

УДК [574.586:001.891.57] (282.247.32)

А. А. Протасов<sup>1</sup>, И. А. Морозовская<sup>1</sup>, Н. Н. Ласковенко<sup>2</sup>,  
С. П. Рогальский<sup>3</sup>

**СОСТАВ И СТРУКТУРА ЗООПЕРИФИТОНА НА  
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ В  
КАНЕВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ: МНОГОЛЕТНИЙ  
АСПЕКТ**

Рассмотрены результаты многолетних исследований зооперифитона на экспериментальных субстратах. Приводятся материалы анализа сообществ, сформировавшихся при длительной экспозиции (от пяти месяцев до полутора лет) в одном из заливов Каневского водохранилища на р. Днепр ниже по течению от г. Киева. Установлено, что при длительной экспозиции формируются сообщества с доминированием *Dreissena polymorpha* Pall., в которых заметную роль может играть мшанка *Plumatella fungosa* Pallas. Проведено сравнение с фоновыми (на антропогенных субстратах) сообществами зооперифитона. Рассмотрены причины изменений в структуре сообществ перифитона за последние десятилетия.

**Ключевые слова:** зооперифитон, сообщества, консорция, экспериментальные субстраты, Каневское водохранилище, *Dreissena*, *Plumatella*.

Исследование динамики развития сообществ перифитона на экспериментальных субстратах имеет давнюю историю. Собственно, изучение перифитона как самостоятельной экотопической группировки было начато именно работами на экспериментальных субстратах (ЭС) [3, 9]. Метод ЭС для перифитона позволяет получить уникальные данные, которые нельзя или крайне сложно получить для других экотопических группировок [5, 17]. Он дает возможность проследить за тонкими особенностями микросукцессий, влиянием тех или иных факторов, в частности субстрата, на котором обитают организмы [13, 15]. Качество субстрата имеет важнейшее значение для формирования сообществ перифитона [19].

Зооперифитон остается одной из слабоизученных группировок в водохранилищах Днепра, в отличие, например, от фитоперифитона. Достаточно продолжительные исследования проведены на Каневском водохранилище в 1970-е годы [4, 7—9], а также с использованием ЭС — на Киевском водохранилище [11].

В зависимости от характера субстрата сообщества зооперифитона имеют различный состав и структуру [9, 15]. Специальным типом исследования является проведение испытаний различных необрастающих покрытий [14].

© А. А. Протасов, И. А. Морозовская, Н. Н. Ласковенко, С. П. Рогальский, 2019

Целью комплексных исследований было: установить закономерности формирования сообществ зооперифитона на ЭС, их структуру, а также провести оценку необрастающих свойств ряда полимерных покрытий. В данном сообщении представлены данные по структуре сообществ при длительных экспозициях.

**Материал и методика исследований.** В качестве экспериментальных субстратов использовали винипластовые пластины размером 30×30×2 мм, которые закрепляли в вертикальном положении на рамочных стендах и подвешивали в воде, закрепив к борту небольшой баржи. Глубина погружения составляла около 2 м, расстояние до берега — около 20 м. Для сравнения с «фоновыми» сообществами перифитона, пробы отбирали с борта баржи вблизи установок с ЭС и с понтона, которые находились в воде не один год. Отборы проб проводили в летний и осенний периоды 2014—2016 гг.

Для оценки интенсивности развития обрастания на ЭС применяли 5-балльную шкалу: 1 балл — отдельные организмы, 2 — несомкнутое, пятнистое обрастание, покрытие до 50%, 3 — однослойные колонии, одноярусные поселения, покрытие более 50 и менее 100%, 4 — массивные колонии, многоярусные поселения на площади до 50% субстрата, 5 — сплошное массивное обрастание. Применялись и дробные величины оценок, например, при очень слабом обрастании — 0,5 балла. Потребление кислорода (деструкцию) определяли с учетом коэффициентов степенной зависимости потребления кислорода от массы тела [5]. Всего было обработано 11 серий ЭС с экспозицией от 139 до 504 суток. Их можно разделить на две группы: ЭС, выставленные в весенний период, т. е. с экспозицией около года, они были сняты в весенний или раннелетний период, таких вариантов было три. Другие ЭС были сняты в ноябре, после завершения вегетационного сезона, экспозиция в этой группе составляла от шести месяцев до полутора лет. Ценоотические группировки беспозвоночных на ЭС рассматривали как сообщества, их выделение и название проводили по доминирующим видам.

### **Результаты исследований и их обсуждение**

Первый уровень оценки интенсивности обрастания и развития сообществ перифитона был основан на визуальных осмотрах при снятии субстратов и анализе фотографий, а также на оценке интенсивности обрастания в баллах. Визуальные оценки, которые проводились на различном количестве субстратов (от 3 до 12), показали, что при длительной экспозиции обрастание всегда было достаточно интенсивным, но неоднородным (табл. 1). Хотя в каждой экспозиции были субстраты с максимальной оценкой (5 баллов), только в одном случае (при экспозиции 349 сут, июнь 2011 — май 2012 г.) средний балл был максимальным, то есть все пять пластин имели очень интенсивное обрастание. В других случаях оценка составляла от 1,3 до 4,3 балла. Неравномерность развития сообществ подтверждалась результатами обработки проб и оценкой биомассы. Так, при экспозиции 504 сут она составляла  $11\ 553,7 \pm 3699,3$  г/м<sup>2</sup>, при экспозиции 349 сут —  $8213 \pm 23,7$  г/м<sup>2</sup>, то есть, коэффициент вариации этого показателя при экспозиции 504 сут был намного выше. Поскольку субстраты находились довольно близко друг от друга и условия различались мало, можно предположить, что не-

## 1. Характер обрастания и оценка интенсивности его развития на экспериментальных субстратах при длительной экспозиции

№ съемки	Дата постановки	Дата съемки	Экспозиция, сут	Характер обрастания	Степень развития обрастания, баллы
1	24.06.2010	10.11.2010	139	Наилок, губка 30%* — на одной пластине, небольшие колонии мшанки до 60%, дрейссена до 8 мм, отдельные особи.	1,3
2	24.06.2010	9.06.2011	350	Небольшие друзы дрейссены (до 10 мм, покрытые дрейссеной до 20%), мшанка в виде небольших колоний — 15%, губка до 80% на двух пластинах.	2,6
3	24.06.2010	10.11.2011	504	Дрейссена — покрытие до 60%, размер — до 18 мм; отдельные колонии губки — 35%.	2,6
4	17.06.2011	10.11.2011	146	Щетки дрейссены размером до 15—16 мм, покрытие 20—30%, губка — 20%, мшанка — 20%, на двух субстратах — дрейссена 100%.	4,3
5	17.06.2011	31.05.2012	349	Дрейссена до 16—17 мм, покрытие от 20 до 60%, мшанка до 50%, на дрейссене 2-й ярус губки — 15%; мшанка в виде трехмерных многослойных буржистых колоний, покрытие до 90%.	5,0
6	31.05.2012	16.05.2013	350	Небольшие друзы дрейссены, покрытие до 80% на некоторых пластинах, покрытие губкой — 10%.	2,4
7	05.06.2014	07.11.2014	155	Отдельные особи дрейссены до 18 мм, на некоторых пластинах небольшие друзы, отдельные зоарии мшанки и небольшие колонии губок, до 20%.	2,3
8	25.03.2014	07.11.2014	227	Дрейссена размером до 18 мм, щетки, покрытие 60%, губка — единичные колонии.	4,0

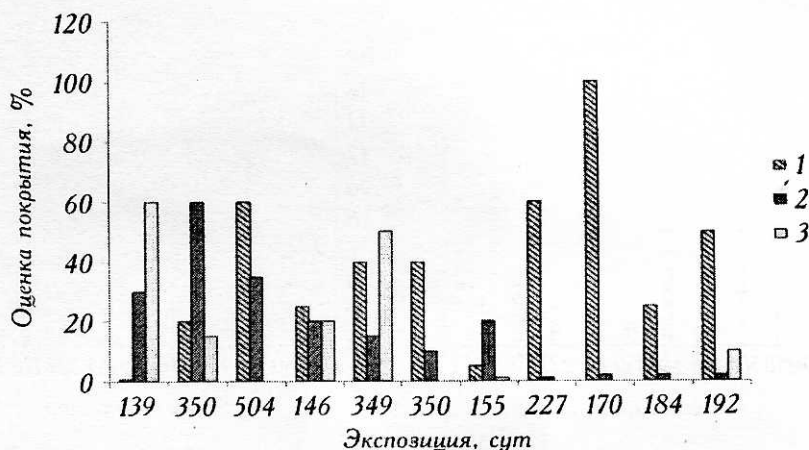
\* Указан % покрытия

№ съемки	Дата постановки	Дата съемки	Экспозиция, сут	Характер обрастания	Степень развития обрастания, баллы
9	21.05.2014	07.11.2014	170	Дрейссена до 23 мм, 100% покрытие, губка — отдельные колонии.	4,0
10	06.05.2015	06.11.2015	184	Дрейссена длиной до 20 мм, покрытие до 25%, губка в виде одиночных колоний.	2,0
11	26.04.2016	04.11.2016	192	Дрейссена до 18 мм дмины, Арузы, покрытие до 80%, большая часть субстратов — до 30%, губки в виде единичные колоний, до 10% мшанки в виде отдельных фрагментов зоариев.	2,9

равномерность обрастания была связана скорее с характером оседания велигеров, статобластов и других зачатков, а также с характером роста колоний и отдельных особей. Оценки интенсивности обрастания, основанные на визуальном определении покрытия, не обладают высокой точностью, однако позволяют сделать определенные заключения (рис. 1)

Следует отметить, что почти на половине ЭС в заметном количестве были представлены все три группы седентарных беспозвоночных. На большей части дрейссена доминировала или была довольно обильна, но явно доминировала лишь на трети субстратов. Зависимость показателей покрытия от продолжительности экспозиции для дрейссены и губки была положительной с невысокой достоверностью ( $R^2 = 0,05$  и  $0,02$  соответственно), для мшанки — отрицательной ( $R^2 = 0,19$ ). Можно сделать заключение, что общий габитус сообществ определяли дрейссениды, меньше губки и мшанки. При этом последние не играли существенной роли в сообществах второй группы, то есть в «осенних».

Показатели обилия перифитона и функциональные показатели достаточно сильно различались (рис. 2). Численность была в пределах 9,7—150,2 тыс. экз/м<sup>2</sup> (см. рис. 2, а). Однако столь высокие показатели отмечены лишь при экспозиции 350 сут (съемка 09.06.11), средняя по всем вариантам составила 39,9 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Диапазон биомассы также был значительным: 290,6—11 533,8 г/м<sup>2</sup> (см. рис. 2, б), средняя составила 3220,1 г/м<sup>2</sup>. Можно выделить три группы сообществ: при экспозиции 504, 349 и 350 (съемка 09.06.11) сут биомасса была 8—11 кг/м<sup>2</sup>, вторая группа (экспозиция 179 и 192 сут) — с биомассой около 3 кг/м<sup>2</sup>, и остальные, с биомассой менее 2 кг/м<sup>2</sup>. Показатели энергосодержания (кДж/м<sup>2</sup>) в целом соответствовали биомассе, однако по этому параметру значительно выделялось сообщество, сформировавшееся при экспози-



1. Оценка покрытия ЭС дрейссеной (1), губкой (2) и мшанкой (3).

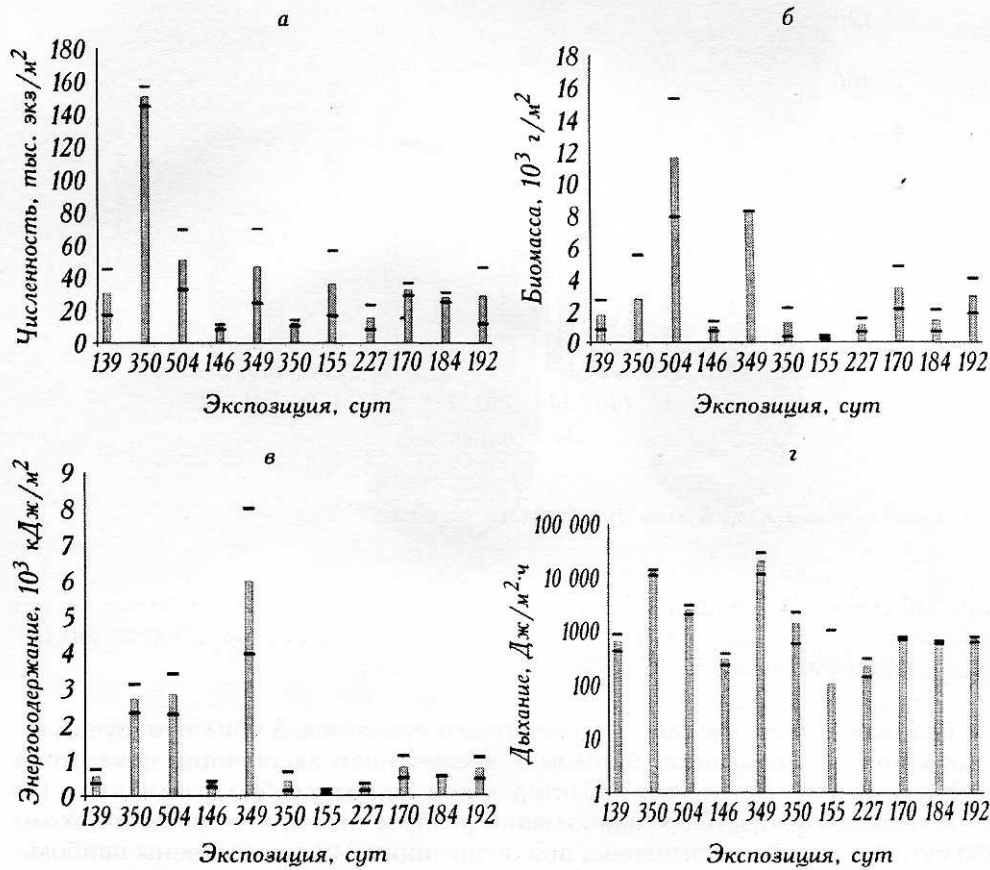
ции 349 сут — 5961,9 кДж/м<sup>2</sup>. Существенную роль в нем играла мшанка. По показателю дыхания значительно выделялись сообщества с экспозицией 350 и 349 суток — более 10 (12,6—20,7) кДж/м<sup>2</sup>·ч.

Важным является вопрос о зависимости показателей обилия и функционирования от экспозиции. В целом, с увеличением экспозиции показатели возрастали (рис. 3), однако характер такой динамики был различным. По всем четырем показателям наибольший разброс был при экспозиции около 350 сут. Как уже было отмечено, при экспозиции 349 сут отмечены наибольшие показатели энергосодержания и дыхания, хотя формально сообщества формировались в один и тот же период — съемка была в конце весеннего — начале летнего периодов, однако в разные годы характер и состав доминантов был различен.

Следует обратить внимание на различия в зависимостях показателей биомассы, энергосодержания и деструкции от экспозиции. Биомасса показывает устойчивый рост, в то время как энергосодержание и деструкция имеют тенденцию выхода на плато.

**Сообщества перифитона и их структура.** В течение достаточно длительного периода экспозиции на ЭС сформировались сообщества с вполне выраженным доминированием нескольких видов (табл. 2). Только в одном случае, при экспозиции 349 сут, доминировала мшанка, однако это связано, скорее всего, с тем, что окончание эксперимента приходилось на конец мая, когда колонии мшанки уже начинали развиваться. В остальных случаях формировались сообщества с высокой степенью доминирования *D. polymorpha*.

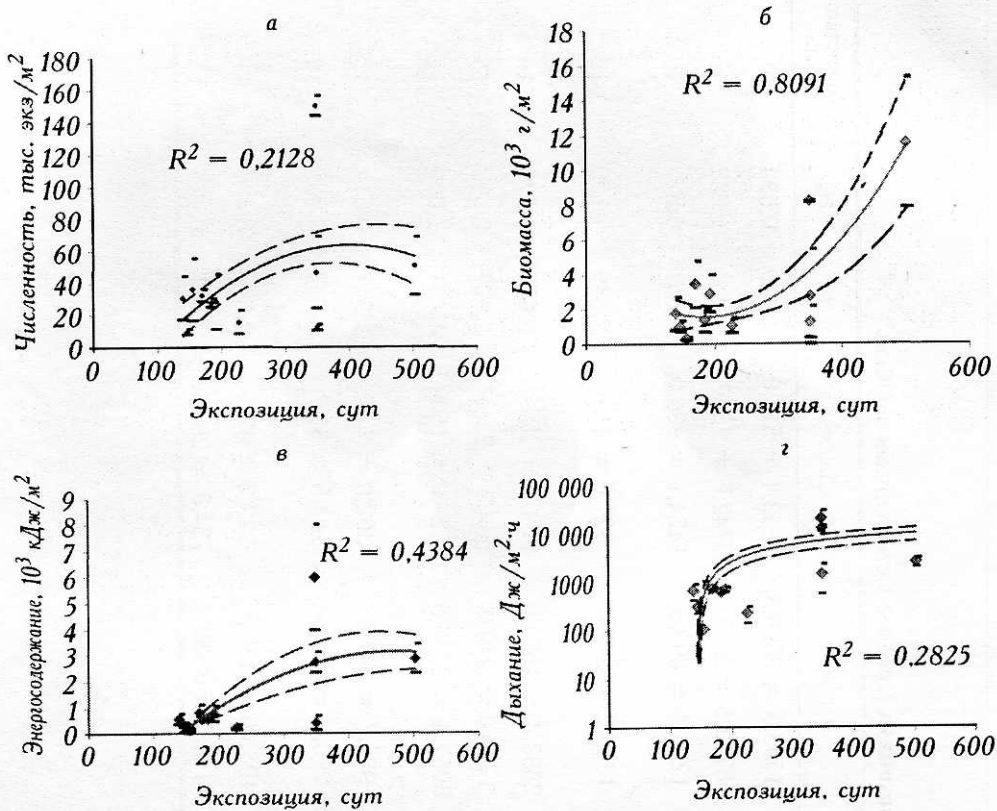
Всего можно выделить четыре группы одноименных сообществ. Все они сформировались в разный период времени и в разных условиях, тем не менее по некоторым показателям структуры они обладали определенным



2. Численность (а), биомасса (б), энергосодержание (в) и энергия, рассеянная при дыхании (г) в сообществах перифитона при различной экспозиции субстратов. Обозначены пределы стандартной ошибки.

сходством. В частности, как видно из табл. 3, из 12 НОТ, показатели дыхания которых были выше значений, близких к 1%, ядро сообщества составляли всего два — четыре НОТ. Для сообществ *D. polymorpha* это были (кроме самого доминанта) — *Spongilla lacustris* L., *Dreissena bugensis* Andr., *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald). Для сообществ *D. polymorpha* + *S. lacustris* это были те же НОТ, кроме *D. haemobaphes*. Таким образом, может быть представлена обобщающая характеристика дрейссеновых сообществ (табл. 4).

Показатели обилия такого усредненного сообщества имели очень большие коэффициенты вариации, что связано с широким диапазоном численности, биомассы и деструкции в сообществах. Показатели разнообразия по численности довольно высокие, что и можно было ожидать при усреднении, однако рассчитанные по биомассе показатели разнообразия невелики, что свидетельствует об устойчивом для всех сообществ высоком доминировании одного вида при довольно большом богатстве НОТ (31).



3. Зависимость численности (а), биомассы (б), энергосодержания (в) и деструкции (г) от экспозиции субстратов (пунктиром обозначена стандартная ошибка).

Это же относится и к обобщенным характеристикам сообщества *D. polymorpha* + *S. lacustris*. Наличие второго доминанта приводит к возрастанию показателей разнообразия (см. табл. 4).

Структура сообществ может быть представлена в виде так называемых кривых доминирования-разнообразия [16]. В данном случае на кривых (рис. 4) можно видеть, что в сообществе *D. polymorpha* насчитывается наибольшее количество НОТ. В определенной степени это увеличение стало следствием объединения шести сообществ, однако и в отдельных из них богатство достигало 19 НОТ. Кроме того, следует учитывать, что в кривых представлены доли НОТ (%) в общей деструкции сообщества, причем только НОТ, достигавших 0,1% (в отдельных случаях 0,05%). Таким образом, при длительной экспозиции на ЭС произошло формирование не одного, а нескольких типов сообществ перифитона с доминированием дрейссены.

Вполне естественно возникает вопрос сравнения сообществ перифитона на экспериментальных и других субстратах, находящихся в воде продолжительное время. Результаты исследований показали, что таксономический состав перифитона фоновых сообществ в течение периода исследований был

2. Характеристика сообществ перифигона при больших экспозициях (среднее  $\pm$  стандартная ошибка)

Сообщества	Экспозиция, сут	$N$ , экз/м <sup>2</sup>	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$R$ , кДж/м <sup>2</sup> ·ч	$H_N$	$H_B$	Количество НОТ
1. <i>D. polymorpha</i> (75,7%)*	504	50417 $\pm$ 18177	11553,8 $\pm$ 3699,3	2553,4 $\pm$ 511,8	1,475	0,674	9
2. <i>P. fungosa</i> (80,7%)	349	46500 $\pm$ 22451	8213,5 $\pm$ 23,7	20742,7 $\pm$ 7350,2	3,432	1,082	25
3. <i>D. polymorpha</i> (66,2%) + <i>S. lacustris</i> (25,7%)	350	12167 $\pm$ 1774	1225,4 $\pm$ 893,5	1424,1 $\pm$ 935,0	1,551	0,775	10
4. <i>D. polymorpha</i> (44,9%) + <i>P. fungosa</i> (33,2%)	184	27500 $\pm$ 2828	1349,0 $\pm$ 697,6	621,6 $\pm$ 41,6	2,849	1,156	16
5. <i>D. polymorpha</i> (79,9%)	192	28369 $\pm$ 17021	2888,4 $\pm$ 1085,0	709,7 $\pm$ 282,2	2,673	0,529	19
6. <i>D. polymorpha</i> (71,3%)	139	30683 $\pm$ 13750	1714,0 $\pm$ 949,0	654,0 $\pm$ 231,7	2,432	0,598	15
7. <i>D. polymorpha</i> (49,5%) + <i>S. lacustris</i> (22,5%)	350	150188 $\pm$ 6099	8057,4 $\pm$ 2236,5	12627,0 $\pm$ 1509,8	1,451	1,059	17
8. <i>D. polymorpha</i> (65,9%)	146	9667 $\pm$ 1588	986,7 $\pm$ 304,6	302,0 $\pm$ 74,0	2,311	0,612	13
9. <i>D. polymorpha</i> (54,1%) + <i>S. lacustris</i> (23,3%)	155	36000 $\pm$ 19564	290,6 $\pm$ 101,5	104,6 $\pm$ 52,1	2,792	0,855	19
10. <i>D. polymorpha</i> (84,9%)	227	15417 $\pm$ 7230	1055,6 $\pm$ 420,5	223,2 $\pm$ 83,5	2,897	0,436	11
11. <i>D. polymorpha</i> (84,2%)	170	32333 $\pm$ 3660	3419,5 $\pm$ 1338,7	734,8 $\pm$ 284,1	2,881	0,423	15

\* В скобках приведен % доминирования по дыханию.



3. Доминирующие по дыханию НОТ в сообществах

НОТ	Сообщества <i>D. polymorpha</i>										Сообщества <i>D. polymorpha</i> + <i>S. lacustris</i>	Сообщество <i>D. polymorpha</i> + <i>P. fungosa</i>	Сообщество <i>P. fungosa</i>
	1*	5	6	8	10	11	3	7	9	4			
<i>D. polymorpha</i>	75,6	79,9	71,2	65,8	84,8	84,1	66,1	49,4	54,0	44,8	16,2		
<i>S. lacustris</i>	9,7	+	23,3	30,1	1,3	+	25,7	22,4	23,3	4,0	1,0		
<i>D. bugensis</i>	9,0	8,2	2,7	2,0	5,8	7,5	6,9	7,8	2,4	10,0	+		
<i>D. haemobaphes</i>	4,4	2,4	+	1,1	—	—	—	—	—	—	1,2		
<i>Ch. ischnus</i>	0,9	+	—	+	—	—	—	+	—	—	+		
<i>P. fungosa</i>	—	6,3	—	—	—	1,1	—	18,8	+	33,1	80,7		
<i>G. glaucus</i>	—	0,8	—	—	—	—	—	—	+	—	—		
<i>G. gripekoveni</i>	+	—	0,8	—	—	—	—	+	—	—	+		
Gammaridae sp.	—	+	—	—	1,9	3,6	+	+	1,8	2,9	+		
Chironomidae sp. larvae. juv.	—	—	—	—	2,4	1,6	—	—	1,3	+	—		
<i>E. tenellus</i>	—	+	+	+	1,0	+	+	+	2,5	+	—		
<i>L. nervosus</i>	—	+	+	+	0,7	+	+	+	5,6	1,6	+		
Naididae sp.	—	—	—	—	+	+	—	—	4,3	+	—		
<i>Hydra</i> sp.	—	—	+	—	+	+	—	+	1,1	—	+		
<i>H. punctata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,8	—		

Примечание. «+» — виды с долей дыхания менее 1%. \* Номера сообществ соответствуют табл. 1.

4. Обобщенные характеристики сообществ с доминированием *D. polymorpha* и *S. lacustris*

Сообщества	Экспозиция, сут	$N$ , экз/м <sup>2</sup>	$B$ , г/м <sup>2</sup>	$R$ , кДж/м <sup>2</sup> ·ч	$H_N$	$H_B$	Количество НОТ
<i>D. polymorpha</i> (76,7%)	139— 504	27 814 ± 14 303	3603,0 ± 4016,5	862,8 ± 856,2	2,966	0,628	31
<i>D. polymorpha</i> (51,2%) + <i>S.</i> <i>lacustris</i> (22,8%)	155— 350	66 118 ± 73 775	3191,1 ± 4240,1	4718,6 ± 6880,6	2,186	1,030	27

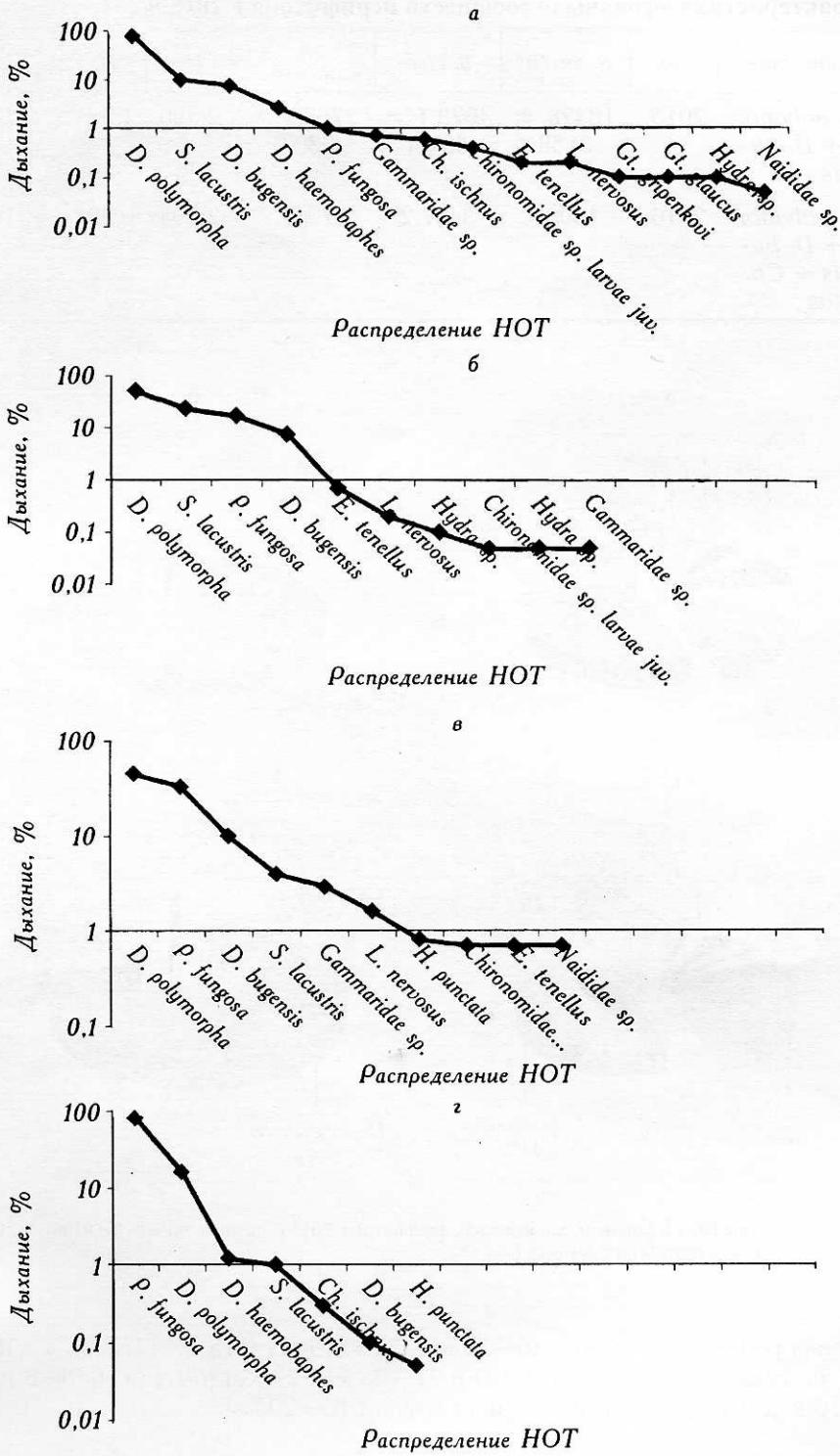
различным. В 2014 г. встречалась дрейссена двух видов с преобладанием *D. bugensis* и губка *S. lacustris*. В 2015 г. отмечено 14 НОТ, преобладающими по богатству видов были гаммариды — три и личинки хирономид — четыре, а также два вида дрейссенид. В 2016 г. отмечено 10 НОТ, преобладали гаммариды — 3 НОТ. В отличие от 2015 г., здесь были отмечены личинки ручейников и гастроподы (по 2 НОТ). Также, как и в 2015 г., отмечено два вида дрейссен.

Было выделено два сообщества (табл. 5). Показатели НОТ-разнообразия первого по показателям деструкции демонстрируют, что доминировали дрейссениды: *D. polymorpha* — 60,2% и *D. bugensis* — 27,7%. Во втором сообществе по показателям деструкции доминировали дрейссениды (*D. polymorpha* — 28,0%, *D. bugensis* — 10,4%) и гаммариды (*Chaetogammarus ischnus* Stebbing — 22,4%). Сообщества были достаточно сходны между собой по показателям численности и биомассы, количество НОТ также было близким (10—14 НОТ).

В первом сообществе (2015 г.) по численности доминировали Gammaridae sp. (29%), *D. polymorpha* (27%), Naididae sp. (11%), *D. bugensis* (10%) (рис. 5, а). По биомассе доминировали два вида дрейссены с преобладанием *D. polymorpha* — 67% (см. рис. 5, б). Во втором сообществе (2016 г.) доминанты по численности и биомассе были такие же, как и в первом (см. рис. 5, в, г). Дрейссена бутская преобладала лишь в 2014 г. (табл. 6).

В 2014 г. была отмечена *D. polymorpha* четырех размерных групп с доминированием группы 6—10 мм — 60% (рис. 6, а). В мае 2015 г. встречалась дрейссена пяти размерных групп (от 6—10 мм до 26—30 мм), а в июне — от 1—5 мм до 21—25 мм. В мае и июне 2015 г. доминировали особи размерной группы 16—20 мм (соответственно 48 и 58%). Следует отметить, что моллюски размерной группы 26—30 мм были встречены лишь дважды, в мае и июле 2015 г. (см. рис. 6, а). В 2016 г. доминировала размерная группа 16—20 мм.

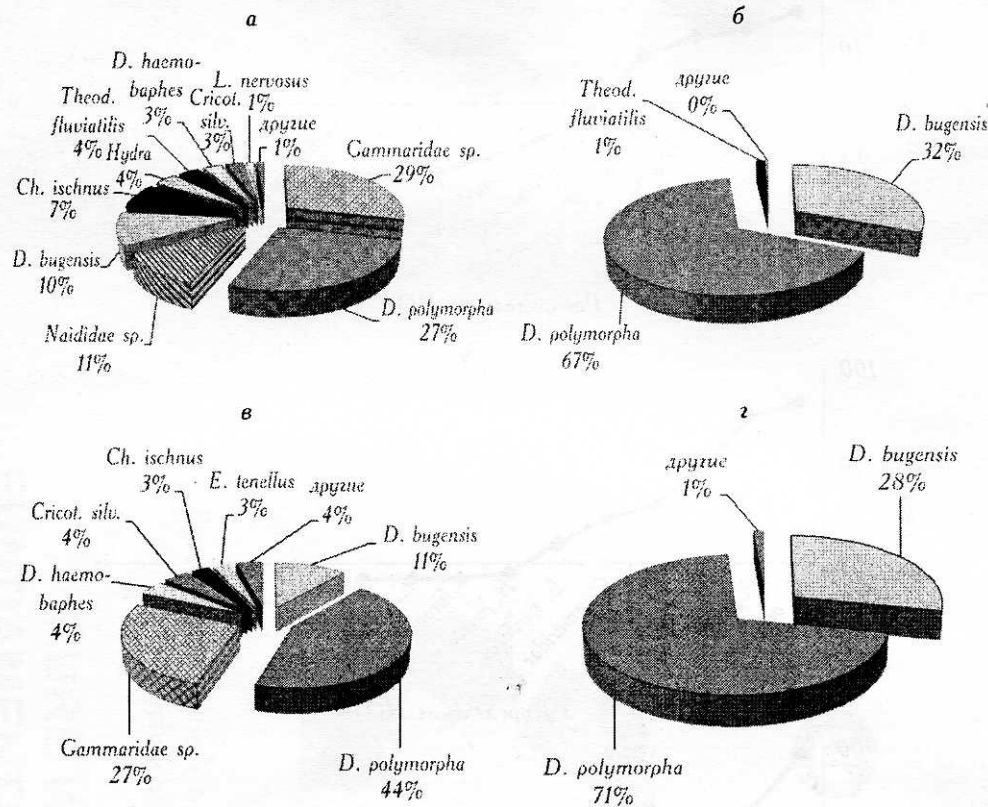
В июне 2014 и мае 2015 гг. встречалась *D. bugensis* четырех размерных групп (от 6—10 до 21—25 мм). В июне 2014 г. доминировали особи старшей размерной группы — 21—25 мм (50%) и 16—20 мм (46%). В мае 2015 г. доми-



4. Кривые доминирования-разнообразия сообществ: сообщество *D. polymorpha* (а); *D. polymorpha* + *S. lacustris* (б); *D. polymorpha* + *P. fungosa* (в); *P. fungosa* (г).

5. Характеристика «фоновых» сообществ перифитона в 2015 и 2016 гг.

Сообщества	Год	N, экз/м <sup>2</sup>	B, г/м <sup>2</sup>	R <sub>r</sub> , кДж/м <sup>2</sup> ·час	H <sub>N</sub>	H <sub>B</sub>	Количество НОТ
1. <i>D. polymorpha</i> + <i>D. bugensis</i>	2015	18478 ± 3158	4673,1 ± 597,4	2768,9 ± 639,2	2,890	1,031	14
2. <i>D. polymorpha</i> + <i>D. bugensis</i> + <i>Ch. ischnus</i>	2016	18000	5407,2	17967,9	2,394	0,981	10



5. Распределение НОТ в фоновых сообществах перифитона: 2015 г. по численности (а) и биомассе (б), 2016 г.: по численности (в) и биомассе (г).

нировала размерная группа 16—20 мм (36,4%) и 11—15 мм (27,3%), а в июне этого же года — 16—20 мм (44,4%) и 21—25 мм (27,8%) (см. рис. 6, б). В ноябре 2016 г. доминировала размерная группа 16—20 мм.

Таким образом, размерная структура двух видов дрейссенид несколько различалась. В целом, можно говорить о некотором преобладании более мо-

**6. Количественные показатели дрейссены в фоновых сообществах в 2014—2016 гг.**

Год/сезон	Глубина, м	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>	
		<i>N</i> , экз/м <sup>2</sup>	<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>	<i>N</i> , экз/м <sup>2</sup>	<i>B</i> , г/м <sup>2</sup>
2014 июнь	0,5	333	99,7	1533	1698,3
2015 май	0,4	4600	2900,0	2200	1428,0
2015 июнь	0,3	4000	2990,0	3000	2745,0
2015 июль	0,2	6333	3488,7	500	299,1
2016 ноябрь	0,1	7750	3811,6	2000	1528,1

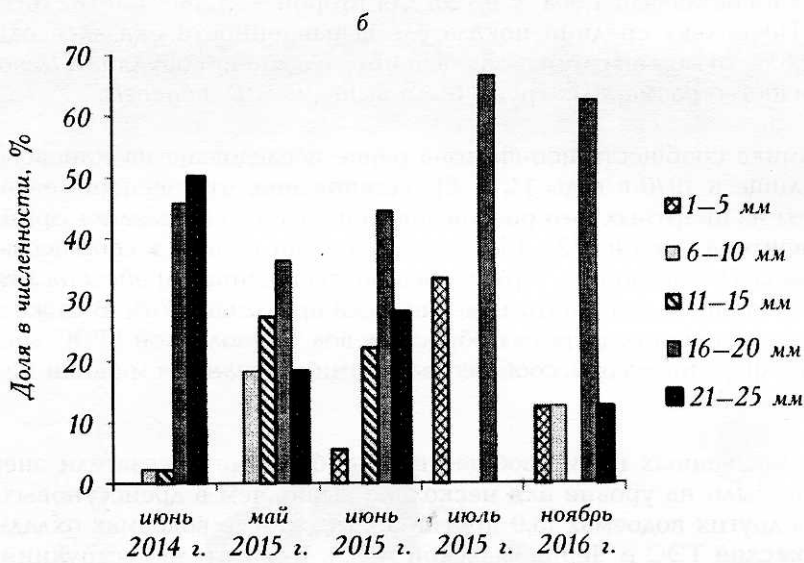
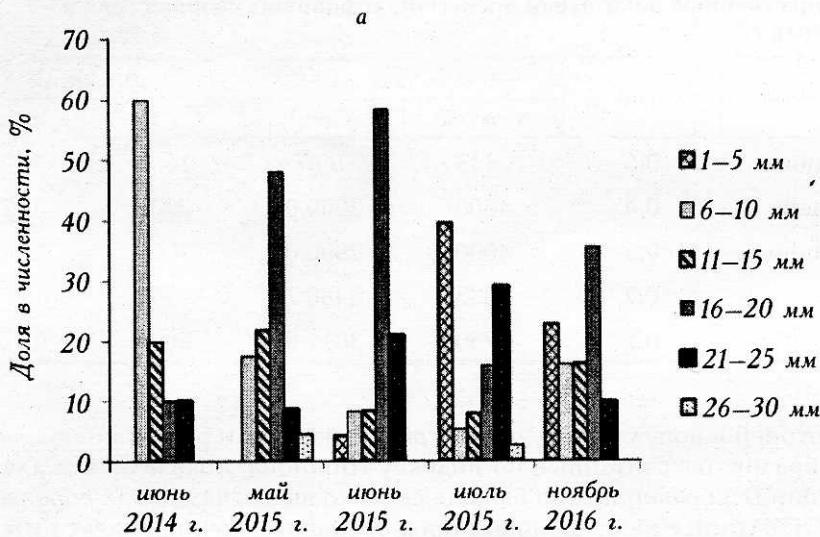
лодых особей в популяции *D. polymorpha*. Показатели размерно-возрастного разнообразия, рассчитанные по индексу Шеннона, показали, что для ценопопуляции *D. polymorpha* они были несколько выше, чем для *D. bugensis*. Так, при пятикратном отборе фоновых проб среднее значение индекса Шеннона для первой составляло  $1,904 \pm 0,120$ , для второй —  $1,480 \pm 0,182$  бит/разм. группу. Поскольку средний показатель выравненности оказался одинаковым — 0,832, то можно сделать заключение, что в ценопопуляции *D. polymorpha* количество размерных групп было выше, чем *D. bugensis*.

Динамика сообществ перифитона ранее исследована на Каневском водохранилище в 1970-е годы [4, 7, 8]. Установлено, что экспериментальные субстраты из инертных материалов довольно быстро заселялись организмами перифитона. Уже на 12—15-е сутки в летний период в сообществах доминировала *D. polymorpha*. При месячной экспозиции дрейссена становилась подавляющим доминантом, ее биомасса превышала 70%. В то же время, в условиях влияния подогретых сбросных вод Трипольской ГРЭС достаточно быстро формировались сообщества с доминированием мшанки *Plumatella emarginata* Allm.

В исследованных нами сообществах наибольшие показатели энергосодержания были на уровне или несколько выше, чем в дрейссенных сообществах в других водоемах (5,9 против 3,2 МДж/м<sup>2</sup> в водоемах-охладителях Криворожской ТЭС и Чернобыльской АЭС). Показатели деструкции сообществ на ЭС в данном исследовании по максимальным значениям также были выше — 20 против 15 кДж/м<sup>2</sup> ч [1].

По литературным [9] и оригинальным данным, в 1977 г. на Каневском водохранилище в районе Трипольской ГРЭС в сообществах перифитона на неживых субстратах (пробы отбирали с борта баржи) доминировала *D. polymorpha* с биомассой 1,3 кг/м<sup>2</sup>, субдоминантом была *D. bugensis* с биомассой 130 г/м<sup>2</sup>. На бетонных субстратах ниже сброса ГРЭС в водохранилище было отмечено сообщество мшанки *P. emarginata* с биомассой около 100 г/м<sup>2</sup>.

Консортивные сообщества с доминированием дрейссены широко распространены в бентали и перифитали и достаточно хорошо исследованы [2, 10, 18, 20 и др.]. Сообщества с доминированием мшанок встречаются гораз-



б. Размерная структура *D. polymorpha* (а) и *D. bugensis* (б) в 2014—2016 гг.

до реже, обычно в довольно специфических условиях. Так, нами отмечались хорошо развитые сообщества с доминированием *P. emarginata* в условиях водоемов-охладителей, причем именно в зоне подогрева [1, 12]. Массовое развитие *P. fungosa* с биомассой до 500 г/м<sup>2</sup> отмечено в охладителе Березовской ТЭС в Беларуси [6]. Среди довольно большого количества разнообразных сообществ перифитона водоемов Западной Сибири были встречены и сообщества с доминированием мшанки [15]. Биомасса их достигала 1000 г/м<sup>2</sup>, доминантом и центром консортивного сообщества выступала *Hyalinella punctata* Jullien.

Структура сообществ, которую можно представить при помощи кривых доминирования-разнообразия, была различной, можно сделать заключение, что в сообществах с доминированием дрейссенид формируются наиболее благоприятная среда для развития многих ценопопуляций гидробионтов. Об этом говорит не только их большое количество, но и то, что участок кривой после доминанта (группа консортивных ценопопуляций) довольно пологий.

Для сообщества *D. polymorpha* + *S. lacustris* характерно присутствие целой группы субдоминантов. Это мшанки и дрейссена бугская, то есть все основные седентарные формы (эфаптон) перифитона Каневского водохранилища, да и всего Днепра. Следующий вариант структуры сообществ перифитона субдоминантный: два вида — *D. polymorpha* и *S. lacustris* имели довольно близкие показатели деструкции (см. рис. 4). Наконец, монодоминантное сообщество мшанки хотя и характеризовалось довольно большим богатством (25), имело очень мало ценопопуляций со сколько нибудь значимыми показателями деструкции. Ранее нами была проведена типизация сообществ с доминированием дрейссены [9, 10]. Выделенные в данном исследовании, согласно типизации, входили в сообщества типа «первично агрегированного доминанта», то есть таких, в которых дрейссена формирует поселения в виде щеток и небольших друз.

### Заключение

На основании полученных данных можно сделать заключение, что состав и структура сообществ зооперифитона на неживых субстратах в Каневском водохранилище за несколько десятилетий изменились. В число доминантов стали входить дрейссена бугская и мшанки. Учитывая то, что ранее сообщества мшанки были характерны для зон техногенного подогрева, можно предположить, что определенную роль в возрастании их доминирования играет повышение летних температур в последние годы. Кроме того, доминирование *P. fungosa* свидетельствует о повышении трофности, во всяком случае, в исследованном заливе водохранилища.

Полученный материал касается терминальных стадий экспозиции и развития сообществ, некоторые процессы сукцессии будут освещены в последующих публикациях. Результаты показали, что ход сукцессии имел как черты сходства, так и различия в тех или иных сериях, в зависимости от сезонных особенностей.

\*\*

*Розглянуто результати багаторічних досліджень зооперифітону на експериментальних субстратах. У цьому повідомленні наводиться аналіз угруповань, сформованих при тривалій експозиції (від п'яти місяців до півтора року) в одній із заток Канівського водосховища на р. Дніпро, нижче за течією від м. Києва. Встановлено, що при тривалій експозиції формуються угруповання з домінуванням *Dreissena polymorpha*, в яких помітну роль може відігравати мохуватка *Plumatella fungosa*. Проведено порівняння з фоновими, на антропогенних субстратах, угрупованнями зооперифітону.*

\*\*

*The results of long-term studies of zooperiphyton on experimental substrates were considered. The materials of the analysis of communities which were formed during prolong ex-*

posure (five months to one and a half year) in one of the bays of the Kaniv reservoir on the Dnieper River downstream Kyiv are given in this report. It was found that during prolong exposure, communities with dominance of *Dreissena polymorpha* are formed, the bryozoan *Plumatella fungosa* can play a significant role in these communities. Comparison with background communities of zooperiphyton on anthropogenic substrates was made.

\*\*

1. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. — Киев: Наук. думка, 1991. — 192 с.
2. Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение / Под. ред. Я. И. Старобогатова. — М.: Наука, 1994. — 240 с.
3. Дулаков С. Н. Материалы к изучению перифитона // Тр. Лимнол. станции в Косине. — 1933. — Вып. 16. — С. 3—160.
4. Кафтаникова О.Г., Протасов А.А. Влияние подогретых сбросных вод тепловой электростанции на развитие зооперифитона // Гидробиол. журн. — 1980. — Т. 16, № 4. — С. 87—88.
5. Методи гідробіологічних досліджень поверхневих вод / Під ред. В. Д. Романенка. — К.: Логос, 2006. — 408 с.
6. Михеевич Т.В. Эколого-энергетическая характеристика мшанки *Plumatella fungosa* из водоема-охладителя Березовской ГРЭС: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Минск, 1990. — 28 с.
7. Протасов А.А. Некоторые закономерности развития зоообрастания на Каневском водохранилище в районе Трипольской ГРЭС // Биол. повреждения промышленных и строительных материалов. Материалы все-союз. совещ. — Киев: Наук. думка, 1978. — С. 117—122.
8. Протасов А.А. Динамика видового богатства зооперифитона на экспериментальных субстратах в условиях влияния подогретых вод ТЭС // Гидробиол. журн. — 1979. — Т. 15, № 4. — С. 47—49.
9. Протасов А.А. Пресноводный перифитон. — Киев: Наук. думка, 1994. — 307 с.
10. Протасов А.А., Афанасьев С.А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне // Гидробиол. журн. — 1990. — Т. 26, № 4. — С. 15—22.
11. Протасов А.А., Гурьянова Г.А., Силаева А.А., Ласковенко Н.Н. Динамика зооперифитона на экспериментальных субстратах в условиях приплотинного участка Киевского водохранилища // Там же. — 2015. — Т. 51, № 3. — С. 88—99.
12. Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техноэкосистемах ТЭС и АЭС. — Киев, 2012. — 274 с.
13. Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. — Рыбинск, 2002. — 256 с.
14. Рожков Ю.П., Фрост Е.И., Дементьев А.Э. Методы испытаний противобрастающих покрытий // Изучение процессов морского биообрастания и разработка методов борьбы с ним. — Л., 1987. — С. 69—75.
15. Шарапова Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири. — Новосибирск: Наука, 2007. — 167 с.
16. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 324 с.



17. *Artificial substrates* / Ed. J. Cairns. — Collingwood: Ann Arbor Sci. Publ., 1982. — 279 p.
18. *Shcherbina G. Kh., Buckler D. R.* Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* Pallas and *Dreissena bugensis* Andrusov in the Upper Volga Basin // J. ASTM International. — 2006. — Vol. 3, N 4. — P. 35—43.
19. *Tarkowska-Kukuryk M., Mieczan T.* Effect of substrate on periphyton communities and relationships among food web components in shallow hypertrophic lake // J. Limnol. — 2012. — Vol. 71, N 2. — P. 279—290.
20. *Zebra mussels / Biology, impacts, and control* // Ed. by T. Nalepa, D. Schloesser. — Boca Raton: Lewis Publ., 1993. — 810 p.

<sup>1</sup> Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

<sup>2</sup> Институт химии высокомолекулярных соединений НАН Украины, Киев

<sup>3</sup> Институт биоорганической химии и нефтехимии НАН Украины, Киев

Поступила 15.11.18