

ОРДЕНА ЛЕНИНА И ОРДЕНА ДРУЖБЫ НАРОДОВ
АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
Институт гидробиологии

На правах рукописи

ПРОТАСОВ Александр Алексеевич
ПЕРИФИТОН ПРЭСНОВОДНЫХ ВОДОЕМОВ.
ЕГО СОСТАВ, ФОРМИРОВАНИЕ
И ЗНАЧЕНИЕ

03. 00. 18-гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора Биологических наук

Киев-1991

Работа выполнена в Институте гидробиологии АН Украины

Официальные оппоненты:

член-корреспондент АН СССР , профессор А.Ф. Алянов
член-корреспондент АН Украины, профессор Ю.П. Зялцев
доктор биологических наук , профессор Н.Н. Девя

Ведущее учреждение: Московский Государственный Университет
им. М.В. Ломоносова

Заявка состоится - И - 02 1994 г. в ч.
на заседании специализированного совета Д 016.19.01
при Институте гидробиологии по адресу: 254210, Киев,
проспект Героев Сталинграда, 12.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке института

Автореферат разослан 17 - 12 1991 г.

И. о. ученого секретаря

В.Д. Соломатина

В.В. Абрамчук

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

АКТУАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЯ. Фундаментальной задачей гидробиологии является формирование целостного представления о гидробиоте как сложной системе, имеющей разнообразную внутреннюю структуру и связанную с абиотической средой. В большой степени тормозит обобщение крайняя неравномерность в исследованиях, несравненно меньше, чем планктон и бентос исследованы другие группировки, в частности, перифитон. Несмотря на то, что сбор и анализ материала по изучению перифитона проводится уже не одно десятилетие, нет практически обобщений, позволяющих дать целостную характеристику перифитону как экологической группировке гидробионтов. В практически работах вполне четко дифференцируется сам объект исследования - как самостоятельная экологическая группировка, однако, до сих пор существуют концептуальные и терминологические неточности, нарушается стройность гидробиологической терминологии и основных понятия. Актуальность работы состоит и в том, что сообщество перифитона играет большую роль в хозяйственной деятельности человека: участвует в процессах формирования качества воды, вызывает биопленки в водоснабжении, судостроении, используется в биоиндикации качества воды. В целом, актуальность исследования определяется необходимостью систематизировать и проанализировать имеющийся материал по перифитону пресных вод, включая вопросы терминологии, методики исследования, выявить общие закономерности, присущие перифитону в различных условиях, оценить его роль в гидрэкосистемах для разработки фундаментальных и прикладных проблем гидробиологии.

Исходя из актуальности исследования **ЦЕЛЬЮ РАБОТЫ** было: установить основные закономерности формирования, развития, функционирования перифитона как экологической группировки гидробионтов, показать его роль и значение в водных экосистемах и деятельности человека.

Конкретные задачи исследования включали:

- обобщение данных о составе сообществ перифитона, исследо-

вание структуры сообществ в различных водоемах, в особенности в малоизученных их типах

- разработку концепции и системы ценозокоморф пресноводного перифитона

- изучение пространственной неоднородности перифитона в аспектах плановой, объемной и биотопической структуры

- изучение динамики и продукционно-деструкционных характеристик сообществ перифитона

- разработку принципов классификации сообществ перифитона
- обобщение принципов управления развитием сообществ перифитона для решения прикладных задач в аспекте инженерной гидро-биологии.

На защиту выносятся следующие **ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ**:

Обосновано и показано большое разнообразие в перифитоне таксономических групп и жизненных форм (ценозокоморф), большая пространственная сложность в плановой, объемной и биотопической структуре как следствие сложности и разнообразия условия на разделе фаз твердого субстрат - вода.

Широкий спектр адаптаций позволяет организм перифитона эффективно использовать свойства как составляющих, так и всей системы раздела фаз. Особенности среды обитания определяют в перифитоне преобладание прикрепленных форм; в разработанной системе ценозокоморф они занимают доминирующее положение.

Формирование сообществ, сходно с процессами на истинных и экологических островах идет во двух направлениях: либо по консортивному типу с выделением вида-эпифитатора, либо по флуктуационному, когда доминирующий вид или форма остается лишь статистическим доминантом. Это приводит к существованию широкого спектра сообществ в биоценоотическом градиенте.

Предложенная классификация сообществ перифитона, основанная на принципах биоценоотической конвергенции и биоценоотического градиента представляет собой иерархическую систему видового, ценозокоморфного и трофоэнергетического уровней.

В искусственных водоемах в условиях сильного антропогенного влияния, большого количества твердых субстратов возрастает роль перифитона в экосистемах. В водоемах-охладителях

энергетических станциях сообщества перифитона обладают своей спецификой, определяемой массовым развитием видов с широкой толерантностью к условиям среды, изменением сезонной динамики, резкой поляризацией сообществ с доминантами, имеющими различные жизненные стратегии.

На основе анализа и обобщения собственных и литературных данных показана специфичность перифитона как экологической группировки гидробионтов.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА И ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ работы состоит в том, что впервые дается обобщенная характеристика пресноводного перифитона. На основе концепции о гетерогенности гидросферы, определяемой ролью различных граничных поверхностей, процессов, происходящих на разделах фаз обосновывается определение перифитона как специфической экологической группировки гидробионтов, обитающих на разделе фаз твердого субстрат-вода. Определено место перифитона в системе контурных экологических группировок и сообществ. Рассмотрены общие направления адаптации организмов перифитона - прикрепленных и подвижных форм. Сформулированы принципы ценозокоморфологии перифитона и проанализирован ряд ценозокоморфных спектров для различных групп водоемов. Впервые на основе водозлазных методов исследования достаточно полно изучены сообщества перифитона в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций. Применение водозлазных методов позволило существенно дополнить представление о перифитоне других водоемов. На основе ценозокоморфного подхода проведено сравнительное изучение перифитона ряда тропических водоемов. Разработана полукритериальная классификация сообществ перифитона с учетом принципов биоценоотической конвергенции и биоценоотического градиента.

ПРАКТИЧЕСКАЯ ценность работы заключается в том, что представление в ней материалов является необходимым элементом при комплексном исследовании экосистем водоемов. Полученные данные и сделанные обобщения являются основой для разработки методов и конкретных мероприятий по борьбе с биологическими помехами в системах водоснабжения, а также для использования перифитона

как биофильтра, фактора биомелиорации водоемов и дополнительного источника корма для рыб. Данные послужили основой для прогнозирования развития перифитона в ряде водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций, а также рекомендации по снижению биовредов в системах теплического водоснабжения. Материалы работы использованы в учебном процессе на биологической факультете Киевского государственного университета.

АПРОБАЦИЯ работы. Материалы диссертации докладывались на съездах Всесоюзного гидробиологического общества (Рига, 1976; Киев, 1980; Тольятти, 1986; Мурманск, 1991), Всесоюзном симпозиуме по санитарной гидробиологии (Москва, 1976), XX Международной конференции по исследованиям Дуная (Киев, 1978), VI и VII Всесоюзных совещаниях по изучению подлисков (Ленинград, 1979, 1983), Пленуме научного совета "Гидробиология, ихтиология и использование биологических ресурсов водоемов" (Москва, 1982), Второго Всесоюзного конференции по морской биологии (Владивосток, 1982), Всесоюзных совещаниях-семинарах по модельным видам беспозвоночных проекта МАН UNESCO "Вид и его продуктивность в ареале" (Паланга, 1983; Борок, 1984; Тбилиси, 1986), Всесоюзной конференции "Морская коррозия и обрастание" (Батуми, 1984), Всесоюзном совещании Совета АН СССР по биовредениям (Ленинград, 1985), VI Всесоюзном диологическом совещании (Ливенское, 1985), III Всесоюзной конференции по биовредениям (Донецк, 1987), I Международной конференции по контролю загрязнения вод бассейна Дуная (Нови Сад, Югославия, 1989), Международной Верегагской конференции (Иркутск, 1989), Всесоюзных колоквиумах по ископаемым и современным планкам (Москва, 1986; Таллинн, 1990).

ПУБЛИКАЦИИ. По теме диссертации опубликовано 58 печатных работ, в том числе 1 монография (в соавторстве).

ОБЪЕМ работы. Диссертация состоит из введения, 16 глав, выводов и списка литературы. Работа изложена на 375 страницах машинописного текста, иллюстрирована 94 рисунками и 12 таблицами в тексте. Список цитируемой литературы включает 407 названий, из которых 140 - на иностранных языках.

ВВЕДЕНИЕ

Выделение экологических группировок гидробионтов стало закономерным следствием исследования гидробиоты еще в конце прошлого века. В 1905 г. А. Селиго (A. Seligo) вслед за В. Гензеном, Э. Геккелем, обосновавшим выделение в водоемах планктона и бентоса, выделил особую группу организмов под термином "Aufwuchs", включая сюда микроскопические формы, обитающие на твердой субстрате вне собственно дна водоема. Термин "перифитон" предложен А. Д. Бенингин в 1924 г. в его монографии, посвященной итогам изучения придонной жизни Волги. Исходя из типических признаков, он совершенно определенно разграничивает перифитон и бентос. Ставшие классическими работы по перифитону С. Н. Дулякова опубликованы в 1925-1933 гг. Автор проявляет исключительные по своей полноте и глубине исследования озерного перифитона и на основании большого материала существенно доводит концепцию Бенинга.

Несмотря на то, что исследования пресноводного перифитона проводятся уже несколько десятилетий, объем полученных данных по сравнению с другими группировками крайне невелик. К тому же наблюдается большая неравномерность как по отдельным регионам, так и по типам водоемов. Наиболее изучен перифитон естественных водотоков (Бенинг, 1924; Бенинг, 1939; Константинов, 1970; Biggs, Price, 1987; Liaw, MacCrimon, 1977; Sabater, 1989), озер (Дуляков, 1933; Карзинкин, 1934; Родина, 1954; Uberkovich, 1979; Roos, 1979; Moss, 1981), водохранилищ на крупных реках (Луферов, 1983; Ляхов, Михеев, 1983; Дувяткин, 1979; Скальская, 1985). Довольно интенсивно проводились исследования перифитона каналов (Кафтаникова, 1968; Шевцова, 1976), проведен ряд исследований на водоемах-охладителях энергетической станции (Protasov, Afanasuyev, 1986).

Однако, в целом можно сделать заключение, что перифитон остается одной из наименее изученных группировок гидробионтов континентальных вод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для диссертации послужили результаты многолетних полевых и экспериментальных работ, проводимых в Институте Гидробиологии АН Украины с 1970 по 1991 гг.

В комплекс исследований входили наблюдения за развитием сообществ перифитона на экспериментальных субстратах в природных и лабораторных условиях, отбор и обработка гидробиологических проб с различных субстратов, в различных типах водоемов, а также экспериментальные работы.

В основу диссертации положены материалы, полученные при исследовании перифитона различных водоемов: прудов экспериментальной базы "Александрия", Каневского водохранилища, водоемов-охладителей Чернобыльской, Яно-Украинской АЭС, Криворожской, Куратовской, Змиевской ГРЭС, рек Жинья Буг, Днепр, Дунай, оз. Нарочь. Проведены краткие ознакомительные исследования на оз. Байкал, Иссык-Куль. В 42 рейсе НИС "Академик Вернадский" проведены исследования на водоемах Намибии, Мадагаскара, островов Ява, Сингапур, Маз (Сейшельские острова). Всего использован материал около 2000 гидробиологических проб, проведено более 150 серий опытов по изучению кислородного метаболизма сообществ перифитона методом изолированных объемов *in situ* и в лабораторных условиях на отдельных видах гидробионтов. При водозлазных погружениях выполнено описание более 300 трансект. Составлена картотека более 130 сообществ перифитона из различных водоемов. В базе данных на ЭВМ накоплена информация по перифитону различных водоемов на уровне от пробы до сообщества (около 800 файлов). Основной материал собственных исследований получен на водоемах-охладителях энергетических станций, поскольку в этих водоемах очень широко развиты условия для развития перифитона и водоемы этого типа крайне мало исследованы.

Для изучения динамики перифитона применяли различные экспериментальные субстраты, которые экспонировались в воде сроком от нескольких суток до года. При изучении состава и распределения перифитона в различных водоемах разработаны и применены водозлазные метод исследования, при котором проводили как описание, картирование трансект, так и отбор проб, учет

крупных организмов под водой. Экспериментальные работы также проводили с применением легководолазного снаряжения. Отбор проб проводили с помощью скребков, а также разработанных нами пробоотборников, в некоторых случаях при малом количестве гидробионтов проводили сшивы с извлеченных из воды субстратов.

ОБЪЕМ И СОДЕРЖАНИЕ ПОНЯТИЯ ПЕРИФИТОН. ТЕРМИНОЛОГИЯ

Толчком для первоначального выделения перифитона среди других группировок гидробионтов послужило то, что в существовавших классификациях не было места организмам, поселившимся на различных твердых субстратах, находящихся вне дна водоема, на различных антропогенных объектах (Hentschel, 1916; Бенинг, 1924). Позднее работами С.Н. Дуплакова (1925, 1933), Г.С. Карзинкина (1934) было показано, что своеобразие сообществ перифитона определяет не происхождение субстрата, а комплекс условий, в которых обитает организм перифитона на любом твердом субстрате в воде.

Вопрос о выделении перифитона в самостоятельную группировку должен решаться с учетом единства принципа выделения других экологических группировок гидробионтов. Принцип фазного состояния среды обитания является единым для перифитона и равнозначных с ним группировок.

Перифитон - это группировка гидробионтов, жизнедеятельность которых связана с разделом фаз твердого субстрат-вода.

Невозможно отрицать сходство одного из основных признаков биотопов бентоса и перифитона - наличие опорного субстрата. Но по сути это сходство определяется обитанием в граничных зонах.

Анализ литературы показывает большое разнообразие терминологии, обозначающей по сути единое явление - совокупность организмов, обитающих на твердом субстрате в водной среде (наименовано упоминается более 20 терминов). Кроме того, что неслучайно и неоднозначность терминологии создает сложности в восприятии описываемых явлений, она отражает и неоднозначность понятия, а это уже значительно затрудняет взаимопонимание между исследователями. В частности необходимо уточнение значения терминов "перифитон" и "обрастание". Как следует из концепции

первичности более общего значения наличия раздела твердая субстрат-вода и вторичности происхождения субстрата (естественный или антропогенный) термин обростание должен иметь более узкое значение, чем перифитон.

СПЕЦИФИКА ПЕРИФИТАЛИ КАК БИОТОПА

Граничные поверхности, в том числе и раздел твердая субстрат-вода являются местом интенсивных физико-химических, химических и биологических процессов. На разделе твердого вещества и жидкости значительно изменяются химические характеристики, концентрируются различные ионы, физиологически активные вещества, изменяется характер гидродинамики, существуют значительные силы адгезии. Различные исследования, проводимые в граничных областях (Лазуталин, Лебедев, Хаялов, 1979; Лебедев, 1986) показывают, что за всем разнообразием важных свойств граничных поверхностей и явлений стоит большое разнообразие условий существования для живых организмов. Поверхностное сгущение свойств среды является предпосылкой сгущения жизни и активации биологических процессов. Перифиталь представляет собой систему взаимодействующих твердой и жидкой фаз, в связи с чем основными факторами для организмов перифитона являются: характеристики субстрата и свойства прилегающей воды.

АНАЛИЗ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРИФИТОНА

Специфичность среды обитания организмов перифитона определяет особенности методов исследования. Изучение структурных характеристик - состава, обилия, распределения, динамики сообществ может проводиться двумя взаимодополняющими группами методов: 1) непосредственным сбором, наблюдением, количественной и качественной оценкой характеристик сообществ перифитона в водоемах и 2) восстановкой экспериментальных субстратов с заданными и контролируемым свойствами в известной временной интервале, в определенной комбинации абиотических факторов. Методики исследования первого направления наиболее эффективны при использовании водозащитной техники.

Анализ разнообразных методов показывает, что в целом в настоящее время арсенал методов перифитоагности достаточно велик и разнообразен для получения адекватной информации о составе, распределении, динамике этой группы гидробионтов.

СОСТАВ ПЕРИФИТОНА КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

По таксономическому составу перифитон континентальных вод достаточно богат. На самых ранних стадиях развития в сообществах наибольший удельный вес имеют бактерии, хотя в определенных условиях некоторые (например, нитчатые формы) могут доминировать длительное время и достигать значительного развития. По различным данным (Кларонкин, 1934; Штурм, 1939) преобладают в перифитоне палочковидные и кокковые формы.

Разнообразие состава водорослей в перифитоне велико: порядка сотен видов и внутривидовых таксонов. В зависимости от условий, степени изученности в различных водоемах описывалось от нескольких десятков до нескольких сотен видов водорослей. Наиболее разнообразно в перифитоне представлены три отдела - диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли. При огромном морфологическом разнообразии водорослей перифитона у них имеется много общих черт, что связано с приспособлениями к жизни на твердом субстрате.

Состав беспозвоночных пресноводного перифитона насчитывает представителей по меньшей мере 19 классов из семи типов беспозвоночных. Однако можно выделить лишь несколько крупных таксонов (на уровне классов), представители которых обычно играют наиболее заметную роль в сообществах. Из простейших это - инфузория, далее - губки, гидрарии, коловертки, малочлениковые черви, насекомые (личиночные стадии), бризогонии и двустворчатые моллюски, ракообразные, планки. Наибольшим числом видов в сообществах перифитона чаще всего представлены олигохеты, коловертки, личинки насекомых (в особенности Chironomidae). Наибольшей численности достигают ракообразные и олигохеты. Высокие значения биомассы определяют моллюски, планки, губки. Число видов животных в одном сообществе или в масштабах небольшого

водоёма может достигать нескольких десятков видов. Только для одного типа водоёмов - оладиделей ТЭС и АЭС Украины список беспозвоночных по нашим данным составляет более 200 видов.

Обзор таксономических групп показал не только значительное разнообразие их, но и сходство морфологических, фабрических и других адаптаций, связанных с жизнью в граничной зоне вода-твёрдая субстрат.

АДАПТАЦИИ ОРГАНИЗМОВ ПЕРИФИТОНА

Сходство основных характеристик условия среды определяют и конвергентный характер морфогенеза перифитонтов, а также других адаптаций - трофических, фабрических, поведенческих. У организмов перифитона можно выделить два основных направления адаптогенеза - адаптации к прикреплённому образу жизни и адаптации к перемещению с опорой на субстрат. У седентарных фагобионтов можно выделить несколько ключевых направлений адаптивного развития. Это - редукция локомоторных систем, развитие приспособления фильтрационного назначения и приспособления активного захвата как находящихся в воде объектов, так и передвигающихся по субстрату, развитие органов и систем прикрепления, пассивно защитных образований в виде раковин, домиков, приспособления, направленных на противостояние засыпанию рыхлыми осадками.

В противоречии единстве у типичных перифитонтов находят-ся две тенденции адаптивного развития: выработка стратегий захвата и удержания пространства субстрата, вытеснения конкурентов и выработка коадаптивных стратегий, снижающих пресс негативных взаимодействий. Анализ широкого разнообразия адаптаций прикрепленных форм позволяет выделить несколько основных способов и стратегий прикрепления: прирастание, точечное прикрепление одиночных и колонияльных стебельковых форм, множественное прикрепление (биссус, ризоиды), прикрепление изоморфной и разветвленно-стебельчатых колоний, прикрепление различного характера фабрическими образованиями. Толчковые биоценоотические связи в условиях конкуренции за субстрат имеют в перифитоне особо важное значение, поэтому разнообразие прикре-

пленных форм во многом определяет многообразие структур сообществ перифитона. Характерными для прикрепленных перифитонтов являются расселительные стадии в онтогенезе, активно или пассивно перемещающиеся в водной толще или по субстрату. Выделено четыре основные стратегии расселения, базирующиеся на подвижности планктических стадий, а также специальных образований, перемещающихся по субстрату (фрустулы у полипов *Craspedacusta sowerbii* Lank). Впервые было описано расселение *Urnatella gracilis* Leidy подвижными молодыми колониями, перевозающими по субстрату.

Разнообразие адаптации подвижных форм перифитона, включая и подвижные стадии прикрепленных форм направлено на обеспечение основной роли их в сообществах - переноса веществ и энергии как в границах биоценоза, так и при связи с другими биоценозами. Перифиталь как среда обитания даёт уникально благоприятные условия для развития как прикрепленных, так и подвижных форм.

ЦЕНОЗКОМОРФЫ ПЕРИФИТОНА

В любой сложной целостной системе разнообразие диалектически противостоят выраженные в различной форме и проявлениях процессы интеграции, упрощения. Интеграционной категорией может выступать ценозокоморфа (ЦЗМ) как совокупность экономофологических адаптаций организменного и надорганизменного уровней, находящихся в системе биоценоотических связей в сообществе. Она включает адаптации собственно морфологические, фабрические и конгрегационного характера, определяющие общую конструкцию тела, внеорганизменные элементы в виде защитных, ловчих и т.п. построек, характер конгрегации, определяемых эволюционным процессом и конкретными условиями среды. Противоречивое единство создаёт ценозокоморфный и видовой уровни организации сообществ: видовой поддерживает разнообразие, ценозокоморфная, напротив, его нивелирует.

В системе ценозокоморф (Рис.1) две большие группировки - типы ЦЗМ, коренным образом различающиеся по общей метаболической активности - ценофитон и ценофанерон. В первый входят ма-

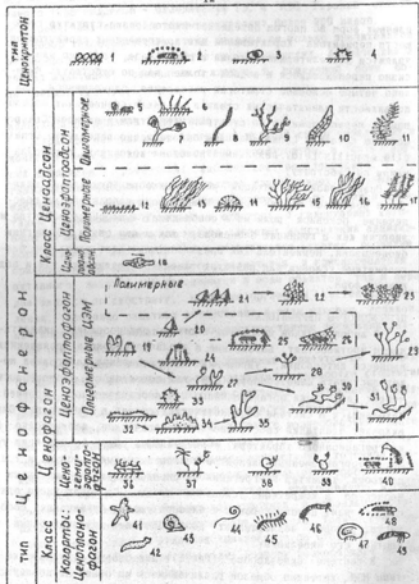


Рис. 1 Система ценозокопов периферона (подробнения в тексте)

доактивные формы, живущие за счет внутренних энергетических ресурсов, второй - активные ЦЭМ, получающие вещества извне. Первый тип представлен различными яйцекладками, куколками насекомых, стабобластами, геммулами и т.п., второй объединяет все остальные формы. Тип ценофагнерон разделяется на классы по способу получения вещества и энергии: ценоадсон (адсорбционное питание, фото- и хемосинтез) и ценофагон (голозойное питание).

Далее при делении на когорты основное значение имеет признак постоянства контакта с субстратом, степень подвижности. К ценофитогобсону принадлежат формы, обладающие морфологическими и/или фабрическими адаптациями постоянного прикрепления к субстрату. Формы ценолоколана обладают подвижностью и могут перемещаться как по субстрату, так и в водной среде вблизи субстрата. Имеются и промежуточные формы.

Еще одна категория, не выделяемая как единица классификации - ценозокопные ряды. Можно выделить два пути их формирования. Первый - усложнение на базе количественных изменений (олигомерные и полимерные ЦЭМ), второй - непосредственные качественные изменения.

Ряд простых олигомерных ЦЭМ эфалтоадсона в целом совпадает с рядом дифференциации тела водорослей, кокковидную форму можно рассматривать как исходную (5, рис.1) для ЦЭМ ряда. Далее в ряду - приподнятые на стебельках, слизистых тяжах формы (7), которые морфологически сходны с ЦЭМ эфалтофагона (27, 28). Следующее звено - нитчатые, метамерной структуры формы (8). Более сложную пространственно структуру создаст разветвленно-нитчатые формы (9); еще более массивные и гетерогенные субстрат и микробиотоп создаст для подвижных форм пластинчатые и мешкообразные формы (10, 16) и формы с листовидными образованиями (11, 17).

У прикрепленных животных (ценофитофагон) наиболее простые ЦЭМ характеризуются различными адаптациями закрепления на субстрате непосредственно прикреплением тела (19), например, полип *Craspedacusta sowerbii* Lank. Обшая конструкция тела этих ЦЭМ определяет ограниченность движения и относительно малую зону активного влияния. Эти формы могут рассматриваться как

исходные для нескольких рядов. Один из них начинают одиночные раковиннонесущие ЦЭМ (представлены в пресных водоемах прикрепленными моллюсками, в частности дрейссеной). Очевидно, что в ряду двумерные конгрегации (21), трехмерные (друзы, 22) и агрегации друз (23) в связи с увеличением плотности поселений исходной формы и пространственного усложнения конгрегация увеличивается средообразующая роль ценозооформы.

Характерны именно для перифитона разветвленные на плоскости стелющиеся ЦЭМ (30). Усложнение происходит не только по пути полимеризации элементов, но происходят и качественные изменения - образование трехмерной структуры (31) за счет подвешивания над субстратом стелющихся ветвей (например, колония мшанки *Pinnatella emarginata* All.). Отдельные ряды составляет домикостроение и строматолитические формы (24-26 и 30-35). У последних прослеживается ряд, в котором происходит увеличение относительной площади контакта организма со средой. В принципе двумерная строматолитическая ЦЭМ может существовать и на самом же организмом сформированном внешней скелете. Этот принцип реализуется, например, у коралловых полипов, у пресноводных форм пока не известен. Важно отметить, что именно такую принципиальную конструкцию использует человек, создавая различные искусственные сооружения с большой развитой поверхностью (искусственно рифы).

Использование ценозооформного подхода и системы ценозооформ необходимо при сравнительном исследовании различных биотических груннотрофов, подводного микроландшафта и его населения, в особенности если стоит задача выявления наиболее общих характеристик, сходства в общем плане строения структуры сообществ. Как методическая основа для сравнительного анализа могут быть использованы ЦЭМ-спектры, которые дают наглядное представление о составе ценозооформы и их относительной количественной представленности. Проведенные в работе анализ ЦЭМ-спектров различных сообществ доказал как сходство некоторых из них в общем плане строения, так и специфику, связанную с особенностями условий среды. Именно на основе ценозооформного подхода удалось провести сравнение наших данных, полученных

как в умеренных широтах, так и в тропиках: при значительном таксономическом различии установлено большое сходство ценозооформной структуры. Ценозооформный подход является необходимым звеном в создании классификации сообществ перифитона. При использовании ценозооформных спектров в мониторинге на одном из водоемов-охладителей АЭС показана высокая информативность и оперативность метода при контроле условия среды.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА ПЕРИФИТОНА

Пространственную организацию сообществ перифитона можно рассматривать как плановую, то есть как двумерную на плоскости субстрата, объемную в трех измерениях: учитывая ось, перпендикулярную плоскости субстрата и биотическую, связанную с пространственной сложностью биотопа как совокупности различных поверхностей субстратов.

Распределение живого покрова земной поверхности в разном масштабе представляет собой более или менее выраженную мозаику, отражающую неоднородность среды обитания. Вполне правомочна аналогия между ландшафтным географическим картированием рисунка ландшафта и рисунка контуров, плановой графики перифитона. Удаётся выделить несколько типов контурной графики, а именно: окаймляющая, полосчатая, кольцевая, сетчатая, радиальная рисунки контуров. Важным аспектом плановой графики является сопряжение контуров рисунка. Анализ графов соседства контуров показывает их разнообразие от простых радиальных графов до графов типа сетка с достаточно сложным переплетением связей. Плановая структура может быть источником важной информации, к тому же сравнительно легко получаемой.

Трехмерную структуру перифитона определяет ярусность и стратификация различных компонентов сообществ от микроводорослей и простейших до крупных беспозвоночных и водорослей. Она определяется как взаимным расположением отдельных организмов, так и особенностями строения талломов, колоний, конгрегаций. Важную роль в формировании пространственной структуры играет прикрепленные моллюски. В четырех выделенных типах поселения дрейссены значительно отличаются показатели, характеризующие

пространственную структуру. Наиболее сложные и массивные поселения - агрегации друз. Толщина слоя таких поселения может достигать нескольких десятков см, биомасса - свыше 20 кг/м².

Исследования в биотопах с различной пространственной сложностью показали значительную зависимость обилия и функциональных характеристик перифитона от особенностей биотопа, что необходимо учитывать в инженерной гидробиологии при создании биопозитивных конструкций.

Одной из важнейших характеристик биотопов для организмов перифитона является ориентация в пространстве заселенных поверхностей. Основными факторами, определяющими распределение перифитонтов на поверхностях с разной ориентацией является фактор освещенности и гравитационный. Проведение экспериментов показали, что влияние фактора ориентации поверхности (верхняя или нижняя) на распределение численности составляет до 90% от суммарного действия всех факторов (при $p > 0,99$). Дрейссена, личинки более интенсивно развиваются на затененных, обращенных к низу поверхностях, личинки хироноид - наоборот на верхней освещенных. Сложные пространственно биотопы для перифитона создают заросли высших водных растений, каменные субстрат на донорала, облицовки гидросооружения и берегов каменной отсыпкой. Исследования последнего биотопа показало, что в нем под 1 кв. м может быть более 10 кв. м поверхностей, заселенных организмами перифитона. Животные поселяются не только на наружных поверхностях верхнего слоя камня, но и во внутренних ярусах на глубину более 1 м. При сравнении двух биотопов - каменной отсыпки дамбы и бетонной облицовки плотин (водопользователь Криворожской ГРЭС) оказалось, что на трансекте шириной в 1 м биомасса перифитона в первом на порядок выше: 121,1 кг против 16,7 кг. Продукция водорослей составила соответственно 1550 кДж/сут. против 17,5, деструкция животных - 5600 и 1200 соответственно, фильтрационная активность - 1,3 м³ в час против 0,3 м³/ч.

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОНА

Во временном аспекте в сообществах перифитона происходят изменения сезонные и поступательные сукцессионные. Сезонная динамика определяется в основном климатическими факторами, кроме того может накладываться и антропогенное влияние. Например, сброс подогретых вод в водоемы существенно влияет на термический режим, изменяя естественный ход сезонной динамики.

Сукцессионные процессы имеют особое значение для перифитона, так как перифиталь представляет собой очень динамичный биотоп, где постоянно появляются новые субстраты и исчезают прежние, многие поверхности обрабатываются и зашиваются от обрастания человеком.

В наиболее общем виде модель сукцессии в сообществах перифитона представляет собой процесс, состоящий из нескольких фаз. В первой фазе происходит первичное заселение субстрата. Преобладают быстро размножающиеся на субстрате бактерии, микроводоросли, простейшие. Далее происходит иммиграция различных видов, которая приводит к увеличению видового богатства на фоне достаточно равномерного распределения обилия между различными видами. Далее ход сукцессии зависит от состава сообщества: имеются ли формы, которые становятся доминантами и могут существенно модифицировать среду для других членов сообщества. В противном случае предыдущая фаза продолжается неопределенно долгое время. Формируются, таким образом, сообщества разного типа, терминальные стадии в которых принципиально различаются. Исследования нами в длительных экспериментах на экспериментальных субстратах в различных условиях процессов заселения субстратов и развития сообществ показали специфическую роль доминирующих видов. В сообществах с доминированием дрейссены при увеличении пространственной сложности ее поселения увеличивались и разнообразие других членов сообщества.

Совершенно не случайно процесс, наблюдаемый в сообществах перифитона в особенности на дискретных субстратах в толще воды во многом сходен с процессами заселения островных местообитаний (географически и экологических островов) и развития в них биотических сообществ. На ход сукцессии сообществ перифитона

влияет также как и в сообществах на островах степень изоляции и размер субстратов. Скорости колонизации и элиминирования видов находятся в протифазе и определяют некоторое характерное для данного местообитания равновесное число видов. При исследовании динамики состава сообществ перифитона с учетом теории островной биогеографии (MacArthur, Wilson, 1963) становится очевидно, что неверно говорить о стабилизации сообществ в качественном отношении (Дуплаков, 1933). Хотя состав доминирующих видов и может продолжительное время оставаться постоянным, в сообществах происходят динамичные процессы иммиграции и элиминирования.

Исследование скоростей колонизации и элиминирования видов показало, что наибольшие значения первых приходится на начальный период развития сообществ. В момент наступления равновесия число видов на субстрате невелико (в конкретных условиях развития сообществ на экспериментальных субстратах в Каневском водохранилище 16-19) при том, что сумма всех новых видов в период исследования достигала 38. Установлено, что на процесс установления равновесно-динамического состояния влияет сезонность.

ПРОДУКЦИОННО-ДЕСТРУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ СООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОНА

Перифитон играет во многих континентальных водоемах большую роль в продукционно-деструкционных процессах. Имеются данные (Асман, 1953; Knight, Bell, 1962; Wetzel, 1964) о том, что продукция перифитона может быть вполне сопоставима с продукцией фитопланктона и высших водных растений. Следует отметить, что при довольно интенсивном изучении первичной продукции перифитона явно недостаточно внимания уделяется изучению вторичной продукции, а также деструкции, обеспечиваемой животными, значение которой в некоторых водоемах может быть очень большим. Так, для водоема-охладителя Чернобыльской АЭС соотношение вклада в общую деструкцию животных планктона, перифитона и бентоса составляло соответственно 42, 28 и 30%. В автотрофно-гетеротрофных сообществах, исследованных нами пер-

вичная валовая продукция достигала 120-170 кДж/м².сут. Значительными показателями деструкции в гетеротрофных сообществах, среди которых выделяются сообщества с доминированием дреиссы — свыше 600 кДж/м².сут.

Для исследования продукционно-деструкционных характеристик ненарушенных сообществ перифитона нами была разработана методика, позволяющая с использованием водозащитной техники изолировать сообщества в закрытых сосудах с последующим измерением концентрации кислорода. Это дало возможность провести ряд исследований и получить данные для сравнительного анализа. Удобным объектом для таких работ является водоем-охладитель, где в пределах одного водоема довольно широк спектр условий, в том числе и по температурному фактору. В зонах минимального влияния подогрева воды на обмен в сообществах достигали 30 кДж/м².ч, а в зонах наибольшего подогрева — до 21 кДж/м².ч. Установлено, что сообщества различной структуры и с разными доминантами имели довольно близкие продукционно-деструкционные показатели.

Рассматривая распределение потоков энергии в сообществах, можно сделать определенные типизации их. В сообществах первого типа (в основном сообщества фильтраторов и седиментаторов) ярко выражено доминирование одного вида — 70-90% потока энергии. В другом типе (сообщества детритофагов-собираателей) поток энергии достаточно равномерно распределяется между ценопопуляциями.

Функциональная роль перифитона в водоемах определяется не только интенсивностью обменных процессов, но и масштабами самих сообществ. На примере перифитона водоема-охладителя Чернобыльской АЭС рассчитана суммарная деструкция зооперифитона в летний период. В 1979-1982 гг суммарная деструкция была от 39,6 тыс. до 104,0 тыс. МДж/сут., в среднем деструкция составляла 72 тыс. МДж/сут.

ПЕРИФИТОН ВОДОЕМОВ РАЗЛИЧНОГО ТИПА

Вопрос об особенностях перифитона в различных водоемах — это, в первую очередь, вопрос о специфике условия обитания.

которая определяется многими факторами, среди которых, однако, можно выделить основные.

В первую очередь - это характер субстрата. Как правило, чем выше степень антропогенного воздействия, тем больше различных твердых субстратов появляется в водоеме. Так, огромные их площади в виде бывшей наземной растительности появляются при заболачивании водохранилищ, велики площади твердых субстратов в каналах, водоемах технического назначения. Однако, в искусственных водоемах часто твердые субстраты недолговечны: наземная растительность разрушается, обломки дамб и каналов заиливаются. Во многих искусственных водоемах развитие перифитона переживает подъем в начальной стадии их становления и затем снижается из-за постепенного сокращения количества твердых субстратов. Обратная картина может наблюдаться в прудах или на мелководьях водохранилищ, где по мере их старения и зарастания высшая водная растительность удерживает вес перифитала, увеличиваясь. В естественных водоемах и водотоках наблюдается некоторое равновесие, в котором находятся твердые субстраты и осаждающиеся взвеси, влекомые наносы.

Следующий важный фактор - гидродинамический. Для перифитона следует рассматривать его как стеньгу и постоянство водообмена вблизи заселенного субстрата. Как слабый водообмен, так и сильное течение лимитируют развитие организмов перифитона.

Также как и для других гидробионтов, одним из важнейших факторов для перифитонтов является температура. Перифитон является одной из процветающих группировок как в горячих источниках, так и глициальных потоках. Однако в подавляющем большинстве естественных водоемов (даже в тропиках) редки экстремальные температуры. Иное дело - в технических водоемах, получающих сбросные подогретые воды, где в пределах одного водоема может наблюдаться градиент температур в 10-12°. Кроме яркого лимитирования, когда высокая или низкая температура ограничивают существование вида, фактор температуры может способствовать получению конкурентного преимущества тех или иных форм и видов.

При комплексном воздействии различных факторов в каждом

типе водоемов можно выделить основные, определяющие состав и степень развития перифитона. Характер субстрата и скорость течения обуславливают особенности развития перифитона в водотоках. Особенности морфометрии ложа водотока, пространственной сложности биотопов определяют и большое разнообразие сообществ.

Наши исследования перифитона на р.Волга Буг с применением водозаимных методов позволили выделить и охарактеризовать типичные сообщества на пороговых и плесовых участках. По составу сообщества имеют довольно большое сходство, основу их составляли бризидиоидные мошакки (*Theodoxus fluviatilis* L., *Fagotia esperi* Ramb), двустворчатые (*Dreissena polyomorpha* Pall.), губки (*Spongilla lacustris* L.), остракоды, личинки хироноидов.

В целом для перифитона естественных водотоков характерна дискретность сообществ, связанная с большой гетерогенностью условий, дискретностью самих субстратов. Это отличает их от искусственных водотоков-каналов. В последних некоторые сообщества (например, с доминированием *D. polyomorpha*) непрерывно распространяются на больших площадях достаточно гомогенного субстрата, достигая высокого обилия - десятки килограммов на кв. м. При высоких биомассах и больших площадях покрытия общее количество организмов перифитона может быть очень большим. Так, в небольшом (около 2 км) подводящем канале ЧЭС запас дрейссены в летний период достигал 750 тонн.

Разработки инженерно-гидробиологического характера должны обязательно учитывать условия, характерные для естественных и искусственных водотоков, оптимально сочетая высокое разнообразие условий в первых и сочетание условий, определяющих высокую продуктивность во вторых.

В крупных реках перифитон в целом имеет относительно небольшое значение, однако, как показали наши исследования на р.Дунай может быть одним из наиболее показательных объектов для мониторинга за качеством воды.

В озерах перифитал представлен в основном каменистыми субстратами и высшей водной растительностью. На каменистой литорали можно выделить два типа биотопов: поперности скал, как

правяло, подверженные сильному волновому воздействию и каменистые россыпи со сложной развитой поверхностью, полостями между камнями. Заросли макрофитов занимают неэквальные участки, каменистые субстраты могут распространяться до больших глубин. В некоторых озерах происходит новообразование элементов перифитона из веса, обломочного материала, причем цементация рыхлого субстрата связана с биогенным выделением углекислого кальция (Фридман, 1948). По различным данным в озерах встречается до нескольких сотен видов и разновидностей водорослей, от нескольких десятков до нескольких сот видов животных. Перифитон играет большую роль в экосистеме, особенно небольших озер, продукция его может быть вполне сопоставима с продукцией высших водных растений и планктона. В "эпифитонных" озерах сезонный ритм подвержен сам субстрат - высшие растения, в "эпифитонных" сезонность не влияет на стабильность субстрата и наиболее важным фактором является сезонная смена температур.

В условиях обитания для организмов перифитона естественных и искусственных водоемов много общего, несмотря на то, что в силу "искусственности", специфики конструкции, целей использования последние очень разнообразны. В качестве общих черт в искусственных водоемах следует отметить нестабильность условия, тем большую, чем меньше сам водный объект и чем больше антропогенное воздействие, а также относительно большое количество твердых субстратов.

В водохранилищах отмечен довольно богатый по составу перифитон: по различным данным от 150 до 400 видов водорослей, несколько десятков видов простейших, более ста видов беспозвоночных. Значительными могут быть показатели обилия. Биомасса зеленых нитчатых водорослей может достигать 2,5 кг/м² зарослей (Величко, 1979), животного перифитона - до 30 кг/м² (Ляхов, Михеев, 1963), в основном за счет развития дрейссены.

Основное количество твердых субстратов сконцентрировано в водохранилищах в прибрежной зоне, однако и удаление от берега субстраты заселяются организмами перифитона. Наши исследования перифитона на навигационных буях в Каневском водохранилище показали, что и на этих сравнительно небольших подвижных объек-

тах развивается достаточно разнообразный перифитон с численностью животных порядка десятков тыс. экз/м², биомассой до десятков г/м². При увеличении изоляции (удаленности от берега) на бакеях как островных биотопов видовое богатство закономерно снижалось. Исследование литорали в зоне хорошо выраженного нестабильного уровня режима показали, что интенсивное развитие перифитона с преобладанием прикрепленных подвидов начинается с глубины осушения при наибольшей сработке за несколько лет. Между уровнем суточных колебания и уровнем маловодного года обитает лишь быстрорастущие прикрепленные губки и подвижные формы. Инженерные мероприятия, направленные на увеличение количества местообитания перифитона (создание искусственных рифов, сочетающих в себе биопозитивные и противобазисные функции) может значительно повлиять роль перифитона в процессах самоочищения водохранилища.

В небольших водоемах (прудах) животные перифитона наиболее разнообразно представлены вторичноводными, такими как личинки хироноид, хотя могут быть обильными и прикрепленные формы - мшанки, губки. В водоемах небольшого размера особенно хорошо выражены многие факторы, определяющие распределение и динамику перифитона: угнетающее влияние придонного слоя воды, быстрое заселение субстратов в связи с близостью других биотопов. Для динамики прудового перифитона характерны резкие колебания численности организмов. Здесь отмечается от нескольких десятков до сотни видов беспозвоночных. Количественные показатели обычно невелики - порядка г/м², однако при доминировании прикрепленных форм биомасса может быть выше - более кг/м², что по нашим данным определяется развитием мшанок и губок. Введение дополнительных субстратов может значительно повысить роль перифитона в прудах, что может быть с успехом использовано в качестве источника дополнительного корма для рыб.

Одним из малоисследованных типов водоемов является охладители тепловых и атомных электростанций, перифитон в которых достигает значительного развития, благодаря большому количеству твердых субстратов. Например, в водне-охладителе Чернобыльской АЭС площади твердых субстратов (облицовки дамб, кана-

лов, гидросооружения) составили 0,5 км², Криворожской ГРЭС - 0,4 км². Это более 2% всей площади водоемов. Кроме того, с периферией водоемов непосредственно связаны многочисленные субстраты систем водоснабжения электростанций. Основным фактором, определяющим развитие перифитона в этом типе водоемов является температура, различия в уровне которой в пределах одного водоема может достигать 10-12°, а максимальные температуры в условиях средней полосы и юга Украины - 40°C.

В связи с большим разнообразием условий, состав перифитона водоемов-охладителей довольно богат. Так, в охладителях Украины отличается от 200 до 400 видов водорослей. Из около 200 видов и форм беспозвоночных в этих водоемах 21% - малощетинковые черви, 20% - ракообразные, 10% - брэнтогоние моллюски. Разнообразны личинки насекомых, двустворчатые моллюски, отмечено более 80 видов простейших.

Термический фактор оказывает значительное влияние на динамику перифитона, что достаточно подробно было исследовано нами с помощью метода экспериментальных субстратов в районе Трипольской ГРЭС. В различных термических условиях преимущественно получают различные виды и формы, что определяет состав доминантов: в естественных температурных условиях доминируют организмы в массе размножающиеся и приносимые в виде делятционных личинок (дрейссены) или активно перелазящие (ракообразные, личинки хироноид). В подогреваемой воде - быстро растущие колонизаторы (мшанки) или способные быстро размножаться вегетативно (олигохеты, гидры). В сезонном аспекте следует отметить, что более или менее интенсивно субстраты заселяются круглогодично, однако в зоне подогрева сезонные отличия как по показателям видового богатства, так и по характеру доминирования и распределения относительного обилия более сглажены.

Большая динамичность сообщества в зоне подогрева определяется большей сложностью биоценологических связей, нежели в зоне естественных температур. Так, в сообществе *Plumatella emarginata* (сброс подогретых вод) отмечено 22 трофических и топических связи, в сообществе *Dreissena polymorpha* - 13.

Самая конструкция водоемов-охладителей и условия в них оп-

ределяют существование определенного термического градиента от сброса подогретых вод к водозабору. На основе водозаборного метода в ряде водоемов-охладителей получены данные о габитуальных особенностях перифитона в различных биотопиз в непрерывном градиенте температур, его составе, распределении доминирующих форм. Более, чем десятилетние исследования на ряде водоемов-охладителей позволили получить материал, на основании которого можно делать некоторые обобщения. Во-первых, следует отметить поляризацию сообществ в зависимости от термического режима, особенно хорошо выраженную в летний период. В зоне сильного влияния подогретых сбросов (при температуре 37-38°) формируются специфические сообщества с доминированием видов *g-strategov* (*Plumatella emarginata*, *Lyngbya putealis*, некоторые *Oligochaeta*) с высокими показателями обилия - до миллионов экз./м³ и биомассой до нескольких кг/м³. В зоне, по термическому режиму приближающемуся к естественному, большое обилия достигает *Dreissena*, зеленые нитчатые водоросли. В холодное время года различия между группировками в значительной мере сглаживаются за счет развития в зоне подогрева видов, характерных для более холодноводных участков. Таким образом, различные термические зоны характеризуются сообществами с различной стабильностью. Однако, отмеченная поляризация не абсолютна, поскольку имеется большое сходство в составе сообществ в водоеме в целом.

На вопрос о воздействии температуры на показатели обилия организмов перифитона нельзя дать однозначного ответа. Установлено три типа зависимости. При увеличении температуры происходит снижение как численности, так и биомассы. Такая ситуация отмечена в охладителе Южно-Украинской АЭС, где температура была наиболее высокой - до 40°C на сбросе. Второй тип с возрастанием численности при увеличении температуры и снижением биомассы. Таким был характер распределения показателей обилия в охладителе Криворожской ГРЭС, где при высоких температурах (36-38°) отмечены наибольшие показатели численности беспозвоночных, водорослей и простейших. Биомасса животных за счет моллюсков всегда была выше в зоне минимального во-

догрева. Наконец третья, как бы производная от двух первых - с высокими показателями обилия на полях термоградиента (отмечен в водоеме ЧАЗС) позволяет сделать очень важный вывод о том, что в водоемах этого типа несмотря на сильное антропогенное воздействие даже в экстремальных условиях могут формироваться сообщества с высокими показателями обилия. Это является важной предпосылкой к созданию условия для развития высокопродуктивных, активных в деструкционном плане сообществ перифитона во всех термических зонах.

КЛАССИФИКАЦИЯ СООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОНА

При исследовании перифитона в различных водоемах, разнообразных экологических условиях накоплен уже достаточно большой материал о их составе, структуре, что привело к необходимости классифицировать их по тому или иному признаку (Дуплаков, 1933; Меще, 1939; Pieszulnska, 1970). Классификации эти в основном монокритериальные, как важнейшие применялись либо признаки преобладания трофических групп, либо тех или иных видов или групп животных или растений. В процессе наших исследований получен материал по более, чем 130 сообществам перифитона, среди которых можно выделить больше двух десятков групп сообществ, объединенных по важному признаку - доминирующему по биомассе виду.

Одной из наиболее разнообразных по структуре, а также важной с практической точки зрения является группа сообществ Dreissena polymorpha. Всего в этих сообществах встречено более 120 видов и групп беспозвоночных, однако видовое богатство отдельных сообществ колебалось в пределах 7-36 видов. Анализ встречаемости показал, что не представляется возможным выделить некое стабильное ядро сообществ дрейссены, то есть нуль видов, постоянно встречающихся с этим моллюском. Для относительной биомассы ярко выражено сильное доминирование дрейссены - более 92% в 3/4 всех описанных сообществ, средняя выровненность по биомассе составила 0,132.

Представить достаточно обобщенную характеристику сообществ, которая бы включала данные по биомассе степени доминиро-

вания и выровненности, видовое богатство можно, представив их в координатах биомасса - видовое разнообразие. С увеличением биомассы видовое разнообразие снижается, что связано с уменьшением выровненности, возрастанием относительной роли доминирующего вида. В поле точек можно выделить несколько подполей, куда входят сообщества со сходным ранговым распределением биомассы отдельных видов. Сообщества с наибольшими значениями видового разнообразия, ранговым распределением, приближающимся в полулогарифмических координатах к линейному - в основном - сообщества на экспериментальных субстратах небольшой экспозиции. Далее с увеличением биомассы животных в основном за счет вида-доминанта происходит качественное изменение кривых рангового распределения: кривые с изломом между первым и остальными рангами свидетельствуют о низкой выровненности. С увеличением относительной роли прикрепленных моллюсков по биомассе происходит и усложнение пространственной структуры сообщества. Дрейссена образует конгрегации сначала двумерные, а затем сложные трехмерные в виде отдельных друз и агрегаций друз. Усложнение пространственной структуры и биомасса взаимосвязаны: при незначительной роли дрейссены в сообществе, формировании пространственной структуры, невисокон доминировании, отмечена биомасса сообщества порядка $г/м^2$; одиночные и в виде пятен поселения крупных моллюсков - десятки и сотни граммов на $м^2$; при первичной агрегированности в друзы - тысячи $г/м^2$; агрегации друз - десятки тысяч $г/м^2$. Таким образом, при переходе от одного типа пространственной структуры к другой происходит увеличение биомассы сообщества на порядках величин. С учетом биомассы, пространственной и ранговой структуры выделено 6 типов сообществ дрейссены. С учетом тех же критериев выделено 2 типа сообществ мшанки *Plumatella emarginata*.

Важно отметить, что особое значение имеет не столько формальное количественное доминирование, сколько характер вида-доминанта, его ценозоморфные особенности, роль в системе биоэкологических связей. Наличие прикрепленных форм, способных становиться доминантами бывает предпосылкой к тому, что формируется сообщество, имеющее черты консортивного строения.

Сходство между сообществами определяется биоценологическим конвергенцией, основанной на сходных способах реализации единых принципов распределения потоков энергии и распределения экологических ниш. Можно выделить 4 уровня биоценологической конвергенции - трофоэнергетический, ценозономорфный, экотрофный и видовой.

На трофоэнергетическом уровне выделяются наиболее крупные группы - тип сообщества - фотоавтотрофные и гетеротрофные. В первом преобладают пастибильные трофические цепи, первичнопродукенты входят в состав сообщества как доминанты. Вторые основываются на детритных трофических цепях, источники первично продуцируемого органического вещества находятся вне сообщества. Ценозономорфный уровень конвергенции определяется сходством состава доминирующих ценозономорфов, роль которых в сообществе преодолевается не формальным количественным доминированием, а из модифицирующей среду ролью в трофической, тонической и других аспектах. Исторически в гидробиологии сложился двойной подход к рассмотрению структуры сообществ: как с позиции, ведущей начало от концепции К.Мюбуса (Möbius) - максимализации биотических связей, так и позиция, ведущая начало от работ С.Петерсена (Peterson) - минимизация взаимосвязей между членами сообщества, которые индивидуально отвечают на изменение факторов среды (Несис, 1977). Это противоречие может быть снято введением понятия биоценологического (МР - по первым буквам Möbius-Peterson) градиента. На М-полосе его сообщества, где доминирующая форма реально модифицирует среду, становится элементом биотопа для других членов сообщества, доминирующая форма, вероятно К-стратег, стабильность доминанта определяет стабильность всего сообщества. В сообществах Р-типа доминант статистическая, формальная, основные определяющие факторы абиотической природы, смена доминантов носят характер флуктуаций, доминирующая форма вероятнее Г-стратег.

На примере сообщества дрейссены можно проследить переход от сообществ Р-типа к сообществам М-типа. В естественных сообществах доминирование дрейссены формальное, она не модифицирует среду; в сообществах агрегированного доминанта конгрегация

Дрейссены существенно изменяют среду обитания всех членов сообщества, многие виды достигают высокого обилия только благодаря существованию специфической ценозономорфы доминанта.

На примере 22 сообществ проведена их классификация. Названные по доминирующим по биомассе видам они объединяются в 6 групп одноименных сообществ, однако на ценозономорфном уровне и с учетом их распределения в МР-градиенте группы эти не представляют собой однородности, как это было показано на примере сообществ дрейссены. На этом уровне выделено 5 классов, из которых 4 можно отнести к сообществам М-типа (с доминированием конгрегаций тубулярных ЦЭМ, конгрегация прикрепленных ракоинфузорий, ракоинфузорий подвижных и конгрегация литчатых ценозофитов). Все классы, кроме последнего, входят в тип гетеротрофных сообществ (Рис. 2).

Система классификации сообществ позволяет рассматривать более крупные группы их, выделяя общие характеристики из многообразия частных. Но дело не только в том, что мы можем "свернуть" информацию, но в том, что каждый из уровней требует своего подхода к исследованию. На каждом уровне наиболее важны те или иные факторы среды. На трофоэнергетическом уровне наиболее существен фактор освещенности, внешнего источника энергии. На ценозономорфном - качество субстрата и гидродинамические факторы, определяющие адаптации прикрепления, передвижения, транспорта пищи и т.п. и метаболитов вообще. Далее - на видовом уровне играют роль факторы температуры, рН, химического состава растворенных веществ, а также степень изоляции субстратов и состава биоценозов, за счет которых формируются сообщества.

НЕКОТОРЫЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ УПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЕМ ПЕРИФИТОНА

Одним из наиболее существенных негативных явлений, связанных с жизнедеятельностью организмов перифитона является формирование обрастания на различных антропогенных субстратах, в системах подоснабжения и т.п. Здесь создается конфликт между

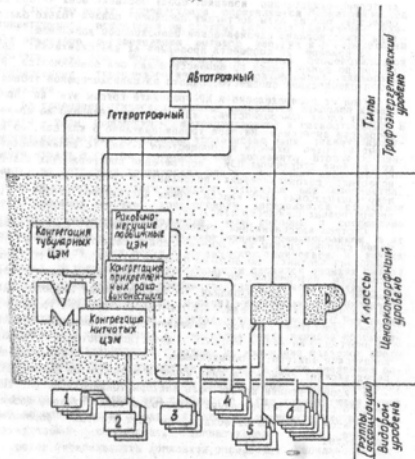


Рис. 2. Классификация сообществ перифитона на трех уровнях биоценотической конвергенции. Сообщества: 1-Cladophora sp., 2-Lungbya sp., 3-Fagotia esperi, Theodoxus fluviatilis, 4-Plumatella emarginata, 5-Cricotopus silvestris, 6-Dreissena polymorpha.

нормальной жизнедеятельности водных организмов и эффективным использованием технических устройств. Создавая раздел фаз антропогенный твердый субстрат-вода, человек создает и основную предпосылку для развития обрастания.

Системы водоснабжения очень сложны по своей конструкции, в связи с чем создаются разнообразные условия для развития в них обрастания. Особенности эксплуатации тех или иных элементов водоснабжающих систем определяет и характер биологических помет, вызываемых обрастанием. Это видно на примере систем водоснабжения ряда электростанций Украины (таблица).

Таблица

Характер биологических помет в системах водоснабжения Черномыльской АЭС (1), Криворожской ГРЭС (2), Трипольской ГРЭС (3), Кураховской ГРЭС (4). + биопомехи имеются, - элемент систем отсутствует, ? нет данных.

участки систем	1	2	3	4	характер биопомех
подводящий канал	+	-	+	+	обрастание откосов и дна
плоские сетки	+	+	+	+	обрастание сеток
трубопроводы					
техводоснабжения	+	+	?	+	локальное обрастание, волокнистые наносы из других частей системы
фильтры техводы	+	+	+	+	обрастание сеток и стенок
наслооиздатели	?	+	?	+	обрастание камер
конденсаторы	?	+	+	?	обрастание труб

В системах водоснабжения создаются очень разнообразные и зачастую весьма благоприятные условия для жизни организмов перифитона. Обследование камер циркуляторов на Криворожской ГРЭС показало, что обрастание развивалось здесь очень интенсивно и носило поясной характер: в поясе дрейсены ширина 3 м биомасса животных достигала 18 кг/м², в поясе кордаифоры (3,5 м шириной) биомасса обрастания была 1,5 кг/м². Все металлические

поверхности в камере заселялась дрейссеной с биомассой 9 кг/м². Биомасса мшанки *Pomatella emarginata* в камерах насло-охлаждателя достигала 18 кг/м².

Стратегии борьбы с обрастанием должны базироваться на биологических особенностях организмов перифитона, формирующих обрастание в различных условиях. Стратегия невмешательства в формирование обрастания и периодическое его уничтожение может быть эффективной при контроле за скоростью роста организмов, продукционных особенностях, периодов размножения. Стратегия перехвата зачатков базируется на том, что прикрепленные организмы обрастания расселяются пелагическими личинками, другими пассивно или активно перемещающимися в воде стадиями. Осуществление мероприятий борьбы в этой стратегии может идти по двум направлениям: уничтожение либо значительное нарушение всех функций личинок перифитонтов и/или перехват личинок на субстрат, на котором развитие обрастания не вызывает негативных последствий либо желательны.

Субстраты, на которых необходимо ограничивать развитие обрастания можно разделить на два типа по их отношению к водной среде: риконтурные водной средой (например, корпус судов) и оконтуривающие водную среду (например, трубопроводы). Для первых выбор методов борьбы должен основываться на принципах создания необрастающих свойств самих субстратов (необрастающие покрытия, окислительные свойства металлов и сплавов). Во втором случае на развитие обрастания можно влиять через изменения качества воды.

Опыт показал, что невозможно добиться абсолютного результата при любой стратегии и применении любых методов борьбы с обрастанием, поскольку неизменным остается основное: наличие раздела твердый субстрат-вода. Очевидно, что меры борьбы с обрастанием должны носить комплексный характер, в той или иной мере учитывая все возможные стратегии и принципы, в первую очередь - экологические особенности сообществ, формирующих обрастание.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕРИФИТОНА В ИНЖЕНЕРНОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

В основе инженерных и биологических мероприятий, которые в различной степени могут использовать положительные эффекты от жизнедеятельности организмов перифитона лежат явления "густо-ния жизни", как называл их В.И.Вернадский (цит. по Айзатуллин и др., 1979). В основе же такого густения, которое надо рассматривать не только как количественное увеличение живого вещества, но и как качественное повышение разнообразия живых организмов, лежат закономерности интенсификации физико-химических и биологических процессов у активных поверхностей в водоемах. Инженерно-биологические сооружения в виде различных помешений в воду конструкций, обладающих развитой поверхностью контакта твердого субстрата и воды получили общее название искусственные рифы (Зайцев, 1987). Крупнонастибные конструкции дают возможность развиваться на них разнообразным организмам, то есть формироваться на них сообщества перифитона любого состава и структуры.

Система активных поверхностей и создаваемый их совокупностью пространственно сложный гетерогенный биотоп представляет собой целостное образование, обладающее свойствами, которые можно различать на нескольких уровнях масштабности активных зон. Первая активная зона - раздел твердый субстрат-вода. Здесь преобладают процессы адсорбции, адгезии. Масштаб зоны порядка миллиметров от поверхности субстрата. Биологические процессы на поверхности твердого субстрата способствуют развитию разнообразных форм животных, растений, микроорганизмов, которые способствуют созданию активной зоны живых организмов-вода. Здесь важны процессы активной фильтрации, седиментации взвесей, деструкции органического вещества, роста и размножения организмов. Масштаб этой активной зоны порядка десятков сантиметров от субстрата. Совокупность твердых поверхностей с развитыми на них сообществами перифитона образует пространственно сложный биотоп, состоящий как из населенных поверхностей, так и пространства между ними, которые служат убежищем для беспозвоночных и рыб. Таким образом, значительно повышается общее разнообразие среды обитания. Масштаб-

ность этой активной зоны - метры и десятки метров. Оформленным биогеографическим объектом, который кроме концентрации организмов перифитона, привлечения подвижных форм, представляет собой и гидрологически значимое образование, влияет на гидродинамические процессы, тем самым - на еще большее усложнение биотопов, но уже в масштабах целого водоема или большей его зоны. Необходимо учитывать как техничские, так и биологические эффекты от создания искусственных рифов.

ВЫВОДЫ

Перифитон наряду с другими специфическими группировками гидробионтов, является неотъемлемой частью гидрозосистем и занимая свое место в их пространственно-временной структуре, обладает своей спецификой и особенностями.

1. Общность условия жизни на разделе твердого субстрата - вода определяет конвергентное сходство адаптации, наиболее характерные - способы прикрепления, из которых выделены основные: прирастание, точечное и множественное прикрепление, прикрепление изоморфной и стеблейшей разветвленной колонией, фабрическими образованиями. Выделены четыре основные стратегии расселения прикрепленных организмов на основе планктических и ползающих форм и стадии развития.

2. В разработанной системе ценозоокоорфа перифитона доминирующее положение занимает ценозоокоорфа - прикрепленные и обитающие в прикрепленных фабрических образованиях форм. Ценозоокоорфа выступает как интегрирующая категория, совокупность адаптации организменного и надорганизменного уровня, рассматриваемая в системе биоценоотических связей.

3. Анализ ценозоокоорфных спектров перифитона показал сходство его в водоемах, независимо от их виротного местоположения, увеличение разнообразия ценозоокоорф в условиях экотопов, при усложнении пространственной сложности биотопов, в том числе в связи с развитием колоний и конгрегация доминирующих в сообществе форм. Ценозоокоорфные спектры перифитона представляют собой отражение наиболее общих проявления экологической взаимосвязи организмов и среды обитания, являются полезными инстру-

ментом мониторинга качества среды в гидрозосистемах.

4. Перифитону свойственна большая пространственная сложность, выраженная в аспектах плановой, объемной и биотопической пространственной структуры. Выявлено несколько типов рисунка контуров перифитона: полосчатый, кольцевой, окаймляющий, радиальный, сетчатый. Объемную структуру перифитона определяют яркость и стратификация различных ценозоокоорф. Проведена типизация поселения прикрепленных моллюсков (*Dreissena*) по характеру и степени их агрегированности, установлена взаимосвязь пространственных типов поселения и плотности моллюсков на единицу заселенной площади субстрата. Выявлены количественные зависимости между структурно-функциональными показателями сообществ перифитона и степеней пространственной гетерогенности биотопа.

5. Равновесно-динамическая модель сукцессии в сообществах перифитона сходна с моделью заселения экологических и истинных островов и находится в связи с различной степенью изоляции и размерами местообитания. Сукцессия в сообществах перифитона протекает по двум направлениям: с формированием сообществ флуктуационного типа с формальным доминантом и консортивного типа, в которых доминирующая форма реально модифицирует условия среды, становится центром консорции, это определяет широкую спектр сообществ в биоценоотическом градиенте.

6. Специфика перифитона в водоемах различного типа определяется характером твердого субстрата, гидродинамическим и термическим факторами. Возрастание антропогенного влияния, приводящее к увеличению количества твердых субстратов способствует и возрастанию роли перифитона в водоемах.

7. Впервые в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций проведено исследование перифитона в масштабах не только отдельных термических зон, но и всего водоема, а также систем водоснабжения. Выявлена выраженная поляризация сообществ перифитона, различавшихся по составу доминирующих форм. Установлено, что в зонах наибольшего влияния подогретых сбросов в сравнении с участками, близкими по температуре к естественной, формируются сообщества более динамичные, с большей сложностью биоценоотических связей.

8. На материале как из охладителей ТЭС, так и АЭС, показано, что на основе развития доминантов г-стратегов в зонах высоких температур формируется сообщество со значительным обилием (численность беспозвоночных до миллионов экз./м³, биомасса порядка кг/м³) с высокими показателями деструкции - до 500 кДж/м³.сут., близкими к таковым на другом полюсе термоградиента (где доминирует К-стратегия), что является предпосылкой управления процессами самоочищения во всех термических зонах, снижения тем самым негативного влияния антропогенной термофикации.

9. Исследованке биологических полей в водоснабжении показало тесную связь развития обрастания не только с особенностями техногенного биотова локально в местах обрастания, но и со всем комплексом внутриводоевных процессов. Наряду с методами локального характера в ограничении обрастания (необрастающие покрытия, токсичные добавки в субстрат) необходимы мероприятия по управлению биопродукционными, гидрологическими процессами, термическим режимом в водоемах, в связи с которыми находится система водоснабжения.

10. Разработанная классификация сообществ перифитона представляет собой иерархическую систему трофоэнергетического, ценоморфного и видового уровней. На примере группы одноименных сообществ *Dreissena polymorpha* показано закономерное изменение их основных структурных показателей в зависимости от средообразующей роли доминанта, что обосновывает применение принципа биоценологического градиента. На примере 22 сообществ перифитона, наиболее типичных из полученных в процессе работы 137 описания проведена классификация, показавшая приемлемость принципов, заложенных в основу системы классификации сообществ.

11. В продукционно-деструкционных процессах в гидросистемах перифитон может занимать важное, а в некоторых водоемах - ключевое место, на что указывает полученные нами и литературные данные. В широко распространенных сообществах дрейссены вторичная продукция достигала 81 кДж/м³.сут. в сообществах мшанки, характерных для водоемов, получающих подогретые сбросы - 112 кДж. Валовая первичная продукция в сообществах с доминированием нитчатых водорослей - 120-170 кДж/м³.сут. На примере водоема-охла-

дителя АЭС показано, что при площади биотов перифитона (каменная наброска, бетон) около 2% от всей акватории вклад животным перифитона в общую деструкцию достигал 100 тыс. кДж/сут или 28% от суммарной деструкции животными, что практически равно вкладу зообентоса.

12. На основе обобщения собственных и литературных данных об особенностях условий обитания, специфике адаптации гидробионтов, структуры и динамики сообществ, (что требует специфических методов исследования и адекватных подходов к анализу) обоснована специфичность перифитона как экологической группировки. Показано своеобразие перифитона в водоемах различного типа, а также роль его в экосистемах, пути снижения негативных проявлений и использования позитивного потенциала в хозяйственной деятельности.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Кафтаникова О.Г., Протасов А.А. Биологические обрастания и меры борьбы с ними в системах водоснабжения //Предотвращение минеральных и органических отложений на поверхностях теплообменных аппаратов. -К., Знание, -1975, -С.16-17.
2. Протасов А.А. Некоторые закономерности развития зоообрастания на Каневском водохранилище в районе Трипольской ГРЭС // Биол. повреждения промышленности и строительный материал -К.: Наук. думка, -1978, -С.217-222.
3. Протасов А.А. Полим пресноводной медузы *Craspedacusta sowerbii* (Lankester) в р.Днепр// Гидробиол. журн. -1978, -14, N3, -С.42-43.
4. Протасов А.А. Динамика видового богатства зооперифитона на экспериментальных субстратах в условиях влияния подогретых вод ТЭС //Гидробиол. журн.-1979.-15, N4.-С.48-50.
5. Протасов А.А. К вопросу о распространении *Umatella gracilis* Leidy (Kamptozoa) в связи со сбросами подогретых вод тепловыми электростанциями// Зоол. журн. -1980, -N10.59 -С. 1569-1571.
6. Кафтаникова О.Г., Протасов А.А. Влияние подогретых сбросных вод тепловой электростанции на развитие зооперифитона

- //Гидробиол. журн. -1980, №4. -С.87-88.
7. Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах//Гидробиол. журнал. -1981, -17, №4. -С.15-19.
 8. Протасов А.А. Влияние вод, подогретых электростанциями на зооперифитон//Дока. МОИП. -1981. -С.72-73.
 9. Протасов А.А. О пространственной структуре поселения прикрепленных моллюсков-фильтраторов на примере дрейссены полипорной //Круговорот вещества и энергии в водоемах. -Иркутск. -1981. -С.95-96.
 10. Протасов А.А. Перифитон: терминология и основные определения //Гидробиол. журн.-1982, -18, №1. -С.9-14.
 11. Протасов А.А. Дифференциация понятия "перифитон", "обрастание", "бентос"// Биол. зап. зов миров. океана. Ч.1. -Владивосток, 1982. - С.60-61.
 12. Протасов А.А., Стародуб К.Д., Афанасьев С.А. Водолазный метод исследования пресноводного перифитона// Гидробиол. журн.- 1982.- 18, №4.- С.91-93.
 13. Харченко Т.А., Протасов А.А. К вопросу о детерминантах консорсия //Гидробиологические исследования водоемов Юго-Западной части СССР. -К.: Наук. думка. -1982. -С.124-126.
 14. Кафтаникова О.Г., Протасов А.А. Зооперифитон как дополнительные источники живого корма в тепловодных рыбных хозяйствах // Освоение тонких вод энергетических объектов для интенсификации рыбоводства. -К.: Наук. думка. -1982. -С. 285-289.
 15. Протасов А.А., Афанасьев С.А.Изменение структуры сообществ перифитона водоема-охладителя АЭС за трехлетний период исследования// Проблемы экологии Прибайкалья. Тез. докл. Всесоюзной научной конференции. -Иркутск. -1982. -С.107-108.
 16. Протасов А.А., Афанасьев С.А., Стародуб К.Д. Видовой состав зооперифитона водоема-охладителя Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. -1983, №2. -С.51-55.
 7. Протасов А.А., Афанасьев С.А., Синицына О.О. О роли дрейссены в водоемах- охладителях и системах водоснабжения //Тез. докл. Респ. конференции "Повышение эффективности работы систем охлаждения"-Киев. -1983. -С.49-50.
 18. Протасов А.А. Исследования пресноводного перифитона в Со-

- ветском Союзе //Гидробиол. журнал. -1984. -20, №5. -С.3-16.
19. Протасов А.А., Афанасьев С.А. Сообщества перифитона в водоеме, подверженном влиянию сбросных подогретых вод АЭС //Биоценологические исследования на Украине. -Львов. -1984. -С. 92-93.
 20. Протасов А.А. К методике отбора проб перифитона с неживых субстратов// Гидробиол. журн. - 1985. - 21, №6. - С.82-83.
 21. Протасов А.А., Синицына О.О., Коломиец А.В. Структура и метаболизм сообществ перифитона в различных условиях// Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып.1. -Иркутск. -1985. -С. 85-86.
 22. Синицына О.О., Протасов А.А. Некоторые функциональные характеристики сообществ *Plumatella emarginata* в водоеме-охладителе // Тез. докл. VII Всесоюз. colloq. по ископаемым и современным планкт. М., 1986. - С.
 23. Protasov A.A., Afanasjev S.A. Structure of Periphytic Communities in Cooling Pond of Nuclear Power Plant // Int.Revue ges. Hydrobiol. № 3, 1986.- P.335-346.
 24. Мочан В.А., Протасов А.А. Простояние в перифитоне водоема охладителя Чернобыльской АЭС //Гидробиол. журн. -1986, №3.- С.100-103.
 25. Протасов А.А., Синицына О.О., Коломиец А.В. Метод изучения кислородного метаболизма сообществ перифитона на крупномасштабных подводных субстратах //Бюлл. ИБВВ. - 1987, №7. - С.62-65.
 26. Кафтаникова О.Г., Протасов А.А., Калининченко Р.А., Афанасьев С.А. Обрастания в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций // Изучение процессов мор. обрастания и разраб. методов борьбы с ним. Л., 1987. - С.56-61.
 27. Оксик О.П., Лукинский В.Н., Харченко Т.А., Протасов А.А. Инженерная гидробиология: содержание, определение, задачи // Гидробиол. журн. - 1987. - Т.23, №6. - С.38-43.
 28. Протасов А.А. Методы исследования перифитона. - Рук. деп. в ВНИИТИ. 1987, №2164-В87. - 35с.
 29. Протасов А.А., Гончаров В.В. Влияние некоторых биоцидных

- добавок на обрастания цементных растворов в условиях водоохлаждателя // Новое в строительстве и эксплуатации водохозяйственных сооружений: Сб. Укр. НИИГМ. - Киев, 1987. - С. 87-91.
30. Афанасьев С. А., Протасов А. А., Янакаев А. В. Перспективы использования искусственных рифов в водоемах-охладителях энергетических станций // Искусственные рифы для рыбного хозяйства: Тез. докл. Всесоюз. конф. М., 1987. - С. 107-109.
31. Афанасьев С. А., Протасов А. А. Особенности популяции дрейссены в перифитоне водоема-охлаждателя АЭС // Гидробиол. журн. - 1987. - Т. 23, № 6. - С. 44-51.
32. 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. V Всесоюз. совещ. Вильнюс, 1988. - С. 43-47.
33. Афанасьев С. А., Протасов А. А., Синицына О. О., Янакаев А. В. Сообщества зооперифитона порожистых и плесовых участков реки Яхня Буг // Вопросы гидробиологии водоемов Украины. - Киев: Наук. думка, 1988. - С. 68-76.
34. Протасов А. А. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. - 1989. - 25, № 6. - С. 3-9.
35. Protasov A. A., Afanasyev S. A. Periphyton of the Danube and estimation of river water quality // Water pollution control in the basin of the river Danube (Preconferens proceedings) / Ed. M. Miloradov. - Novi Sad. - 1989. - P. 413-415.
36. Protasov A. Cenoecology of hydrobionts in diolomological studies // I Vereshchagin Intern. conf. - Irkutsk. - 1989. P. 32-33.
37. Протасов А. А. Ценоэкоморфология пресноводного перифитона. Рук. деп. ВИНТИ 5.07.89. N5096-B89. - 20 с.
38. Protasov A. A., Afanasyev S. A. Das Periphyton der Donau und die Bewertung der Gewässergüte // Ergebnisse der Donauexpedition 1988. - Wien. - 1990. - S. 195-197.
39. Протасов А. А., Афанасьев С. А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне // Гидробиол. ж. - т. 26, № 4. - 1990. - С. 15-22.

40. Протасов А. А. Мшанки в ценоэкоморфных спектрах перифитона // VIII Всесоюзный колоквиум по ископаемым и современным мшанкам. - Таллин. - 1990. - С. 66-68.
41. Протасов А. А., Сергеева О. А., Ковалева С. И. и др. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины // Киев: Наукова думка. - 1991. - 196 с.
42. Протасов А. А. Пресноводный перифитон. - К.: Наукова думка (в печати).

Подл. в печ. 10.12.91. Формат 60x84/16. Бумага тип. офс. печать. Усл. печ. л. 2,56. Усл. кр.-отт. 2,56. Уч.-изд. л. 2,0. Тираж 120 экз. Зак. 439. Бесплатно.

Отпечатано в Институте математики АН Украины. 252601 Киев 4, ГСП, ул. Решина, 3