года в год размерная и возрастная структура популяций моллюсков изменялась, а численность и биомасса зависели от величины ее убыли и пополнения. Таким образом, относительная стабилизация в сообществе достигалась за счет поселений дрейссены.

Пространственные поселения обрастателей характеризовались высокой степенью мозаичности. Пятнистые сравнительно устойчивые сообщества могли создавать губки. Выросшие за лето колонии отмирали перед зимовкой, но в следующем сезоне из геммул, образующихся внутри ткани, на поверхности старой колонии вырастали молодые губки, которые, разрастаясь, сливались вместе и образовывали сплошные наросты, но живым оставался лишь верхний слой. У морских губок возраст крупных экземпляров достигал более 70 лет (Ayling, 1983). В Рыбинском водохранилище плотные поселения губок *Spongilla lacustris* образовывались на затопленной древесине в реках Кесьме, Ухре, Малиновских ручьях № 1, 2, 3 (Скальская, 1993). Наличие у губок жестких кремниевых спикул и специфических ароматических выделений, отпугивающих других беспозвоночных, по-видимому, служили их самосохранению и экспансии на субстратах.

Таблица 68

Сезонная последовательность появления различных беспозвоночных в обрастаниях на древесных субстратах в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (экспозиция с 12.V. по 19.IX.1977 г.)

Беспозвоночные	Дата отбора проб														
	14.V	19.V	26.V	7.VI	14.VI	30.VI	11.VII	19.VII	27.VII	11.VIII	16.VIII	22.VIII	29.VIII	12.IX	19.IX
Лич. хирономид	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ракообразные	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Олигохеты	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Нематоды	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Лич. ручейников	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Мшанки	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Клещи	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Дрейссена	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Гидры	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Лич. поденок	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Пиявки	0	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Губки	0	0	0	0	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+
Температура воды, °С	13,5	17,5	—	16,2	22,5	18,3	21,6	20,2	21,4	24,0	17,8	—	15,7	16,0	8,0

В сезонном аспекте очередность появления обрастателей на новых субстратах ориентирована на биологические циклы видов, доступность территории для заселения, возможность удовлетворить жизненно важные потребности гидробионтов. Свободные субстраты, независимо от длительности экспозиции их в воде, не будут заселяться дрейссеной до тех пор, пока не произойдет нерест и развитие молоди до поствелигерной стадии. В зависимости от прогрева водоема мшанки прорастали и интенсивно размножались уже в июне, раньше, чем начиналось заселение субстратов дрейссеной. При сплошном покрытии мшанками поверхности субстратов их лофофоры с густой сетью щупалец препятствовали оседанию поствелигеров и лишь немногим экземплярам удавалось закрепиться среди колоний. На свободной от мшанок поверхности древесины личинки дрейссены оседали в массе.

После завершения периода активного прорастания статобластов возможности к расселению у мшанок снижались. Летом на субстратах могли поселяться личинки мшанок, но половые циклы у них не имеют регулярной периодичности. Заселение новых субстратов мшанками во второй половине лета возможно за счет вновь сформированных статобластов, которые могут развиваться без зимней диапаузы. В любом случае сукцессии сообществ обрастателей на новых субстратах, появившихся в водоеме на любом этапе вегетационного периода, будут происходить с участием беспозвоночных, находящихся в активной фазе жизненного цикла и способных к расселению. Скорость сезонных сукцессий в Рыбинском водохранилище тесно связана с двумя важнейшими факторами — температурой и уровнем режимом, которые прямо или косвенно влияли на сроки и активность размножения, расселения, темп роста беспозвоночных-обрастателей. Ежегодно в конце вегетационного периода структура сформированных сообществ и величины численности и биомассы зооперифитона служили отражением условий, стимулировавших или тормозивших ход процессов обрастания (Скальская, 1985).

Таким образом, сукцессии зооперифитона на новых субстратах в Рыбинском водохранилище шли двумя основными способами: *абиотическим* — заселение за счет организмов сиртона, при этом размножение перифитонных организмов не происходит; *биотическим* — заселение за счет меропланктона и латона, а также наращивания численности путем размножения на субстратах первоначально осевших особей, свойственной части беспозвоночных с простым жизненным циклом.

Сиртоном обозначают совокупность всех живых организмов, находящихся в пелагиали стоячих и текучих вод, но не являющихся на данной стадии пелагическими — это представители бентоса, перифитона, нейстона. Они попадали в толщу воды в результате изменений гидрохимических, гидрологических условий и за счет поведенческих реакций гидробионтов.

К меропланктону относятся организмы перифитона и бентоса только на определенной стадии жизненного цикла, это — временно находящиеся в планктоне личинки дрейссены, губок, мшанок, личинки I возраста ряда насекомых и т. д.

Латоном (лат. *latio* — быть скрытым) мы обозначаем совокупность покоящихся стадий ряда беспозвоночных, которые могут находиться в нейстоне, планктоне и бентосе. Это — цисты простейших, геммулы губок, стабласти мшанок, коконы наидид, эфиппиумы кладоцер и т. д.

В сезонном цикле сукцессий сообществ обрастателей на первый план может выступать то один, то другой путь, но основной биотический, т. к. он сопряжен с резким увеличением численности видов. Для некоторых беспозвоночных, например дрейссены, биотический путь — единственный естественный способ освоения новых территорий. Дрейссена активно заселяла новые субстраты только в период размножения на стадии оседающей личинки. В соответствии с этим, для водоемов умеренных широт с ярко выраженной сменой сезонов в годовом цикле сукцессий можно выделить 2 фазы: пассивную и активную (рис. 34). Пассивной фазе соответствует абиотический путь заселения, при этом размножение беспозвоночных не происходило и слабое заселение новых территорий возможно лишь за счет сиртона. Обычно поздней осенью и зимой новые субстраты беспозвоночными почти не заселялись (Луферов, 1965; Скальская, 1982). В это время слабое заселение новых территорий может происходить подвижными бентосными беспозвоночными при контакте субстратов с дном водоема. Активная фаза начиналась в зависимости от прогрева водоема в мае — июне и достигала апогея в июле — августе.

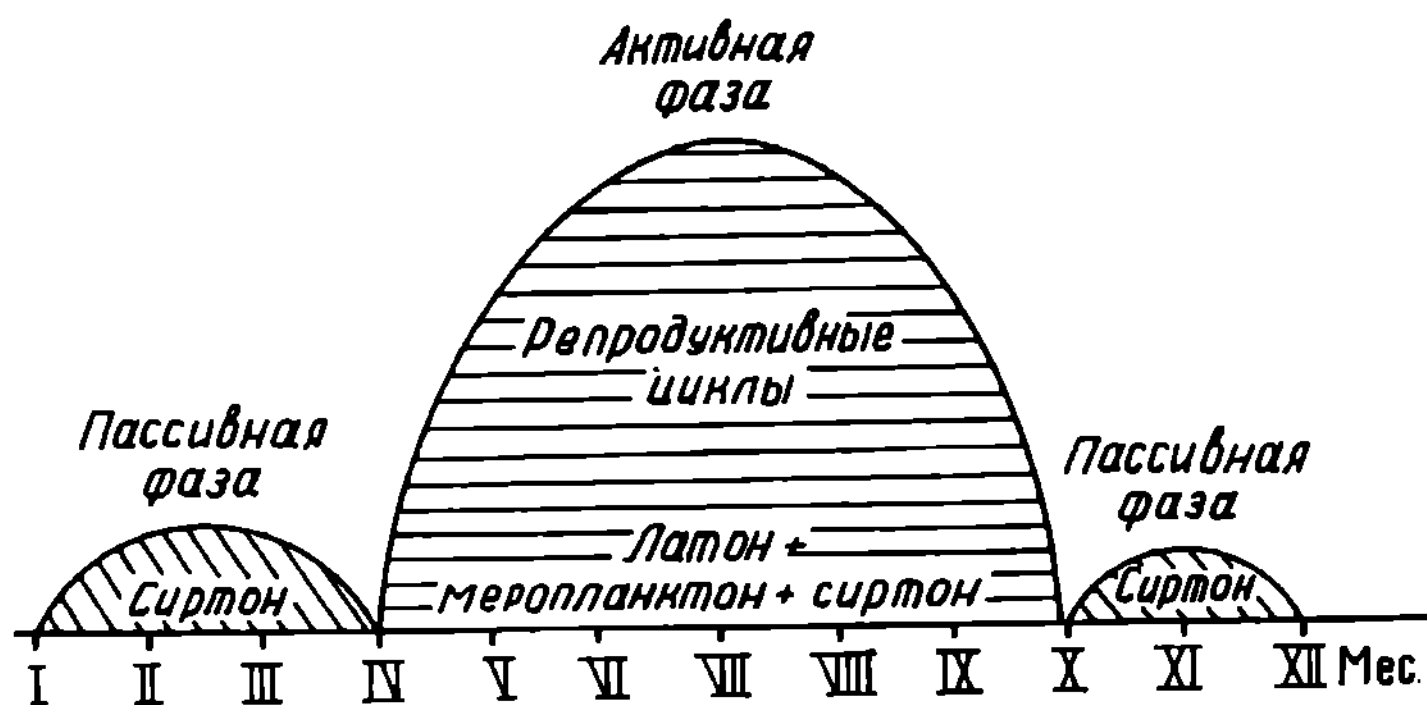


Рис. 34. Схема фаз сукцессий зооперифитона

В этот период заселение субстратов шло за счет латона, меропланктона и сиртона. После завершения репродуктивных циклов с началом осеннего охлаждения воды, беспозвоночные погибали, оставляя зимние яйца или почки. Для животных с длительным периодом индивидуальной жизни зимняя диапауза сопровождалась снижением физиологической активности. Некоторые личинки хирономид переживают этот период в коконах. После зимней диапаузы новый цикл развития у них начинался весной — в начале лета.

Концептуальная модель сезонной сукцессии зооперифитона

Методологической основой для построения неформализованной модели сукцессий послужила концепция взаимодействия абиотических и биотических факторов при реализации биологических циклов гидробионтов. В отличие от системы жизненных стратегий видов Грайма и Б. М. Миркина (цит. по: Мордкович, 1988) базирующейся на конкурентноспособности эксплерентов, виолентов и пациентов, в качестве основы для настоящих построений использована суть стратегий живых организмов.

Жизненная стратегия животных основана на осуществлении трех основных рефлексов — пищевого, оборонительного и полового. В экологической интерпретации они будут осуществляться через, соответственно, обеспеченность пищей, биоценотические связи и циклы размножения. Разграничение факторов обеспеченности пищей и биоценотических связей следовало из того, что многообразие отношений между организмами не исчерпывается только пищевыми, они значительно сложнее. При возможности удовлетворения жизненно необходимых потребностей виды способны реализовать свою биологическую сущность (биологическую непрерывность) — воспроизводство себе подобных особей. Следовательно, в основе сукцессий заложена созидаящая сила биологических циклов компонентов сообществ, которой противостоят различные по природе силы разрушения созданных биосистем.

Принципиальная схема экологических сукцессий состоит из центрального ядра — биологических циклов компонентов сообществ и сферы факторов среды, которые разделяются на главные — температура, обеспеченность пищей, биоценотические связи и разнообразные условно-нейтральные — гидрохимические, гидрологические, а также поведенческие реакции гидробионтов (рис. 35). Циклы размножения гидробионтов регулируются экзогенными и эндогенными факторами. У многих животных существует рефрактерный период после размножения и в этом случае невозможно вызвать новый репродуктивный цикл (Chieffi, 1984). Для большинства гидробионтов «пусковым» механизмом

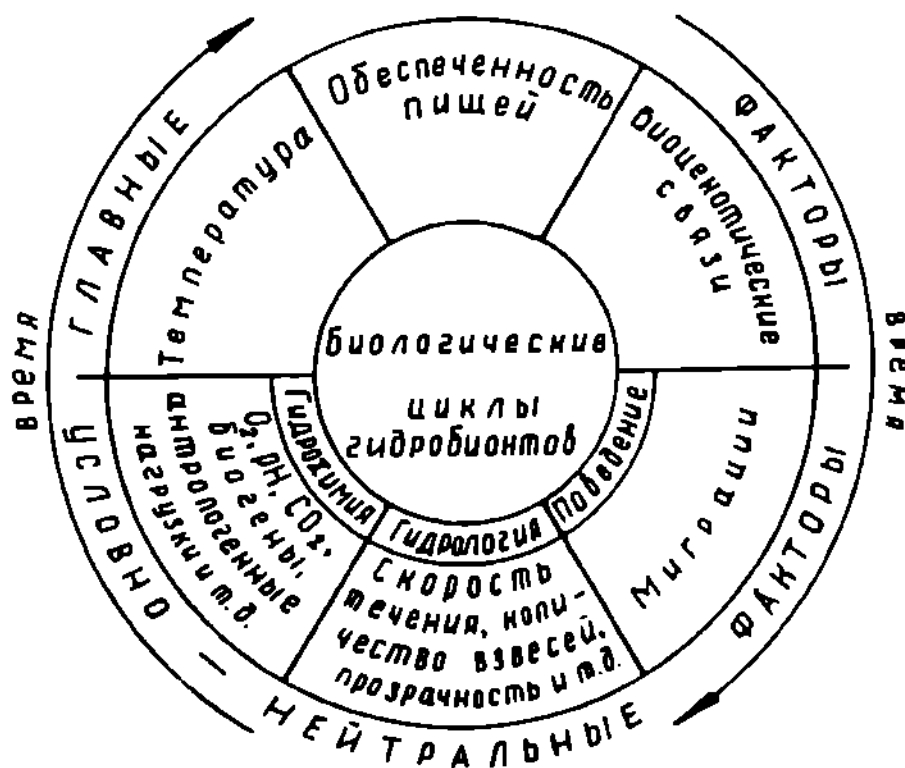


Рис. 35. Неформализованная модель сезонной сукцессии зооперифитона

биологических циклов служит температура. В иерархической значимости факторов среды, определяющих ход сукцессий, она должна занять одно из первых мест. Главные факторы по отношению к развивающимся сообществам могут быть стимулирующими или ингибирующими этот процесс, а при определенных условиях переходить в разряд условно-нейтральных, также

факторов среды, которые разделяются на главные — температура, обеспеченность пищей, биоценотические связи и разнообразные условно-нейтральные — гидрохимические, гидрологические, а также поведенческие реакции гидробионтов (рис. 35). Циклы размножения гидробионтов регулируются экзогенными и эндогенными факторами. У многих животных существует рефрактерный период после размножения и в этом случае невозможно вызвать новый репродуктивный цикл (Chieffi, 1984). Для большинства гидробионтов «пусковым» механизмом

как и условно-нейтральные могут стать главными. Следовательно, действие исходных главных факторов в процессе динамического развития сообщества может перекрываться более сильным воздействием других факторов, которые будут определять дальнейшее изменение структуры до тех пор, пока их влияние не будет перекрыто еще более сильными факторами. Как подчеркивал Н. П. Наумов (1958), нельзя рассчитывать на выявление строго постоянной закономерности или постоянно «ведущего» фактора изменения численности животных. Они будут изменяться как под влиянием человеческой деятельности, так и независимо от нее, в ходе естественных изменений биоценозов, климатических переменных и т. д.

Движение во времени «колеса» экологических сукцессий с осью вращения — биологические циклы гидробионтов — можно проследить практически во всех типах сообществ, в каждом из них будет специфический состав компонентов и особый набор главных и условно-нейтральных факторов, потенциально способных стать главными, действующими. Маршрут «колеса» — спираль. Время сукцессий зависит от конкретных условий среды, продолжительности жизни беспозвоночных и скорости разрушения субстрата.

Формирование экологической системы всего водоема обусловлено факторами общей значимости, к ним относятся — глубина, размер водоема, очертания береговой линии, тип грунта, прозрачность воды, радиационный режим, питательные вещества (Воронцов и др., 1981). В каждом конкретном водоеме видовой состав гидробионтов исторически обусловлен, определяется географической широтой, связью с другими водоемами, может изменяться во времени как естественным путем, а также под влиянием человеческой деятельности. Наиболее приспособленные к конкретным условиям среды виды становятся доминантами. Для каждого компонента сообщества свойственны свои способы и ритмы размножения, плодовитость, смертность, продолжительность жизни. Высокая сбалансированность условий среды и биологических циклов основных компонентов сообществ обеспечивает надежность функционирования экосистемы водоема.

Границы значений важнейших факторов среды специфичны для водоемов. Для каждого фактора существует некое среднемноголетнее значение, ежегодные отклонения от которого в сторону снижения или увеличения откладывали отпечаток на структурно-функциональные характеристики сообществ. В зависимости от величины отклонений их изменение носит биполярный характер — стимулирование или ингибирование типичных структур. Незначительные отклонения от среднемноголетних значений не приводят к стойкому нарушению доминантной структуры сообществ. На протяжении десятилетий в перифитоне Рыбинского водохранилища на природных участках, наименее подверженных антропогенным нагрузкам, состав доминирующих видов не менялся (Скальская, 1982). Однако, эпизодически наблюдались вспышки численности видов, которые не являлись постоянными компонентами этих сообществ. Оптимальное сочетание условий среды для биологических возможностей вида позволяли ему максимально реализовать репродуктивный потенциал.

Со временем колебания значений важнейших факторов среды могут перейти на новый более или менее высокий среднемноголетний уровень,

что несомненно повлечет за собой коренные перестройки доминантной структуры сообществ. Переход системы из одного относительно стабильного состояния в другое возможен только за счет дополнительной внешней энергии (Алимов, 1980). Подобная ситуация складывалась на Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС. Длительное воздействие искусственного подогрева привело к коренной перестройке структуры зоопланктона. Произошла смена доминантного состава. Повышенная температура в сильной мере отразилась на биологических циклах компонентов сообществ, что привело к фенологическим сдвигам ритмов их размножения, ускорению темпов созидания и разрушения биологических структур (Скальская, 1989). Чрезмерное увеличение антропогенных нагрузок на водоем может привести к однозначному эффекту — подавлению любой структуры, как мы наблюдали на Рыбинском водохранилище в период аварии на Череповецком металлургическом комбинате (Скальская, 1990).

Сложность познания и прогнозирования изменений структуры сообществ заключается в отсутствии исчерпывающих знаний жизненных циклов гидробионтов, экологических оптимумов, границ толерантности для видов, а также необходимости вычленения из всей суммы факторов главных, активно действующих, ингибирующих одни и стимулирующих другие структуры. Без установления иерархической значимости, направленности действия главных факторов, без учета скорости отклика гидробионтов на их изменения попытки установить корреляционные связи между значениями факторов среды и биологическими характеристиками сообществ не дают положительных результатов. Так, например, не была выявлена корреляция между одним из главных факторов среды — температурой и количественным развитием эпифитона в Онежском озере (Рычкова, 1989). Резкие изменения численности и биомассы были связаны с динамикой водных масс, т. е. действие температурного фактора перекрывалось более значимым фактором.

Проблема вычленения главных, функционально значимых факторов среды, усугубляется мозаичностью пространственных характеристик, а также сложностью количественной и векторной оценки направленности их противоречивой биполярной природы воздействия на гидробионтов. Пример биполярного действия фактора динамики водных масс иллюстрируется, с одной стороны, разрушением сформированных обрастаний на бетонных стенах во время штормов (Каминская, 1978), а с другой стороны, сильное перемешивание водных масс способствовало проникновению на большую глубину личинок обрастателей и образованию многочисленных сообществ (Ошурков, 1981).

В работе Мак-Артура и Уилсона (MacArthur, Wilson, 1967), описывающей стадии заселения предварительно дефаунированных островов выделены г-стратеги, т. е. виды с высокой скоростью размножения и роста, которые оказывались первыми поселенцами на свободных биотопах, и К-стратеги — виды с низким потенциалом роста, но более конкурентноспособные. Современные популяции гидробионтов выработали и продолжают совершенствовать путем длительных адаптаций собственные генетически закрепленные биологические циклы и не всегда конкурируют между собой, хотя конкуренция — это одна из сторон внутренних взаимодействий в сообществах. Эволюционные процессы начинались под воздействием конкуренции, однако конечный результат этого взаимодействия — ее устранение

(Межжерин, 1992). В различных сообществах обрастателей много примеров неантогонистических, взаимовыгодных, консортивных связей.

Наиболее сложны внутренние связи в многокомпонентных сообществах морского обрастания. В сильно насыщенных сообществах значимость каждого вида нередко определялась их адаптивными возможностями и конкурентноспособностью. Кроме того, внутренние взаимоотношения в сообществах определялись в немалой степени градиентами условий среды. Так, в эстуарном сообществе с 5 доминирующими видами, у которых периоды оседания молоди различны, все стадии сукцессии завершались в эксперименте доминированием мидии (Dean et al., 1980). На Азовском море выявлено 40 прямых и косвенных топических и трофических связей (Турпаева, 1977). В данном случае чередование слабых и сильных взаимодействий определяли характер сообществ и смену во времени доминантной структуры. Условия среды складывались таким образом, что могли быть оптимальными только для некоторых из имевшихся на данном биотопе видов и если беспозвоночные находились в активной фазе жизненного цикла, то имевшиеся потенциальные возможности для реализации жизненных стратегий были ими использованы.

Сукцессии сообществ обрастателей на новых субстратах зависят от активности биологических процессов в водоеме, от степени обогащения толщи воды сиртоном, меропланктоном, латоном. Следовательно, первыми поселенцами на свободной территории могут быть организмы любого уровня метаболизма, если они находятся в активной фазе биологических циклов, способны занять свободную территорию, на которой они будут удовлетворять жизненноважные потребности. Формирование эфемерных сообществ, состоящих в основном из вторичноводных беспозвоночных протекало очень быстро, равновесие с окружающей средой достигалось летом чаще всего за 2—15 дней (Кафтанникова, 1967; Константинов и др., 1977; Markosova, 1978). В дальнейшем при постоянстве видового разнообразия и незначительных колебаний количественных характеристик шел непрерывный процесс обновления состава населения субстратов за счет изменения популяционных характеристик гидробионтов — роста, миграций, вылета имаго, появления молодых особей. Преобразования такого рода нельзя учесть оценками видового разнообразия. В подобных сообществах состояние климакса не достигалось, они характеризовались взаимодействием биологических циклов и условий среды.

Ход сукцессий зависит от направления действия результирующего вектора внешних и внутренних связей, проходящего через биологические циклы и продолжительность жизни доминирующих видов. В сообществах простейших, индивидуальная продолжительность жизни которых измерялась от нескольких часов до нескольких суток, происходит непрерывная смена состава, они весьма лабильны и чрезвычайно быстро реагировали на изменения условий среды. Из года в год сообщества простейших характеризовались постоянством их основных структурных характеристик. Так, в оз. Дуглас с относительно стабильными абиотическими характеристиками в многолетнем аспекте протозойный перифитон на субстратах с длительностью пребывания их в воде в течение 7 лет не отличался от того, который сформировался за 50 дней (Pratt, 1985). Такие эфемерные сообщества обладают высокой скоростью обновления.

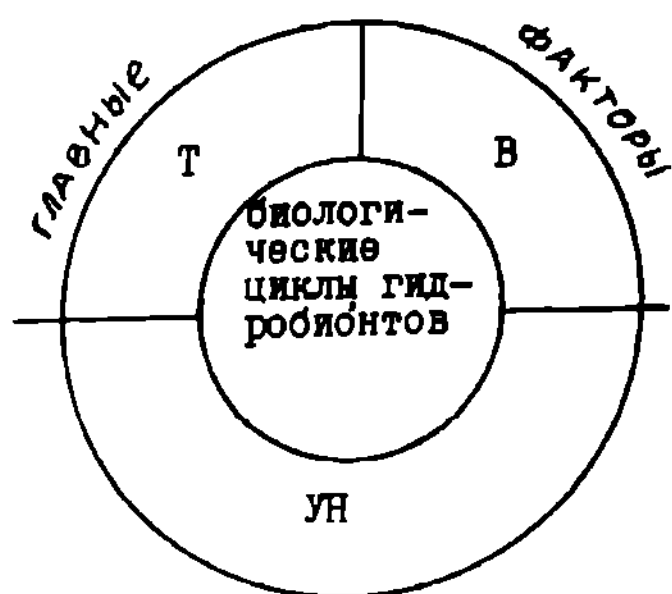
Среди беспозвоночных есть виды, продолжительность жизни которых измерялась десятилетиями, например, у мидии Грея она составляла 70 лет (Селин, 1986). Смена состава в сообществах с длительным периодом индивидуальной жизни его компонентов шла довольно долго — от 2 лет у мидии обыкновенной до 30—35 лет у модиолуса и мидии блестящей. Следовательно, длительность сукцессий сообществ тесно связана с одной из важнейших биологических характеристик видов — продолжительностью жизни особей.

Ход сукцессий и структура формирующихся сообществ тесно связаны с обеспеченностью пищей гидробионтов. Так, например, для личинок хиромид-фильтраторов р. *Glyptotendipes* и *Endochironomus*, живущих в обрастаниях, пищевое лимитирование исчезает почти полностью, если чистая первичная продукция планктона равна 4 ккал. м^{-2} в сутки (Шуйский и др., 1995). Различные варианты изменения условий питания (недостаток или избыток пищи, изменения набора кормовых организмов) будут соответственно ингибировать свойственную данному биотопу структуру, либо трансформировать ее в иной тип. В природных сообществах обеспеченность пищей основных компонентов перифитона, питающихся фильтрационным способом, зависела от ее концентрации в толще воды. Однако здесь развивается огромная масса зоопланктонных организмов с фильтрационным типом питания, которые при определенных условиях могут стать потенциальными конкурентами перифитонным животным. Известно, что развитие зоопланктона в природных популяциях часто сдерживалось недостатком пищи. Следовательно, пищевой фактор способен лимитировать развитие не только зоопланктона, но и перифитона.

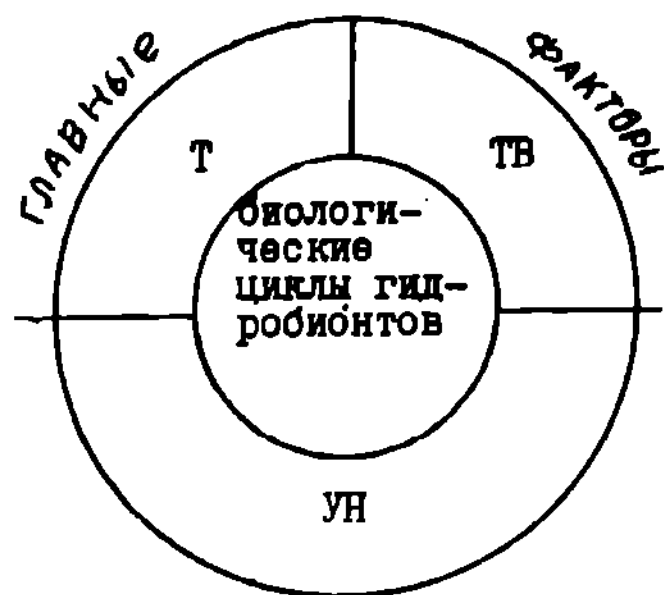
Проблема возможной конкуренции за пищу между зоопланктоном и перифитоном в большинстве случаев решается естественным путем в пользу зоопланктона за счет неограниченных биотопических возможностей толщи воды. Перифитон занимает лишь небольшие, в основном прибрежные участки, где имеются заросли макрофитов, камни и другие субстраты. В водоемах с большими площадями, занятыми макрофитами, распределение пищевых ресурсов между перифитоном и зоопланктоном может в корне меняться.

К числу активных реакций беспозвоночных на недостаток пищи следует отнести способность мигрировать на биотопы с оптимальными условиями питания. Например, молодь дрейссены после оседания на субстраты способна образовывать скопления в наиболее богатых пищевыми взвесями придонных горизонтах.

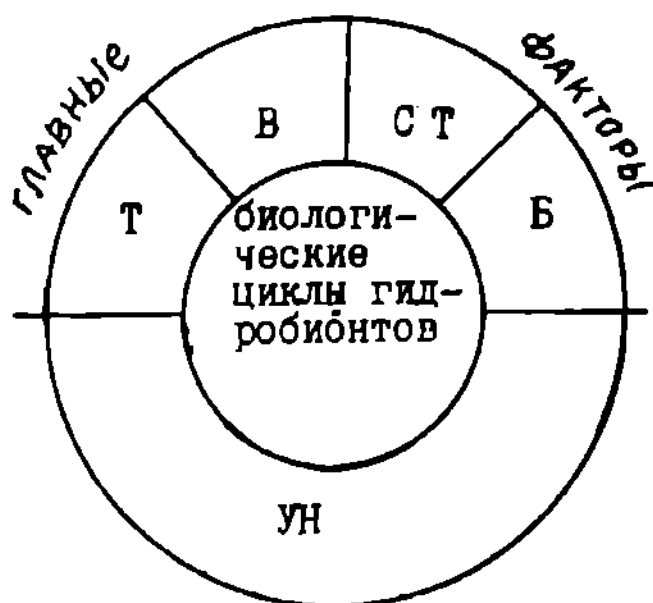
Многие другие факторы могут определять ход и результат сукцессий. В Шекснинском плесе в зоне воздействия бытовых и токсических стоков г. Череповца естественный процесс формирования зооценозов искажался. К числу главных факторов, определявших развитие зооперифитона на этих участках, относились соответственно — содержание большого количества взвесей антропогенного происхождения и токсических веществ (рис. 36). В среде с высоким содержанием взвесей многие беспозвоночные седиментаторы выпадали из состава обрастаний, доминантами становились олигохеты — собиратели пищевых частиц, накапливавшихся на субстратах. В условиях токсического загрязнения в деградировавших сообществах оставались главным образом нематоды и личинки хиромид.



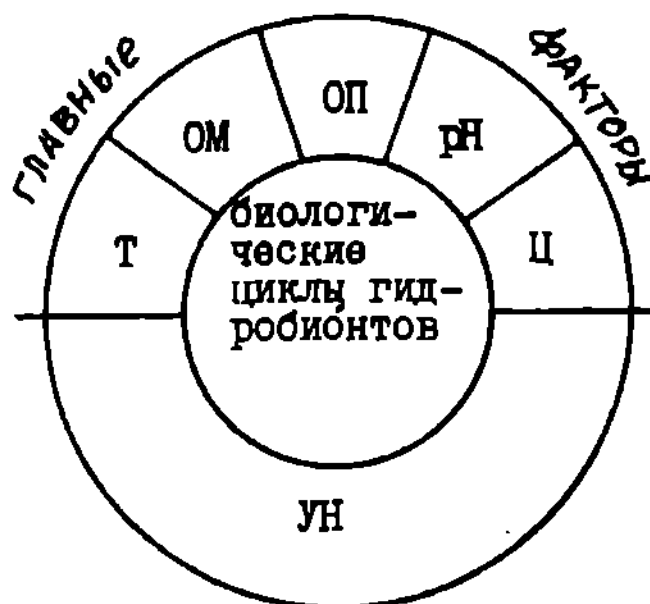
бытовые стоки



токсические стоки



"тепловое" загрязнение



закисление

Рис. 36. Схемы сезонных сукцессий зооперифитона в водоемах, подвергающихся антропогенному воздействию. Обозначения: Т — температура, ОП — обеспеченность пищей, Б — биоценотические связи, В — взвеси, ТВ — токсические вещества, СТ — скорость течения, рН — рН, Ц — цветность, ОМ — общая минерализация, УН — условно-нейтральные (различные абио- и биотические) факторы

На Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС под влиянием стимулирующего действия умеренного искусственного подогрева воды и сопутствующих факторов (повышенное содержание взвесей, высокая скорость течения) отмечалось усложнение сукцессионных процессов. В формирующихся многокомпонентных сообществах с доминированием мшанок возрастала роль биоценотических связей.

В слабоминерализованных озерах Дарвинского заповедника с различной степенью трофности, гумозности и подвергающихся антропогенному закислению, наоборот, возрастало число факторов среды, тормозивших ход сукцессий зооперифитона, отмечалось угнетение многих гидробионтов. В озерах развивались крайне малочисленные сообщества, в которых оставались, главным образом, вторичноводные беспозвоночные — личинки хиро-

номид, мокрецов, ручейников, а из первичноводных — в основном олигохеты и нематоды — виды стенобионтные или эврибионтные с высокими анабиотическими возможностями.

Таким образом, при всей многогранности процесса сукцессий сообществ обрастателей его всеобщий базис состоит в созидательной силе биологических циклов, реализации жизненных стратегий видов, насколько это возможно в конкретных условиях среды и типа субстрата. Общая схема экологических сукцессий служит основой для построения частных моделей развития сообществ на самых разнообразных биотопах.

Предлагаемую схему чрезвычайно сложно ограничить строгими рамками количественных выражений из-за трудоемкости этими мерами отразить всю гамму взаимодействий в сообществах: поведенческие реакции гидробионтов, синергизм действия различных факторов среды, их биполярную природу воздействия на ход сукцессий, возможность влияния случайных или неучтенных факторов. Однако эта схема может оказаться универсальным инструментом для познания сукцессий самых разнородных типов сообществ в разных водоемах.

Параллелизм и специфичность процессов обрастания в пресных водах и морях

Начальные этапы формирования сообществ микроорганизмов перифитона, смена их форм, отношение планктонных форм к перифитонным в пресных водах и морях сходны (Горбенко, 1977; Раилкин, 1998). Очевидно, можно полагать, что сукцессии сообществ макробеспозвоночных обрастателей в пресных водах и морях будут иметь как общие закономерности, так и специфические особенности. Большой фактический материал по обрастаниям в морях и пресных водах позволяет предпринять попытку сравнения особенностей сукцессий сообществ гидробионтов, связанных с твердыми субстратами (природными или антропогенными), находившимися в водной среде, отличающейся по физическим и химическим параметрам.

Видовой состав морских и пресноводных обрастателей различен. Для сравнения приведем данные по представленности разных групп обрастателей в Черном море и Рыбинском водохранилище, где наиболее полно изучен видовой состав перифитонных беспозвоночных (табл. 69). За исключением инфузорий, список включал в основном макрообрастателей. Мелкие беспозвоночные — остракоды, гарпактициды, коловратки, нематоды не определялись или изучены частично.

В Рыбинском водохранилище наиболее представлены пресноводные личинки насекомых и олигохеты, в Черном море — ракообразные, полихеты, моллюски и мшанки. Для этих водоемов отмечено несколько общих видов инфузорий — это *Acineta grandis* Kent., *Epistylis anastatica* L., *Vorticella campanula* Ehrb., *V. nubelifera* O. F. M., из них *Vorticella campanula* обильна в море и водохранилище. Среди макрообрастателей общих видов, кроме *Dreissena polymorpha*, не отмечено.

Состав обрастателей в Рыбинском водохранилище и Черном море

Беспозвоночные	Рыбинское водохранилище		Черное море	
	число видов	автор	число видов	автор
Инфузории	100	Мыльникова, 1987	35*	Брайко, 1985
Губки	3	Собственные данные	8	»
Гидрозои	2	»	9	»
Антозои	—		2	»
Турбеллярии	нет данных		3	»
Немертины	—		1	»
Нематоды	14	»	1	»
Полухеты	—		15	»
Олигохеты	20	»	—	
Пиявки	4	»	—	
Ракообразные	3	»	37	»
Лич. насекомых	56	»	—	
Моллюски	4	»	14	»
Мшанки	9	»	10	»
Форониды	—		1	»
Камптозои	—		2	»
Асцидии	—		3	»
Всего видов без учета инфузорий	115		106	

* Указаны исключительно прикрепленные, массовые виды.

В Рыбинском водохранилище массового развития в обрастаниях достигали дрейссена, личинки хирономид, олигохеты, мшанки, губки. В морских обрастаниях обильны и многочисленны гидроиды, баянусы, мидии, губки, нередко корофииды, а также подвижные формы, среди которых преобладали турбеллярии и гарпактициды (Брайко, 1985).

Сукцессия обрастаний в морях в настоящее время рассматривается как трехэтапный процесс: первый — формирование сообщества перифитонных микроорганизмов; второй — сообщество быстрорастущих организмов; третий — климаксное сообщество двустворчатых моллюсков. Эта схема не универсальна и справедлива лишь в определенных экологических условиях (Ошурков, 1985). Необходимость первого этапа сукцессии в морях подвергалась сомнению, т. к. оседание личинок обрастателей на новую, свободную от обрастания поверхность шло значительно интенсивнее, чем на поверхность уже занятую другими организмами (Долгопольская, 1954).

По-видимому, для беспозвоночных, питающихся фильтрационным способом и использующих субстраты лишь как место прикрепления, важна доступность поверхности для поселения на ней и в этом случае сообществу

микроорганизмов может отводиться негативная роль. Образование первичной бактериально-водорослевой пленки будет необходимым условием для дальнейшего хода сукцессии в том случае, если компоненты следующего этапа сукцессии используют ее в пищу или она иным способом способствует дальнейшей реализации жизненных циклов гидробионтов.

В пресноводном перифитоне бактериально-водорослевую пленку, образующуюся на субстратах в основном потребляли мелкие олигохеты-детритофаги, а также всеядные личинки хирономид и личинки-фильтраторы при недостатке пищи в толще воды. Вода всегда населена микроорганизмами и за счет сил адгезии они оказывались первыми, в начале пассивными поселенцами, а затем становились биологически активными. В таком смысле и предложено рассматривать сообщество перифитонных микроорганизмов как первый этап любой сукцессии (Ошурков, 1985). А. И. Раилкин (1998) рассматривает сукцессии сообществ обрастателей в морской среде как направленный и в этом смысле детерминированный процесс, включающий три последовательные стадии: микрообрастания, быстро и медленно растущих макроорганизмов.

Основную роль в обрастаниях морей и пресных вод играли прикрепленные беспозвоночные, в жизненном цикле которых планктонной стадии развития — личинкам принадлежит расселительная функция. Уход личинок из планктона на твердую поверхность определяется внутренней программой развития и их физиологическим состоянием (Раилкин, 1998). У некоторых пресноводных обрастателей для переживания неблагоприятных условий зимовки служат покоящиеся почки — геммулы, статобласты, которые наряду с личинками способствуют расселению беспозвоночных по водоемам. Сходный способ освоения новых территорий таксономически и экологически разнородными гидробионтами служит важным объединяющим звеном в ходе сукцессий сообществ обрастателей в пресной и морской воде. Из этого основного положения логически следует вывод об определяющей роли в ходе сукцессии жизненных стратегий видов, входящих в сообщество, а также внутренних и внешних условий их реализации.

Типично пресноводные сообщества обрастателей по своей природе эфемерны — они формировались в течение вегетационного периода из личинок насекомых, мшанок, губок, олигохет, гидр и т. д., а осенью угасали. Весной процесс возобновлялся. После вселения в пресные воды выходца из Каспия дрейссены полиморфной произошла структурная реорганизация сообществ беспозвоночных, связанных с твердыми субстратами. Многолетний жизненный цикл, высокая плодовитость и экологическая пластичность дрейссены позволили ей занять доминирующее положение в доступных ей биотопах. Вследствие этого сообщества обрастателей из эфемерных превратились в консортивного типа биоценозы с высокой биомассой моллюсков и их комменсалов. В ходе сукцессии этих сообществ можно выделить два этапа: весенне-летний (V—VI) и летне-осенний (VII—X). Первый этап характеризовался постепенным увеличением видового разнообразия и количественным преобладанием личинок хирономид, олигохет, ракообразных; второй — доминированием дрейссены, мшанок, губок при незначительном расширении видового разнообразия. Относительная стабилизация в перифитоне достигалась доминированием дрейссены.

В Черном море обрастание — чрезвычайно многокомпонентное и обильное сообщество. В ходе сукцессии оно проходит 4 стадии развития: стадия доминирования гидроидов и баянусов (I и II), стадия ботриллюсов (III) и стадия динамического равновесия с преобладанием мидий (IV). Следовательно, современные сообщества обрастателей в Рыбинском водохранилище и Черном море имели сходный терминальный тип — моллюскоидный. Длительность существования таких сообществ связана с продолжительностью жизни моллюсков, особенностями воспроизводства численности их популяций.

Доминирование митилид характерно для литоральной и сублиторальной зоны Мирового океана. Во всех морях, кроме некоторых полярных районов, распространен пояс различных мидий (Воскресенский, 1948), отличающихся высоким биопотенциалом и эврибионтностью. Иногда обрастания не могли развиваться до последней стадии и останавливались на промежуточных этапах. Например, в условиях сильной прибойности, где большинство моллюсков не живут, преобладали баянусы. Среди множества факторов, оказывающих влияние на обрастание, наиболее значимые из них свет, глубина, удаленность от берега, температура, загрязнение, скорость течения, прибой и волнение, характер субстратов, биоценотические связи (Зевина, 1972). Из этих характеристик среды общей значимости в конкретных условиях морских и пресноводных водоемов существует самый разнообразный набор собственных функционально значимых факторов.

Отличия в ходе сукцессий в Рыбинском водохранилище и Черном море базировались прежде всего на видоспецифических особенностях жизненных циклов обрастателей, ритмы которых складывались в процессе адаптации к различным условиям среды. В Рыбинском водохранилище, как и других водоемах средней полосы, процесс обрастания слагался из двух фаз — пассивной и активной, наиболее интенсивно он протекал в летний период, зимой беспозвоночные в разной форме диапаузировали. В морях такой фазности не существует, так как личинки обрастателей круглый год содержатся в планктоне, поэтому даже зимой происходило заселение субстратов, однако, сроки массового оседания, как и в пресных водах, приходились на теплый период (Сиренко и др., 1978; Брайко, 1985; Ошурков, 1987).

В сильно насыщенных морских сообществах особая роль в их развитии принадлежала биоценотическим связям. В противоположность этому в Рыбинском водохранилище ход сукцессий в сильной мере находился под влиянием абиотических факторов, регулировавших процессы жизнедеятельности гидробионтов. Роль хищников, живущих в обрастаниях, здесь незначительна. Внутренние связи приобретали существенное значение в развитии сообществ на локальных биотопах, где складывались наиболее благоприятные условия для развития всего комплекса беспозвоночных, заселявших твердые субстраты водной толщи — дрейссены, губок, мшанок, личинок насекомых, гидр и т. д.

При выделении различных стадий в ходе сукцессий обрастаний в морях недостаточно полно отражена роль чрезвычайно разнообразной и многочисленной группы перифитонных беспозвоночных — инфузорий. Несмотря на мелкие индивидуальные размеры особей их функциональная значимость существенна. Присутствие инфузорий в обрастаниях не ограни-

чивается первыми этапами заселения. В Черном море максимум биологической активности этих организмов приходился на зимне-весенний период, хотя интенсивное размножение наблюдалось в широком диапазоне температур от 6,2 до 23,0° С (Брайко и др., 1984). В это время их максимальная численность регистрировалась не только на новых субстратах с непродолжительной экспозицией (II:—IV), но и в сформированных за год сообществах. Изменение численности инфузорий, по-видимому, служит отражением цикличности в их развитии и приуроченности максимальной биологической активности к определенным температурным и пищевым условиям.

В Рыбинском водохранилище максимальное развитие инфузорий в обрастаниях на искусственных субстратах совпадало с периодом наибольшего прогрева водоема (июнь—август) и высоким уровнем обеспеченности пищей (Мыльникова, 1987). В разных водоемах возможности реализации жизненных циклов беспозвоночных различны, что и определяло большое разнообразие вариантов сукцессий.

В пресных водах и морях при всей сложности, многогранности и специфичности процессов обрастания механизмы сукцессий сообществ в качественно различных средах практически идентичны и базируются на адаптивных возможностях гидробионтов, реализации их жизненных стратегий в конкретных условиях среды.

Заключение

Впервые на водоемах бассейна Верхней Волги на протяжении почти четверти века (1973—1997 гг.) проведены многоплановые исследования зооперифитона — наименее изученной в пресных водах биотопической группировки беспозвоночных, обитающих на твердых субстратах водной толщи.

Один из важных результатов выполненных работ — выявление особенностей формирования фауны обрастателей в верхневолжских водохранилищах. Водоемы создавались в 30—50-х годах XX столетия. В самом крупном из них — Рыбинском водохранилище — этот процесс, отражающий в целом развитие всей биоты водоема, проходил в три этапа: от олигомиксного хирономидного к дрейссеновому, а затем полимиксному типу с доминированием личинок хирономид, дрейссены, губок, мшанок, олигохет, нематод и других беспозвоночных. В Ивановском водохранилище этап доминирования дрейссены в первые десятилетия существования водоема не был выражен, в Горьковском — этот процесс протекал под влиянием не только фауны собственных притоков, но и созданного раньше Рыбинского водохранилища.

К концу 80-х — началу 90-х годов фауна обрастателей водохранилищ сформировалась и включала все основные группы беспозвоночных пресных вод. Этот процесс продолжается, и во времени, как известно, не ограничен. В последние годы наблюдается усиление роли в водохранилищах беспозвоночных-фильтраторов — мшанок и губок, которые используют в пищу обильный нано- и пикопланктон, причем обнаруживается сходство структуры обрастателей водохранилищ и высокотрофных озер (оз. Бисерово, Московская обл., оз. Неро, Ярославская обл.), в которых беспозвоночные-фильтраторы занимают доминирующее положение.

Установлено, что сезонные и межгодовые изменения структуры зооперифитона в естественных условиях водоемов тесно связаны с колебаниями температурного, уровня режима и характером поверхностного стока — факторами первой группы общеводоемной значимости, которые определяют многие гидрологические, гидрохимические параметры, а также скорость биологических процессов. Уровни развития обрастателей в открытой акватории и побережье определяются факторами второй группы внутриводоемной зональной значимости — степенью волнения воды, наличием в побережье макрофитов и характером грунта. Мозаичность структуры зооперифитона на локальных участках (станциях) зависит от множества факторов, создающих микрозональные условия станций.

Разработана концептуальная модель сезонных сукцессий сообществ обрастателей, в которой использован новый подход к оценке движущих сил этого сложнейшего процесса. Основа сукцессий — реализация во времени

биологических циклов животных, использовании ими адаптивных возможностей, выработанных в процессе эволюции.

В связи с этим исследованы биология и экология основных групп и видов обрастателей. Для дрейссены Верхней Волги установлены особенности размножения, изучены размерная структура, темпы воспроизводства численности популяций как на природных, так и антропогенно нарушенных биотопах. Показано, что на участках, не подвергающихся загрязнению, темпы размножения моллюсков ежегодно изменялась. Отмечено от 1 до 3 пиков численности молоди при оседании их на субстраты. При ранних сроках размножения более трети численности сеголетков к осени достигала размеров, при которых начиналось их половое созревание. В случае позднего размножения, как это отмечалось в 1979 г., в конце вегетационного периода все сеголетки оказывались неполовозрелыми. В зонах антропогенного воздействия дрейссена испытывает угнетение, нарушаются темпы воспроизводства численности, а донные популяции нерегулярно пополняются молодью. В современной экосистеме верхневолжских водохранилищ сохранение статуса доминанта дрейссеной поддерживается многочисленными ее популяциями, обитающими в наименее загрязненных участках.

Изучены особенности расселения и биологии байкальского бокоплава. В Рыбинском водохранилище рачки размножаются в течение всего вегетационного периода, однако у них отмечена тенденция уменьшения размеров, веса и плодовитости по сравнению с особями из озер Байкал и Ильмень.

Впервые для волжских водохранилищ проведено фаунистическое исследование колониальных беспозвоночных — мшанок и губок. У массовых видов мшанок выявлены естественные пищевые спектры. Установлено, что они используют в основном различные водоросли, массовые компоненты которых имеют размеры 6—45 мкм. С помощью специально разработанной методики определена скорость осаждения взвеси некоторыми видами мшанок. Показано, что в летнее время эти величины сопоставимы с таковыми для сеголетков дрейссены. Мшанки могут быть перспективными объектами для вселения в водоемы с целью биологической очистки воды.

Детально рассмотрено влияние различных типов антропогенного воздействия (подогретые воды тепловых электростанций, промышленные и бытовые стоки, закисление) на зооперифитон водохранилищ, озер, рек. Выявлены общие и специфические черты трансформации структуры обрастателей при антропогенном вмешательстве в ход естественных процессов. При всех типах воздействия в водоемах происходят глубокие изменения видовой, трофической структуры зооценозов, нарушаются биологические циклы и темпы воспроизводства численности популяций, формируются несвойственные природным биотопам специфические техногенные структуры сообществ, в которых преобладают олигохеты, нематоды, личинки насекомых. В условиях сильного токсического загрязнения процессы обрастания полностью блокируются. В зонах загрязнения при исчезновении целых групп беспозвоночных высокого таксономического ранга — моллюсков, пиявок, гидр, личинок ручейников, поденок и т. д., свойственных не-

загрязненным водоемам, оценка разнообразия сообществ на уровне видов недостаточна. Предложено учитывать дополнительно число групп беспозвоночных не ниже ранга семейства.

Впервые для водоемов Верхней Волги разработана, обоснована и апробирована методика оценки их экологического состояния по зооперифитону. Показано, что в конце XX столетия экологическая обстановка в регионе ежегодно изменялась под влиянием накопленных, аварийных и вновь поступающих в водоем загрязняющих веществ. Она также определяется климатическими факторами, которые могут ослаблять или усугублять воздействие вредных веществ.

Литература

Абакумов В. А., Тальских В. Н. Закономерности изменения перифитонных сообществ в условиях загрязнения природной среды // Пробл. экол. мониторинга и моделир. экосистем. Л., 1985. Т. 8. С. 44—59.

Абакумов В. А., Курилова Ю. В. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 1991.13. С. 44—53.

Абрикосов Г. Г. Пресноводные мшанки водоемов Дальнего Востока СССР // Тр. Зоол. музея МГУ, 1961. Т. 8. С. 103—111.

Алехнович А. В., Гигиняк Ю. Г., Кулеш В. Ф. Распространение и численность восточной креветки в водоеме-охладителе Белорусского полесья // Биол. ресурсы водоемов бассейна Балт. моря. Материалы 22 науч. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987. С. 8—9.

Алимов А. Ф. Связь между структурными и функциональными характеристиками биоценозов водных экосистем // Количественные методы в экологии животных. Л., 1980. С. 11—12.

Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков // Л.: Наука, 1981. 248 с.

Алимов А. Ф., Аракелова Е. С. Плодовитость и развитие пресноводных моллюсков // Моллюски: сист., экол., закономерности распрот. 7 Всес. совещ. по изуч. молл. Л., 1983. С. 220—222.

Анохина Л. Е. Фитообрастания озера Севан // Сб. науч. тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. х-ва НПО по пром. и тепловод. рыбовод. 1988. № 288. С. 58—59.

Антипина Е. Е., Маслов С. П. Доступность, размеры, экологические особенности изолята и островные эффекты // Проблемы макроэволюции. М., 1988. С. 101—102.

Антипчук А. Ф., Кочмарь Ф. И. Приспособления для экспонирования стекол обрастания // Гидробиол. журн. 1970. № 3. С. 127—128.

Ассман А. В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в Глубоком озере // Тр. ВГБО, 1953. № 5. С. 138—157.

Афанасьев С. А. Особенности распределения олигохет в перифитоне в связи с пространственной структурой биотопа // Вод. Малошетинков. черви. Матер. 6 Всес. симп. Рига, 1987. С. 38—42.

Афанасьев С. А. К методике изучения сообществ перифитона в условиях высокогетерогенного биотопа // Гидробиол. журн. 1988. № 4. С. 86—87.

Афанасьев С. А., Протасов А. А., Слепнев А. Е. Малошетинковые черви в перифитоне водоемов-охладителей // Водные малошетинковые черви. Матер. 6 Всес. симп. Рига, 1987. С. 43—47.

Афанасьев С. А., Протасов А. А., Синицына О. О. Изменение структуры и функциональной роли популяции дрейссены в перифитоне водоемов-охладителей атомных электростанций в связи с увеличением тепловой нагрузки // Вид и его продуктивность в ареале. Матер. 5 Всес. совещ. Вильнюс, 1988. С. 227—228.

Базикалова А. Я. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. станции. 1945. Т. 11. 440 с.

Бакастов С. С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиол. режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Труды ИБВВ АН СССР. 1976. Вып. 33(36). С. 13—22.

Баклановская Т. Н. Обрастание водопроводного канала и влияние на него механической очистки // Гидробиология каналов СССР и биол. помехи в их эксп. Киев: Наук. думка, 1976. С. 210—215.

Бараткулиева Г. Х. Фитообрастания на тростнике в Каракумском канале // Биол. основы рыбн. хоз. водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1986. С. 37—38.

Басова С. Л. К выбору статистических характеристик при гидробиологическом мониторинге // Ред. «Гидробиол. журн.» Киев, 1985. 32 с. Деп. в ВИНТИ 11.05.85. № 3184—85.

Бекман М. Ю. Экология и продукция *Micruropus possolski* Sow и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Систематика и экология ракообразных Байкала. М.-Л., Наука, 1962. С. 141—155.

Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (синфизиологических) связей // Информ. бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. № 5. С. 3—30.

Белова Л. М., Бондаренко Т. А. Состав биоценоза обрастания и его формирование в Мироновском водоеме-охладителе // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Часть III. 1981. С. 6—7.

Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.

Биоценозы обрастания в качестве биопоглотителя // М.: МГУ, 1961. 363 с.

Бисеров В. И. Макрозообентос Рыбинского водохранилища в 1984 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1987. № 74. С. 23—27.

Богатов В. В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник Дальневосточного отд. РАН. 1995. № 3. С. 51—61.

Бородич Н. Д. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоол. журн. 1979. Т. 58. Вып. 6. С. 920—921.

Брайко В. Д. Роль прикрепленных инфузорий и их бродяжек в ценозе обрастания // Биология шельфовых зон Мирового океана. Тез. докл. II Всес. конф. по морской биологии. Владивосток, 1982. Ч. 1. С. 6—7.

Брайко В. Д. Обрастание в Черном море // Киев.: Наук. думка, 1985. 123 с.

Брайко В. Д. Теоретические аспекты проблемы обрастания // Изучение процессов морского биообрастания и разработка методов борьбы с ним. Л.: Наука, 1987. С. 8—11.

Бугаева Е. Б., Синянская Н. А. Особенности биологических обрастаний Горьковского водохранилища у Костромской ГРЭС // Тр. ин-та «Теплоэлектропроект». Энергия, 1968. № 4. С. 85—89.

Бугров Л. Ю., Лапшин О. М., Муравьев В. Б. Опыт организации многоцелевых исследований на экспериментальном рифовом комплексе // Искусст. рифы для рыбн. х-ва. Тез. докл. Всес. конф. М., 1987. С. 78—81.

Буторин Н. В., Смирнов Н. П. Основные закономерности изменений физических и химических характеристик водных масс Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. Л.: Наука, 1972. Вып. 23(26). С. 107—127.

Величко Е. С. О влиянии теплых вод Конаковской ГРЭС на фауну нематод // Биол. внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1980. № 47. С. 35—38.

Вершинин Н. В. Эпифауна затопленной древесины и ее роль в формировании кормовых ресурсов рыб Братского водохранилища // Биол. основы рыбного хоз-ва на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1966. С. 326—329.

Виноградов А. В. К изучению ископаемых остатков пресноводных мшанок СССР // VI конф. по ископ. и соврем. мшанкам. Пермь, 1983. С. 9—10.

Виноградов А. В. Мшанки континентальных водоемов СССР (современные и ископаемые) // Автореф. дис. канд. биол. наук. Москва: ПИН АН СССР 1989. 25 с.

Владимиров М. З. Влияние сброса подогретых вод Молдавской ГРЭС на состав, биотопическое распределение и развитие моллюсков в Кучурганском лимане-охладителе // Моллюски: сист., экол. и законом. распредел. 7 Всес. совещ. по изуч. молл. Л., 1983. С. 240—241.

Владимиров М. З. Влияние термофикации водоемов-охладителей ТЭС на количественное развитие теплолюбивых каспийских видов зообентоса // Современное состояние экосистем рек и водохранил. бассейна Днестра. Кишинев, 1986. С. 60—67.

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.

Волков А. Ф., Латыш Л. В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь—июль) 1981 г. // ИБВВ АН СССР, 1982. 28 с. Деп. в ВИНТИ 24.08.82. № 4665—82.

Волков В. В., Потина И. И. Распространение, размеры и плодовитость *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), акклиматизированного в Горьковском водохранилище // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1977. № 2. С. 18—21.

Воронин Л. В., Солнцева И. О. Гифальные грибы и дрожжи в озерах, подверженных ацидификации // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. С-Петербург.: Наука, 1994. С. 3—30.

Воронцов Ф. Ф., Распопов И. М., Слепухина Т. Д. Фактор волновой активности в формировании экосистем мелководных озер Северо-запада СССР // Биол. рес. Белого моря и внутр. водоемов европ. Севера. Петрозаводск, 1981. С. 6—7.

Воскресенский К. В. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря // Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1948. Т. 6(18). С. 55—120.

Габаев Д. Д. О сукцессии перифитона на искусственных субстратах в водах Приморья // Науч.-техн. пробл. марикультуры в стране. Тез. докл. Всес. конф. Владивосток, 1989. С. 76—77.

Гаевская Н. С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Черного моря. Сообщение 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida* Eichw // Тр. Ин-та океанол. АН СССР. 1954. Т. 8. С. 269—290.

Гальцова В. В., Галкина В. Н., Кулаковский Э. Е., Кунин Б. Л., Лайус Ю. А., Лукина Т. Г. Исследования биоценоза мидий на искусственных субстратах

в условиях марикультуры на Белом море // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 76—88.

Гиль Т. А., Казаринова Т. Ф., Стом Д. И. Изучение скорости фильтрации воды байкальской губкой радиоуглеродным методом // Гидробиол. журн. 1997. Т. 33. № 6. С. 104—106.

Гиляров А. М. Методологические проблемы современной экологии. Смена ведущих концепций // Природа. 1981. № 9. С. 96—103.

Глухова В. М. Личинки мокрецов подсемейств Palmonuinae и Seratorogoninae фауны СССР // Л.: Наука, 1979. 230 с.

Голубев А. П. Чистая эффективность роста популяций брюхоногих моллюсков в подогретых водах // Эффективность роста гидробионтов. Гомель, 1986. С. 84—93.

Гольд З. Г., Мельчакова Н. П. Формирование фауны олигохет Саянского водохранилища на затопленной древесине // Водные малощетинковые черви. Рига, 1987. С. 56—59.

Гольд З. Г., Мельчакова Н. П. Формирование эпифауны затопленной древесины Саянского водохранилища // Красноярский ун-т. 1989. 22 с. Деп. в ВИНТИ 27.03.89. № 7950—В89.

Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона // Киев: Наук. думка, 1977. 252 с.

Горбунов К. В. Динамика обрастаний на полоях нижней зоны дельты Волги и их роль в питании молоди сазана // Тр. ВГБО. 1955. Т. 6. С. 80—103.

Горидченко Т. П., Бродельщикова О. А., Будаева Л. М. Экспериментальные исследования биоценозов перифитона в условиях фонового загрязнения // Пробл. экол. мониторинга и моделир. экосистем. Л.: Наука, 1988. № 11. С. 84—89.

Горюнова Р. В. Происхождение и ранняя дивергенция стенолемат // Матер. VII колл. по ископ. и соврем. мшанкам. М.: ПИН АН СССР, 1986. С. 16—18.

Грезе В. Н. Анабиоз зообентоса Таймырского озера и его продуктивность // Зоол. журн. 1947. Т. 26. № 1. С. 3—8.

Громов В. В. Личинки тендипедид водных растений Камского водохранилища // Бюл. Инст. биол. водохранилищ АН СССР. 1960. № 6. С. 26—29.

Громов В. В., Пономарева Н. М. Эпифауна затопленной древесины Сылвенского залива Камского водохранилища и ее значение в кормовой базе рыб // Изв. Естественно-научн. ин-та при Пермском ун-те. 1963. Т. 14. № 6. С. 133—149.

Губанова И. Ф. Влияние сточных вод на эпифауну затопленной древесины в Камском водохранилище // Тез. докл. конф. «Волга-1». Тольятти, 1968. С. 231—232.

Губанова И. Ф., Демидова В. И., Гореликова Н. М. Эпифауна затопленной древесины камских водохранилищ // Уч. зап. Перм. ун-та. 1975. № 338. С. 153—156.

Гуревич Ф. А. Роль фитонцидов во внутренних водоемах // Водные ресурсы. 1978. № 2. С. 133—142.

Далекая Л. Б., Шадрина Л. А. Роль качественной характеристики субстрата в оседании мидий // Тез. докл. Всес. совещ. Владивосток, 1988. С. 64.

Дехтяр М. Н. К экологии микрофауны обрастаний высших водных растений Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1976. Т. 12. Вып. 3. С. 18—22.

Дехтяр М. Н. Соотношение экоморфотипов в таксоценозах раковинных амёб перифитона // Экол. морск. и пресновод. простейших. Тез. докл. 2 Всес. симп. протозоологов. Ярославль, 1989. С. 21.

Дехтяр М. Н., Сидоренко В. М. Структура сообществ раковинных амёб перифитона как показатель состояния трофических условий в литорали Киевского и Каховского водохранилищ // Науч. докл. высш. шк. Биол. н. 1988. № 11. С. 72—78.

Долгопольская М. А. Экспериментальное изучение процесса обрастания в море // Тр. Севастоп. биол. ст. 1954. т. VIII. С. 157—173.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 239 с.

Дубова Н. А. Модельное сообщество обрастаний // Гидробиол. журн. 1985. № 2. С. 100—101.

Дуплаков С. Н. К изучению биоценозов подводных предметов // Русск. гидроб. журн. 1925. Т. IV. № 1—2. С. 42—49.

Дуплаков С. Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1933. Т. 16. С. 5—160.

Дыга А. К. К вопросу о биологии *Dreissena polymorpha* Днепровского водохранилища // Гидробиол. журн. 1965. № 2. С. 56.

Дыга А. К., Лубянов И. П. Качественный состав и количественное развитие олигохет в составе биологических обрастаний гидросооружений на Днепровском водохранилище // Экспериментальная биология. НИИ гидробиологии ДГУ. 1968. Т. 13. С. 8—11.

Дыга А. К., Лубянов И. П., Золотарева В. И. Макрофауна обрастаний гидротехнических сооружений на Запорожском водохранилище // Сб. науч. статей НИИ гидробиологии Днепропетровск. ун-та. 1975. № 16. С. 27—39.

Дыга А. К., Лубянов И. П. Биологические особенности дрейссены Запорожского водохранилища // Техническая гидробиология. Днепропетровск, 1975. С. 40—52.

Дыга А. К., Золотарева В. И., Ковтун Т. Н. Влияние активной реакции среды (рН) на отдельных представителей зоопланктона и макрозообентоса // Тез. докл. IV съезда ВГБО. 1981. ч. III. С. 78—80.

Дьяченко И. П. Фауна зарослей прибрежной зоны Иваньковского и Угличского водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 298—303.

Жадин В. И. Мшанки реки Оки // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1964. № 32. С. 127—128.

Жариков В. В., Ротарь Ю. М. Состав фауны свободноживущих инфузорий Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л.: Наука, 1992. № 92. С. 19—30.

Жгарева Н. Н. Фауна зарослей озера Плещеево // ИБВВ АН СССР. 1988. 28 с. Деп. в ВИНТИ 17.08.86. № 6593—В86.

Жгарева Н. Н. Фауна зарослей озера Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск.: ИБВВ АН СССР. 1991. С. 130—145.

Жгарева Н. Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево

// Факторы и процессы эвтрофирования оз. Плещеево. Ярославский ун-т, ИБВВ РАН. 1992. С. 95—105.

Жгарева Н. Н., Биочино Г. И. О влиянии подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитофильную фауну Ивановского водохранилища // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. С. 57—60.

Жгарева Н. Н., Мордухай-Болтовской Ф. Д. Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитофильную фауну рдестов Ивановского водохранилища // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 6. С. 40—45.

Житина Л. С., Радченко И. Г., Максимов В. Н. Наблюдения за перифитонным сообществом Можайского водохранилища // Пробл. взаимодействия человека и биосферы. М.: Наука, 1989. С. 94—96.

Загоренко Г. Ф., Кожова О. М. Растительные обрастания и их роль в продуктивности Братского водохранилища // Биол. продукт. вод Сибири. М.: Наука, 1969. С. 76—79.

Задоев И. Н., Лейс О. А., Григорьев В. Ф. Результаты и перспективы акклиматизации байкальских гаммарид в водоемах СССР // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозв. в рыбохоз. водоемах. ГосНИОРХ. 1985. Вып. 232. С. 30—34.

Законнов В. В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопление донных отложений верхневолжских водохранилищ // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 3. С. 362—371.

Зевина Г. Б. Обрастания в морях СССР // М.: МГУ, 1972. 215 с.

Зевина Г. Б. Биология морского обрастания // М.: МГУ, 1994. 135 с.

Зимбалева Л. Н. Динамика численности фитофильных личинок хирономид среднего течения Днестра и распределение их по типам зарослей // Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 77—79.

Зимбалева Л. Н. Некоторые черты структуры сообществ пресноводных фитофильных беспозвоночных // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10. № 6. С. 38—46.

Зимбалева Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ // Киев: Наук. думка, 1981. 213 с.

Зимбалева Л. Н. Популяционный и биоценотический мониторинг водных экосистем // Пробл. экол. Прибайкалья. Тез. докл. 3 Всес. науч. конф. Иркутск, 1988. С. 53.

Зинченко Т. Д. Хирономиды — основная группа фауны обрастаний Учинского водопроводного канала и некоторые вопросы биоиндикации качества вод // Научн. основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 183—193.

Золотарев В. А. Развитие протозойного перифитона в Рыбинском водохранилище // Биол. продукт. и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 169—173.

Золотарев В. А. Простейшие перифитона водоемов различной сапробности // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 108—119.

Елагина Т. С., Зяблова Т. Г., Карпова А. М., Шубина Е. М. Основные результаты комплексных исследований Горьковского водохранилища в районе Костромской ГРЭС // Круговорот вещества и энергии в водоемах.

Антропогенное влияние на водоемы. IV Всес. лимнолог. совещ. Лиственичное, 1977. С. 36—39.

Елагина Т. С., Зяблова Т. Г., Шубина Е. М. Распространение и развитие *Dreissena polymorpha* Pallas в заливе реки Шачи — зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1978. С. 141—145.

Израэль Ю. А., Гасилина Н. К., Абакумов В. А., Цыбань А. В. Гидробиологическая служба наблюдений и контроля водной среды // Научн. основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. М., 1981.

Калиниченко Р. А. Синезеленые водоросли перифитона водохранилища-охладителя Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 3. С. 10—16.

Калугина Н. С. К биологии некоторых хирономид Учинского водохранилища (род *Endochironomus* К, род *Glyptotendipes* К) // Тр. VI совещ. по пробл. биологии внутр. вод. М.- Л.: АН СССР, 1959. С. 283—286.

Каминская Л. Д., Алексеев Р. П., Иванова Е. В., Синегуб И. А. Обрастания берегозащитных сооружений Одесского залива // Биол. поврежд. строит. и пром. материалов. Киев: Наук. думка, 1978. С. 235—237.

Каминская Л. Д., Алексеев Р. П., Синегуб И. А. Охрана биологических ресурсов прибрежной зоны Черного моря в условиях гидростроительства // Природн. среда и пробл. изуч., освоения и охраны биол. рес. морей и океанов. Л., 1984. С. 35.

Каратаев А. Ю. Воздействие подогрева на пресноводные экосистемы // Минск, 1990. 132 с. Деп. в ВИНТИ 07.05.90. № 2440-B90.

Каратаев А. Ю., Тищиков Г. М. Влияние подогретых вод ТЭС на рост *Dreissena polymorpha* Pallas // Вестн. Белорус. ун-та. 1979. Сер. 2. № 3. С. 39—43.

Каратаев А. Ю., Бурлакова Л. Е. Изменение трофической структуры сообществ планктонных и донных беспозвоночных как способ управления экосистемой озерного водоема // Методы исслед. и использ. гидроэкосистем. Рига, 1991. С. 125—126.

Каратаева И. В., Каратаев А. Ю. Роль олигохет в перифитоне водоема-охладителя ТЭС // Водные малощетинковые черви. Матер. 6 Всес. симп. Рига, 1987. С. 77—81.

Карзинкин Г. С. К изучению бактериального перифитона // Тр. Лимнолог. ст. в Косине. 1934. Вып. 17. С. 24—48.

Кафтанникова О. Г. Развитие личинок *Chironomidae* на разных субстратах в канале сев. Донец-Донбасс // Гидробиол. журн. 1967. Т. 3. № 1. С. 79—83.

Кафтанникова О. Г., Шевцова Л. В. Формирование и развитие зоообрастаний в каналах, влияние их на коррозию стали // Биол. поврежд. строит. и пром. материалов. М.: МГУ, 1973. С. 209—216.

Кафтанникова О. Г., Протасов А. А. Зоологические обрастания бетонных сооружений в районе сброса подогретых вод теплоэлектростанций // Освоение теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства. Киев: Наук. думка, 1978. С. 223—228.

Кафтанникова О. Г., Виноградская Т. А., Кошелева С. И., Ленчина Л. Г., Поливанная М. Ф., Сергеева О. А. Закономерности функционирования био-

логического режима водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций // Тез. докл. IV съезда ВГБО. 1981. Часть III. С. 28—29.

Кафтанникова О. Г., Протасов А. А., Калиниченко Р. А., Афанасьев С. А. Обрастание в водоемах-охладителях и системах водоснабжения тепловых и атомных электростанций // Изучение процессов морск. биообраст. и разработка методов борьбы с ним. Л., 1987. С. 56—61.

Качанова А. А. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas Учинского водохранилища // Вопросы экологии, 1962. Т. 5. С. 94—95.

Качанова А. А. Дрейссена Учинского водохранилища и водоемов восточной очистной станции Мосводопровода // Тез. докл. Совещ. по биологии дрейссены и защите гидротехн. соор. от ее обрастаний. Тольятти, 1965. С. 16—17.

Кирпиченко М. Я. Особенности распределения дрейссены в условиях зарегулирования Волги // Биол. аспекты изуч. водохр. М.; Л.: Наука, 1963. С. 153—158.

Кирпиченко М. Я. Полиморфная дрейссена в Камском водохранилище // Тез. докл. Совещ. по биологии дрейссены и защите гидротехн. соор. от ее обрастания. Тольятти, 1965. С. 17—18.

Кирпиченко М. Я. Речная дрейссена на северо-восточной окраине ее ареала // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Тр. ИБВВ АН СССР. 1971. Вып. 21 (24). Л.: Наука, 1971. С. 130—141.

Кирпиченко М. Я., Ляхов С. М. *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в водоемах замедленного стока // Тез. докл. III съезда ВГБО. Рига, 1976. Ч. 3. С. 264—266.

Кожова О. М., Загоренко Г. Ф. Растительный перифитон Братского водохранилища // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1968. № 8. С. 50—53.

Колесник А. Н., Васенко А. Г., Цымбал В. Н., Лунгу М. Л. Особенности формирования гидробиологического режима оз. Лиман — водоема-охладителя Змиевской ГРЭС // Вестн. Харьк. ун-та. 1990. Т. 346. С. 64—66.

Комов В. Т., Виноградов Г. А. Экологические аспекты закисления пресноводных водоемов // ИБВВ АН СССР. 1984. 80 с. Деп. в ВИНТИ 26.03.84. № 1637—84.

Комов В. Т., Лазарева В. И. Причины и последствия антропогенного закисления поверхностных вод Северного региона на примере сравнительно-лимнологического исследования экосистем озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. С-Петербург.: Наука, 1994. С. 3—30.

Комов В. Т., Степанова И. К. Гидрохимическая характеристика озер Дарвинского заповедника // Там же. С. 31—42.

Кондратьев Г. П. К фауне обрастаний Волгоградского водохранилища в 1974—1975 гг. // Тр. комплексн. экспед. Саратов. ун-та по изуч. Волгогр. и Саратов. водохранилищ. 1979. № 8. С. 51—55.

Кондратьев Г. П., Потапов В. В. Зооперифитон мелководий Волгоградского водохранилища // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Ч. IV, Киев. 1981. С. 129—130.

Константинов А. С. Зооперифитон Волги у Саратова перед образованием Волгоградского водохранилища // Вопросы физиол. и популяц. экологии. Саратов: СГУ, 1970. Вып. 1. С. 154—160.

Константинов А. С. Фауна перифитонных хирономид Волги у Саратова в 1966—1967 гг. // Вопросы физиол. и популяц. экологии. Саратов.: СГУ, 1970. Вып. 1. С. 161—174.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: «Высшая школа». 1972. 472 с.

Константинов А. С., Спиридонов Ю. И. Гетеротрофы и вторичная продукция. Зооперифитон // Волгоградское водохранилище. Саратов, 1977. С. 120—132.

Коргина Е. М. Некоторые данные по распределению *Dreissena polymorpha Pallas* в Ивановском водохранилище // Биол. внутр. вод: Инф. бюлл. Л.: Наука, 1978. № 37. С. 55—60.

Корнева Л. Г. Анализ структурных и размерных показателей фитопланктона при мониторинге водохранилищ волжского бассейна // Методы исслед. и использ. гидроэкосистем. Рига, 1991. С. 62—63.

Корнева Л. Г. Изучение некоторых структурных характеристик фитопланктонных сообществ при оценке состояния водохранилищ // Биол. внутр. вод: Инф. бюлл. СПб.: Наука, 1992. № 94. С. 3—9.

Корнева Л. Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционир. экосистем кислотных озер. Санкт-Петербург: РАН, ИБВВ, 1994. С. 65—98.

Королев А. П., Кузнецова Т. А., Кадников В. Д., Назаренко А. Н. Применение искусственных рифов для мелиорации прибрежных вод Балтийского моря // Тез. докл. междунар. симп. по соврем. пробл. марикультуры в соц. странах. М., 1989. С. 58—60.

Коротун М. М. Интенсивность размножения некоторых пресноводных олигохет в зависимости от условий существования // Зоол. журн. 1959. Т. 38. Вып. 1. С. 38—43.

Костикова Л. Е. Перифитон Днепродзержинского водохранилища // Гидробиол. исслед. на Украине в 11 пятилетке. Тез. докл. 5 конф. Укр. фил. ВГБО. Киев, 1987. С. 108—109.

Кривенко М. С. Изменение видового состава и биомассы организмов-обрастателей на озере Бисерово // Научн. докл. высш. школы. Биол. науки. 1984. № 5. С. 69—74.

Кривенко М. С. Ценозы обрастания в водоемах Подмосковья разного хозяйственного использования // Физиол. и токсикол. гидробионтов. Ярославль, 1989. С. 143—149.

Крючков В. В., Моисеенко Т. И., Яковлев В. А. Экология водоемов-охладителей в условиях Заполярья // Кольск. фил. АН СССР. Апатиты, 1985. 131 с.

Кудерский Л. А. Особенности экосистемы равнинных водохранилищ. // Биол. ресурсы водоемов басс. Балт. моря. Вильнюс, 1987. С. 96.

Кудрявцев В. М. Численность бактерий в зарослях и обрастаниях высших водных растений // Гидроб. журн. 1978. Т. 14. Вып. 6. С. 14—20.

Кузьмичева И. Я., Цалкин Ю. З. Новотроицкое водохранилище-охладитель Ставропольской ГРЭС // Ростов-на-Дону. 1985. 130 с. Деп. в ВИНТИ 10.10.85. № 7159-В.

Кулишенко Ю. Л. Микрофитобентос и перифитон водоемов и водотоков Баргузинской котловины // Озера Баргузин. долины. Новосибирск, 1986. С. 128—141.

Кучерова З. С., Горбенко Ю. А. Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Труды Севастоп. биол. станции. 1963. Т. 16. С. 443—446.

Лаенко Т. М. Рост и питание брюхоногого моллюска *Physella integra* Haldeman в условиях водоема-охладителя Березовской ГРЭС // Биол. ресурсы водоемов в условиях антроп. воздействия. Киев, 1985. С. 36—38.

Лебедев Е. М. Обрастание судов плавающих в Азовском море и Керченском проливе // М.: Ин-т океанологии, 1961. Т. 49. С. 118—136.

Левадная Г. Д. Наблюдения над процессами обрастания в водохранилище Новосибирской ГРЭС // Тр. Центр. сиб. бот. сада. 1964. Вып. 8. С. 63—68.

Левина О. В. Моллюски в зарослях высших водных растений // Мелководья Кременчугского водохранилища. Киев: Наук. думка, 1979. С. 214—227.

Левич А. П. Структура экологических сообществ // М.: МГУ, 1980. 181 с.

Лиена Р. А. Типологическая характеристика озер Латвии по видовому составу инфузорий // Гидроб. журн. 1984. Т. 20. № 2. С. 13—17.

Личанова Н. А. Дрейссена (Библиография) // Биология дрейссены и борьба с ней. М.-Л.: Наука, 1964. С. 83—135.

Луферов В. П. Вертикальное распределение личинок (Chironomidae, Diptera), заселяющих затопленные деревья // Биол. внутр. вод: Инф. бюлл. 1962. № 12. С. 35—38.

Луферов В. П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биол. аспекты изуч. водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1963. С. 123—129.

Луферов В. П. Заселение древесного субстрата из толщи воды // Тр. ИБВВ АН СССР. 1965 а. Вып. 8(11). С. 140—143.

Луферов В. П. Сезонные изменения скорости заселения эпибионтами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1965 б. Вып. 8 (11). С. 144—150.

Луферов В. П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоемов. М. -Л.:Наука, 1966. С. 16—20.

Львова А. А. Особенности репродуктивного цикла дрейссены в разных частях ареала // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1988. С. 252—254.

Львова А. А., Станиславец А. Н. Репродуктивный цикл *Dreissena polymorpha* (Pall.) в дельте Волги // Моллюски. Результаты и перспективы их исслед. 8 Всес. совещ. по изуч. моллюсков. Л., 1987. С. 377—378.

Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Митрахович П. А. Влияние популяции *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему эвтрофного озера // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Киев, 1981. Ч. IV. С. 35—36.

Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Петрович П. Г., Потаенко Ю. С., Юрочко Е. С. Влияние подогретых вод тепловой электростанции на экосистему водохранилища-охладителя // Изуч. и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии. Тез. докл. 20-й научн. конф. Рига, 1979. Т. 2. С. 64—66.

Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю. Условия обитания и скорость распространения *Dreissena polymorpha* Pallas // Вид и его продуктивность в ареале. Вильнюс, 1988. С. 254—256.

Мазинг В. В. Что такое структура биоценоза // Пробл. биоценологии. М.: Наука, 1973. С. 148—157.

Макаревич Т. А., Михеева Т. М., Лукьянова Е. В. Макрофиты как субстрат для перифитона // Вестн. Белорусс. ун-та. 1986. Сер. 2. № 3. С. 30—33.

Маккавеева Е. Б. Зарослевые биоценозы Средиземного моря // Тр. Севастоп. биол. ст. 1963. Т. 16. С. 201—210.

Марфенин Н. Н. Феномен колониальности // М.: МГУ, 1993. 237 с.

Межжжерин В. А. Динамика численности животных и построение прогнозов // Экология. 1979. № 3. С. 5—12.

Межжжерин В. А. Разнообразие в свете новейших экологических концепций // Препр. Ин-т зоологии АН Украины. 1992. № 4. С. 3—9.

Мелберга Д. Г. Исследования бактериального перифитона и бентоса реки Салаца // Биол. ресурсы водоемов басс. Балт. моря. Вильнюс, 1987. С. 123.

Мессинева М. А., Успенская В. И. Специальные приемы и методы количественной характеристики биоценозов обрастаний // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя. М.: МГУ, 1961. С. 130—142.

Механизмы биологической конкуренции // М.: Мир, 1964. 443 с.

Милейковский С. А. Влияние «термального загрязнения» морских прибрежных и эстуарных вод на размножение в них донных беспозвоночных // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978. С. 23—30.

Минеева Н. М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислых озер. С.-Петербург: Наука, 1994. С. 43—64.

Михаевич Т. В. Элементы экологии мшанок *Plumatella fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС, БССР // VII Всес. колл. по ископ. и совр. мшанкам. М., 1986. С. 53—56.

Михаевич Т. В. Питание мшанки *Plumatella fungosa* из системы водоема-охладителя Березовской ГРЭС в пределах температур // Биол. ресурсы водоемов басс. Балт. моря. Вильнюс, 1987. С. 127—128.

Михаевич Т. В. Роль мшанки как биофильтра в водоемах-охладителях // Методы иссл. и использ. гидроекосистем. Рига, 1991. С. 137—138.

Михеев В. П. О распределении *D. polymorpha* на конструкциях Волжской ГЭС // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ М.-Л.: Наука, 1962. № 12. С. 32—33.

Мишутина И. Ф. Развитие зооперифитона в водоемах Киевской ТЭЦ-5 // Биол. ресурсы водоемов в условиях антропог. возд. Киев, 1985. С. 38—41.

Мовчан В. А., Протасов А. А. Простейшие в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 3. С. 100—103.

Мончадский А. С. Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биологии. 1962. Т. 23. № 5. С. 370—380.

Мордкович В. Г. Очерк сукцессионных проблем // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1988. № 6/1. С. 13—24.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. Биол. ст. «Борок». М.-Л.: Наука, 1955. Вып. 2. С. 32—88.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Влияние тепловых и атомных электростанций на биологический режим водоемов // Биосфера и человек. М.: Наука, 1975. С. 280—282.

Мыльникова З. М. Динамика численности инфузорий в обрастаниях Рыбинского водохранилища в 1979 г. // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 15—22.

Мыльникова З. М. Структура и динамика протозойного перифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 120—131.

Нагорская Л. Л. Изменение демографических и функциональных показателей эксплуатируемой популяции *Physella integra* (Haldeman) (Gastropoda) // Материалы 8 Всес. совещ. по изуч. моллюсков. Л., 1987. С. 446—448.

Наумов Н. П. Некоторые основные вопросы динамики населения животных // Зоол. журн., 1958. Т. 37. № 5. С. 659—679.

Нестеренко Г. В. Сезонная динамика инфузорий перифитона водоема-охладителя Криворожской ГРЭС // Экология морских и пресноводных простейших. Ярославль, 1989. С. 51.

Николаев И. И. Элементы лимнологической специфики больших озер умеренной зоны // Гидробиол. журн. 1975. Т. 2. № 6. С. 5—10.

Николаев И. И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах. Л., 1985. С. 81—89.

Никулина В. Н. Изучение перифитона Северного побережья оз. Иссык-Куль // Биол. основы рыбного хоз. водоемов Средней Азии и Казахстана. Фрунзе, 1978. С. 123—125.

Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2. 376 с.

Оболкина Л. А. Состав и распределение инфузорий литорали Южного Байкала // Экология морских и пресноводных простейших. Ярославль: ИБВВ АН СССР, 1989. С. 52.

Оксиюк О. П., Юрченко В. В., Калиниченко Р. А. Фитообрастания бетона и щебня в каналах юга Украины // 2 Всес. симп. по биол. поврежд. и оброст. материалов, изделий и сооружений. М., 1972. С. 4—5.

Осадчих В. Ф. Многолетняя динамика количественного развития дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall)) в Северном Каспии // Количеств. и качеств. распределение бентоса: корм. база бентосояд. рыб. М., 1988. С. 22—42.

Ошурков В. В. Экологическое прогнозирование обрастания в Белом море // Биол. рес. Белого моря и внутр. водоемов Европ. Севера. Петрозаводск, 1981. С. 161—162.

Ошурков В. В. Динамика и структура некоторых сообществ обрастания и бентоса Белого моря // Экол. оброст. в Белом море. Л., 1985. С. 44—59.

Ошурков В. В. Сукцессия и структура мелководных сообществ обрастания // Изуч. проц. морск. биообр. и разраб. методов борьбы с ним. Л., 1987. С. 28—36.

Павлинова Р. М. Обследование биологических обрастаний на Балахнинском бумажном комбинате // Бумажная промышленность. М.: Гослестехиздат, 1935. № 5. С. 52—64.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. М., 1962. 479 с.

Потапов В. В. Зооперифитон мелководий Волгоградского водохранилища и его роль в питании рыб // Беспозв. мелководий Волгогр. водохр.:

состав, экол., структура населения. Рук. деп. в ВИНТИ 14.06.85. Саратов, 1985. С. 51—62.

Потапов В. В. Влияние уровня воды Волгоградского водохранилища на зооперифитон *Phragmites communis Trin.* // Вопр. экол. и охраны природы в Ниж. Поволжье: структ. и орг. популяций и экосистем. Саратов, 1988. С. 122—128.

Потапов В. В., Рыжова Е. П., Кондратьев Г. П. Зооперифитон прибрежной растительности Волгоградского водохранилища // Вопр. экол. и охраны животных в Поволжье. Динам. и структ. популяций. Саратов, 1989. С. 11—16.

Протасов А. А. Некоторые закономерности развития зообрастаний на Каневском водохранилище в районе Трипольской ГРЭС // Биол. повр. строит. и пром. материалов. Киев: Наук. думка, 1978. С. 217—221.

Протасов А. А. Динамика видового богатства зооперифитона на экспериментальных субстратах в условиях влияния подогретых вод ТЭС // Гидроб. журн. 1979. Т. 15. № 4. С. 48—50.

Протасов А. А. О распространении *Urnatella gracilis* (Kamptozoa) в связи со сбросом подогретых вод тепловыми электростанциями // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 10. С. 1569—1571.

Протасов А. А. Дифференциация понятия «перифитон», «обрастание», «бентос» // Биология шельфовых зон Мирового океана. Тез. докл. 2 Всес. конф. по морской биологии. Владивосток, 1982. Ч. 1. С. 60—61.

Протасов А. А. Перифитон: терминология и основные определения // Гидроб. журн. 1982. Т. 18. № 1. С. 9—14.

Протасов А. А. Методы исследования перифитона // Гидроб. журн. 1987. 35 с. Деп. в ВИНТИ 25.03.87. № 2164-B87.

Протасов А. А., Афанасьев С. А., Иванова О. О. Распределение и роль *Dreissena polymorpha* в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС // Моллюски: сист., экол. и законом. распрост. 7 Всес. совещ. по изуч. моллюсков. Л., 1983. С. 220—222.

Протасов А. А., Афанасьев С. А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Ж. общ. биол. 1984. Т. 45. № 2. С. 272—277.

Протасов А. А., Афанасьев С. А. Пресноводные мшанки в условиях влияния сбросных вод тепловых и атомных электростанций // VII Всес. колл. по иск. и совр. мшанкам. М.: ПИН АН СССР, 1986. С. 56—58.

Протасов А. А., Сеницына О. О., Коломиец А. В. Метод изучения кислородного метаболизма сообществ перифитона на крупномасштабных подводных субстратах // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1987. № 76. С. 62—65.

Протасов А. А. Пресноводный перифитон // Киев: Наук. думка, 1994. 306 с.

Пунчохарж П. Исследование бактериального перифитона на твердых поверхностях, погруженных в воду // Гидроб. проц. в водоемах. Л., 1983. С. 45—57.

Раилкин А. И., Бабков А. И. Стандартизация биологических испытаний. Различия в обрастании пластин на гидрокарусели, гидрофлюгере и неподвижном устройстве // Вестник ЛГУ. 1990. Сер. 3. № 3. С. 19—28.

Раилкин А. И. Процессы колонизации и защита от биообрастания // Изд-во С.-Петербург. ун-та. 1998а. 270 с.

Раилкин А. И. Бентос, перифитон и классификация экологических группировок // Вестник СПбГУ. 1998б. Сер. 3. Вып. 3 (№ 17). С. 10—12.

Резниченко О. Г. Мезаль как антропогенный биотоп галосферы // Тез. докл. III съезда ВГБО. Рига, 1976. Т. 1. С. 172—174.

Резниченко О. Г. Классификация и пространственно-масштабная характеристика биотопов обрастания // Биология моря. Владивосток, 1978. № 4. С. 3—15.

Резниченко О. Г. Значение субстратов и ценозов обрастания в жизни прибрежных и океанических вод галосферы // Законом. распредел. и экология прибреж. биоценозов. Л.: Наука, 1978. С. 14—16.

Ривьер И. К. Изменения зоопланктона Иваньковского плеса под влиянием сбросных вод Конаковской ГРЭС // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. С. 143—145.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика // Минск, 1967. 320 с.

Романенко В. И. Радиоавтографы бактериальных обрастаний из поверхностной пленки воды и ила // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1984. № 64. С. 5—7.

Романенко В. И. Окисление органического вещества в Рыбинском водохранилище при естественной и оптимальной температуре для развития бактериальных сообществ // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1986. № 70. С. 7—9.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 363 с.

Рычкова М. А. Перифитон Онежского озера // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Листвничное на Байкале. 1973. № 1. С. 135—137.

Рычкова М. А. Перифитон Онежского озера // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15. № 3. С. 13—18.

Рычкова М. А. Роль динамики вод в формировании эпифитных водорослевых сообществ в озере // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 3. С. 8—10.

Рудкова А. А., Ройтман А. А., Замараева Т. В. Действие кадмия на рост одноклеточных водорослей при различных значениях кислотности среды // Проблемы экол. монит. и модел. экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1988. С. 129—141.

Селин Н. И. Влияние факторов среды на стабильность поселения некоторых представителей сем. *Mytilidae* в заливе Восток Японского моря. // Тез. докл. V съезда ВГБО. Куйбышев: АН СССР, ВТО, ИЭВБ. 1986. Ч. 1. С. 117—118.

Серавин Л. Н., Миничев Ю. С., Раилкин А. И. Изучение обрастания и биоповреждений морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы) // Экология обрастания в Белом море. Л., 1985. С. 5—28.

Сизарева Л. Е., Девяткин В. Г. Содержание фитосинтетических пигментов в перифитоне Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1987. Вып. 54/57. С. 3—18.

Синицына О. О., Протасов А. А. Некоторые функциональные характеристики сообществ *Plumatella emarginata* (Allm.) в водоеме-охладителе // VII Всес. колл. по иск. и совр. мшанкам. М.: ПИН АН СССР. 1986. С. 59—60.

Сиренко Б. И., Кунин Б. А., Ошурков В. В., Катаева Т. К., Бабков А. И., Голиков А. Н., Хлебович В. В., Кулаковский Э. Е. Сукцессии биоценозов обрастаний на искусственном субстрате в Белом море // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов Л.: Наука, 1978. С. 10—13.

Скадовский С. Н., Мессинева М. А., Успенская В. И. Сезонные количественные изменения в биоценозах обрастаний // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя. М.: МГУ, 1961. С. 143—180.

Скальская И. А. Заселение древесных субстратов фауной в подогреваемой и неподогреваемой зоне у Костромской ГРЭС // Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок: ИБВВ АН СССР, 1974. С. 165—168.

Скальская И. А. Сезонные аспекты биоценозов обрастаний // Гидробиол. журн. 1976а. Т. 12. № 4. С. 49—54.

Скальская И. А. Заселение дрейссеной (*Dreissena polymorpha* Pallas) новых субстратов Горьковского водохранилища // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1976б. № 31. С. 30—34.

Скальская И. А. Развитие наидид (*Naididae*, *Oligochaeta*) в зооценозах обрастаний на Горьковском водохранилище // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1978. № 40. С. 27—31.

Скальская И. А. Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских организмов. Л.: Наука, 1982. С. 23—48.

Скальская И. А. О видовом составе и вертикальном распределении зооперифитона на Горьковском водохранилище // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1982. № 54. С. 22—26.

Скальская И. А. К экологии литорального рачка (*Sida crystallina* O. F. Mull.) из обрастаний в Рыбинском водохранилище // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1984. № 64. С. 29—31.

Скальская И. А. Экологическая характеристика зооперифитона Рыбинского водохранилища по материалам 1977—1982 гг. // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука, 1985. С. 40—49.

Скальская И. А. К изучению фауны и экологии мшанок Иваньковского водохранилища // Биол. внутренних вод: Инф. бюлл. 1985. № 66. С. 19—22.

Скальская И. А. Мшанки волжских водохранилищ // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 191—206.

Скальская И. А. Наидиды (*Naididae*, *Oligochaeta*) в зооперифитоне разных участков прибрежья Рыбинского водохранилища // Биол. внутренних вод: Инф. бюлл. 1987. № 75. С. 30—33.

Скальская И. А. Трансформация структуры зооперифитона Горьковского водохранилища при многолетнем воздействии подогретых вод Костромской ГРЭС // ИБВВ АН СССР. 1989. 34 с. Деп. в ВИНТИ 28.12.89. № 7745-D89.

Скальская И. А. Состав пищи мшанок волжских водохранилищ // Биология, сист. и функц. морф. преснов. животных. Л.: Наука, 1989. С. 133—143.

Скальская И. А. Стрессовые состояния зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого пром. узла на экол. сост. Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 59—71.

Скальская И. А. Роль мшанки *Plumatella fungosa* Pallas в осаждении взвеси в реке Шуморовке // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1991. № 90. С. 57—60.

Скальская И. А. Влияние температуры и концентрации взвесей на активность фильтрации мшанки *Plumatella fungosa* Pallas // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1992. № 92. С. 53—58.

Скальская И. А. Современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия, С.-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. С. 94—107.

Скальская И. А. (Skalskaya I. A.) Structural and taxonomic types of zooperiphyton as criteria of freshwater field testing // Freshwater Field Tests for Hazard Assessment of Chemicals. Lewis Pull, 1993. P. 95—102.

Скальская И. А. Реакция зооперифитона озер Дарвинского заповедника на ацидификацию // Структ. и функц. экосистем кислотных озер. С.-Петербург: Наука, 1994. С. 170—185.

Скальская И. А. Расселение байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Рыбинском водохранилище // Биол. внутренних вод: Инф. бюлл. 1994. № 96. С. 35—40.

Скальская И. А. Структура популяций байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Рыбинском водохранилище // Биол. внутренних вод: Инф. бюлл. 1996. № 99. С. 29—35.

Скальская И. А. Зооперифитон и уровни загрязнений водоемов Верхней Волги // Биология внутренних вод. 1998. № 3. С. 40—51.

Скальская И. А., Мыльникова З. М. Изменение структуры зооперифитона Рыбинского водохранилища в условиях антропогенных нагрузок на водоем // ИБВВ АН СССР. 1988. Деп. в ВИНТИ 27.09.88. № 7151-B88.

Смелянский И. Э. Механизмы сукцессий // Успехи совр. биологии. 1993. Т. 113. № 1. С. 36—45.

Соколова Н. Ю. О фауне обрастания водохранилищ и водоводов // Тр. VI совещ. по проб. биологии внутр. вод. М.-Л.: АН СССР, 1959. С. 589—596.

Станьчиковская А. Размер и вес *Dreissena polymorpha* (Pall.) из озер Западной Европы // Гидробиол. журн. 1977. № 4. С. 26—29.

Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971—1974 гг. // Гидробиол. режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 170—212.

Столлович Т. Г., Чернышева И. В. Влияние термальных вод Ставропольской ГРЭС на первичную продукцию и фитопланктон Новотроицкого водохранилища в 1973—1978 годы // Ростов-на-Дону. Ун-т. 1982. 12 с. Деп. в ВИНТИ 19.07.82. № 3838-82.

Строганов Н. С., Лебедева Г. Д., Друх А. Г., Кривенко М. С. Последовательность обрастания разных твердых поверхностей в пресной воде // Тез. докл. Всес. научно-техн. совещ. М.: СЦНТИ ОРГРЭС, 1970. С. 163—164.

Строганов Н. С., Лебедева Г. Д., Дмитриева А. Г., Кривенко М. С. Организмы-обрастатели как показатели загрязненности воды // Биосфера и человек. М.: Наука, 1975. С. 276.

Строганов Н. С., Лебедева Г. Д., Дмитриева А. Г., Кривенко М. С. Ви-

довой состав и биомасса обрастаний в водохранилищах канала имени Москвы на нейтральных и токсичных поверхностях // Гидробиология каналов СССР. Киев: Наук. думка, 1976. С. 216—222.

Сукачев В. Н. Биогеоценология и ее современные задачи // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28. № 5. С. 501—509.

Тарасов Н. И. О технической биологии моря // Усп. совр. биол. 1952. Т. 34. Вып. 3/6. С. 408—422.

Тарасов Н. И. О морском обрастании // Зоол. журн. 1961. Т. 40. № 4. С. 477—489.

Тодераш И. К., Владимиров М. З. Функциональное значение популяции *Dreissena polymorpha* (Pallas) в биологических процессах водоемов Молдавской ССР // 8 Всес. совещ. по изуч. моллюсков. Л., 1987. С. 445—446.

Турпаева Е. П. Сообщества бентали и их характеристика. Сообщества обрастания // Океанология. Биол. океана. Т. 2. Биол. продукт. океана. М.: Наука, 1977. С. 155—162.

Уиттекер Р. М. Сообщества и экосистемы // Прогресс, 1980, 327 с.

Федоров А. В. Ихтиофауна бассейна Дона в Воронежской области // Рыба и рыбное хозяйство Воронежской области. Воронеж, 1960. С. 149—248.

Федоров В. Д. Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестник МГУ. 1970. № 2. С. 71—81.

Фенюк В. Ф. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ // Тр. ИБВВ АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 139—160.

Финогенова Н. П., Лобашева Т. М. Рост *Tubifex tubifex* Müll. (*Oligochaeta*, *Tubificidae*) в разных трофических условиях // Зоол. ин-т АН СССР. 1986. 12 с. Деп. в ВИНТИ 01.07.86. № 4776-B86.

Флеров Б. А., Королева Э. К. Комплексная оценка качества воды Верхней Волги (территория Ярославской области) // Водные ресурсы, 1996, т. 23, № 5, с. 599—607.

Фоменко Н. В. Олигохеты (*Oligochaeta*) в обрастаниях макрофитов низовий Днепра // I науч. конф. молодых ученых-биологов. Тез. докл. Киев, 1964, с. 104—106.

Харченко Т. А., Ляшенко А. В., Давыдов О. А. Консорция пресноводной губки в канале Днепр — Донбасс // Гидробиол. журн., 1989, Т. 25. № 1. С. 31—35.

Хмелева Н. Н., Мухин Ю. Ф. Массовое развитие мшанок в водоемоохладителе // Докл. АН БССР, 1986. Т. 30, № 2. С. 184—187.

Худяков П. А. Паводково-пойменный экологический цикл // Водные ресурсы. 1976. № 1. С. 146—156.

Цалолыхин С. Я. Фауна и некоторые вопросы экологии нематод Конорской губы Финского залива // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука, 1980. С. 156—167.

Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР // М.-Л.: АН СССР, 1962. 411 с.

Шаларь В. М. Диатомовые эпифиты Кучурганского лимана // Биол. ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев. 1970. Вып. 6. С. 41—46.

Шальчюте Б. П. Сезонные изменения репродуктивного цикла *Dreissena polymorpha* оз. Дрингис // АН Лит. ССР. 1988. 7 с. Деп. в ЛитНИИТИ 08.08.88. № 2156-Ли88.

- Шарапова Т. А. Зооперифитон водоемов Западной Сибири (состав и структура сообществ) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. Борок, ИБВВ РАН. 1998. 19 с.
- Шварц С. С. Эволюционная экология // Современные проблемы экологии. М. 1973. С. 52—62.
- Шевцова Л. В. Размножение и развитие дрейссены в канале Днепр—Кривой Рог // Гидробиол. журн. 1968. № 5. С. 70—72.
- Шевцова Л. В. Роль беспозвоночных в накоплении органического вещества в облицованных каналах Украины // Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации. Киев: Наук. думка, 1976. С. 171—184.
- Шевцова Л. В. Сукцессия животного населения бентоса и обрастаний канала Сев. Донец—Донбасс // Гидробиол. исслед. пресн. вод. Киев. 1985. С. 90—98.
- Шевцова Л. В. Биоиндикация качества воды по зоообрастаниям // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24. № 4. С. 42—48.
- Шилин М. Б., Ошурков В. В. Вертикальное распределение и некоторые особенности оседания планктонных личинок обрастателей в Кандалакшском заливе Белого моря // Экология обрастания в Белом море. Л.: Наука, 1985. С. 60—66.
- Шилова А. И., Куражковская Т. Н. Сожительство *Glyptotendipes varipes* Goetgh. и мшанки *Plumatella fungosa* Pall. // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1969. № 3. С. 32—33.
- Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологический анализ структуры волжских популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Киев, 1981. Ч. 4. С. 75—76.
- Шорыгин А. А. О биоценозах // Бюлл. МОИП. 1955. Т. 60. № 6. С. 87—98.
- Шеннон К. Математическая теория связи // Работы по теории информации и кибернетики. М.: Иностранная литература, 1967. С. 243—332.
- Шуйский В. Ф., Евдокимов И. И., Белов М. М., Домпальм Е. И. Некоторые закономерности трофического лимитирования личинок хирономид—фильтраторов (*Glyptotendipes* K., *Endochironomus* K.; *Chironomidae*: *Diptera*) в озерной литорали // Тр. Гос. НИИ оз. и реч. рыбн. х-ва. 1995. № 314. С. 301—313.
- Щербаков А. П. Перифитон // Озеро Глубокое. Гидроб. очерк. М., 1967. С. 264—278.
- Щербань Э. П. Токсичность ионов некоторых тяжелых металлов для *Daphnia magna* Straus в зависимости от температуры // Гидробиол. журн. 1977. № 4. С. 86—91.
- Щербина Г. Х. Макрозообентос открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Видовой состав и его распределение // Биол. внутренних вод: Информ. бюлл. 1992. № 94. С. 17—29.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 262 с.
- Юрченко В. В. Фитообрастания облицованных каналов юга УССР // Каналы СССР. Киев: Наук. думка, 1968. С. 100—110.
- Юрьев Д. Н., Лебедев Ю. М. Развитие ледового перифитона р. Амур в связи с световым фактором // Ботан. журн. 1988. Т. 73. Вып. II. С. 1546—1551.

Юхнева В. С. Планктон и бентос одного из гумифицированных озер Западной Сибири // Биол. продукт. водоемов Сибири. М.: Наука, 1969. С. 105—107.

Якушин В. М. Бактериальный перифитон на высших водных растениях как компонент кормовой базы для рыб // Биол. осн. рыбн. хоз. водоемов Средней Азии и Казахстана. Ашхабад. 1986. С. 153—155.

Якушин В. М. Каталазная активность перифитона на высших водных растениях в каналах // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24. № 4. С. 105—106.

Янкиявичюс К., Баранаускаене А., Антанинене А., Мажейкайте С., Трайнаускайте И., Шулиене Р., Янкиявичюте Г. Воздействие подогретых вод на пресноводную экосистему // Материалы 2 Всес. школы. Вильнюс, 1979. С. 59—62.

Янкиявичюс К. К., Антанинене А. С., Баранаускаене А. Ю., Буникис А. А., Касперовичене Ю. Р., Мажейкайте С. И., Шлапкаускайте Г. В., Янкиявичюте Г. Ю. Биообрастания системы технического водоснабжения Игналинской АЭС // Биол. ресурсы водоемов Балт. моря. 22 научн. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987. С. 226—228.

Aloi J. F. A critical review of recent freshwater periphyton field methods // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1990. V. 47. № 3. P. 656—670.

Andersson G. Decomposition of alder leaves in acid lake waters // Ecol. Bull., 1985. № 37. P. 293—299.

Applegate R. L. The use of a bryozoan *Fredericella sultana*, as food by sunfishes in Bull shoals reservoir // Limnol. and Oceanogr. 1966. V. 11. № 1. P. 129—130.

Austin A., Lang S., Pomeroy M. Simple methods for sampling periphyton with observations on sampler design criteria // Hydrobiologia. 1981. V. 85. № 1. P. 33—47.

Ayling A. L. Growth and regeneration rates in thinly encrusting Demospongiae from temperature waters // Biol. Bull. 1983. V. 165. № 2. P. 343—352.

Backhaus D. Okologische Untersuchungen an den Aufwuchsalgen der obersten Donau und ihrer Quellflüsse // Arch. Hydrobiol. 1969. Suppl. 36. Bd. 36. H. 1. S. 1—26.

Bailey R. C., Kennedy M. G., Dervish M. Z., Taylor R. M. Biological assessment of freshwater ecosystems using a reference condition approach: Comparing predicted and actual benthic invertebrate communities in Yukon streams // Freshwater Biol. 1998. V. 39. № 4. P. 765—774.

Bakanov A. I. The use macrozoobenthos in the detection and assessment of water pollution // Symposium on monitoring of water pollution. Borok, 1994. P. 6.

Bauer J. Okologische Untersuchungen an Aufwuchsciliaten zweier abwasserbelasteter Gebirgsbäche // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. Bd. 77. H. 1. S. 1—37.

Beers G. D., Neuhold J. M. Measurement of stream periphyton on paraffin-coated substrates // Limnol. Oceanogr. 1968. V. 13. № 3. P. 559—562.

Behning A. Das Leben der Wolga // Stuttgart, 1928. S. 133—141.

Blackburn W. B., Trush W. J., Buikema A. L. The effect of substrate complexity on macrobenthic colonization // Va J. Sci. 1977. V. 28. № 2. 61 p.

Blagojevic S., Krivokapic K., Hafner D., Danon Z. Uticaj otpadnih voda

termoelektrane na sastav i produkcije perifitona u planinskoj tekucici // Godisn. Biol. inst Univ. Sarajevo. 1982. V. 35. P. 15—23.

Bouwman L. A., Romeyn K., Kremer D. R., Es F. B. Occurrence and feeding biology of some nematode species in estuarine aufwuchscommunities // Can. biol. mar. 1984. V. 25. № 3. P. 287—303.

Brettfeld R. Der Einfluss der pH—Wert—Absenkung auf die biologische Struktur eines Bergbachsystems im mittleren Erzgebirge // Veroff. Naturhist. Mus. Schlensingen. 1987. Bd. 2. S. 57—76.

Brien R. A propos des bryozoaires phylactolemates. Processus epigenetiques de l'evolution. Ontogenese multiple // Bull. Soc. Zool. France. 1955. V. 79. № 4. P. 203—239.

Buchnell J. H. Environmental relations of michigan Ectoprocta and dynamics of natural populations of *Plumatella repens* // Ecol. Monogr. 1966. V. 36. № 2. P. 95—123.

Buchnell J. H. Aspects of architecture ecology and zoogeography of freshwater Ectoprocta (Bryozoa) // Atti. Soc. ital. sci. natur. 1968. V. 108. P. 129—151.

Buchnell J. H. The freshwater Ectoprocta: a zoogeographical discussion // Living and Fossil Bryozoa. Recent. Adv. Res. London-New-York. 1973. P. 503—521.

Buchnell J. H., Rao K. S. Dormant or quiescent stages and structures among the Ectoprocta: Physical and chemical factors affecting viability and germination of statoblasts // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1974. V. 93. № 4. P. 524—543.

Buchnell J. H., Rao K. S. Freshwater Bryozoa: micro-architecture of statoblasts and some aufwuchs animal associations // Adv. Bryozool. London. 1979. P. 75—92.

Cairns J., Dahlberg M., Dickson K., Smith N., Waller W. The relationship of fresh-water protozoan communities to the Mac-Arthur-Wilson equilibrium model // Amer. Natur. 1969. V. 103. № 933. P. 439—454.

Cairns J., Yongue W., Boatin H. The relationship between number of protozoan species and duration of habitat immersion // Rev. biol. 1973. V. 9. № 1—4. P. 35—42.

Cairns J., Yongue W., Smith N. The effects of substrate quality upon colonization by fresh-water protozoans // Rev. biol. 1974—1976. V. 10. № 4. P. 13—20.

Cairns J., Kuhn D., Plafkin J. Protozoan colonization of artificial substrates // Meth. and Meas. Periphyton Commun. Philadelphia. 1979. P. 34—57.

Cairns J., Kaesler R. The effect of a heated wastewater discharge upon river protozoan species pool variability through time and space // Rev. Biol. (Port.) 1986—1987. V. 13. № 1—4. P. 3—12.

Cairns J., McCormick P. V. Developing an ecosystem-based capability for ecological risk assessments // Environ. Prof. 1992. V. 14. № 3. P. 186—196.

Carpentern J., Odum W. E., Mills A. Leaf litter decomposition in a reservoir affected by acid mine drainage // Oikos. 1983. V. 41. № 3. P. 165—172.

Carson J., Allsopp d. The enumeration of marine periphytic bacteria from a temporal sampling series // Biodeterior. Proc. 4th Int. Biodeterior. Symp. London. 1990. P. 193—198.

Cattaneo A., Ghittori S., Vendegna V. The development of benthonic phyto-coenosis on artificial substrates in the Ticino river // *Oecologia*. 1975. V. 19. № 4. P. 315—327.

Chakroff R. P. Findings of an exploratory bioassay on the effects of elevated water temperatures on the natural plankton community of Laguna Lake, Philippines // *Philipp. J. Sci.* 1976. V. 105. № 4. P. 265—278.

Chieffi G. Control of reproductive cycles in Metazoa: exogenous and endogenous factors // *Boll. zool.* 1984. V. 51. № 1—2. P. 205—222.

Christie H. Methods for ecological monitoring: Biological interactions in a rocky subtidal community // *Helgoland. Meeresuntersuch.* 1980. V. 33. № 1—4. P. 473—483.

Clark J. R. Thermal pollution and aquatic life // *Sci. American*. 1969. V. 220. № 3. P. 19.

Clark J. R., Dickson K. L., Cairns J. Estimating Aufwuchs biomass // *Meth. and Meas. Periphyton Commun.* Philadelphia. 1979. P. 116—141.

Clark W. J. Epibiontic and peribiontic as useful descriptors in the aquatic habitat // *Tex. J. Sci.* 1981. V. 33. № 1. P. 78—79.

Clarke K. B. Trouble from the fresh water mussel (*Sphaerium corneum* L.) // *J. Inst. Water Environ. Manag.* 1987. V. 1. № 3. P. 348.

Connell J. H., Slatyer R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community and organization // *Amer. Natur.* 1977. V. III. № 982. P. 1119—1144.

Crisman T. L., Crisman U. A., Binford M. W. Interpretation of bryozoan microfossils in lacustrine sediment cores // *Hydrobiologia*. 1986. V. 143. P. 113—118.

Crochard C., Leglise L. Incidences d'une contamination metallique sur la croissance et la reproduction in situ de *Dreissena polymorpha* Pallas // «*Halictis*». 1987. V. 16. P. 571—572.

Cuba T. R. Diversity: a two-level approach // *Ecology*. 1981. V. 62. № 1. P. 278—279.

Dafni J. Animal communities on dead corals under pollution conditions at Elat (indicator communities) // *Isr. J. Zool.* 1974. V. 23. № 3—4. P. 211—212.

Dean T. A., Hurd L. E. Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonists on later arrivals // *Oecologia*. 1980. V. 46. № 3. P. 295—301.

Deano P. M., Robinson J. W. The effect of decaying leaves on the pH and buffer capacity of waters // *J. Environ. Sci. and Health*. 1985. V. A 20. № 8. P. 901—911.

Dehdashti B., Blinn D. A bryozoan from an unexplored cave at Montezuma Well, Arizona // *Southwest Natur.* 1986. V. 31. № 4. P. 557—588.

Dendy J. S. Observations on Bryozoan ecology in farm ponds // *Limnol. and Oceanogr.* 1963. V. 8. № 4. P. 478—482.

Dickson K., Cairns J. The relationship of freshwater macroinvertebrate communities collected by floating artificial substrates to the MacArthur-Wilson equilibrium model // *Amer Midland Natur.* 1972. V. 88. № 1. P. 68—75.

Dinet A., Nodot C., Vitiello P., Vivier M. H. Impact d'un effluent thermique sur une communauté de copepodes harpacticoides benthiques // *Tethys*. 1982. V. 10. № 4. P. 355—363.

Donze M. Measurements of the effect of heating on survival and growth of natural plankton populations // Verh. Int. Ver. theor. and angew. Limnol. 1978. V. 20. № 3. P. 1822—1826.

Dumont H. A quantitative method for the study of periphyton // Limnol. and Oceanogr. 1969. V. 14. № 2. P. 303—307.

Ertl M. Zunahme der Abundanz der Periphyton — Mikrofauna aus der Donau bei Besiedlung der Substrate // Biol. prace. 1970. Bd. 16. № 3. P. 1025.

Forsberg C. Global state of lake acidification and its control // Conserv. and Manag. Lakes. Budapest. 1989. P. 189—202.

Francis A. J., Quinby H. L., Hendrey G. R. Effect of lake pH on microbial decomposition of allochthonous litter // Early Biotic Responses Adv. Lake Acidification. Boston e. a. 1984. P. 1—21.

Friday L. E. The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds // Freshwater Biol. 1987. V. 18. № 1. P. 87—104.

Geus A. Zur systematischen Stellung und Anatomie einheimischer Susswasserbryozoen // Mikrokosmos. 1957. Bd. 46. H. 6. S. 126—132.

Ghilarov A. M. The paradox of the plankton reconsidered: or why do species coexist // Oikos. 1984. V. 43. № 1. P. 46—52.

Gorham E. Scientific understanding of ecosystem acidification: a historical review // AMBIO. 1989. V. 18. № 3. P. 150—154.

Green J., Kramadibrata H. A note on Lake Goang, an unusual acid lake in Flores, Indonesia // Freshwater Biol. 1988. V. 20. № 2. P. 195—198.

Griffith M. B., Perry S. A. Colonization and processing of leaf litter by macroinvertebrate shredders in stream of contrasting pH // Freshwater Biol. 1993. V. 30. № 1. P. 93—103.

Guerold F., Pihan J. L'acidification des torrents vosgiens. Mise en evidence: Impact sur les populations de macroinvertebres // Reo. sci. eua. 1989. V. 2. № 4. P. 621—640.

Hans C., Draeger S. Die makrophytischen Aufwuchsalgen der stark metallkontaminierten Oker (Ost-Niedersachsen) // Braunschw. naturk. Schr. 1988. Bd. 3. H. 1. S. 243—254.

Henebry M. S., Cairns J. J. The effect of source pool maturity on the process island colonization: an experimental approach with protozoan communities // Oikos. 1980. V. 35. № 1. P. 107—114.

Hentschel E. Biologische Untersuchungen uber den tierischen und pflanzlichen Bewuchs in Hamburger Hafen // Mitt. Zool. Mus. Hamburg. 1916. Bd. 33. S. 1155.

Hillman R. E., Morgan II R. P. The ecological effect of thermal discharges // Energy and Environ. : Interact. 1980. V.1. Pt. B. P. 137—150.

Hirvenoja M. Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Ann. Zool. Fennici. 1973. V. 10. № 1. 363 s.

Huckabee J. W., Mattice J. S., Pitelka L. F., Porcella D. B., Goldstein R. A. An assessment of the ecological effects of acidic deposition // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1989. V. 18. № 1—2. P. 3—27.

Ilan M., Dembo M., Gasith A. Gemmules of sponges from a warm lake // Freshwater Biol. 1996. V. 35. № 1. P. 165—172.

Incze L. S., Hess C. T., Lutz R. A. Mussel culture in heated effluents: bio-

logical and radiological implications // Mussel Cult. and Harvest: a North Amer. Perspect. Amsterdam. 1980. P. 166—192.

Iserentant R. Quelques reflexions sur la notio de periphyton // Can. biol. mar. 1987. V. 28. № 2. P. 297—302.

Jarosik V. Nectere problemy organizace spolecenstev // Biol. listy. 1987. V. 52. № 2. P. 109—123.

Job P. Intervention des populations de *Plumatella fungosa* (Pallas) (Bryozoa, Phylactoleme) dans l'autoepuration des eaux d'un etang et d'un ruisseau // Hydrobiologia. 1976. V. 8. № 3. P. 257—261.

Kaminski M. Contributions to the knowleage fresh-water *Bryozoa* of the Masurian Lake District // Fragm. faun. 1984. V. 28. № 4—7. P. 73—78.

Kann E. Der Algenaufwuchs in einigen Bachen Osterreichs // Verh. Int. Ver. theoret. und angew. Limnol. 1966. Bd. 16. H. 2. S. 646—654.

Kerekes J., Freedman B. Characteristics of three acidic lakes in Kejimikujik National Park, Nova Scotia, Canada // Arch. Environ. Contam and Toxicol. 1989. V. 18. № 1—2. P. 183—200.

Kettamies K., Haapaniemi S., Hynynen J., Joki-Heiskala P., Kamari J. Biological characteristics of small acidic lakes in southern Finland // Agua Fenn. 1985. V. 15. № 1. P. 21—33.

Kimmerer W. J. Diversity stability: a criticism // Ecology. 1984. V. 65. № 6. P. 1936—1938.

Kolkwitz R., Marsson M. Okologie der tierischen Saprobien // Intern. Row. Ges. Hydrobiol. u. Hydrorg. 1909. Bd. 2. S. 126—152.

Kornobis S. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Dreissenidae, Bivalvia) in lakes receiving heated water discharges // Pol. arch. hydrobiol. 1977. V. 24. № 4. P. 531—546.

Kraak M. H. S., Lavy D., Pecters W. H. M., Davids C. Chronic ecotoxicity of copper and cadmium to the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1992. V. 23. № 3. P. 363—369.

Kralik U. Untersuchungen uber den Bewuchs von peritrichen Ciliaten in einigen Fliessgewassern bei Leipzig // Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig. 1957—1958. Bd. 7. H. 2—3. S. 309—328.

Kusters E. Okologische und systematische Untersuchungen der Aufwuchsciliaten im Konigshafen bei List/Sylt // Arch. Hydrobiol. 1974. Suppl. 45. № 2—3. S. 121—211.

Lacourt F. W. A monograph of the Freshwater *Bryozoa* — *Phylactolaemata* // Zool. Verh. Leiden. 1968. № 3. 159 p.

Lewandowski K., Ejsmont-Karabin J. Ecology of Planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes with different degree of heating // Pol. Arch. hydrobiol. 1983. V. 30. № 2. P. 89—101.

Maarouf A. M., Pihan J. C. Bioaccumulation du zinc par la moule d, eau douce *Dreissena polymorpha* Pallas // «Halietis». 1987. V. 16. P. 569—570.

Macan T. T., Kitching A. The colonization of squares of plastic suspended in midwater // Freshwater Biol. 1976. V. 6. № 1. P. 33—40.

MacArthur R. H., Wilson E. The Theory of Island Biogeography // Princeton. University Press. 1967. 208 p.

Mackay R. J., Kersey K. E. A preliminary study of aquatic insect communities and leaf decomposition in acid streams near Dorset, Ontario // Hydrobiologia. 1985. V. 122. № 1. P. 3—11.

- Markosova R.* The colonization of new substrates by larvae of Chironomidae // *Acta Univ. carol. Biol.* 1978 (1980). № 1. P. 127—131.
- Matthias U.* Der Einfluss der Versauerung auf die Zusammensetzung von Bergbachbiozonosen // *Arch. Hydrobiol.* 1983. Suppl. Bd. 65. № 4. S. 407—483.
- McCormik P. V., Stewart P. M., Cairns J.* Effects of distance from a source pool on protozoan colonization of isolated aquatic systems // *J. Freshwater Ecol.* 1987. V. 4. № 1. P. 1—15.
- Moore P.* The big and small // *New Sci.* 1995. V. 145. № 1969. P. 1—4.
- Mossberg P., Nyberg P.* Bottom fauna of small acid forest lakes // *Rept. Inst. Freshwater Res. Drottningholm.* 1979. № 58. P. 77—87.
- Mukai H.* Germination of statoblasts of a freshwater Bryozoan *Pectinatella gelatinosa* // *J. experim. Zool.* 1974. V. 187. № 1. P. 27—39.
- Mukai H., Niwa T., Tsuchiya M., Nemoto T.* Growth of colonies and the production of statoblasts in a freshwater bryozoan *Plumatella casmiana* // *Sci. Repts. Fac. Educ. Gunma Univ.* 1983. V. 32. P. 55—75.
- Mulholland P. J., Elwood J. W., Palumbo A. V., Stevenson R. J.* Effect of stream acidification on periphyton composition, chlorophyll and productivity // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1986. V. 43. № 10. P. 1846—1858.
- Muller P.* Effects of artificial acidification on the growth of periphyton // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* 1980. V. 37. № 3. P. 355—363.
- Muniz I. P.* Acidification-effects on aquatic organisms // 3 rd Int. Conf. Energy Use Manag. Berlin (West.) 1981. Oxford. V. 4. P. 101—123.
- Nehring S.* Die Vegetation unter den freilebenden Nematoden. 2. Die Depositfresser // *Mikrokosmos.* 1992. Bd. 81. № 9. S. 260—266.
- Ody D.* Les recifs artificiels en France: bilan, analyse, perspectives // *Bull. Soc. tool. Fr.* 1989. V. 114. № 114. P. 49—55.
- Odum E. P.* Energy from in ecosystems: A historical review // *Am. Zool.* 1968. V. 8. P. 11—18.
- Odum E. P.* Trends expected in stressed ecosystems // *Bioscience.* 1985. V. 35. № 7. P. 419—422.
- Osman R. W.* Interactions between the vermetid *Serpulorbis squamigerus* (Carpenter) and several species of encrusting bryozoans // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1987. V. III. № 3. P. 267—284.
- Paller M. H., Specht W. L.* A multimetric index using macroinvertebrate data collected with artificial substrates // *Freshwater Ecol.* 1997. V. 12. № 3. P. 367—378.
- Pantle R., Buck H.* Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // *Gas- und Wasserfach.* 1955. Bd. 96. № 18. 604 s.
- Parache A.* Influence du rechauffement lié au fonctionnement d'une centrale électrique sur le cycle de reproduction de *Mytilus galloprovincialis* (Martiques-Ponteau, Méditerranée Nord-Occidentale) // «*Haliotis*». 1988. 18. P. 283—295.
- Parkin R. B., Stahl J. B.* Chironomidae (Diptera) of Baldwin Lake, Illinois, a cooling reservoir // *Hydrobiologia.* 1981. V. 76. № 1—2. P. 119—128.
- Perry J. A., Zeyen R., Newsom M., Ahlstrand G.* X-ray microanalysis of leaf-litter decomposition in lakes // *Bioscience.* 1989. V. 39. № 4. P. 260—263.
- Pieczynska E., Spodniewska I.* Occurrence and colonization of periphyton organisms in accordance with the type of substrate // *Ekol. polska.* 1963. V. II. № 22. P. 533—545.

Pile A. J., Patterson M. R. What do sponges eat: quantification of sponge suspensio feeding using dual beam flow cytometry: Abst. AZS Annu. Meet. // Amer. Zool. 1994. V. 34. № 5. P. 88A.

Pratt J. R., Cairns J. J. Long-term patterns of protozoan colonization in Douglas Lake, Michigan // J. Protozool. 1985. V. 32. № 1. P. 95—99.

Primc D. Trophic relationships of ciliated Protozoa developed under different saprobic conditions in the periphyton of the Sava river // Period. Biol., 1988. V. 90. № 3. P. 349—353.

Puncochar P., Straskrabova V. Bacterialni slozka narostu v rece Sazave // Vodni hosp. 1980. B 30. № 11. P. 301—304.

Raddum G. G. Effects of winter warm reservoir release on benthic stream invertebrates // Hydrobiologia. 1985. V. 122. № 2. P. 105—111.

Ram J. L., McMahon R. F. Introduction: The biology, ecology and physiology of zebra mussels // Amer. Zool. 1996. V. 36. № 3. P. 239—243.

Reice S. R. Role of detritivore selectivity in species—specific litter decomposition in a woodland stream // Verh. Int. Ver. theor. and angew. Limnol. 1978. V. 20. № 2. P. 1396—1400.

Relini G. Le metodologie per lo studio del fouling nell'indagine di alcuni ecosistemi marini // Boll. zool. 1977. V. 44 № 1—2.

Ricci N., Erra F., Russo A., Banchetti R. Substrates determine apatial distribution of *Oxytricha bifaria* (Ciliata, Hypotrichida) // J. Protozool. 1989. V. 36. № 6. P. 567—571.

Ricci C., Saracino M., Pagani M. Anhydrobiosis: the response of bdelloid rotifers and nematodes // 3rd Congr. E. S. E. B. Debresen, 1991: Abst. — s. z. (1990). P. 62.

Rittschof D., Costlow J. D. Surface determination of macroinvertebrate larval settlement // Proc. 21st Eur. Mar. Biol. Symp. Gdansk. 1986. Wroclaw. 1989. P. 155—163.

Podgers I. H., Dickson K. L., Cairns J. A review and analysis of some methods used to measure functional aspects of periphyton // Meth. and Meas. Periphyton Commun. Philadelphia. 1979. P. 142—167.

Roen U. On freshwater Bryozoa (Ectoprocta) in Greenland with a record of *Plumatella repens* (L.) new to Greenland // Astarte. 1977. V 10. № 2. P. 73—76.

Roll H. Zur Terminologie des Periphythons // Arch. Hydrobiol. 1939. Bd. 35. S. 59—69.

Rosseland B. O., Ilindar A. Liming of lakes, rivers and catchments in Norway // Water, Air and Soil Pollut. 1988. V. 41. № 1—4. P. 165—188.

Ryszkowski L., Zyczynska—Baloniak I. Homostaza ekosystemow // Zesz. probl. post. nauk rol. 1985. № 306. P. 105—125.

Salim R., Xhalaf S. A role for decaying leaves in mitigating the harmful effects of acid rain // Environ. Sci. and Health. 1994. V. 29. № 1. P. 115—127.

Schluter M. Über den Bewuchs und geeignete Untersuchungsmethoden // Limnologica. 1966. Bd. 4. H. 2. S. 363—375.

Schmidt G. H. Random and aggregative settlement in some sessile marine invertebrates // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. V. 9. № 1. P. 97—100.

Schroevers P. J. The baby and the bath-water thoughts about «saprobity» // Hydrobiol. Bull. 1988. V. 22. № 1. P. 79—80.

Shrivastava P., Rao K. S. Ecology of *Plumatella emarginata* (Ectoprocta, Phylactolaemata) in the surface waters of Madhya Pradesh with a note on its occurrence in the protected waterworks to Bhopal (India) // Environ. Pollut. 1985. A 39. № 2. P. 123—130.

Shukla S. K. Hemmung von tierischem Aufwuchs — Ein Ansatz unter Verwendung von Holzinhaltsstoffen // GKSS-Repts. 1983. NE44. 85 s.

Simpson K. W., Bode R. W., Colquhoun J. R. The macroinvertebrate fauna of an acid-stressed headwater stream system in the Adirondack Mountains, New York // Freshwater Biol. 1985. V. 15. № 6. P. 671—681.

Sladecek V. Indicator value of freshwater Porifera // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1980. V. 8. № 3. P. 269—272.

Sladecek V. Indicator value of freshwater Bryozoa // Acta hydrochim. et hydrobiol. 1980. V. 8. № 3. P. 273—276.

Sladeckowa A. Limnological investigation methods for the periphyton («Aufwuchs») communities // Bot. Rev. 1962. № 2. P. 286—350.

Sprung M. Ecological requirements of developing *Dreissena polymorpha* eggs. // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1987. V. 79. № 1. P. 69—86.

Stauffer J. R., Beiles H. A., Cox J. W., Dickson K. L., Simonet D. E. Colonization of macrobenthic communities on artificial substrates // Rev. biol. (Port.) 1974—1976. V. 10. № 1—4. P. 49—61.

Stenson J. A. E., Eriksson M. O. G. Ecological mechanisms important for the biotic change in acidified lakes in Scandinavia // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. 1989. V. 18. № 1—2. P. 201—206.

Stokes P. M. An historical overview of studies on periphyton and acidification // J. Phycol. 1989. V. 25. № 2. Suppl. 12 p.

Szczepanska W. Periphyton of several lakes of the Mazurian Lake land // Pol. arch. hydrobiol. 1970. V. 17. № 3. P. 397—418.

Taticchi M. I. Prime informazioni su biologia ed ecologia di *Cristatella mucedo* Cuvier (Phylactolaemata, Ectoprocta) in allevamento // Rivista di idrobiologia. 1983. V. 22. № 1. P. 13—25.

Tease B., Coler R. The effect of mineral acids and aluminum from coal leachate on substrate periphyton composition and productivity // J. Freshwater Ecol. 1984. V. 2. № 5. P. 459—466.

Tenney W. R., Woolcott W. S. The occurrence and ecology of freshwater bryozoans in the headwaters of the Tennessee, Savannah and Saluda River systems // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1966. V. 85. № 2. P. 241—245.

Thomas I. M., Ainslie R. C., Johnson D. A., Offler E. W., Zed P. A. The effects of cooling water discharge on the intertidal fauna in the Port River estuary, South Australia // Trans. Roy. Soc. S. Austral. V. 110. № 3—4. P. 159—172.

Toriumi M. Taxonomical study on freshwater Bryozoa // Bull. Biogeogr. Japan. 1955. № 16—19. P. 36—44.

Vacelet J., Boury-Esnault N. Carnivorous sponges // Nature (Er. Brit.). 1995. V. 373. № 6512. P. 333—335.

Valecet J., Boury-Esnault N. A new species of carnivorous Sponge (Demospongiae: Cladorhizidae) from a Mediterranean cave // Bull. Inst. roy. sci. natur. Belg. Biol. 1996. 66. Suppl. P. 109—115.

Wetzel R. L. Periphyton measurements and applications // Meth. and Meas. Periphyton Commun. Philadelphia. 1979. V. 3. № 33. P. 3—33.

Wiebach F. Kommensalen, Feinde und Parasiten der Süßwasser Moostierchen // Mikrokosmos. 1959. Bd. 48. H. 6. S. 168—172.

Wilson E. O. The species equilibrium // Brookhaven Symp. Biol. 1969. № 22. P. 38—47.

Wulker W. Zur Kenntnis der Gattung *Psectrocladius* Kieff (Dipt., Chironom.) // Arch. Hydrobiol. 1956. Bd. 24. H. 3. 66 s.

Zelinka M., Marvan P. Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer // Arch. Hydrobiol. 1961. V. 57. № 3. S. 389—407.

Zelinka M., Marvan P. Bemerkungen zu neuen Methoden der saprobiologischen Wasserbeurteilung // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1966. V. 16. S. 817—822.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
ГЛАВА I. Пресноводный перифитон как особая биотопическая группировка организмов	5
Ранние представления и современная терминология	5
Многогранность связей перифитонных животных с субстратами, их потенциальная и реальная емкость	7
Роль перифитона в биоте водоемов	12
ГЛАВА II. Материал и методика	17
Методы сбора проб зооперифитона	17
Методы изучения пищевых спектров и скорости осаждения взвеси мшанками	23
ГЛАВА III. Формирование фауны обрастаний водохранилищ Верхней Волги	25
Этапы формирования мейо- и макрофауны обрастаний в Рыбинском водохранилище	25
Особенности формирования фауны перифитона в Ивановском и Горьковском водохранилищах	33
ГЛАВА IV. Особенности биологии и экологии обрастателей	41
Вариации сроков размножения дрейссены и размерной структуры ее сеголетков в Рыбинском водохранилище	41
Сезонные и межгодовые изменения интенсивности обрастания субстратов личинками хирономид	52
Особенности развития в обрастаниях малощетинковых и круглых червей	58
Расселение байкальского бокоплава в водоемах Верхней Волги	62
Губки и мшанки в современной экосистеме Верхней Волги	67
Пищевые объекты мшанок волжских водохранилищ	73
Роль мшанок в осаждении взвешенных веществ	82
ГЛАВА V. Влияние климатических факторов на зооперифитон водохранилищ	86
Основные факторы среды, определяющие ход сезонных сукцессий зооперифитона в водохранилищах	86
Развитие зооперифитона на незагрязненных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища	89
ГЛАВА VI. Трансформация структуры и особенности сукцессий зооперифитона при искусственном подогреве воды тепловыми электростанциями	96
Температурный режим и факторы, сопутствующие подогреву воды в Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС	96

Формирование видовой структуры зооперифитона при длительной работе Костромской ГРЭС	102
Особенности сезонных сукцессий зооперифитона в разных температурных зонах.....	108
ГЛАВА VII. Влияние промышленных и бытовых стоков на зооперифитон водохранилищ и малых рек	118
Структура и динамика численности перифитонных инфузорий в условиях загрязнения.....	118
Реакция сообществ мейо- и макробеспозвоночных перифитона на различные виды городских стоков	122
Последствия влияния аварийных выбросов загрязняющих веществ на зооперифитон Рыбинского водохранилища	128
Сообщества обрастателей малых рек в условиях загрязнения	133
ГЛАВА VIII. Зооперифитон малых озер Вологодской и Ярославской областей с различной минерализацией и рН среды.....	141
Краткая морфометрическая и гидрохимическая характеристика озер	141
Особенности состава и динамики зооперифитона озер Дарвинского заповедника.....	145
Сравнительный анализ зооперифитона озера Плещеево и озер Дарвинского заповедника.....	163
ГЛАВА IX. Использование зооперифитона для оценки экологического состояния водоемов Верхней Волги в конце XX столетия	171
Общие и специфические черты трансформации структуры зооперифитона при антропогенном воздействии на водоемы	171
Основные подходы и критерии оценки состояния водоемов по зооперифитону	176
Уровни загрязнений водоемов Верхней Волги по состоянию зооперифитона	181
Современные тенденции развития экосистемы верхневолжских водохранилищ	197
ГЛАВА X. Механизмы сукцессий зооперифитона	204
Сукцессии сообществ обрастателей в разных водоемах	204
Пути заселения новых субстратов и фазы сезонной сукцессии зооперифитона в Рыбинском водохранилище	208
Концептуальная модель сезонной сукцессии зооперифитона	213
Параллелизм и специфичность процессов обрастания в пресных водах и морях	219
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	224
ЛИТЕРАТУРА	227

Научное издание

И. А. Скальская

**ЗООПЕРИФИТОН
ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

Технический редактор *Павлинова Т. В.*
Компьютерная верстка *Угловой В. И.*
Корректоры: *Александрова В. Ю., Малыгина А. Н.*

Сдано в набор 10.02.02. Подписано в печать 16.04.02.
Формат 60×90 ¹/₁₆. Печать офсетная. Гарнитура «Тип Таймс».
Усл. печ. л. 16,0. Уч.-изд. л. 16,9. Тираж 200 экз. Заказ № 2263.

Отпечатано в ОАО «Рыбинский Дом печати»
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.