

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА  
ОРДЕНА ОКТЯБРЬСКОЙ РЕВОЛЮЦИИ И ОРДЕНА ТРУДОВОГО  
КРАСНОГО ЗНАМЕНИ УНИВЕРСИТЕТ им. М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи  
УДК 574.586(28):591

**СКАЛЬСКАЯ Ираида Александровна**  
**ЗООПЕРИФИТОН ВОДОЕМОВ БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**  
**В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

Специальность 03.00.18 — гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва — 2000 г

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод  
им. И.Д.Папанова РАН

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, проф.	И.В.Бурковский
Доктор биологических наук, проф.	С.А.Патин
Доктор биологических наук	Е.А.Луканина

Ведущая организация: Институт проблем экологии и эволюции  
им. А.Н.Северцова РАН

Защита состоится 17 ноября 2000 г. в 15 час 30 мин на заседании  
специализированного совета Д.053.05.71 в Московском государственном  
университете по адресу: 119899, ГСП, Москва, В- 234 Ленинские горы,  
биологический факультет МГУ, ауд. 557

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического  
факультета МГУ.

Автореферат разослан 17 октября 2000 г.

Ученый секретарь  
специализированного совета

А.Г.Дмитриева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**АКТУАЛЬНОСТЬ ПРОБЛЕМЫ.** Перифитон вместе с планктоном, бентосом, нейстоном и нектоном входит в единый комплекс функционально связанных биотических группировок гидробионтов. К перифитону по С.Н.Дуплакову (1933) относятся растительные и животные компоненты, развивающиеся на любых твердых субстратах, независимо от их происхождения, но находящихся за пределами слоя влияния грунта. Термины "перифитон" и "обрастание" по своей сути являются синонимами.

В пресных водах биомасса обрастаний может достигать нескольких десятков, а в морях и сотни килограммов на 1 м<sup>2</sup> (Протасов, 1994; Зевина, 1994). Многие организмы перифитона используются в пищу молодью и взрослыми рыбами. Роль перифитона чрезвычайно высока для процессов осаждения взвеси и очистки воды. Перифитонные организмы служат также хорошими индикаторами загрязнения водоемов (Dickson et al., 1972; Sladecck, 1980).

В отечественной науке с середины 50—х годов в связи с интенсивным гидростроительством изучение сообществ обрастаний 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. На эту тему существует обширная литература. Современные проблемы и способы защиты гидротехнических сооружений от обрастания в пресных водах и морях рассмотрены в монографиях А.А. Протасова (1994) и А.И. Раikovна (1998).

Тем не менее, в пресных водах перифитон — одна из наименее изученных группировок гидробионтов. Практически отсутствуют данные об истории формирования фауны обрастателей верхневолжских водохрани-

лиц более чем за полувековой период их существования и, в частности, недостаточно исследованы вопросы трансформации структуры зооперифитона при длительном воздействии на водосмы теплового загрязнения, бытовых и токсических стоков, закисления озер. Это чрезвычайно важно не только с позиций охраны окружающей среды, но и с точки зрения прогноза изменений биоты в случае потепления климата Земли и усиления влияния различных стоков. Мало изучены особенности реакций сообществ обрастателей на различные виды антропогенного вмешательства и практически не исследованы закономерности сукцессий зооперифитона, не выявлены механизмы этого сложнейшего процесса.

**ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЙ.** Цель работы — установить закономерности формирования структуры сообществ обрастателей различных водосмов бассейна Верхней Волги при действии естественных и антропогенных факторов. Многоаспектность вопросов, связанных с реализацией основной цели исследований, обусловила постановку следующих **конкретных задач:**

- 1) Выявить видовой состав, этапы и особенности формирования фауны обрастателей в верхневолжских водохранилищах.
- 2) Вскрыть основные особенности биологии и экологии доминантных организмов.
- 3) Выяснить закономерности влияния климатических факторов на зооперифитон верхневолжских водохранилищ.
- 4) Установить последствия длительного антропогенного загрязнения ("тепловое", бытовые и токсические стоки, закисление) на зооперифитон и выявить особенности трансформации структуры зооценозов различных водосмов.
- 5) На основе результатов исследований построить концептуальную модель сезонных сукцессий сообществ обрастателей в пресных водах.

6) Разработать методологию оценки экологического состояния водосмов по зооперифитону.

**НАУЧНАЯ НОВИЗНА.** Впервые исследованы видовой состав и установлены основные этапы формирования фауны перифитона водохранилищ Верхней Волги на основании многолетнего (1973—1997 гг.) его изучения. В самом крупном верхневолжском водохранилище — Рыбинском — выявлено 3 этапа: хирономидный, дрейссенный и полимиксный. В Ивановском и Горьковском водохранилищах при сохранении общей тенденции, специфические особенности этого процесса заключались в крайне медленном расселении дрейссены в первом из них и отсутствии ярко выраженного этапа доминирования личинок хирономид р. *Glyptotendipes* — во втором.

Использован новый подход при классификации факторов среды с выделением трех групп факторов — общеводоемной, внутриводоемной зональной и узлокальной значимости, которые определяют уровень развития и высокую мозаичность структуры зооперифитона.

При любых типах антропогенного воздействия на водосмы происходит изменение видового разнообразия, трофической структуры зооперифитона, нарушение биологических циклов гидробионтов, формирование специфических техногенно инициированных сообществ. Впервые показано, что на участках, загрязненных бытовыми стоками, видовое разнообразие зооценозов сохранялось на высоком уровне с одновременным снижением разнообразия семейств, отрядов, классов, типов. При умеренном подогреве воды за счет работы тепловых электростанций общее разнообразие зооценозов увеличивалось.

Получены новые данные по биологии и экологии основных групп обрастателей. Впервые для волжских водохранилищ проведено фаунистическое исследование колониальных беспозвоночных — губок и мшанок. Об-

наружено 9 видов мшанок и 4 вида губок. У массовых видов мшанок выявлены пищевые спектры (более 250 видов водорослей и несколько видов беспозвоночных, главным образом колероваток). Показан высокий седиментационный потенциал мшанок, сопоставимый с молодой дрейссены.

На основе полученных данных впервые разработана концептуальная модель сезонных сукцессий сообщества обрастателей пресных вод, в которой использовано максимальное число факторов (9), в том числе и антропогенных, воздействующих на развитие этих зооценозов. Показано, что суть процесса развития зооценозов заключается в реализации биологических циклов гидробионтов в среде с многочисленными факторами, из которых выделены исходные главные (температура, обеспеченность пищей и биоценотические связи) и различные условно — нейтральные (ряд абиотических и биотических), которые способны стать главными в процессе развития сообщества.

**ПРАКТИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ.** На основании результатов собственных исследований и обобщения литературы разработана и апробирована методика оценки экологического состояния водоемов Верхней Волги по зооперифитону (Задание Минприроды Российской Федерации, 1994). С помощью разработанной методики в конце XX столетия проведена оценка состояния водоемов бассейна Верхней Волги — водохранилищ, малых рек, озер.

На основе установленного высокого седиментационного потенциала мшанок, сопоставимого с таковым у сеголетков дрейссены, предложено применение первых из них для вселения в водоемы с целью биологической очистки воды. Результаты исследований могут быть использованы в курсах лекций по зоологии, гидробиологии, экологии.

**ЗАЩИЩАЕМЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ.** В диссертации обосновывается концепция реализации жизненных циклов гидробионтов при формирова-

нии структуры зооперифитона в естественной и антропогенно нарушенной среде. Она включает три основных положения:

— формирование фауны обрастаний верхневолжских водохранилищ проходило в три этапа — хирономидный, дрейссенный, полимиктный;

— основа сезонных сукцессий зооперифитона — реализация биологических циклов гидробионтов в сложной среде, в которой могут быть выделены основные факторы (общеводоемной, внутриводоемной зональной и узкокалевой значимости) и второстепенные, определяющие уровень развития сообществ в биотопах разного масштаба.

— антропогенное воздействие на среду (подогретые воды тепловых электростанций, токсические и бытовые стоки, закисление) приводит к изменению видового разнообразия, смене доминирующих комплексов и трофической структуры зооперифитона, нарушению биологических циклов гидробионтов. В загрязненных районах формируются специфические сообщества, в которых преобладают личинки насекомых, круглые (нематоды) и малощетинковые черви.

**АПРОБАЦИЯ РАБОТЫ.** Материалы диссертации представлены на международных конференциях: ежегодной конференции Международного научного общества токсикологии и химии окружающей среды (SETAC) (США, 1996); Европейской рабочей группе по пресноводным полевым тестам (Германия, 1992); 3 международном нематологическом симпозиуме (Санкт — Петербург, 1999); Экологические проблемы бассейнов крупных рек — 2 (Тольятти, 1998); Проблемы гидробиологии континентальных вод (Борок, 1994); на всесоюзных, всероссийских и региональных съездах и конференциях: V и VII съезды ВГБО (Тольятти, 1986; Казань, 1996), Методы исследования и использования гидрозосистем (Рига, 1991), Биоиндикация и биотестирование природных вод (Ростов-на-Дону,

1986). Сезонная ритмика биоценозов (Москва, 1985). Конференция "Волга—3" (Тольятти, 1981), VIII всесоюзном коллоквиуме по ископаемым и современным мшанкам (Таллин, 1990), Современное экологическое состояние Верхней Волги (Ярославль, 1994), Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов (Борок, 1974); на ежегодных отчетных сессиях Института биологии внутренних вод РАН (Борок, 1973—1999).

**ПУБЛИКАЦИИ.** Всего по теме диссертации опубликовано 54 работы.

**ОБЪЕМ И СТРУКТУРА РАБОТЫ.** Диссертация изложена на 410 страницах машинописного текста и содержит 69 таблиц и 36 рисунков. Она включает введение, материал и методы исследований, 9 глав, посвященных результатам исследований и их обсуждению, заключение, выводы и список цитированной литературы (420 наименований).

#### Глава I. ПРЭСНОВОДНЫЙ ПЕРИФИТОН КАК ОСОБАЯ БИОТОПИЧЕСКАЯ ГРУППИРОВКА ОРГАНИЗМОВ

До сего времени практически отсутствует общепринятая терминология по обрастаниям в пресных водах и морях. Традиционно в первом случае для обозначения сообществ, развивающихся на твердых субстратах в толще воды, вслед за С.Н.Дуплаковым (1933), используется термин "перифитон". В морской гидробиологии широко применяется другое обозначение таких сообществ — "обрастание". По сути они являются синонимами. А.И.Раилкин (1998) предложил рассматривать обитателей твердых субстратов независимо от их природы и положения (на дне, придонно, в толще воды или ее поверхности) как единую экологическую группировку гидробионтов — перифитон. Население мягких грунтов обозначать термином "эмфитон", а затем перифитон и эмфитон объединить в категорию бо-

лее высокого ранга — бентос. Такое объединение с эволюционных позиций логично, однако время покажет, будет ли принята эта классификация гидробиологами.

#### Глава II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение сообществ обрастателей в волжских водохранилищах (Рыбинском, Горьковском и Ивановском), малых реках, озерах Дарвинского заповедника и оз. Плещеево с различной периодичностью проводилось в период 1973—1997 гг. Качественные и количественные пробы собирали с естественных и искусственных субстратов, экспонируемых в данных водоемах, различных гидротехнических сооружений. Для этих целей использовали скребок с острым режущим краем, снабженным ситом из газа №76. В качестве искусственных субстратов применяли предметные стекла, деревянные пластины и брусья, листовую опад деревьев (Скальская, 1976, 1982, 1985, 1998).

Качественные и количественные пробы фиксировали 4—6% формалином или 70% спиртом. Камеральную обработку проводили по стандартным гидробиологическим методикам (Методика изучения биоценозов внутренних водоемов, 1975). Всего было собрано и обработано 2302 пробы (табл. 1).

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

Изучены естественные пищевые спектры мшанок без учета простейших и бактерий. При изучении состава пищи применяли методику вскрытия пищеварительного тракта зоидов и просмотра фекалий, предложенную Н.С.Гавской (1954). Доля каждого компонента пищевого комка

ных сообществах остаются первичноводные беспозвоночные с высокими анабиотическими способностями и вторичноводные (личинки насекомых). У ряда личинок хирономид в закисленных водоемах метаморфоз нарушается в раннем возрасте.

8. Антропогенное воздействие на среду (подогретые воды тепловых электростанций, токсические и бытовые стоки, закисление) приводят к ответной реакции сообществ обростателей — глубокому изменению видового разнообразия, трофической структуры, смене доминирующих комплексов, нарушению биологических циклов беспозвоночных. Формируются специфические техногенные типы сообществ: нематодный, олигохетный, инсектный, в которых преобладают нематоды, малощетинковые черви, личинки насекомых. При чрезмерных антропогенных нагрузках не развиваются зооперифитонные сообщества (р. Черемуха).

9. На основе таких критериев, как видовое разнообразие и количественные характеристики зооперифитона, структурно-таксономические типы сообществ, трофическая структура зооценозов, эколого-биотопический и популяционный анализ выделено три уровня экологического состояния водоемов: первый — экологическое благополучие, второй — удовлетворительное и третий — неудовлетворительное состояние. Последний критерий разделен на 3 типа: А — сильное токсическое, Б — органическое, В — умеренное токсическое загрязнение.

10. Разработана концептуальная модель сезонных сукцессий зооценозов, она основана на взаимодействии внешних и внутренних факторов в сообществах и реализации жизненных циклов гидробионтов, базирующихся на трех основных аспектах их биологии — способности к выживанию, питанию и размножению. Сукцессионные процессы обусловлены, с одной стороны, потенциалом вторичного продуцирования перифитонного сообщества, с другой, деструкцией его компонентов.

11. На основании разработанной концептуальной модели сезонных сукцессий зооперифитона в водоемах, подвергающихся антропогенному загрязнению, выделено 9 главных факторов среды — температура, обеспеченность пищей, биоценотические связи, содержание взвесей и токсических веществ, скорость течения, pH, цветность, общая минерализация, которые ингибируют или стимулируют этот процесс.

#### Основные публикации:

1. Скальская И.А. Сезонные аспекты биоценозов обростаний // Гидробиол. журн., 1976, 12, № 4, с. 49—54.
2. Скальская И.А. Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских организмов. Л., Наука, 1982, с. 23—48.
3. Скальская И.А., Мильникова З.М. Структура и экология сообществ перифитонных животных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ, М, Наука, 1984, с. 167—169.
4. Скальская И.А. Численность и размерный состав сеголеток дрейссены из обростаний в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. журн., 1984, 20, № 6, с. 20—25.
5. Скальская И.А. Экологическая характеристика зооперифитона Рыбинского водохранилища по материалам 1977—1982 гг. // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., Наука, 1985, с. 40—49.
6. Скальская И.А. О возможности использования перифитона при организации мониторинга на Рыбинском водохранилище // Водные сообщества и биология гидробионтов, Л., Наука, 1985, с. 33—39.
7. Скальская И.А., Егоров Ю.Е., Голубева И.Д., Садекова Л.Х., Матвеев В.И., Павлов С.И. Сезонная динамика некоторых ассоциаций волжских водохранилищ // Сезонная ритмика биоценозов, М., 1985, с. 77—84.
8. Скальская И.А., Мильникова З.М. Зооперифитон как показатель сапробности водоема // Биоиндикация и биотестирование природных вод. Ростов-на-Дону, 1986, с. 37.

фитону. 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.

#### ВЫВОДЫ

1. В исследованных водоемах (Иваньковское, Рыбинское, Горьковское водохранилища, озера Дарвинского заповедника, оз. Плещеево, р.Латка) выявлено более 300 видов мейо- и макробеспозвоночных перифитона. Из них 12 видов имели встречаемость 100%: нематоды и малощетинковые черви — *Dorylaimus stagnalis*, *Stylaria lacustris*, *Nais barbata*, *N.variabilis*, *N. pardalis*, *N. pseudobitusa*, *Chaetogaster diaphanus*, *Ch. diastrophus*, пиявки — *Helobdella stagnalis*, *Erythrodella octoculata*, личинки хирономид — *Cricotopus gr. silvestris* и *Corynoneura scutellata*.

2. Процесс формирования фауны обрастателей в самом крупном верхневолжском водохранилище (Рыбинском), отражающий в целом развитие всей биоты водоема, проходил в три этапа: первый — хирономидный (до середины 50-х гг.), второй — дрейссеновый (50—80-е гг.), третий — полимиксный (80—90-е гг.). Современный зооперифитон водохранилищ представлен всеми основными обрастателями пресных вод.

3. Усиление роли мшанок и губок в верхневолжских водохранилищах в 80-х гг. связано с изменением структуры альгоценозов, увеличением доли мелкоклеточных форм. Пищевые спектры мшанок состоят из различных водорослей, а также животных компонентов, в основном коловраток. Они потребляют главным образом зооспоры водорослей, виды р. *Chlamidomonas*, диатомовые - рр. *Cyclotella*, *Coconeis*, *Stephanodiscus*, пиррифитовые - р. *Glenodinium*. Способность мшанок к осаждению взвесей

сравнима с таковой у сеголетков дрейссены. Мшанки могут быть использованы для вселения в водоемы с целью биологической очистки воды.

4. Выделены три группы факторов, которые определяют специфичность сукцессионных процессов зооперифитона в биотопах разного масштаба. Первая группа — факторы общеводоемной значимости (температурный, уровеньный режим, интенсивность поверхностного стока); вторая группа — внутриводоемной зональной значимости (степень развития макрофитов, характер грунта, волновая активность); третья группа — локальной значимости (обеспеченность пищей, биоценологические связи, антропогенные нагрузки, содержание взвеси, кислорода и т.д.).

5. При длительном воздействии подогретых вод Костромской ГРЭС в зоне наибольшего влияния стоков наблюдаются фенологические сдвиги биологических циклов гидробионтов, перестройка структуры доминирующих комплексов, усложнение процессов формирования структуры зооценозов. При этом выявлено два типа сукцессий: моноциклический, свойственный участкам с естественным температурным режимом, и дисциклический, отмеченный в зоне подогрева.

6. В зонах токсического загрязнения водоемов наблюдается снижение видового разнообразия, главным образом, за счет выпадения многих первичноводных беспозвоночных. В зооценозах преобладают стойкие к химическим воздействиям нематоды и личинки хирономид, у которых нарушается метаморфоз. На участках же, загрязненных бытовыми стоками увеличивается разнообразие и численность олигохет. В целом общее разнообразие сообществ на уровне более крупных таксонов — семейств, отрядов, классов, типов — снижается.

7. Закисление озер вызывает угнетение зооперифитона вследствие слабой минерализации, ухудшения условий питания, сокращения естественных пригодных для зооперифитона субстратов (макрофитов). В бед-

групп беспозвоночных высокого таксономического ранга — губок, мшанок, моллюсков, пиявок, гидр, личинок ручейников, поденок и т.д., свойственных незагрязненным водоемам, оценка разнообразия сообществ на уровне видов недостаточна. Предложено учитывать дополнительно число групп беспозвоночных не ниже ранга семейства.

Впервые разработана концептуальная модель сезонных сукцессий сообществ обитателей, в которой использован новый подход к оценке движущих сил этого сложнейшего процесса. Основа сукцессий — реализации во времени биологических циклов животных, использовании ими адаптивных возможностей, выработанных в процессе эволюции.

В связи с этим исследованы особенности биологии и экологии основных групп и видов обитателей. Особенности размножения дрейссены заключаются в неустойчивых ритмах и различной активности этого процесса. В зонах антропогенного воздействия дрейссена испытывает угнетение, нарушаются темпы воспроизводства численности, а донные популяции нерегулярно пополняются молодью. Сохранение статуса доминанта дрейссены поддерживается многочисленными популяциями, обитающими в наименее загрязненных участках.

Широко расселившийся в водохранилищах Верхней Волги байкальский бокоплав размножается в течение всего вегетационного периода, однако у них отмечена тенденция уменьшения размеров, веса и плодовитости по сравнению с особями из озер Байкал и Ильмень.

У массовых видов мшанок впервые 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 осажде-ния 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.

Установлено, что сезонные и межгодовые изменения структуры зооперифитона в естественных условиях водоемов тесно связаны с колебаниями температурного, уровня режима и характера поверхностного стока — факторами первой группы общеводоемной значимости, которые определяют многие гидрологические, гидрохимические параметры, а также интенсивность биологических процессов. Кроме указанных факторов, уровни развития обитателей в открытой акватории и прибрежье связаны с факторами второй группы внутриводоемной зональной значимости — степенью волнения воды, наличием в прибрежье макрофитов и характером грунта. Мозаичность структуры зооперифитона на локальных участках (станциях) зависит от множества факторов, создающих микрizonaльные условия.

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 обитателей при антропогенном вмешательстве в ход естественных процессов. Установлено, что при всех типах воздействия в водоемах происходят глубокие изменения видовой, трофической структуры зооперифитона, нарушаются биологические циклы и темпы воспроизводства численности популяций, формируются не свойственные природным биотопам специфические “техногенные” сообщества, в которых преобладают олигохеты, нематоды, личинки насекомых. В условиях сильного токсического загрязнения процессы обитания полностью блокируются.

Впервые для водоемов Верхней Волги разработана, обоснована и апробирована методика оценки их экологического состояния по зоопери-



В Горьковском водохранилище (район Костромской ГРЭС) под влиянием стимулирующего влияния 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 биоэкологических связей, что приводило к образованию обильных с высокой биомассой сообществ консорциального типа.

В слабоминерализованных озерах Дарвинского заповедника с различной степенью трофности, гумозности и подвергающихся антропогенному закислению, наоборот, возрастало число факторов среды, тормозивших ход сукцессий зооперифитона. Отмечалось снижение жизненной активности многих гидробионтов, преобладание вторичноводных беспозвоночных (личинки хирономид, ручейников, мокрецов), а из первичноводных в основном олигохет и нематод, т.е. развивались виды стенобионтные или эврибионтные с высокими анабиотическими возможностями.

При всей многогранности процесса сукцессий сообществ обростателей его суть заключается в реализации жизненных стратегий видов, насколько это возможно в конкретных условиях среды и типа субстрата.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С момента образования верхневолжских водохранилищ идет непрерывный процесс трансформации структуры сообществ различных биотических группировок гидробионтов, в том числе и зооперифитона. Формирование фауны перифитонных сообществ, 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, широкомасштабным загрязнением городскими и промышленными сточ-

ными водами.

Один из важных результатов выполненных работ — выявление видового состава и особенностей формирования фауны обростателей в верхневолжских водохранилищах. Водосмы создавались в 30—50- годах XX столетия. В самом крупном из них — Рыбинском водохранилище — этот процесс, во многом отражающий развитие всей биоты водоема, проходил в три этапа: от олигомиксного хирономидного к дрейссенному, а затем полимиксному типу с доминированием личинок хирономид, дрейссены, губок, мшанок, олигохет, нематод и других беспозвоночных.

К концу 80-х — началу 90-х годов фауна обростателей водохранилищ сформировалась достаточно полно и включала все основные группы беспозвоночных пресных вод. Однако и теперь этот процесс продолжается. В последние годы наблюдается усиление роли в водохранилищах беспозвоночных — седиментаторов — мшанок и губок, которые используют в пищу обильный фитопланктон, включая нанно- и пикопланктон, причем обнаруживается сходство структуры обростателей водохранилищ и высокотрофных озер (оз.Бисерово, Московская обл., оз.Неро, Ярославская обл.), в которых беспозвоночные — седиментаторы занимают доминирующее положение.

В исследованных водоемах выделено 4 основных типа сообществ обростателей: 1) хирономидно-дрейссенный (часто в сочетании с бризозойно-спонгиевым), характерен для наименее загрязненных участков; 2) наидидный (преобладают олигохеты сем. Naididae, свойствен зонам с высокой степенью загрязнения легкоусвояемыми органическими веществами; 3) нематодный (или нематодно-хирономидный), обычен для зон токсического загрязнения; 4) инсектный (доминируют личинки насекомых), обнаружен в озерах, подвергающихся антропогенному загрязнению.

Впервые показано, что в зонах загрязнения при исчезновении целых

как в водоеме, так и на субстратах.

В Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в зоне влияния бытовых и токсических стоков г. Череповца естественный процесс формирования зооценозов искажался.

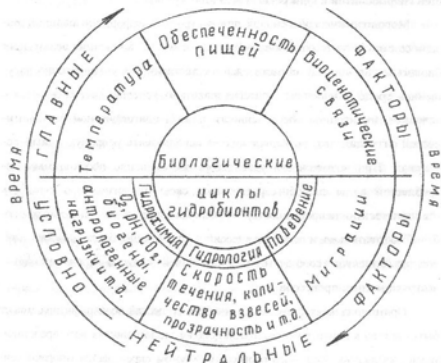


Рис. 7. Неформализованная модель сезонной сукцессии зооперифитона.

К числу главных факторов, определявших развитие зооперифитона на этих участках отнеслись (соответственно) — содержание большого количества взвесей антропогенного происхождения и токсических веществ (рис. 8).

В среде с высоким содержанием взвесей многие беспозвоночные седиментаторы выпадали из состава обрастаний, доминантами становились олигохеты — собиратели пищевых частиц, накапливавшихся на субстра-

тах. В условиях токсического загрязнения в деградировавших сообществах оставались главным образом нематоды и личинки хирономид.

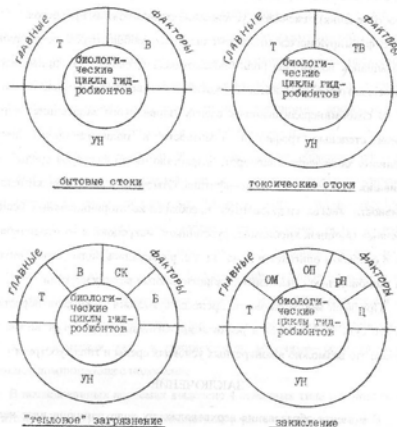


Рис. 8. Схемы сезонных сукцессий зооперифитона в водоемах, подвергающихся антропогенному загрязнению. Обозначения: Т — температура, ОП — обеспеченность пищей, Б — биоценоотические связи, В — взвеси, ТВ — токсические вещества, СК — скорость течения, рН — pH, Ц — цветность, ОП — общая минерализация, УН — условно-нейтральные (различные абио- и биотические) факторы.

границ этого сложнейшего процесса.

Типично пресноводные сообщества обрастателей по своей природе эфемерны — они формируются в течение вегетационного периода из личинок насекомых, мшанок, губок, олигохет, гидр и т.д., а осенью угасают. Весной процесс возобновляется. После вселения в пресные воды выходя из Каспия моллюска дрейссены полиморфной с многолетним жизненным циклом, сообщества обрастателей из эфемерных превратились в зооценозы консортивного типа с высокой биомассой моллюсков и их комменсалов.

Формирование структуры зооперифитона на новых субстратах идет двумя основными способами: абиотическим — заселение за счет организмов сиртона, при этом размножение перифитонных организмов не происходит и биотическим — за счет меропланктона и латона, а также наращиванием численности путем размножения на субстратах первоначально осевших особей, свойственной части беспозвоночных с простым жизненным циклом (Скальская, 2000). В соответствии с этим в годовом цикле сукцессий выделено две фазы — пассивная и активная (рис.6). Для некоторых беспозвоночных, например дрейссены, биотический путь — единственный естественный способ освоения новых территорий.



Рис. 6. Схема фаз сезонной сукцессии зооперифитона.

Многолетние исследования зооперифитона в водоемах Верхней Волги показали, что сукцессии зооценозов обрастателей на новых субстратах зависят от особенностей биологических циклов видов, доступности территории для заселения, возможности удовлетворения жизненно важных потребностей гидробионтов в конкретных условиях среды.

Методологической основой для построения неформализованной модели сезонной сукцессии зооперифитона послужила концепция реализации биологических циклов обрастателей в естественной и антропогенно нарушенной среде. Жизненная стратегия животных успешно осуществляется в условиях достаточной обеспеченности пищей, благоприятной биоценотической ситуации, что позволяет вполне использовать репродуктивный потенциал. При возможности удовлетворения жизненно необходимых потребностей виды способны реализовать свою биологическую сущность (биологическую непрерывность) — воспроизводство себе подобных особей. Следовательно, в основе сукцессий — реализация биологических циклов компонентов сообществ в сложнейшей системе продукционно—деструкционных процессов.

Принципиальная схема экологических сукцессий зооперифитона может быть сведена к конкретной реализации биологических циклов всех представителей сообщества. Ход этого процесса во многом определяется многочисленными факторами среды, которые, на наш взгляд, удобно подразделить на основные (температура, биоценотические связи, причем среди последних обеспеченность пищей играет главенствующую роль) и разнообразные второстепенные (гидрохимические, гидрологические, а также отдельные поведенческие реакции гидробионтов) (рис.7). Основные факторы по отношению к развивающимся сообществам могут стимулировать или ингибировать этот процесс, а при определенных условиях переходить в разряд второстепенных. Формирование структуры зооперифитона связано с ходом биологических процессов

няющих 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 водоемов, подобных озерам Дарвинского заповедника. Крупные водоемы, к которым принадлежит оз. Плещеево, имеют длительную периодичность полного обновления водных масс, несколько более 5 лет (Экосистема озера Плещеево, 1989), но потенциально тоже подвержены опасности загрязнения. Однако даже при современном уровне антропогенного воздействия процессы самоочищения в озере успешно нейтрализуют поступающие в водоем вредные вещества, чему способствует быстрое их разбавление путем перемешивания, аэрации воды под влиянием волнений и течений, а также вселение в озеро моллюска—седиментатора дрейссены.

Высокой степени экологического риска подвержены малые реки, особенно те из них, которые испытывают непосредственное влияние городских и промышленных стоков. При больших масштабах поступления загрязняющих веществ, превышающих самоочистительный потенциал реки, полностью блокируются процессы обрастания и зооперифитон практически не развивается (например, р. Черемуха).

Иная ситуация характерна для водохранилищ Верхней Волги. В Рыбинском водохранилище смещение среднего годового объема прохода за 6,2 месяца (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972, с. 28). Нестественные изменения уровня режима, связанные с эксплуатацией водохранилищ, вызывают периодический переход прибрежной зоны от водных к наземным сукцессиям. Состояние периодического осушения и обводнения, подобно летованию прудов, хотя и приводит к обеднению фауны, но предотвращает заболачивание мелководий и способствует интенсификации процессов самоочищения за счет формирования сообществ

как водных, так и наземных.

Результаты наших многолетних исследований зооперифитона различных водоемов позволили предложить несколько критериев оценки их состояния при разных типах загрязнения. Они базируются на учете видового разнообразия и обилия беспозвоночных, выделении структурно—таксономических типов, определении трофической структуры зооценозов, эколого—биотопическом и популяционном анализе.

Современное экологическое состояние водоемов Верхней Волги определяется не только силой и видом антропогенного воздействия, но и климатическими факторами. В засушливые годы с низким поверхностным стоком на локальных сильно загрязненных станциях процессы обрастания полностью блокировались или формировались специфические сообщества, представленные нематодами и олигохетами. В многоводные годы с обильными осадками и слабым прогревом воды в результате разбавления сильно загрязненных вод экологическая обстановка улучшалась, однако на остальных менее загрязненных станциях она ухудшалась, что связано с дополнительным поступлением загрязняющих веществ с водосборной территории.

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

#### Глава X. МЕХАНИЗМЫ СЕЗОННОЙ СУКЦЕССИИ ЗООПЕРИФИТОНА

Единой теории, объединяющей большой эмпирический материал по формированию структуры различных сообществ вет. В обзорах сукцессионных проблем, сделанных В.Г.Мордковичем (1988) и И.Э.Смелянским (1993), перечислены основные, ныне известные теоретические построения, которые не противоречат друг другу, а лишь рассматривают различные

(“тепловое” загрязнение, бытовые и промышленные стоки городов, закисление) универсальной ответной реакцией сообществ обрастателей оказывалась кардинальное изменение видового разнообразия.

Таблица № 4

Индекс видового разнообразия Кабо (Cabe, 1981)  
зооперифитона различных водоемов

Месяц	Рыбное водохранилище				
	Незагрязненные участки		Загрязненные участки		
	Кабачино	р.Суда	Нижне р. Ягорба	р.Копита	О. Ваганиха
1986					
Июль	19.3	18.4	20.3	5.3	—
Август	21.2	23.3	19.3	7.3	—
Сентябрь	17.4	18.4	13.4	7.4	—
1987					
Июль	21.4	23.4	18.2	7.6	14.4
Август	22.4	19.3	17.2	11.2	11.4
Сентябрь	19.2	27.3	27.2	11.4	14.4
Горьковское водохранилище					
	Контроль		Подогреваемая зона		
	Станция 1	Станция 2	Станция 4	Станция 5	
1986					
Июль	11.2	27.2	22.4	17.4	17.4
Август	17.2	33.3	31.4	21.4	21.4
Октябрь	15.2	30.2	36.1	17.3	17.3
1987					
Июль	16.3	31.4	24.1	18.5	18.5
Август	22.3	31.4	29.2	23.3	23.3
Сентябрь	—	28.3	30.3	25.2	25.2
Озера Даринского заповедника					
	Нейтральное		Алцивые		
	Хотавец	Дубровское	Земное	Мотыжино	
1989					
Июль	10.2	9.5	—	9.3	9.3
Август	13.3	10.3	7.2	—	—
Сентябрь	13.4	7.4	5.6	—	—
1990					
Июль	12.2	6.4	1.5	3.7	3.7
Июль	14.3	10.3	5.8	9.5	9.5
Сентябрь	10.4	9.3	10.5	9.6	9.6

Нарушение естественных ритмов и темпов размножения беспозвоночных—обрастателей — один из важных показателей антропогенного воздействия. На участках наибольшего загрязнения скорости воспроизводства численности дрейссены снижались, популяции моллюсков нерегулярно появлялись молодой или они полностью отсутствовали в обрастаниях. Кроме того, нарушался метаморфоз личинок хирономид, отмечалась гибель значительной части куколок.

Независимо от направления изменения видового разнообразия (снижение, увеличение, стабильный уровень) происходила сопутствующая этим преобразованиям смена доминирующих комплексов беспозвоночных. Преимущественное развитие получают виды, наиболее приспособленные к новым условиям с соответствующей экологической валентностью.

Формирование новых типов сообществ в зонах антропогенного воздействия сопровождалось изменением трофической структуры обрастателей. При чрезмерном увеличении в толще воды различных взвесей типичные обрастатели—седиментаторы и фильтраторы (губки, мшанки, дрейссены и др.) замещались животными с иным способом добывания пищи — собирателями пищевых частиц, накапливавшихся на субстратах (исматоды, олигохеты и др.)

Условия компенсации антропогенных нарушений среды обитания в экосистемах водоемов разного типа — озерах, водохранилищах, реках, несмотря на общность реакций беспозвоночных, формирующих специфические техногенно трансформированные структуры зооперифитона, различны. Для естественных экосистем озер и небольших рек в большинстве случаев характерен относительно стабильный уровеньный режим, к годовым и межгодовым колебаниям которого вся экосистема хорошо адаптирована. Состояние биоты этих водоемов зависит, главным образом, от типа загряз-

*Paracrinolaimus macrolaimus* (De Man), отсутствовавшие в зооперифитоне Рыбинского водохранилища. Некоторые из них — типичные обитатели заболоченных водоемов.

Несмотря на своеобразие факторов среды в каждом озере, в целом, при закислении отмечено снижение видового разнообразия и количественных характеристик зооценозов, усиление относительной роли вторично-водных беспозвоночных. Аналогичные данные были получены для бентоса кислых озер и рек Северной Америки и Европы (Moosberg et al., 1979; Kettamies et al., 1985; Simpson, 1985). Это обусловлено не только влиянием закисления и сопутствующего загрязнения токсическими веществами, но и, вероятно, низким уровнем обеспеченности пищей. В большинстве случаев биомасса водорослей в наиболее закисленных озерах была невелика и соответствовала уровню развития фитопланктона, характерному для олиго- и ультра-олиготрофных вод (Корисва, 1994). Кроме того, в ацидных озерах слабо или почти не развивались макрофиты (Muniz, 1981), служащие естественными субстратами для обрастателей и в них появлялись виды болотного комплекса, отсутствовавшие в незакисленных озерах.

Низкая минерализация, а также ацидификация озер заповедника наибольший урон нанесла моллюскам, которые практически отсутствовали в них, в то время как в оз. Плещеево, имеющего реакцию воды близкую к нейтральной, эти беспозвоночные весьма разнообразны.

#### Глава IX. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗООПЕРИФИТОНА ДЛЯ ОЦЕНКИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДОЕМОВ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ В КОНЦЕ XX СТОЛЕТИЯ

Из более чем 300 видов беспозвоночных изученных водоемов Верхней Волги только 12 имели встречаемость 100%. Это: нематоды и малощетинковые черви — *Dorylaimus stagnalis*, *Stylaria lacustris*, *Nais barbata*,

*N. variabilis* Piquet., *N. pardalis* Piquet., *N. pseudobtusa* Piquet., *Chaetogaster diaphanus* (Gruitt), *Ch. diastrophus* (Gruitt), шиявки — *Helobdella stagnalis* L., *Erpobdella octoculata* L., личинки хирономид *Cricotopus gr. silvestris* и *Corynoneura scutellata* Winn. Преобладание в этом списке мелких беспозвоночных в основном подтверждает предположение о том, что в условиях катастрофических нарушений среды естественный отбор благоприятствует видам с небольшими размерами (Moore, 1995).

Перестройка структуры зооперифитона в районах с искусственно повышенной температурой воды в толерантных для гидробионтов пределах шла по пути ее усложнения, поскольку расширение видового разнообразия происходило за счет увеличения количества потенциальных экологических ниш для эври- и стенобионтных беспозвоночных (табл. 4)

При токсическом загрязнении и закислении происходило снижение видового разнообразия и количественных характеристик сообществ обрастателей. Многие крупные таксоны беспозвоночных (губки, мшанки, моллюски и др.), свойственные незагрязненным водоемам, отсутствовали.

В зоне влияния бытовых стоков видовое разнообразие зооперифитона сохранялось на высоком уровне. Однако в случае увеличения поступления стоков неизбежно снижение разнообразия зооперифитона в пользу численного превосходства олигохет. Даже при аварийной ситуации, связанной с избыточным поступлением бытовых стоков, оно не снижалось, а сохранялось биологической экспансией олигохет.

При всех типах стрессорного воздействия на водоемы наиболее стойкий комплекс беспозвоночных перифитона складывался в основном из личинок хирономид, олигохет и нематод — животных, которых В.Н. Грезе (1947) обнаружил в бентосе Таймырского озера на обширных мелководьях, подверженных длительному зимнему промерзанию грунта до  $-20^{\circ}\text{C}$ .

При различных типах антропогенного воздействия на водоемы

которых массового развития достигали нематоды (*Tobrilus helveticus* (Hofm.), *Monhystera stagnalis* Bact., *Dorylaimus stagnalis* Duj.), которые составляли 90,9% численности. Как и на сильнозагрязненных участках Рыбинского водохранилища, складывался типичный "техногенный" зооценоз с преобладанием нематод. Загрязнение реки, в первую очередь, отражается на структуре зооперифитона — происходит снижение видового разнообразия и смена доминантов, что уже отмечалось и для других сильно загрязненных водоемов. В период половодий и паводков накопленные седименты, богатые органическими веществами, смываются течением и поступают в водохранилища.

#### Глава VIII. ЗООПЕРИФИТОН МАЛЫХ ОЗЕР ВОЛОГОДСКОЙ И ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТЕЙ С РАЗЛИЧНОЙ МИНЕРАЛИЗАЦИЕЙ И PH СРЕДЫ

Слабоминерализованные озера Дарвинского заповедника, расположенные на заболоченной территории, в значительной степени подвергаются антропогенному закислению (Комов, 1984).

С помощью метода искусственных субстратов в различных его вариантах в 7 исследованных озерах обнаружено 97 видов обитателей. В озерах преобладали личинки хирономид и олигохеты (рис. 5), но отсутствовала дрейссена, которая в расположенном вблизи Рыбинском водохранилище является одним из главных компонентов сообщества обитателей и бентоса, создающим наибольшую биомассу.

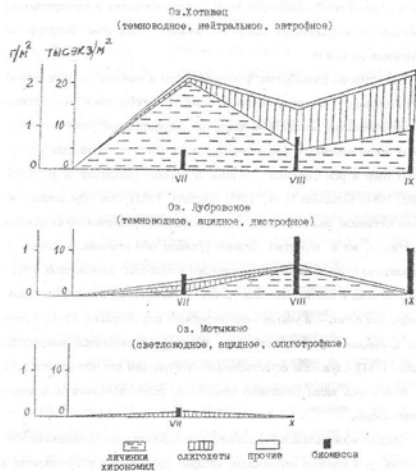


Рис. 5. Биомасса (г/м<sup>2</sup>) и численность (тыс. экз./м<sup>2</sup>) зооперифитона на древесных субстратах в озерах Дарвинского заповедника в 1989 г.

Кроме дрейссены, в перифитоне щелочных озер не найдены или крайне редки губки, мшанки, которые так же широко распространены в водохранилище. В то же время в озерах заповедника обнаружены личинки мокрецов *Bezzia bicolor* (Meig.), личинки хирономид *Tanytarsus lestagei* G., *Psectrocladius bisetus* Goet., нематоды — *Ironus ignavus* Bast.,

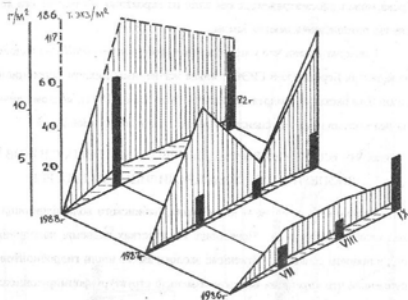


Рис.3. Биомасса ( $г/м^2$ ) и численность (тыс. экз./ $м^2$ ) зооперифитона на древесных субстратах на ст. ниже устья р. Ягорба (Шекснинский плес, Рыбинское водохранилище) до (1986 г.), в период (1987 г.) и после аварии (1988 г.) на Череповском металлургическом комбинате. Обозначения те же, что и на рис. 2.

В последующий период благодаря очистительному действию половодий биологические структуры, подвергшиеся разрушению, по отдельным параметрам восстанавливались.

В многочисленных менее загрязненных притоках водохранилища обитает чрезвычайно разнообразная фауна. Однако и малые реки в ряде случаев подвергаются сильному загрязнению, как, например, река Латка (Рыбинское водохранилище).

Зооперифитон верхнего участка р. Латки от истоков до сырзавода богат и разнообразен. Доминирующий комплекс беспозвоночных — обитателей слагался здесь из личинок ручейников (38.1% численности), олигохет (19.6%), личинок хирономид (17.5%), а на проточных участках — из личинок мошек, а также губок (рис.4).

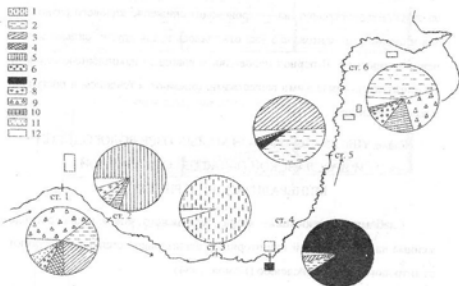


Рис. 4. Структура зооперифитона в р. Латке в июне 1996 г. (процентное соотношение числа беспозвоночных в пробах, на ст. 3 — соотношение биомасс). Обозначения: 1 — губки, 2 — личинки хирономид, 3 — олигохеты, 4 — ракообразные, 5 — личинки мошек, 6 — моллюски, 7 — нематоды, 8 — гидры, 9 — личинки ручейников,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

Экологическая ситуация резко изменяется ниже стоков сырзавода. Наблюдается резкое обеднение и полная смена состава зооценоза, что характерно для загрязненных водоемов. В зоне наибольшего воздействия стоков сырзавода на ст.4 зарегистрировано всего 6 видов животных, среди



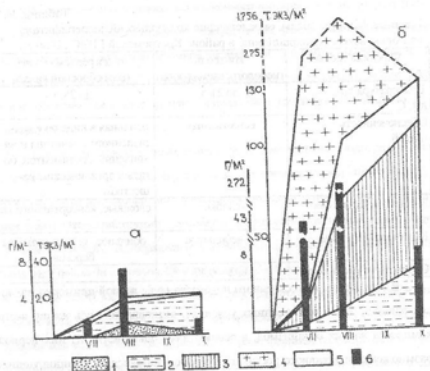


Рис. 2. Биомасса ( $г/м^2$ ) и численность (тыс. экз./ $м^3$ ) зооперифитона на древесных субстратах в Горьковском водохранилище в зоне естественного температурного режима (ст. 1, а) и в зоне сильного подогрева на ст. 2 (б) в 1986 г. Обозначения: 1 — дрейссена, 2 — личинки хирономид, 3 — олигохеты, 4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

Богатое сообщество мшанок — результат первого цикла сукцессии. Затем следовало угасание и распад их зооценоза, и одновременно начинался второй цикл — развитие иного состава перифитона. На освободившихся субстратах формировалось новое сообщество с доминированием личинок хирономид, наидид, нематод, т.е. беспозвоночных, типичных для антропогенно нарушенных зон. Такой тип сукцессии зооперифитона в зоне подог-

грева может рассматриваться как один из вероятных вариантов его хода в случае потепления климата Земли.

Примечательно, что у мшанок *Plumatella fungosa* (Pall.) из водоема — охладителя Березовской ГРЭС с иным жизненным циклом вегетационный сезон был растянут с марта по декабрь (Михасвич, 1991), поэтому возможна реализация и других сценариев развития подобных сообществ.

#### Глава VII. ВЛИЯНИЕ ПРОМЫШЛЕННЫХ И БЫТОВЫХ СТОКОВ НА ЗООПЕРИФИТОН ВОДОХРАНИЛИЩ И МАЛЫХ РЕК

Основным источником загрязнения Рыбинского водохранилища служат стоки предприятий г. Череповца. На участках водоема, находившихся под влиянием стоков естественные экологические ниши гидробионтов разрушались, что коренным образом изменяло структуру формирующихся сообществ. В зоне прямого антропогенного влияния — р. Копте, участке р. Шексны ниже впадения р. Ягорбы — в перифитоне отсутствовала дрейссена.

В р. Копте, принимающей промстоки, сообщество обрастателей представлено почти одними вторичноводными беспозвоночными — личинками хирономид, на локальных участках наиболее сильного загрязнения в бедных сообществах оставались в основном наиболее стойкие к токсическим веществам беспозвоночные — нематоды (Скальская, 1990).

На правобережных участках ниже р. Ягорбы — в зоне распространения бытовых стоков — массовое развитие получали олигохеты. В период аварии на Череповецком металлургическом комбинате (1987 г.) на обширной акватории Шекснинского плеса отмечалась гибель многих гидробионтов. В зоне поступления бытовых стоков, наоборот, наблюдалось увеличение численности доминирующей группы сообщества обрастателей — малощетинковых червей (рис. 3).

В специфических условиях искусственного подогрева вод, вследствие функционирования тепловых и атомных электростанций, ранее отсутствовавшие или редкие виды часто достигали огромной численности. Эти районы превращаются в своеобразные "инкубаторы" гидробионтов, что может способствовать расширению зон их обитания, увеличению обилия, приводящие к изменению структуры гидробиоценозов.

Так, 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. Доминирующей группой беспозвоночных перифитона в участках, подверженных влиянию тепловой электростанции, стали мшанки *Plumatella casmatiana* Oka и *Fredericella sultana* Blum., ранее здесь не встречавшиеся (Скальская, 1989). Массовое развитие мшанок в перифитоне района воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС — явление не уникальное для водоемов — охладителей. Данный феномен подтверждается и результатами исследований в других водоемах (Михеевич, 1986; Протасов и др., 1986). Эти результаты свидетельствуют о закономерном явлении массового развития мшанок в богатых планктоном водоемах — охладителях разных географических зон. Однако они отсутствовали в перифитоне олиготрофного озера Имандра, принимающем теплые воды Кольской АЭС (Крючков и др., 1985).

Нарушение условий обитания гидробионтов коренным образом изменило не только структуру зооперифитона, но и усложнило ход сукцессионных процессов. В зоне подогрева увеличилось число функционально значимых факторов, определявших ход и результат сукцессии (табл.3).

Таблица № 3  
 Главные факторы среды, определявшие ход сукцессий зооперифитона на Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС (1986 г.)

Факторы среды	контроль (исподогреваемая зона)	подогреваемая зона (водосборная выднл)
Температура воды, С°	до 21.5	до 28.5
Обеспеченность пищей	естественная	обильная в виде полуразрушенного планктона и накопленных осадиментов, богатых органическими веществами
Биоценологические связи	слабые	сложные, консортивного типа
Количество взвесей	небольшое	обильное, за счет размыва берегов
Скорость течения, м/сек	0.02—0.17	0.5

В результате 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. У доминирующих видов мшанок в районе Костромской ГРЭС (Горьковское водохранилище) отмечены более ранние сроки размножения. Однако при этом подогрев воды не привел к удлинению сроков размножения мшанок, вероятно, вследствие особенностей их биологических циклов и необходимости прохождения стадиями зимней диапаузы.

Еще это позволило выявить два типа сукцессий зооперифитона: моноциклический, свойственный природным участкам водоема, и дисциклический, отмеченный в зоне подогрева. Для последнего типа характерно бурное нарастание темпов формирования сообществ и достижения максимума обилия беспозвоночных к середине лета (рис. 2).

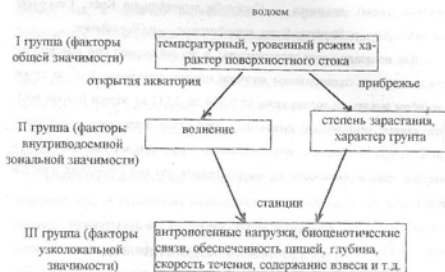


Рис. 1. Схема основных факторов среды, влияющих на развитие зооперифитона водоемов Верхней Волги.

В зависимости от температурного и водного режимов в Волжском плесе Рыбинского водохранилища наиболее интенсивно процессы обрастания шипа при высоком и низком уровне воды, сопровождавшемся высокой температурой в течение всего вегетационного периода. Активность процессов обрастания понижалась при ухудшении погодных условий (низком прогреве воды и высоком уровненом режиме, поддерживаемом дождевыми паводками). В последнем случае снижалась активность не только биологических циклов беспозвоночных, но и уровень продуктивно-деструкционных процессов.

Во второй группе факторов внутриводоемной зональной значимости наиболее важны для беспозвоночных, обитающих в прибрежье, 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.

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 микробиотопах, кроме вышеуказанных факторов, определяется микро-режимными условиями в районе станций наблюдений (факторами III группы). Здесь важное значение имеют антропогенные нагрузки, характер биоценоотических 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 уровня при определенных условиях приобретают общеводоемную значимость.

#### Глава VI. ТРАНСФОРМАЦИЯ СТРУКТУРЫ И ОСОБЕННОСТИ СУКЦЕССИЙ ЗООПЕРИФИТОНА ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ПОДОГРЕВЕ ВОДЫ ТЕПЛОВЫМИ ЭЛЕКТРОСТАНЦИЯМИ.

В первые же годы работы Костромской ГРЭС (1969 г.) было установлено, что процессы обрастания в зоне подогрева проходили более интенсивно, чем за ее пределами, но состав доминирующих форм оказался сходным. 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. (Скальская, 1974; 1976 а.б.; 1978). Позже было показано, что подобные результаты характерны практически для всех водоемов — охладителей и касалось почти всех групп гидробионтов (Мордухай—Болтовской, 1975; Янквичус и др., 1979; Hillman et al., 1980; Raddum, 1985; Крючков и др., 1985; Каратаев и др., 1990).

страненные оксифобные виды — *Plectus cirratus* (Bast), *Tobrilus helveticus* (Hofm.), так и типично перифитонные оксифильные альгофаги — *Chromadorina bioculata* (Sch. in Cor.) (Скальская, 1989). В перифитоне на древесных субстратах в обогреваемой зоне при обилии пищи на верхних горизонтах отмечена высокая численность нематод — 76,0—82,0 тыс. экз./м<sup>2</sup>. В зоне с естественным температурным режимом они не обнаружены. Следовательно, нематоды могут служить индикаторами экстремальных ситуаций в водосомах.

**Байкальский бокоплав *Gmelinoides fuscatus*** — чрезвычайно эврибионтный вид. В Рыбинском водохранилище наибольшие численность и биомасса, соответственно — 6,8 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 19,8 т/м<sup>2</sup> отмечены на затопленном кустарнике у Первомайских островов (Скальская, 1994). Эти величины сопоставимы с теми, которые наблюдались в Братском водохранилище, однако они гораздо ниже, чем в оз. Байкал, где бокоплав весной и летом образуют скопления с биомассой до 100 т/м<sup>2</sup> (Вершинин, 1966). У крупных особей из Рыбинского водохранилища нами отмечена тенденция уменьшения веса и плодовитости по сравнению с озерными.

Большинство губок и мшанок обитает в чистой и слабозагрязненной воде и относится к олиго- и ботамезосапробным организмам (Sladecek, 1980a; 1980b). Обилие мшанок в обрастаниях волжских водохранилищ тесно связано с обеспеченностью пищей. Они потребляют в основном водоросли: зеленые (более 100 видов), диатомовые (более 100 видов), сгленовые (21 вид), золотистые (7 видов), пиррофитовые и желтозеленые (по 5 видов) и цианобактерии (17 видов) (Скальская, 1989). Кроме водорослей в их пищевом рационе встречались животные компоненты — коловратки рр. *Keratella*, *Brachionus*, *Trichocerca*, *Lecane*, *Testudinella*, *Lepodella*, фрагменты клadoцер, хирономид, олигохет, личинки дрейссены, однако к числу наиболее предпочитаемых компонентов пищи относились зооспоры водо-

рослей, фрагменты распавшихся колоний и виды р. *Chlamidomonas* (зеленые шары), диатомен — *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Cocconeis placentula* Ehr., р. *Stephanodiscus*, пиррофитовые — р. *Glenodinium*.

Как показали наши эксперименты, в летний период при максимальной активности седиментации колонии мшанок площадью 1 м<sup>2</sup> за сутки способны изъять из толщи воды от 0,714 до 2,112 кг взвеси (сырой вес). Эти данные сравнимы с таковыми у сеголетков дрейссены — мощного фильтраатора в пресных водах. Высокая седиментационная активность мшанок даст возможность их использования для биологической очистки воды.

#### Глава V. ВЛИЯНИЕ КЛИМАТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЗООПЕРИФИТОН ВОДОХРАНИЛИЩ

А.С. Мончадский (1962) выделил две основные группы экологических факторов - первичнопериодические (солнечная радиация, свет и температура) и вторичнопериодические (содержание кислорода, соленость, мутность и т.д.). Однако следует указать на необходимость рассмотрения действия на биологические процессы климатических и локальных условий среды. Подхода с этих позиций можно выделить три группы факторов (рис. 1): общеводосмной, внутриводосмной зональной и узколокальной значимости (т.е. станции).

По масштабам воздействия на жизнь водосмов главенствующую роль играют климатические факторы. В водохранилищах средней полосы Европейской территории России с четко выраженными сезонами года скорость процессов обрастания зависит от температуры и уровня воды (Скальская, 1985). Кроме того, для биоты водохранилищ важное значение имеет характер поверхностного стока, особенно ярко выраженный в аномальные годы.

ные—фильтраторы входят в число доминантов в сообществах обрастателей.

#### Глава IV. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ОБРАСТАТЕЛЕЙ

В жизни ряда волжских водохранилищ чрезвычайно важно значение колебания уровня воды. В результате его резких изменений в водохранилищах сильно обеднена фауна брюхоногих моллюсков, которые входили в состав обрастаний на первых этапах после создания этих водосемов. В настоящее время в зооперифитоне господствует дрейссена. В Рыбинском водохранилище отмечен неустойчивый ритм воспроизводства ее численности с 1—3 пиками молоди (Скальская, 1984, 1985, 1987), что отражает общую биологическую закономерность связи темпов размножения с температурой на краях ареалов видов. В центре ареала дрейссены регулятором ее обилия служит режим солености. В Северном Каспии при увеличении солености свыше 10 промилей роль дрейссены в водоеме резко сокращалась (Осадчих, 1988).

До появления дрейссены в обрастаниях затопленных лесов водохранилищ Верхней Волги процветающей группой беспозвоночных были личинки хирономид. Вторжение дрейссены в водоем, возможно, 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./м<sup>2</sup>, биомасса 0,7 г/м<sup>2</sup>. В последующий период их доля 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 прибрежье средняя за сезон численность личинок хирономид на древесных субстратах составила 53,7 тыс. экз./м<sup>2</sup>, биомасса 13,8 г/м<sup>2</sup>, в от-

крытой акватории соответственно — 12,1 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 5,7 г/м<sup>2</sup>

Развитие олигохет—детритофагов на плотных субстратах определялась прежде всего наличием пищи. В 1977—1982 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища размах колебаний средних за сезон величин численности и биомассы олигохет за шестилетний период наблюдений составил соответственно — 7,4—14,6 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 0,29—0,53 г/м<sup>2</sup>. К числу доминантов относились черви *Nais barbata* Mull., *Stylaria lacustris* L., *Ripistes parasita* O.Schm. (Скальская, 1987). В зонах загрязнения бытовыми стоками их численность возрастала на порядок и более, причем массового развития достигали черви *Nais barbata*, *Dero obtusa* Udek. (Скальская, 1990).

Нематоды по широте приспособлений к условиям среды не имеют себе равных. Наряду с бделлоидными коловратками и тихоходками, нематоды способны к антидобиозу на любой жизненной стадии (Ricci et al., 1991).

На незагрязненных участках водосемов Верхней Волги в обрастаниях нематоды развиваются крайне слабо, чаще всего они встречаются единичными экземплярами (Skalskaya et al., 1999). Ситуация изменяется в зонах поступления бытовых и промышленных стоков. В таких случаях роль беспозвоночных—седиментаторов (основных обитателей незагрязненных зон) резко снижается и наряду с олигохетами усиливается значение нематод, среди которых присутствуют хищники и сапрофаги. По наблюдениям ряда авторов (Bowman et al., 1984) в условиях высокой обеспеченности пищей нематоды отличаются низкой степенью избирательности кормовых частиц и высокой плодовитостью.

Среди нематод истинные теплолюбивые или холодолюбивые виды неизвестны. В зоне подотгрева у Костромской ГРЭС (Горьковское водохранилище) в значительном количестве развивались как широкораспро-

жение во многих биотопах. Таким путем биоценоз "глиптотендипес" быстро был замещен дрейсеновым.

Ярко выраженный дрейсеновый биоценоз (II этап) существовал в водохранилище примерно до середины 80—х годов. Период алопея в воспроизводстве численности дрейсены пришелся на 1981 г. — через 13 лет с момента освоения ею всех плесов водохранилища (Скальская, 1985).

С конца 70—х гг. постепенно усиливалась роль колониальных беспозвоночных—образателей — губок и мшанок. В середине 80—х годов в Рыбинское водохранилище из Горьковского проник байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* Stebb., где он был акклиматизирован в 60-х гг. с целью обогащения кормовой базы рыб. Наметился переход от олигомиксных дрейсеновых сообществ к полимиксным структурам образателей.

Современные доминирующие комплексы зооперифитона Рыбинского водохранилища представлены разнообразными сочетаниями преобладающих групп беспозвоночных — личинок хирономид, дрейсены, олигохет, мшанок, губок и др. В локальных, сильно загрязненных биотопах формировались не свойственные природным биотопам техногенные сообщества образателей вермидного типа, в которых доминировали круглые и малощетинковые черви.

**Иваньковское водохранилище.** В целом зооперифитон представлен тем же комплексом беспозвоночных, что и в Рыбинском. В отличие от Рыбинского водохранилища в Иваньковском этапность не проявляется четко, вследствие медленных процессов расселения дрейсены. Лишь к 90—м гг. она заселила Шошинский плес.

**Горьковское водохранилище.** Формирование фауны обрастаний проходило под влиянием биотока собственных притоков, а также Рыбинского водохранилища, созданного гораздо раньше. В первые годы существования водохранилища основную часть фауны затопленных лесов со-

ставляли личинки хирономид, обычные для этих субстратов виды — *Glyptotendipes glaucus* Mg., *Endochironomus albipennis* Mg., *Cricotopus gr. silvestris* F. (Луферов, 1966), но ярко выраженного этапа доминирования личинок р. *Glyptotendipes*, отмеченного для Рыбинского водохранилища, здесь не наблюдалось, что вероятно, связано с разной длительностью существования этих водосемов. Особенностью состава фауны обрастаний было обнаружение немногочисленных особей каспийских элементов — бокоплавов *Pontogammarus obesus* (Sars) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eich.). В дальнейшем в водохранилище отмечалось расширение видового состава губок и мшанок.

В настоящее время в верхневолжских водохранилищах сформировался собственный зооперифитон, в котором присутствуют все основные группы образателей пресных вод. Однако процесс пополнения видового состава за счет стихийной естественной миграции или целенаправленной акклиматизации видов во времени неограничен (Николаев, 1985).

Широкое распространение и увеличение роли в обрастаниях губок и мшанок — более тонких фильтраторов, чем моллюски, в экосистеме верхневолжских водохранилищ в 80—х годах скорее всего связано с увеличением численности мелких центрических диатомей, а также усилением роли мельчайшей фракции — пикофитопланктона, численность компонентов которой измерялась миллионами экземпляров на литр (Корнева, 1991). Наряду с этими гидробионтами в верхневолжском регионе среди хирономид доминирующую роль стали занимать личинки *Cricotopus intersextus* Staeg., которые характерны для эвтрофных шведских озер (Hirvonen, 1973). Все эти данные дают основание полагать об усилении эвтрофирования водохранилищ, а также о сходстве путей формирования биоты водохранилищ с высокотрофными озерами, подобными оз. Бисерово (Московская обл.), оз. Неро (Ярославская обл.), в которых беспозвоноч-

определялась качественно, в объемных процентах (процент от общего объема).

Таблица № 1

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

Водоёмы	Время сбора, гг.	Пробы с естественных и антропогенных субстратов	Количественные пробы (искусственные субстраты)			
			предм. стекла	дерев. пластины	дерев. брусья	листо вой опад
Горьковское водохранилище	1973—1975, 1981, 1983, 1986—1987, 1997	56	15	538	185	—
Рыбинское водохранилище	1977—1985, 1983—1997	125	705	—	392	—
Иваньковское водохранилище	1981, 1990, 1997	54	—	—	28	—
Озера Дарвинского заповедника	1989—1990, 1995	32	10	10	125	20
Озеро Пleshево	1996	7	—	—	—	—
Всего проб:		274	730	548	730	20

Оценку интенсивности седиментации проводили по специально разработанной оригинальной методике наблюдения за живыми колониями мшанок и учета количества осаждаемой ими взвеси (Скальская, 1994, 1996). Количественный учет зоондов мшанок проводился путем непосредственного их подсчета на 1 см<sup>2</sup>. Средний вес одного фекалия у мшанок определяли путем взвешивания 100 экз.

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

### Глава III. ФОРМИРОВАНИЕ ФАУНЫ ОБРАСТАНИЙ ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

**Рыбинское водохранилище.** В ходе формирования доминирующих комплексов обрастателей этого водосема отмечено несколько этапов (табл.2).

Таблица № 2

Этапы формирования фауны обрастаний в Рыбинском водохранилище

Этапы, годы	Типы структуры зооценозов	Доминанты	Максимальная биомасса, кг/м <sup>2</sup>	Авторы
I (до середины 50—х гг.)	Хиროномидный	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.)	Полмиксный	Дрейссена, личинки хиროномид, мшанки, губки, олигохеты и др.	2.9—4.9	Скальская, 1990, 1993, 1998

На первом этапе (до середины 50-х гг.) в зооперифитоне затопленных лесов водохранилища преобладали личинки хиროномид, главным образом р. *Glyptotendipes*, составлявшие 99% численности и 98% биомассы. Дрейссена в этот период отсутствовала. Она появилась здесь в середине 50—х годов, а к 1968 г. заселила все плесы водохранилища (Рыбинское водохранилище и его жгизь, 1972) и быстро заняла доминирующее поло-

9. Скальская И.А. Мшанки волжских водохранилищ // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., Наука, 1987, с. 191—206.
10. Скальская И.А. Некоторые особенности биологии дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pall.) в Рыбинском водохранилище// Информ. бюлл.: Биология внутренних вод, № 74, 1987, с. 34—36.
11. Скальская И.А. К вопросу о причинах массового развития мшанок в водоемах—охладителях тепловых электростанций// Информ. бюлл.: Биология внутренних вод, № 84, 1989, с. 32—34.
12. 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.
13. Скальская И.А. Состав пищи мшанок волжских водохранилищ // Биология, сист. и функц. Морф. преснов. животных. Л., Наука, 1989, с. 133—143.
14. Скальская И.А. Стрессовые состояния зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого пром. узла на экол. Сост. Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990, с. 59—71.
15. Скальская И.А. Осаждение взвеси мшанкой *Plumatella casmiana* Oka и элементы комменсализма// VIII Всес. колл. по ископаемым и совр. Мшанкам, Таллин, 1990, с. 71—73.
16. Скальская И.А. Роль мшанки *Plumatella fungosa* Pallas в осаждении взвеси в реке Шуморовке // Информ. бюлл.: Биология внутренних вод, Л., 1991, № 90, с. 57—60.
17. Скальская И.А. Влияние температуры и концентрации взвесей на активность фильтрации мшанки *Plumatella fungosa* Pallas // Информ. бюлл.: Биология внутренних вод, Л., 1992, № 92, с. 53—58.
18. Скальская И.А. Методика оценки антропогенного воздействия на водоемы по состоянию зооперифитона на искусственных субстратах // Информ. бюлл.: Биология внутренних вод, Л., 1992, № 93, с. 82—87.
19. Скальская И.А. Современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища/Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия, С.—Петербург, Гидрометеоиздат, 1993, с. 94—107.
20. 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.
21. Скальская И.А. Реакция зооперифитона озер Дарвинского заповедника на ацидификацию // Структ. и функц. экосистем ацидных озер. Санкт—Петербург, 1994, с. 170—185.
22. Скальская И.А. Структура популяций байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Рыбинском водохранилище// Биол. внутренних вод. Инф. бюлл., 1996, № 99, с. 29—35.
23. Скальская И.А. Общие и специфические черты трансформации структуры зооперифитона в условиях загрязнения// Тез. докл. VII съезда ГБО РАН, Казань, 1996 т. 1, с. 212—214.
24. Skalskaya I.A., Flerov B.A. The zooperiphyton of polluted and unpolluted zones in Rybinsk reservoir// Abst. Book. SETAC 17th ann.Meeting, 1996, Washington, pp. 175—176.
25. Скальская И.А., Флеров Б.А. Зооперифитон как индикатор экологического состояния Верхней Волги// Тез. междунар. конф. "Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 2", Тольятти, 1998, с. 246—247.
26. Скальская И.А. Зооперифитон и уровни загрязненной взвесей Верхней Волги// Биология внутренних вод, 1998, № 3, с. 40—51.
27. Скальская И.А., Флеров Б.А. Оценка экологического состояния Верхней Волги (территория Ярославской области) по зооперифитону// Экология, № 6, 1999, с. 442—448.
28. Skalskaya I.A., Gagarin V.G. Periphyton nematodes of polluted bodies of water// III Intern. Nematology symposium, Санкт—Петербург, 1999, труды ЗИН, т. 280, с. 40.
29. Скальская И.А. Механизмы сукцессий зооперифитона// Биология внутренних вод, № 2, 2000, с. 20—30.
30. Скальская И.А. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* Pall.) Верхней Волги: расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности// Биология внутренних вод, № 3, 2000, с.

