

Российская Академия Наук



КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

Институт проблем промышленной экологии Севера

В.А.Яковлев

ПРЕСНОВОДНЫЙ ЗООБЕНТОС СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

разнообразие,
структура
и антропогенная динамика

Часть 1

Апатиты
2005

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт проблем промышленной экологии Севера

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Казанский государственный университет

В.А.ЯКОВЛЕВ

ПРЕСНОВОДНЫЙ ЗООБЕНТОС СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ
(РАЗНООБРАЗИЕ, СТРУКТУРА И АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА)

Часть 1

Апатиты
2005

УДК 377.472

Яковлев В.А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика) - Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, ч.1, 2005. - 161 с.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований фаунистического состава, экологии, закономерностей формирования структурной организации пресноводных бентосных и нектобентосных сообществ на территории северной Фенноскандии в зависимости от природных факторов и четырех типов антропогенного воздействия: токсификации, ацидификации, эвтрофирования и термофикации. Представлены оригинальные классификации беспозвоночных организмов по способу питания (трофическая структура), поведению (этологическая структура), а также рассмотрены особенности формирования состава, количественных характеристик, размерной, пространственной и временной и других структур сообществ в зависимости от большого комплекса абиотических факторов, отражающих особенности внешней среды (зональные и ландшафтные условия), внутриводоемные условия (вид водного объекта, физико-химические характеристики водоема и биотопа). Дана токсикологическая оценка влияния и накопления тяжелых металлов и алюминия в беспозвоночных организмах. Рассмотрены неспецифические и специфические процессы в сообществах при четырех видах антропогенного воздействия, выявлены особенности современной динамики водных экосистем. В силу разной направленности эволюции экосистем при различных видах антропогенного воздействия целесообразно разработать дифференцированные подходы к оценке экологического состояния водоемов и нормированию антропогенных нагрузок. Рассчитана на экологов, гидробиологов, зоогеографов, аспирантов и специалистов в области охраны окружающей среды и смежных специальностей. Ил. - 110, табл. - 124, библиогр. - 444.

Ответственный редактор чл.-корр. РАН Т.И.Моисеенко

© В.А.Яковлев, 2005

© Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, 2005

© Кольский научный центр Российской академии наук, 2005

© Казанский государственный университет, 2005

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

KOLA SCIENCE CENTRE

Institute of the North Industrial Problems

RUSSIAN MINISTRY OF EDUCATION

Kazan State University

V.A.Yakovlev

**FRESHWATER ZOOBENTHOS OF NORTHERN FENNOSCANDIA
(DIVERSITY, STRUCTURE AND ANTHROPOGENIC DYNAMIC)**

Part 1

Apatity
2005

UDK 377.472

V.A. Yakovlev. Freshwater zoobenthos of northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamic) - Apatity: Print. Kola Science Centre RAS, p.1, 2005. - 161 p.

Ecology, fauna composition, and formation of structural organization of the freshwater benthos and nekto-benthos communities in territory of northern Fennoscandia are generalized. The role of the natural factors and four types of anthropogenic influences (toxification, acidification, eutrophication and termophication) is revealed. The original classifications of invertebrates on a way of feeding (trophic structure), behaviour (ethological structure) are submitted. Dependencies of composition, quantitative characteristics, dimensional, temporary and other community structures from the large complex of abiotic factors reflecting features of geographical and landscape conditions, type of aquatic object, physical and chemical characteristics of reservoirs and biotopes are considered. The toxicology and accumulation of heavy metals and aluminium in invertebrate organisms are studied. The non-specific and specific processes in communities at four types of anthropogenic influences, the features of modern dynamic of water ecosystems are revealed. Shown necessities of the different approaches to an estimation of the ecological state and limitation of anthropogenic loads. Il. - 110, tables - 124, ref. - 444.

Editor-in-chief Russian RAS Corresponding member T.I. Moiseenko

© V.A. Yakovlev, 2005

© Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS, 2005

© Kola Science Centre Russian Academy of Sciences, 2005

© Kazan State University, 2005

ВВЕДЕНИЕ

Антропогенное воздействие - глобальный фактор планетарного масштаба - приобретает все большее значение в динамике водных экосистем, ведущей, к сожалению, все дальнейшему отдалению от их естественного развития. В то же время природные условия или среда обитания водных организмов во многом определяют ход внутриводоемных процессов, а также потенциалы стабильности и устойчивости экосистем к антропогенному воздействию. Большинство экологов к настоящему времени осознали, что методы и способы биологической оценки экологического состояния водных объектов, и главное - экологические нормы антропогенных нагрузок, не могут быть одинаковыми не только для разных природно-климатических регионов, но и для отдельных типов водных объектов. В этой связи необходимы фундаментальные знания о неспецифических (характерных для водных экосистем в целом) и специфических (проявляющихся в экосистемах в зависимости от природных и других условий в конкретном водном объекте) нарушениях структурной организации водных экосистем при антропогенном воздействии.

Методология современной системной экологии, все больше приобретающей характер функциональной и интегративной науки, основана на познании единства и целостности экосистемы, тесной взаимосвязи биотических и абиотических компонентов, т.е. основополагающей стала концепция экологического доминирования (Федоров, 1975; Россолимо, 1977; Камшилов, 1979, 1983; Уиттекер, 1980; Одум, 1986; Алимов, 2001).

Живые организмы в экосистеме находятся под влиянием большого числа абиотических, биотических и антропогенных факторов. В связи с этим возникает проблема эколого-факторного анализа, направленного на выделение из большого числа экологических факторов, наиболее существенных, и оценка их влияния на водные организмы, в том числе на структурную организацию сообществ.

Понятие «*среда обитания*» включает в себя комплекс взаимосвязанных абиотических и биотических факторов и процессов, во взаимосвязи с которой формируется тот или иной состав гидробионтов, образующих в совокупности биологическое сообщество. Изменение среды обитания ведет к формированию новых сообществ, наиболее приспособленных к новым условиям. Однако среда обитания гидробионтов также зависит от внешних факторов, а именно, от природно-климатических условий в регионе, особенностей водосборного бассейна, вида и конкретных характеристик водного объекта. Известно, что для некоторых экосистем, например, малых водотоков и лесных ламбин, существенное значение в балансе вещества и энергии имеет аллохтонная часть, поступающая из наземных экосистем (Hildrew, Townsend, 1987; Wetzel, 2001). Отсюда влияние условий среды обитания на организмы и сообщества может быть прямым, так и опосредованным. Все эти обстоятельства, а также

наложение на эти взаимосвязи биотических отношений в экосистеме определяют сложность задач факторной экологии. В целом, проблема комплексной оценки роли зональных, ландшафтно-географических условий, а также особенностей водного объекта и биотопа для формирования состава, количественных характеристик и структурной организации сообществ остается еще слабоисследованной.

Своеобразие северных природно-климатических условий, большое богатство и разнообразие водных объектов позволили, по мнению автора, оценить роль природных условий для основных структурных характеристик сообществ и развить концепцию лимитирующих факторов среды и стабилизирующей роли хищников в сообществах в зависимости от природных условий и антропогенного воздействия. Фактически в 2 раза увеличен список видов зообентоса и нектобентоса в слабоизученном субарктическом регионе, выявлена роль зональных, ландшафтных условий, а также особенностей водосборных бассейнов, водных объектов и биотопов для формирования фауны и структуры бентосных сообществ. Наличие, к сожалению, всех четырех основных типов антропогенного воздействия или процессов (токсификация, ацидификация, эвтрофирование и термофикация) на водные экосистемы, дало возможность выполнить сравнительный анализ последствий названных процессов для сообществ и водных экосистем в целом.

Основные принципы, которыми руководствовался автор в работе (Яковлев, 1999).

1. *Однотипность водных объектов и биотопов.* Корректное сопоставление основных характеристик сообществ возможно только в случае, когда сравниваются однотипные водоемы и биотопы.

2. *Градиентный подход,* который позволяет анализировать состояние сообществ по отношению к естественным факторам, например, географическая высота, глубина водоема, продольная зональность в водотоках, степень трофности и гумификации воды.

3. *Учет единства, взаимосвязи и изменчивости внутренней структуры сообщества и экосистемы.* Применительно к биологическим сообществам чаще всего различают видовую, пространственную, трофическую, размерную, временную и другие структуры (Мазинг, 1973; Алимов, 1982, 1989, 1994, 1995, 2001; Константинов, 1986).

4. *Анализ структурной организации сообществ, основанный на соотношении величин биомассы отдельных элементов сообщества.* Биомасса как более стабильный показатель, чем численность организмов, лучше характеризует свойства сообщества (Одум, 1986).

Монография - результат многолетних исследований, начатых автором еще в студенческие годы, а затем продолженных в рамках научно-исследовательских программ Института проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН, многочисленных федеральных программ и международных проектов. Автор вполне осознает, что она - лишь этап в развитии факторной экологии, надеется, что она окажется полезной для экологов и гидробиологов и станет стимулом для дальнейших исследований в этом направлении.

Искренне благодарю директоров Института проблем промышленной экологии Севера (ИППЭС) Кольского научного центра РАН Г.В.Калабина и

В.А.Маслобоева, руководителей лаборатории водных экосистем Т.И.Моисеенко и Н.А.Кашулина, а также Л.П.Кудрявцеву, Г.С.Платоненкову и С.М.Мишину за химико-физические анализы проб воды и грунта. Директор Лапландского регионального экологического центра К.Kinnunen, сотрудники О.Mähönen, М.-L.Nenonen и М.Salminen помогали в проведении исследований в северной Финляндии. А.Langeland, Т.Nøst и Н.-М.Berger (Норвежский институт исследований природы (NINA)), Р.-Е. iskebeck и Н.Huru (Управления провинции Финнмарк, Университет г. Тромсе), а также сотрудники Экологического центра «Сванховд» оказывали всестороннюю помощь в Норвегии. Автор признателен К.Aagaard, G.Raddum и О.А.Saether, а также многочисленным коллегам из Скандинавских стран, Канады, США и Польши за консультации, литературу, возможность оперативно знакомиться с их публикациями. Выражаю благодарность за ценные советы и замечания на разных этапах моих исследований А.Ф.Алимову, Е.А.Веселову, В.Г.Драбковой, С.П.Китаеву, В.В.Крючкову, Г.С.Лаврентьевой, Л.А.Лесникову, Т.Д.Слепухиной, Я.И.Старобогатову, Н.П.Финогеновой и многим другим коллегам.

Высоко ценю понимание и поддержку детей, помощь моей супруги Н.И.Яковлевой, многие годы делившей со мной все тяготы экспедиционных работ, сбора и обработки материала. Наконец, особо хочется отметить теплоту и бескорыстие всех Северян, благодаря которым никак не могу согласиться с тем, что Север: "Крайний, Холодный, Суровый ...".

СОКРАЩЕНИЯ

σ - стандартное (среднеквадратичное) отклонение

$Al_{\text{лаб}}$ - лабильный алюминий

$Al_{\text{нелаб}}$ - нелабильный алюминий

$Al_{\text{общ}}$ - общий алюминий

B - биомасса

B_M - средняя биомасса "мирного" зообентоса

B_X - средняя биомасса хищных беспозвоночных в сообществе

B_X/B_M - соотношение биомасс хищников и "мирного" зообентоса

d - индекс видового богатства

e - индекс выравненности (эквитабельности)

H - индекс Шеннона (бит/экз.)

M - среднее арифметическое значение

m - стандартная ошибка M

N - численность организмов

n - число проб

P - встречаемость

r_S - ранговый коэффициент корреляции Спирмена

W_{cp} - средняя масса тела особей в сообществе

W_X - средняя масса тела хищных беспозвоночных

W_M - средняя масса тела особей "мирного" зообентоса

W_X/W_M - соотношение средних масс хищников и "мирного" зообентоса

БО - бихроматная окисляемость

ГВ - гумусовые вещества

ГФ - главный фактор

ДО - донные отложения

З - зона подогрева Кольской АЭС

К - водоотводной канал Кольской АЭС

КОВ - крупные частицы ОВ

Мед. - медиана

МЛ- мезолимнические виды

НЛ - неолимнические виды

ОВ - органическое вещество

ПЛ - палеолимнические виды

ПО - перманганатная окисляемость

РОВ - растворенное ОВ

ТМ - тяжелые металлы

ТОВ - тонкие частицы ОВ

Остальные сокращения см. табл.2.2.

Глава 1

ОСОБЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ И ИХ ИЗУЧЕННОСТЬ

1.1. Климат и физико-географическая характеристика

Изученные водные объекты расположены на территории северной части Фенноскандии примерно на 900 км от Ботнического залива Балтийского моря до восточной оконечности Кольского п-ова и 450 км - в широтном направлении (от побережья Баренцева моря). За исключением небольшой части северной Финляндии, территория находится за Полярным кругом, в бассейнах Баренцева, Белого и Балтийского морей.

Северо-восточная часть Балтийского кристаллического щита сложена древними породами архейского и протерозойского возраста. Подстилающая поверхность представлена кристаллическими породами основного и ультраосновного состава, обнажениями кислых коренных пород (гнейсов, гранитов, базальтов). Хибинские и Ловозерские горные массивы сложены щелочными породами группы нефелиновых сиенитов (Атлас..., 1971). По характеру рельефа Кольский п-ов разделяется на восточную - полуостровную и западную - материковую части. Восточная часть полуострова - сравнительно ровное, наклоненное на юг плато, западная - сильно расчленена. Здесь расположены большие горные массивы и тундры с абсолютными высотами более 1 км, главные из них: Хибинский и Ловозерский массивы, Монче- и Чуна-тундры (Ресурсы..., 1970). Горные массивы чередуются с глубокими впадинами, занятыми озерами и обширными болотами.

Южная часть территории Финской Лапландии представляет собой сравнительно ровное плато (таежные леса и болота) с отдельными небольшими горными массивами высотой до 600-700 м. Северная оконечность Финляндии и территория северной и центральной Норвегии заняты горными массивами, высота некоторых из них превышает 1 км.

Четвертичные отложения - валунные пески и супеси распространены повсеместно, за исключением гор. Почвенный слой представлен четырьмя типами (Ресурсы..., 1970): примитивными горно-тундровыми (толщиной до 10 см), подзолистыми (наиболее характерный в регионе тип минеральных почв толщиной от 15 до 50 см от зоны тундры до северо-таежных лесов), болотными и дерновыми.

Климат на территории региона наряду с другими климатообразующими факторами, находится в тесной зависимости от влияния окружающих его Арктических морей и теплого течения Гольфстрим (Яковлев, 1961; Атлас..., 1971). Средняя температура воздуха на Кольском п-ове в январе -9° , июле $+17^{\circ}\text{C}$. Годовой радиационный баланс составляет $20-30$ ккал/см². Лето довольно прохладное (среднемесячная температура июля $+8^{\circ}\text{C}$), зима относительно теплая (средняя температура января-февраля -12.9°C). В зимний период часто наблюдается активная циклоническая деятельность (штормы и метели). Среднегодовая температура воздуха в бассейне оз. Имандра составляет $+0.4^{\circ}\text{C}$, а годовая амплитуда среднемесячных температур - 26.7°C . Зима длится до 6-7 месяцев (обычно с конца октября по апрель). Устойчивый снежный покров

образуется с 30 октября по 3 ноября. К началу снеготаяния высота снежного покрова в среднем достигает 35-55 см. Средняя дата схода снежного покрова обычно приходится на 6-10 мая. Безморозный период длится лишь 80-100 суток. Суммарное выпадение осадков обычно < 700 мм в год. Выделяют следующие сезоны года (Купецкая, 1974): зимний (ноябрь-март), весенний (апрель-июнь), летний (июль-август), осенний (сентябрь-октябрь).

С юга на север северо-таежный лес переходит в лесотундру и мохово-кустарничковую тундру. Значительная часть низменной восточной части Кольского п-ова и лесной зоны северной Финляндии сильно заболочена. Леса состоят из ели, сосны и березы. Вершины гор (горные тундры) лишены растительности или имеют бедный состав мохово-лишайникового покрова.

1.2. Характеристика водных объектов и их классификация

На территории Мурманской обл. насчитывается около 112 тыс. озер, большая часть которых ледникового происхождения (Рихтер, 1934; Ресурсы..., 1970). Оз.Имандра - наиболее крупный зарегулированный водоем в Мурманской обл., его площадь с островами составляет 880.5 км², объем воды - 10.9 км³, максимальная длина - 109 км, ширина - 3.19 км. Впадина озера расположена в пределах меридиональной депрессии, отделяющей Кольский п-ов от материковой части Фенноскандии (Ресурсы..., 1970). Вытекает из озера р. Нива, впадающая в Кандалакшский залив Белого моря. Озеро состоит из трех в значительной степени обособленных плесов: Большой, Йокостровской и Бабинской Имандр, сообщающихся через узкие проливы - салмы. Несколько восточнее расположены еще два других крупных озера: Умбозеро и Ловозеро.

Для региона характерно развитие озерно-речных систем, состоящих из чередующихся малых озер и небольших участков рек. Берега горных озер сложены валунами и размытыми моренами. Лесные озера, представляющие собой небольшие ледниковые впадины, имеют заболоченные берега или окружены мореной. Питание озер и рек в основном связано с атмосферными осадками, 75 % годового стока приходится на весеннее половодье и летне-осенний дождевой паводок. Средний годовой сток составляет от 300 (на юге Кольского п-ова) до 600 мм на севере. Годовая амплитуда колебаний уровня воды в озерах составляет 70-180 см и характеризуется весенним подъемом и постепенным снижением к осени и зиме. Наибольшего уровня озера достигают в конце мая - начале июня. Однако пик половодья крупных озер, питающихся горными реками, отмечается только в конце июня (Ресурсы..., 1970). В крупных озерах наблюдаются преимущественно ветровые течения, стоковые оказывают влияние только на приустьевых участках впадающих рек и в узких проливах.

Условия Крайнего Севера определяют продолжительный ледостав на озерах: от 150 (малые озера) до 230 суток (крупные). Образование устойчивого ледяного покрова на крупных озерах приходится обычно на ноябрь. Температура водных масс, находящаяся в это время в состоянии гомотермии или слабой обратной стратификации, близка к 0°C. Максимальная толщина льда (60-90 см) чаще всего наблюдается в конце марта. Наибольшей плотности вода достигает в среднем в конце мая - начале июня, т.е. почти к моменту начала вскрытия озер. С очищением озер ото льда интенсивность прогрева воды повышается. Переход температуры через 10°C происходит в третьей декаде

июня. Максимальная температура в поверхностном слое (15-25°C) наблюдается во второй половине июля. В это время устанавливается устойчивая прямая температурная стратификация. Температура в придонных слоях не превышает 8-10°C, но в глубоководных и горных озерах она <5-6°C. Со второй половины августа начинается интенсивное охлаждение водных масс. Переход температуры через 10°C в оз.Имандра наблюдается обычно 15-17 сентября, через 4°C - 17-18 октября (Баранов, 1962; Ресурсы..., 1970).

Оз.Имандра отличается изрезанностью береговой линии, сложным донным рельефом; наряду с обширными мелководными участками, имеются ямы, достигающие более 50 м глубины. Котловина Умбозера, более простая по конфигурации, не расчленена на плесы, максимальная глубина - 115 м. Большая часть береговой линии крупных озер представлена скалами, завалами обломков коренных пород - глыб и валунов. Песчаные берега имеют гораздо меньшее распространение. Берега Имандры и Умбозера открытые и сильноприбойные, заросли высших водных растений практически отсутствуют. Обычно каменистые грунты залегают только до глубины 2-5 м. В зоне сублиторали каменистые грунты завалены песком (чаще всего мелким) с примесью гальки и гравия, залегающим до глубины 10-15 м. Содержание органического вещества (ОВ) в песках небольшое - величины потерь при прокаливании не превышают 6-8%. Илы занимают наибольшую площадь дна озер и выстилают практически всю зону профундали. Они имеют разнообразную окраску. Однако преобладают плотные зеленовато-буровато-серые илы, содержащие большое количество ОВ (потери при их прокаливании составляют 20-40%). Нередко обнаруживаются рудные включения (железомарганцевые), а на глубине 10-30 м - глины. Морфологические и другие характеристики малых озер (0.1-15 км²) более изменчивы и существенно зависят от ландшафтных и гидрологических особенностей водосборного бассейна.

В условиях гумидной зоны озера отличаются низкой минерализацией воды и принадлежат преимущественно к ультраолиготрофным (УОТ) и олиготрофным (ОТ) водоемам (табл.1.1). По соотношению главных ионов вода относится к гидрокарбонатно-натриевому типу. Газовый режим благоприятен во все сезоны года. Зимнее уменьшение концентрации кислорода (до 60% насыщения) в придонных слоях воды обнаружено в оз. Имандра (Моисеенко, Яковлев, 1990; Моисеенко и др., 1996а, 1997 а). Содержание растворенного органического вещества (РОВ) в горных и тундровых водоемах низкое (<5 мг/л), в тайге с развитым почвенно-растительным покровом (>10 мг/л) (Атлас..., 1971; Моисеенко, Яковлев, 1990; Моисеенко, 1991; Моисеенко и др., 1996 а). Большая его часть образуется за счет фотосинтеза водорослей и высших водных растений, а в малых озерах и водотоках возрастает значение аллохтонного ОВ (Драбкова, Сорокин, 1979).

По сравнению с крупными озерами гидрохимический режим в малых озерах, ламбинах и особенно в ручьях более изменчив, зависит от типа водного питания. Содержание главных ионов, биогенных элементов в воде малых озер выше по сравнению с крупными водоемами. В лесных слабопроточных озерах насыщение воды кислородом в конце зимы, видимо, может достичь критических для биоты значений. Природные величины прозрачности воды в крупных озерах составляют 6-12 м, в лесных озерах прозрачность <2-8 м.

Классификация озер чаще всего основывается на географических, ландшафтных, морфологических, морфометрических, термических,

гидрохимических, трофических, биолого-продукционных критериях (Герд, 1949; Жадин, Герд, 1961; Баранов, 1962; Салазкин, 1976; Драбкова, Сорокин, 1979; Китаев, 1984; Пидгайко, 1984; Слепухина, 1986, 1990; Теоретические..., 1993). Не останавливаясь на анализе этих подходов (представляет собой самостоятельную крупную научную проблему), предлагается классификация применительно к задачам настоящих исследований (рис.1.1).

Таблица 1.1

Основные гидрохимические показатели (пределы колебаний, $M \pm \sigma$), отражающие природное состояние оз.Имандра и малых озер северной Фенноскандии

Показатель*	Оз.Имандра	Малые озера		
		Кольский п-ов	Финская Лапландия	Северная Норвегия
pH	6.4-7.2	6.6±0.6	6.9±0.5	6.6±0.1
Ca ²⁺ , мг/л	1.6-4.0	2.5±1.7	2.6±3.4	2.1±0.1
Mg ²⁺ , мг/л	0.5-1.3	0.9±0.6	0.8±0.9	1.0±0.1
SO ₄ ²⁻ , мг/л	1.0-3.0	3.2±2.3	2.0±1.4	5.8±0.4
Cl ⁻ , мг/л	1.4-1.8	2.4±1.8	0.8±0.6	4.7±0.9
ПО, мг О/л	3.0-5.0	7.9±6.9	-	4.8±2.9
ЦВ, мг Pt/л	-	77.9±87.5	25.2±27.5	10.3±3.3
N _{общ} , мкг N/л	-	342±208	254±165	-
P _{общ} , мкг/л	0-8	10.3±10.7	8.5±9.0	-

*Использованы гидрохимические материалы из публикаций (Ресурсы..., 1970; Моисеенко, Яковлев, 1990; Langeland et al., 1993; Моисеенко и др., 1994, 1996а; Моисеенко, 1992), а также данные ИППЭС Кольского научного центра РАН (Апатиты), Лапландского регионального экологического центра (Рованиemi) и Норвежского института исследований природы (Трондхейм); здесь и далее в настоящей главе рассматриваются незагрязненные водоемы и с pH воды >6.5.

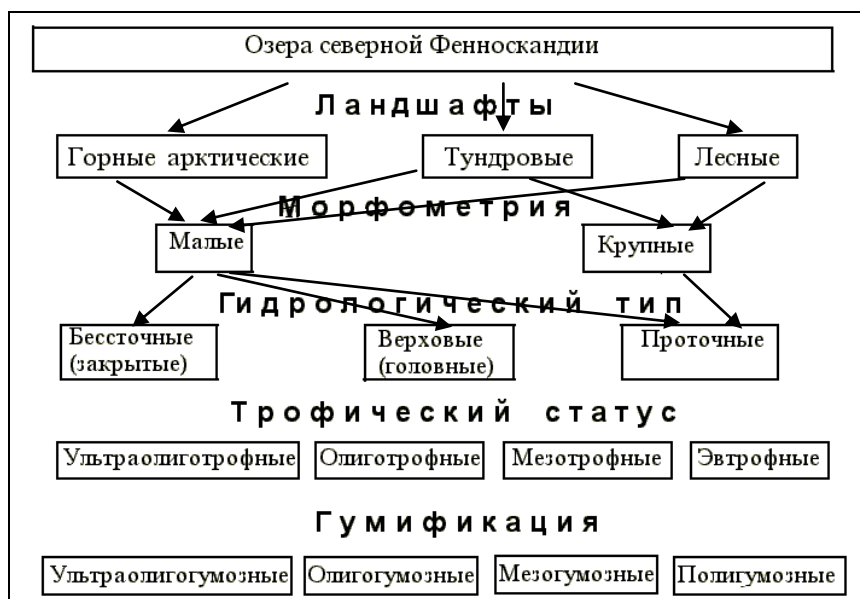


Рис.1.1. Блок-схема изучения роли природных условий

1.3. Ландшафтные условия

Из-за северного положения региона распределение наземной растительности характеризуется быстрой их сменой с высотой: ниже 300-600 м заняты елово-сосновые-березовыми лесами и березовым криволесьем, 500-600 м - березовыми ерниками, 500-700 м - горными тундрами, выше 800-1000 м - каменистыми арктическими пустынями.

На примере озер Финской Лапландии видно, что особых различий в их размерных характеристиках в трех основных ландшафтах нет (табл.1.2). Однако площадь и длина береговой линии озер характеризуются обратной корреляционной связью с высотой над уровнем моря ($p < 0.05$). В горных озерах (высота > 0.5 км над ур.м.) литораль представлена чаще всего крупными валунами (реже гравием), покрытыми слабым обрастанием мха (МОХ). Скудные заросли водных макрофитов (МАК), преимущественно представленные однодольными растениями, можно обнаружить лишь на защищенных от ветра участках озер, расположенных в нижних ярусах (0.3-0.5 км над ур.м.). Концентрация почти всех химических элементов и соединений, а также цветность воды (ЦВ) характеризуются обратной зависимостью от высоты над уровнем моря.

Таблица 1.2

Природные особенности ($M \pm \sigma$) малых озер, расположенных в трех ландшафтных зонах Финской Лапландии (1993-1994 гг.)

Показатель	Горы ($n = 9$)	Тундра ($n = 34$)	Лесная зона ($n = 97$)
Высота над ур.м., м	570 \pm 262	199 \pm 55	213 \pm 75
Площадь, км ²	0.2 \pm 0.21	0.3 \pm 0.27	0.3 \pm 0.34
Длина береговой линии, км	2.4 \pm 1.5	3.9 \pm 2.7	2.7 \pm 1.7
pH	6.9 \pm 0.4	7.0 \pm 0.3	7.1 \pm 0.4
Цветность, мг Pt/л	10.6 \pm 8.6	13.6 \pm 7.0	27.0 \pm 25.6
РОВ, мг/л	2.6 \pm 1.2	3.0 \pm 1.4	5.7 \pm 8.8
Окисляемость перманганатная, мг O/л	2.8 \pm 1.2	3.4 \pm 1.8	5.1 \pm 2.6
Fe, мкг/л	27.6 \pm 11.7	58.8 \pm 14.9	188.1 \pm 314.3
N _{общ} , мкг/л	220 \pm 96	200 \pm 97	258 \pm 187
P _{общ} , мкг/л	4.5 \pm 1.7	4.7 \pm 2.0	10.3 \pm 10.8

1.4. Генезис и гидрологические особенности малых озер

Озера по гидрологической классификации делят на следующие типы: бессточные или закрытые (поступающий ручей отсутствует или имеется, вытекающий ручей отсутствует), верховые или головные (поступающий ручей отсутствует, вытекающий ручей имеется), проточные (поступающий и вытекающий ручьи имеются (табл.1.3).

На территории Финской Лапландии количественно преобладают проточные озера, доля которых, в соответствии с географическими картами, составляет 68%, верховых - 24% и бессточных - 7%. Однако соотношение их изменчиво в зависимости от погодных условий. Например, из-за чрезвычайно

сухого лета в 1993-1994 гг. уровень воды в озерах упал на 1 м и более. Многие верховые и проточные озера изолировались друг от друга и стали временно бессточными. Из 92 обследованных исходно проточных озер только 63 сохранили свою проточность.

Таблица 1.3

Природные характеристики ($M \pm \sigma$) 135 малых озер Финской Лапландии ($pH > 6.5$) различных гидрологических типов, выделенных по географическим картам (1) и по состоянию на период обследования (2) в 1993-1994 гг.

Показатель	Бессточные		Верховые		Проточные	
	1 (n=10)	2 (n=24)	1 (n=33)	2 (n=48)	1 (n=92)	2 (n=63)
V, м	194±64	230±102	245±124	240±110	222±85	212±79
S, км ²	0.20±0.20	0.17±0.19	0.19±0.19	0.23±0.31	0.31±0.35	0.35±0.36
ДБ, км	2.6±1.3	2.2±1.3	2.3±1.6	2.4±1.6	3.2±2.2	3.6±2.4
pH	6.8±0.2	6.9±0.4	7.0±0.4	7.0±0.3	7.1±0.4	7.2±0.4
ЦВ, мг Pt/л	9.0±5.8	13.3±11.8	18.3±23.6	24.6±26.9	25.6±23.0	24.6±21.9
ПО, мг O/л	2.9±1.9	4.2±2.7	4.5±2.8	4.7±2.6	4.7±2.4	4.4±2.4
N _{общ} , мкг/л	212±112	270±158	225±111	258±225	251±189	219±110
P _{общ} , мкг/л	4.9±3.1	6.7±6.6	7.3±5.4	9.6±13.0	9.6±11.0	8.7±7.1
Fe, мкг/л	16.7±10.3	44.5±64.0	133±392	179±364	163±233	157±237

Бессточные озера характеризуются низкими значениями цветности, перманганатной окисляемости и pH, а также минимальными концентрациями биогенных элементов и Fe. Эти факты можно объяснить тем, что в питании озер этой группы роль стока с территории водосборного бассейна минимальна. В проточные озера (имеют большие размеры и развитую систему придаточных водотоков) поступают водные массы, обогащенные ОВ из лесных и болотистых территорий. В отличие от бессточных озер, в них заросли макрофитов богаче, дно чаще заилено. В бессточных озерах типичными являются каменистые грунты, обросшие мхом.

1.5. Трофический статус озер

Уровень трофности водоема определяется, главным образом, интенсивностью поступления и содержанием биогенных элементов в воде, количеством фитопланктона, хлорофилла и его продуктивностью, а также другими показателями (Vollenweider, 1975; Россоломо, 1977; Антропогенное..., 1982; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990). Распределение озер по трофическим группировкам соответствует данным о преобладании на территории северной Фенноскандии типичных олиготрофных озер (Озера..., 1974; Салазкин, 1976; Драбкова, Сорокин, 1979). Примерно 68% обследованных озер относится к ультраолиготрофным (УОТ) и олиготрофным (ОТ), лишь 5% - эвтрофным (ЭвТ) (табл.1.4).

По значениям перманганатной окисляемости (ПО) озера распределяются по всем, выделенным С.П.Китаевым (1984), четырем классам: озера с очень низкой (<3.75 мг/л) до очень высокой - >30 мг/л. Однако преобладают озера с относительно низкими значениями ПО и бихроматной окисляемости (БО).

С повышением степени трофности закономерно увеличивается концентрация биогенных и легкоокисляемых органических веществ. Значения ПО возрастают от ультраолиготрофных к эвтрофным озерам примерно в 1.9 раза (РОВ - в 10.5 раза), а значения БО практически неизменны. В ультраолиготрофных озерах доля легкоокисляемых фракций очень незначительна, отношение ПО/БО составляет лишь 17%, что косвенно свидетельствует о низких темпах продуцировании ОБ в ультраолиготрофных водоемах. При повышении уровня трофии доля стойких к биохимическому разложению органических соединений возрастает гораздо менее интенсивно по сравнению с легкоокисляемым ОБ (коэффициент ПО/БО в эвтрофных озерах достигает 35%). Однако возрастание отношения ЦВ/ПО от 2.6 - в ультраолиготрофных до 6.6 - в эвтрофных озерах косвенно отражает повышение содержания в последнем типе озер, стойких к биохимическому окислению аллохтонных и автохтонных органических соединений. Следующая особенность северных озер - сравнительно высокое содержание растворенного O_2 в эвтрофных водоемах, что свидетельствует о сравнительно низком темпе окисления ОБ.

Таблица 1.4

Гидрохимические характеристики ($M \pm \sigma$) малых озер северной Фенноскандии в зависимости от их трофического статуса*

Показатели	УОГ (1.0-4.0)	ОГ (4.6-10.0)	МГ (11-31)	ЭвТ (35-81)
$P_{\text{общ}}$, мкг/л*	3.1±0.7	6.6±0.2	17.6±6.1	53.7±19.8
$N_{\text{общ}}$, мкг/л	159±50	236±71	318±158	993±252
O_2 , %	-	-	98.8±7.1	105±104
РОВ, мг/л	2.7±2.4	4.2±1.7	7.5±7.3	28.3±31.2
ПО, мг О/л	3.9±2.6	4.8±0.2	6.2±5.4	7.6±2.1
БО, мг О/л	20.4±13.3	12.1±3.7	19.9±8.3	21.5±7.2
ЦВ, мг/Пт/л	10.2±7.2	22.0±13.9	41.6±37.2	50.0±21.6

*Группы выделены по концентрации $P_{\text{общ}}$ (в скобках).

1.6. Гумификация

По степени гумификации выделяют ультраолигогумозные (УОГ - ЦВ<15-17, ПО<5-6 мг/л), олигогумозные (ОГ - <30-25, <9-10), мезогумозные (МГ - <75-80, <13-14), полигумозные (ПГ - >90, <14) озера (Баранов, 1962; Салазкин, 1976) (табл.1.5).

Преобладающая часть обследованных малых озер по степени гумификации относится к ультраолигогумозной группе (45%). Олигогумозных озер меньше, а доля полигумозных озер крайне низка. Рост степени гумификации сопровождается возрастанием значений ПО и БО, а также концентрации РОВ, биогенных элементов и незначительным снижением значений рН воды (здесь рассматриваются незакисленные озера с рН>6.5). Содержание РОВ увеличивается от ультраолигогумозных озер к полигумозным в среднем в 2.2 раза, ПО - 3.6 раза, а величины БО - лишь в 2.8 раза. Максимальные значения коэффициента ПО/БО наблюдаются в мезогумозных

(50%) и полигумозных озерах (31%), тогда как в ультраолигогумозных они составляют лишь 24%. Однако об увеличении концентрации аллохтонного ОВ гумусовой природы в полигумозных озерах свидетельствуют высокие отношения ЦВ/ПО - 10.3 (в ультраолиготрофных озерах - 2.4). Гумусовые вещества, Fe, Al, содержащиеся в большом количестве в полигумозных озерах, снижают концентрации и доступность биогенных элементов для фитопланктона путем образования прочных соединений (Баранов, 1962; Салазкин, 1976).

Таблица 1.5

Гидрохимические показатели ($M \pm \sigma$) малых озер северной Фенноскандии в зависимости от степени гумификации их вод*

Показатель	УОГ (2-10)	ОГ (15-30)	МГ (35-80)	ПГ (100-140)
Цв, мг Pt/л	6.9±2.8	19.8±4.3	46.1±13.2	108±96
ПО, мг О/л	2.9±1.9	4.9±1.7	7.3±1.3	10.5±2.7
БО, мг О/л	11.9±12.3	16.7±8.7	14.7±8.7	33.8±17.2
РОВ, мг/л	3.5±7.1	5.8±9.9	5.8±1.5	7.7±2.2
Fe, мкг/л	39.8±44.6	59.7±40.1	356±253	1084±629
Р _{общ} , мкг/л	6.0±5.2	7.3±7.1	14.7±14.9	20.1±8.1
pH	7.2±0.5	7.1±0.3	6.9±0.3	6.9±0.2

*Группы выделены по цветности воды (в скобках).

Озера ультраолиготрофного и ультраолигогумозного типов характерны для горных районов. Тундровые озера обычно олиготрофные, реже - ультраолиготрофные. Однако в отличие от горных водоемов, в них содержание гумусовых веществ выше. В лесной зоне озера принадлежат чаще всего к мезотрофному и олигомезогумозному типам. Мелководные (поэтому хорошо прогреваемые), заросшие водными макрофитами, озера являются эвтрофными и мезотрофными.

1.7. Природные особенности водотоков

Территория северной Фенноскандии характеризуется довольно густой сетью водотоков. Большинство их берет начало из озер и болот. В Мурманской обл. количество рек (длиной более 100 км) всего 15 (Паной, Варзуга, Умба, Пасвик, Печенга и др.; Атлас..., 1971). В зависимости от рельефа и других географических особенностей реки подразделяют на три группы: горные, полуравнинные и озерные (Ресурсы..., 1970). Горные реки - малые бурные потоки в узких скалистых долинах изобилуют порогами и водопадами.

По термическим условиям водотоки региона - холодноводные, умеренно холодноводные, реже - умеренно тепловодные. Относительно теплые воды несут реки с юга на север (например, р.Пасвик). Горные ручьи и малые реки чаще всего имеют креналь и ритраль, а потамаль (нижнее течение) может и отсутствовать. Последняя зона хорошо представлена в равнинных реках (Крылов, 2003; Экологические ..., 2003).

Дно рек и ручьев преимущественно каменистое, часто покрыто плотным обрастанием мха *Fontinalis* и водорослей. Равнинные реки более спокойны, в значительной степени зарегулированы озерами. Водный режим рек находится в тесной зависимости от преобладающего снегового питания и характеризуется высоким весенним половодьем (конец апреля - середина мая), низкой зимней и летней меженью и незначительными кратковременными подъемами после дождей (Ресурсы..., 1970). Химический режим рек также зависит от характера их питания; от горных рек к равнинным возрастет минерализация воды, содержание биогенных веществ и гумуса. Природные условия среды в лотических системах более изменчивы по сравнению с лентическими. Протекая через озера и болотистые территории, реки обогащаются гумусовыми веществами. В низинных реках возрастает роль высшей водной растительности.

Важные факторы для обитателей водотоков, наряду с зональными (климатическими) условиями - скорость течения воды и характер грунта (Жадин, 1940). Условия среды и фауна в реках обычно распределяются неравномерно по ее длине, т.е. характеризуются продольной зональностью (Illies, 1961; Illies, Botosaneanu, 1963; Леванидов, 1969, 1976, 1981; Hynes, 1970; Cummins, 1974, 1975; Wright et al., 1984; Леванидова и др., 1989а,б; Богатов, 1996). Например, верхние участки северных рек отличаются каменистым грунтом, высокой скоростью, низкой температурой, обогащенной O_2 и, напротив, обедненной биогенными веществами водой. Основные продуценты автохтонного ОБ там - перифитон, а фито- и зоопланктон практически не представлены. Существенна роль аллохтонного ОБ. В лесных низинных водотоках течение замедленное. Дно обычно представлено илистым или торфянистым грунтом, а в местах выхода коренных пород (на перекатах и порожистых участках) течение резко ускоряется. В балансе ОБ возрастает роль как высших водных растений и частично фитопланктона, так и аллохтонного ОБ (Wetzel, 2001).

Основу зоопланктона в водотоках составляют коловратки и ветвистоусые рачки. Видовое разнообразие и количественное развитие планктона регулируются скоростью течения и наличием озеровидных расширений. Порожистые горные реки характеризуются низким разнообразием и плотностью зоопланктона. В крупных плесах равнинных, и особенно входящих в озерно-речную систему рек, он наиболее богат в результате выноса организмов из озер (Круглова, 1983; 1991). В зообентосе горных рек и ручьев по значимости выделяется литореофильный комплекс организмов, характеризующийся значительным качественным разнообразием эпифауны. В лесных реках возрастает роль пелофильной и фитофильной фауны.

1.8. Гидробиологическая изученность и основные черты биологических сообществ

В истории гидробиологических и лимнологических исследований водоемов Кольского Севера можно выделить четыре основных этапа работ: 1) начало XIX в. - 1920-е годы XX в.; 2) 1924-1941 гг.; 3) конец 1940-х - 1970-х гг.; 4) 1978 г. - настоящее время (Яковлев, 1991).

По всей вероятности, первые сведения о животном и растительном мире водоемов региона содержатся в работе Валенберга (Walenberg, 1812: по

Воронихин, 1935), изданной в Берлине. В ней приводятся некоторые данные о флоре и фауне водоемов Русской Лапландии. В последующих работах (Nylander, Saelan, 1859; Norschedt, 1875; Boldt, 1887; Lilljeborg, 1901: по Рылов, 1916; Озера..., 1974) дается описание отдельных групп водорослей и зоопланктона. Первой работой, касающейся непосредственно оз.Имандра, является статья Рихарда (Richard, 1889: по Яковлев, 1991), опубликованная в Париже. Материалом для работ послужили пробы планктона, собранные в 1885 г. французским исследователем Рабо (Rabot). Следующая работа, посвященная диатомовым водорослям оз.Имандра, а также другим водным объектам Лапландии, принадлежит Клеве (Cleve, 1898: по Яковлев, 1991). Через несколько лет появились две работы Хирна (Hirn, 1895a, 1895: по Яковлев, 1991), где содержатся данные обработки проб водорослей, собранных Кильманом (Kihlman) в 1889-1892 гг. Используя коллекцию водорослей Кильмана из озер Русской Лапландии, Левандер (Levander, 1905: по Яковлев, 1991) составил сводку состава пресноводных водорослей региона. Скорее всего, первыми российскими исследователями флоры и фауны Кольского Севера являются В.Арнольди и М.Алексеев (1915). Они провели исследование фитопланктона рек и озер по маршруту пос. Кола - г.Кандалакша.

Второй этап в развитии лимнологических исследований связан с целенаправленно организованными экспедициями центральных научных учреждений страны. В.М.Рылов (1916, 1917) - известный русский и советский гидробиолог, дал подробное описание фауны веслоногих и ветвистоусых ракообразных. Исследования Я.В.Ролла (1923) были посвящены описанию десмидиевых водорослей Лапландии и Олонецкой губернии. Большой вклад в изучение водоемов региона внесло первое на Кольском Севере научное биологическое учреждение - Мурманская биологическая станция. Экспедиция, получившая название "Имандровская", работала на озере в 1924-1927 гг. Результаты комплексных исследований дали возможность впервые описать морфологию, характер дна водоема, температурный и гидрологический режим, гидробиологию и ихтиологию озера в "Работах Мурманской биологической станции", а также в ряде других публикаций (Цинзерлинг, 1929; Крогиус, 1931; Рихтер, 1934).

В конце 1920-х годов развернулись комплексные лимнологические работы по описанию природных особенностей, видового состава гидробионтов, а также биопродукционных и рыбохозяйственных возможностей водоемов. На оз. Имандра и Умбозере в 1930 г. начали работу экспедиции Колонизационного отдела Мурманской железной дороги и Ленинградского ихтиологического института (Крогиус, 1931). Исследования флоры водоемов проводили Кольский альгологический отряд Главного ботанического сада АН СССР (Воронихин, 1935; Косинская, 1935) и экспедиция Геоморфологического института (Порецкий и др., 1934). Мончегорская экспедиция Ленинградского областного гидрометеорологического управления провела комплексное изучение озер Монче- и Волчьей тундр (Зинова, Нагель, 1935). В 1939-1940 гг. работы на озере продолжались Кольской базой АН СССР. По их результатам в 1940 г. был подготовлен сборник статей "Материалы к изучению вод Кольского полуострова" (Крохин, Семенович, 1940).

Третий этап исследований можно определить как стационарно-экспедиционный, связанный с постановкой задач по всесторонней

характеристике основных типов биоценозов. Изучали роль ландшафтных условий для экосистемы малых озер, особенности распределения гидробионтов, биопродукционные аспекты. Большое значение придавалось оценке кормового значения беспозвоночных организмов для рыб, вопросам развития рыбного хозяйства на водоемах. Исследования велись преимущественно научными учреждениями, находящимися в пределах Мурманской обл. (Полярным научно-исследовательским институтом морского рыбного хозяйства и океанографии и Кольским филиалом АН СССР). Были организованы гидрологические, морфологические и гидробиологические исследования оз.Имандра и Умбозеро (Баранов, 1962). Большой вклад в изучение водоемов Кольского Севера внесли Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (Рыбы..., 1966), Институт озероведения (Озера..., 1974; Большие..., 1976; Драбкова, Сорокин, 1979; Драбкова, 1981), Зоологический институт (Биологическая..., 1975) и Карельский филиал АН СССР (Герд, 1949; Тимм, Попченко, 1978; Круглова, 1983, 1991; Попченко, 1988 и др.).

Четвертый этап связан с организацией в Кольском филиале АН СССР лаборатории охраны природы (1978 г.), которая стала основой созданного Института проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН (1989 г.). Исследования были основаны на санитарно-гидробиологических и эколого-токсикологических подходах. При участии зарубежных учреждений в начале 1990-х годов начались работы по выяснению механизмов влияния антропогенных факторов на водные экосистемы, установлению критериев и допустимых уровней антропогенного воздействия (Моисеенко, Яковлев, 1990, 1996; Кашулин, Лукин, 1992; Лукин, 1992, 2001; Моисеенко, 1992; Даувальтер, 1994, 1999; Яковлев, 1996, 1999; Моисеенко и др., 1994, 1996а,б, 1997а,б; Кашулин, 1995, 2004; Вандыш, 1998; Кашулин и др., 1999; Шарова, 1999; Калабин, 2000; Шаров, 2000; Ильяшук, 2001; Королева, 2001; Антропогенные ..., 2002 и др.).

Анализ упомянутых в кратком обзоре работ позволяет заключить, что структура и функционирование северных сообществ имеют ряд региональных особенностей, обусловленных главным образом дефицитом тепла (Чернов, 1985). Эта особенность, а также низкая минерализация воды и многие другие факторы определяют относительно низкое разнообразие биоты. В северных сообществах представлены либо эвритопные виды, обладающие широкой адаптивной реакцией, либо эволюционно продвинутые виды, отличающиеся узкой специализацией к условиям среды (Чернов, 1978). Усложнение структуры популяций и сообществ может быть достигнуто за счет разнообразия внутривидовых форм. Типичные примеры этого явления можно, например, обнаружить у сиговых и лососевых рыб, внутривидовые формы которых эквивалентны самостоятельным видам (Решетников, 1980, 1995).

Адаптивная стратегия организмов в водоемах Крайнего Севера направлена на достижение высоких биомасс отдельными видами при сравнительно низких величинах их продукции. Например, для сообществ пелагиали и профундали крупных олиготрофных озер характерно доминирование в сообществах ограниченного количества видов. По значительному удельному весу в количественных показателях сообществ выделяются нескольких видов диатомовых водорослей, коловраток или

ветвистоусых рачков, личинок хирономид, бокоплав *Monoporeia affinis* (Яковлев, 1999).

Типичные представители фауны Арктики (в меньшей степени Субарктики) чаще всего являются стенобионтами и имеют низкий потенциал к адаптивной реакции на изменяющиеся условия среды (Флора..., 1978; Чернов, 1978; Решетников, 1980; Яковлев, 2004а). Просто организованная трофическая структура сообществ, короткие пищевые цепи, доминирование единичных видов обуславливают относительно быстрое распространение токсикантов по трофическим цепям в северных экосистемах (Чернов, 1985). Поэтому даже незначительная антропогенная нагрузка может резко сократить видовое разнообразие арктического комплекса фауны и вызвать замену их более южными эврибионтными видами, активно проникающими на Север (Яковлев, 2003а, 2004а).

Глава 2

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Объекты исследования

Объектом исследований служил зообентос, нектобентос и частично нейстон крупных и малых озер, а также водотоков, расположенных на территории северной Фенноскандии (рис.2.1).



Рис.2.1. Схема расположения точек отбора гидробиологических проб на территории северной Фенноскандии (черными точками показаны места отбора проб для изучения содержания ТМ в бентосных организмах)

С 1979 по 1996 гг. собрано и обработано более 2000 проб зообентоса и нектобентоса из более 420 водных объектов. Дополнительно изучали гидрологические, гидрохимические и другие абиотические условия водных объектов (табл.2.1).

Пробы из глубоких участков водоемов и водотоков собирали с помощью дночерпателя Экмана-Берджа с площадью захвата грунта 250 см^2 (с 1990 г. 213 см^2). При отборе пробы из водотоков, где течение воды достаточно сильное, использовали утяжеленный дночерпатель Петерсена (250 см^2). На каждой станции обычно отбирали от 2 до 6 проб, которые промывали через сито размером ячеек $0.27\text{-}0.35 \text{ мм}$. От 1 до 3 проб брали с каждой станции в соответствии с общепринятыми методами (Frost et al., 1972; Методические..., 1989; SFS 5077, 1989). Количественные сборы из мелководных участков ($<1 \text{ м}$) производили с помощью дночерпателей (из мягких грунтов), сачка-скребка, снабженного рамой $30 \times 30 \text{ см}$ (сачок Сарбера) или организмы собирали с определенной площади (с каменистых грунтов) различными способами.

С помощью ручного сачка (сеть с размером ячеи 0.5 мм, размеры прямоугольной рамки 260x360 мм, длина мешка 680 мм, длина ручки сачка 1.5 м) собирали организмы на площади примерно 0.3 м x 4.0 м, с глубины от 0.1 до 1.5 м). Значительное внимание уделяли сбору организмов из различных участков биотопа (с учетом типа грунта и растительности).

Таблица 2.1

Объем гидробиологических и других исследований в 1978-1996 гг.

(n - количество обследованных озер)

Водный объект, регион	Глубоководные зоны	Мелководные зоны	Годы
Крупные озера и водохранилища			
Оз.Имандра	477	71	1979-1996
Оз.Умбозеро	11	5	1982, 1984
Оз.Ловозеро	32	9	1984
Оз.Куэtságьрви	112	15	1989-1992
Система р.Пасвик (n = 5)	37	9	1990-1996
Малые озера, водотоки			
Мурманская область (n = 142)	94	226	1982-1996
Северная Финляндия (n = 217)	56	552	1993-1994
Северная Норвегия (n = 48)	48	238	1990-1996
Всего (n = 425)	867	1201	

Пробы из малых озер ($S < 1.5 \text{ км}^2$) отбирали по возможности из пяти различных участков (биотопов): 1) глубокой части (Ст.1); 2) литорали (Ст.2); 3) места истока ручья из озера (Ст.); 4) ручья ниже озера на 100-250 м по течению (Ст.4); 5) впадающего в озеро ручья выше 50-100 м от озера (Ст.4; рис.2.2).

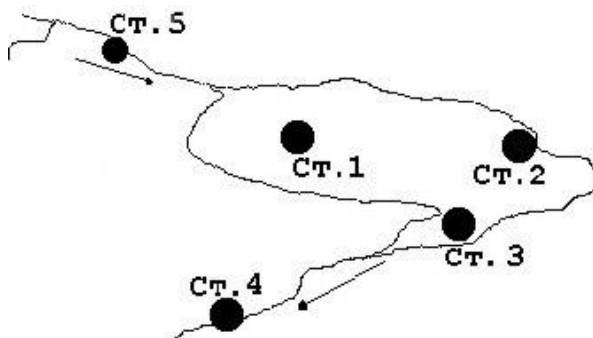


Рис.2.2. Схема расположения точек отбора проб в малых озерах и их придаточных водотоках

На литорали озер движениями ноги воду взмучивали, небольшие камни переворачивали, затем взмахами сачка отлавливали донные организмы. В ручьях отверстие сачка устанавливали против течения воды, отлавливали организмы, поднятые со дна энергичными движениями ноги выше по течению. Дополнительно осуществляли сбор имаго насекомых вблизи водоемов. Для

фиксирования проб использовали 4%-й формалин (с 1990 г. - 70-80%-й спирт). Камеральную обработку выполняли в соответствии с общепринятыми в гидрологии методами. Автор подтвердил свои способности в таксономическом анализе беспозвоночных организмов в ходе международной проверки (Intercalibration ..., 1996).

2.2. Рассматриваемые абиотические факторы и статистическая обработка данных

На примере водоемов или их акваторий, не подвергающихся непосредственному антропогенному воздействию (рН воды >6.5), оценивали роль разнообразных природных факторов в системе: водосбор озера - озеро - местообитание (ландшафтно-географические, гидрологические особенности водосборного бассейна озер, гидрологический тип и морфометрия озера и водотока, условия в конкретном биотопе). Методы лимнологических исследований подробно изложены в работах (Kullberg, 1992; Malmqvist, Mäki, 1994; Wetzel, Likens, 2000; Wetzel, 2001). Набор включенных в анализ показателей среды приведен в табл.2.2.

Таблица 2.2

Основные абиотические показатели, включенные в статистическую обработку

Переменная	Обозначение	Число категорий, единицы измерения	Примечание, обозначение
1	2	3	4
Высота озера над уровнем моря	В	м	По географической карте М 1:50 000
Число озер выше этого озера (в цепи озер в водосборе)	ОП	0, 1, 2, ..., N	То же
Тип озера по карте	T1	3	Б1 - бессточное озеро (поступающий и вытекающий ручьи отсутствуют или поступающий ручей имеется; В1 - поступающий ручей отсутствует, вытекающий ручей имеется; П1 - поступающий и вытекающий ручьи имеются
Тип озера во время отбора проб	T2	3	Б2, В2, П2 (см. выше)
Площадь озера	S	км ²	По географической карте 1 : 50 000
Длина береговой линии	ДБЛ	км	То же

1	2	3	4
Доминирующий тип субстрата*	ДС	6	1 - торфянистый ил, 2 - ил или глина, 3 - песок, 4 - гравий, 5 - галька, 6 - глыбы, коренные породы
Площадь покрытия дна макрофитами на месте отбора пробы*	МАК	5, %	1 - <10, 2 - <25, 3 - <50, 4 - <75, 5 - >75
Площадь покрытия дна мхами на месте отбора пробы*	МОХ	5, %	То же
Скорость течения воды на месте отбора пробы*	СТ	5, см/с	1 - течения нет (<5), 2 - очень слабое (<10), 3 - слабое (<20), 4 - среднее (<50), 5 - сильное (> 50)
Средняя ширина водотока*	ШВ	5, м	1 - <0.5, 2 - <1.0, 3 - <2.0, 4 - <4.0, 5 - >4.0
Средняя глубина воды на месте отбора пробы*	Гл	4, м	1 - <0.3, 2 - <0.5, 3 - <1.0, 4 - >1.0
Электропроводимость воды	Эп	мС/м	
Щелочность	Щел	ммоль/л	
рН	рН		
Общий органический углерод	ООУ	мг/л	
Окисляемость перманганатная	Ок	мг О/л	
Цветность воды	ЦВ	мг Pt/л	
Fe	Fe	мкг/л	
Al	Al	мкг/л	
Ca	Ca	мг/л	
Mg	Mg	мг/л	
SO ₄	SO ₄	мг/л	
Азот общий	N _{общ}	мкг/л	
Фосфор общий	P _{общ}	мкг/л	

*Данные получены во время отбора пробы путем визуального наблюдения

Действие отдельного абиотического фактора на биологическое сообщество носит как прямой, так и опосредованный характер. Отдельный фактор влияет на живой организм чаще всего косвенно и во взаимодействии с другими факторами. Например, длина береговой линии озера не может влиять непосредственно на организм. Но этот параметр существенен для взаимодействующих факторов, оказывающих влияние на него. Воздействие факторов среды на отдельные показатели гидробионтов в экосистеме носит характер лимитирования (Иванова, 1987). В силу большого разнообразия

природных условий и структурно-функциональной организации водных экосистем, сложных взаимоотношений между ними, использование в статистической обработке лишь средних арифметических величин и выявление только линейных корреляций ограничивает получение полной оценки связей между абиотическими факторами и биотическими характеристиками сообществ. Эти показатели и критерии могут рассматриваться лишь как предварительные результаты при изучении влияния факторов в экосистеме, где детерминированность структур и функций носит стохастический характер (Федоров, Гильманов, 1980; Джефферс, 1981; Одум, 1986 и др.).

Статистические методы широко используются при изучении структуры пресноводных сообществ (Зимбалевская, 1981; Китаев, 1984; Крючкова, 1987; Алимов, 1989, 1994, 1995, 2001; Андроникова, 1988-1990; Хазов, 2000; Шитиков и др., 2003 и др.). В пространственно-временном аспекте каждый фактор можно анализировать в виде градиента, что позволяет использовать традиционные статистические приемы для изучения зависимостей структуры от факторов среды (Бурковский и др., 1995).

Все большее распространение получают в экологических исследованиях методы многомерной статистики, предоставляющие возможность выделить наиболее существенные взаимосвязи между изменчивыми во времени и пространстве переменными, объединить их по направленности и интенсивности в главные факторы, как, например, в факторном анализе.

В связи со значительными отклонениями биологических данных от нормального распределения, в статистической обработке применяли в основном непараметрические методы (Вилкоксон-тест, ранговую корреляцию Спирмена). Наряду со средней величиной в ряде случаев приводятся медианы. Для оценки вариабельности признака использовали стандартное отклонение (σ), достоверности среднеарифметической (M) - ошибку средней (m) и доверительный уровень (p). Регрессионный и факторный анализы выполняли в логарифмированные значения переменных ($\ln(v+1)$) с использованием программ Microsoft Excel и Statistica.

Глава 3

АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ

Сосредоточение на территории Мурманская обл. богатых месторождений руд определило развитие крупных горнодобывающих, перерабатывающих, химических и энергетических предприятий которые, начиная с середины XX века оказывают мощную техногенную нагрузку на водные экосистемы (Ежегодники..., 1960-1992; Большие..., 1976; Чижиков, 1980; Моисеенко, Яковлев, 1990, 1996а,б; Моисеенко, 1991, 1992, Моисеенко и др., 1994, 1996а,б, 1997а; Экология..., 1994; Калабин, 2000; Антропогенные..., 2002).

3.1. Классификация антропогенных воздействий и их экологические последствия

Водные экосистемы северной Фенноскандии и, особенно Кольского п-ова, испытывают влияние широкого спектра антропогенных факторов. В этой связи приобретает особую важность проблема их классификации по их влиянию на водные экосистемы.

Основываясь на характере антропогенных воздействий, а также по их биологическим последствиям для водных экосистем, в настоящее время выделяют следующие основные виды: токсификация, ацидификация, эвтрофирование и термофикация (Константинов, 1983, 1986; Строганов, 1983; Брагинский и др., 1987). Они обуславливают нарушение естественной сукцессии экосистем и обычно ведут к их деградации (Камшилов, 1979; Константинов, 1983; Абакумов, 1987, 1991). Перечисленные выше воздействия характерны для водных экосистем северной Фенноскандии. Для изучения формирования структуры бентосных сообществ в условиях различных антропогенных воздействий выбраны следующие водные объекты (Яковлев, 1999):

Токсификация: а) оз.Имандра (Монче-губа) и небольшое оз.Монче; б) малые озера и водотоки на расстоянии до 30-40 км от цехов АО "Печенганикель".

Эвтрофирование: а) оз.Имандра (губа Белая), б) оз.Куэтсъярви и частично зарегулированная р. Пасвик; в) р.Вирма; г) р.Белая.

Ацидификация: малые озера с придаточными водотоками на территории Финской Лапландии, северо-восточной Норвегии и Мурманской обл.

Термофикация: акватория плеса Бабинская Имандра в зоне воздействия сбросных подогретых вод Кольской АЭС.

3.2. Токсификация

3.2.1. Экотоксикология тяжелых металлов

Проблема загрязнения биосферы тяжелыми металлами (ТМ) обуславливает актуальность эколого-токсикологических исследований механизмов их токсического действия и процессов бионакопления с целью

разработки научно обоснованных мероприятий, направленных на предупреждение токсификации водных экосистем (Брагинский, 1977, 1981, 1988; Брагинский и др., 1987; Федоров, 1989; Патин, 1991).

В водоемах, подвергающихся антропогенной нагрузке, фактор токсичности в последнее время часто является ведущим и определяющим (Брагинский и др., 1987; Мур, Рамамурти, 1987; Брагинский, 1988; Никаноров, Жулидов, 1991; Яковлев, 1999, 2002а,б). В водоемах концентрируется огромное количество различных токсикантов, которые, реагируя между собой или в процессе разложения, могут образовать новые ядовитые соединения. Для получения представления о концентрации токсикантов в водной среде и других компонентов экосистемы, т.е. об уровне токсического загрязнения экосистемы, введен термин "токсикологический статус" - аналог понятия "трофический статус" (Брагинский и др., 1987; Брагинский, 1988). Несмотря на то, что ТМ в окружающей среде не разрушаются, некоторая часть ТМ в водоемах связывается с ОВ, осаждается и аккумулируется в донных отложениях (ДО) (Камшилов, 1979; Мур, Рамамурти, 1987; Calmano et al., 1996), т.е. остается в водной экосистеме и потенциально может поступить обратно в водную среду.

Из большого числа токсических агентов, поступающих в окружающую природу на территории Мурманской обл., наиболее опасными являются ТМ (табл.3.1).

Таблица 3.1

Среднемноголетние ($M \pm \sigma$) концентрации металлов в воде (мкг/л) и в донных отложениях (ДО) (мкг/кг сух. массы*) озер в зоне влияния загрязнения (1979-1996 гг.)

Водоем, участок	Ni		Cu		Co	
	вода	ДО	вода	ДО	вода	ДО
АО "Североникель"						
Монче-губа	195±376	7030±5269	59±95	500±723	5.4±10.6	160±115
Оз.Монче	24.5±6.8	3107	29±10	1944	2.2±2.8	98
АО "Печенганикель"						
Малые озера	146±144	3791±2754	21±24	2540±2061	0.6±0.4	78±34
Куэтсьярви	78±16	2305±468	18±12	908±293	0.7±0.4	120±23

*Показатели по донным отложениям (за исключением Монче-губы) приведены по: Dauvalter (1992,1994); по гидрохимии - по: Langeland et al. (1993) и Моисеенко и др., 1996а.

Концентрация наиболее массового загрязнителя из тяжелых металлов - Ni - в воде озер, расположенных в непосредственной близости к медно-никелевым предприятиям, составляет 20-35 мкг/л; превышение фоновых уровней выявлено на 1/3 территории Мурманской обл. (Чижиков, 1980; Моисеенко, Яковлев, 1990; Моисеенко и др., 1996а). Показано (Нахшина, 1980), что илы обладают наибольшей интенсивностью аккумуляции ТМ. Обнаружена положительная корреляционная связь (r_s) между уровнем потерь при прокаливании грунтов из Монче-губы (этот показатель в свою очередь увеличивается от песчаных к илистым грунтам) и содержанием в них металлов

(Яковлев, 1986, 1999, 2002а). Например, для Ni коэффициент составил +0.59 ($P < 0.01$), для Cu и Co - +0.70 ($P < 0.001$). Вдали от источника загрязнения (в открытом плесе) содержание металлов во всех типах грунтов снижается. Коэффициент множественной корреляции между расстоянием от места сброса сточных вод и концентрацией в грунте Co и Ni составил +0.67. Накопление ТМ в донных отложениях связано с интенсивной сорбцией их неорганической твердой фазой, ОВ и последующей седиментацией из водной среды (Нахшина, 1980). Интенсивному отложению основной массы металлов вблизи места поступления сточных вод в озеро способствует, видимо, значительное содержание в составе сточных вод взвешенных веществ, биогенных элементов и ОВ.

Выявлено, что ТМ оказывают непосредственное токсическое воздействие и вызывают гибель беспозвоночных организмов (Winner et al., 1980). В отличие от органического (сапробного) загрязнения, избыточное поступление ТМ представляет несравнимо большую опасность для нормального функционирования водных экосистем из-за отсутствия эффективных эволюционно выработанных приспособлений и, следовательно, слабых потенциальных возможностей у живых организмов к нейтрализации действия ТМ (Thornally, Vasak, 1985: по Versteeg et al., 1988). Даже ограниченная способность некоторых групп беспозвоночных адаптироваться к высоким концентрациям ТМ (Мур, Рамамурти, 1987) все же заканчивается летальным исходом при резком повышении их концентрации после залповых выбросов загрязненных сточных вод медно-никелевых предприятий (Яковлев, 1986; Моисеенко, Яковлев, 1990). Физико-химические и биолого-продукционные особенности водоема определяют специфику процессов токсификации в экосистеме (Брагинский, 1988).

Факторами, усиливающими разрушительное воздействие ТМ в экосистеме (при отсутствии сопутствующего загрязнения ОВ), являются подавление процессов первичного продуцирования и деструкции ОВ, что в целом обуславливает "олиготрофизацию" водоемов. В то же время в водных экосистемах функционируют достаточно эффективные механизмы выведения ТМ из биогеохимического цикла путем связывания их ОВ, седиментации и захоронения в донных отложениях (Нахшина, 1980; Мур, Рамамурти, 1987; Никаноров и др., 1985; Никаноров, Жулидов, 1991; Calmano et al., 1996). В организме животных выработаны также определенные механизмы, способствующие ограничению поступления ТМ, снижению их токсичности и выведению в окружающую среду (Брагинский и др., 1987).

Уровень pH и редокс-потенциал водной среды, содержание взвешенных минеральных частиц, а также Са, ОВ и цветность воды - основные факторы, определяющие формы и, следовательно, токсичность ТМ (Тушинский, Шинкар, 1982; Шевырина, Гапочка, 1983; Connel, Miller, 1984: по Versteeg et al., 1988; Мур, Рамамурти, 1987). В силу противоположного пространственного распределения концентрации Са (осаждается из атмосферного воздуха непосредственно вблизи предприятий АО "Печенеганикель") и цветности воды (растет по мере удаления от источников загрязнения), выявилась противоречивая зависимость биологических показателей с этими двумя гидрохимическими показателями. Пылевидные частицы и другие соединения повышают щелочность и жесткость воды и тем самым способствуют образованию комплексных и других нерастворимых соединений с

органическими и гумусовыми веществами, осаждающимися из толщи воды (Тушинский, Шинкар, 1982; Мур, Рамамурти, 1987 и др.).

Наиболее токсичны ионные или лабильные фракции металлов (Sterrit, Lester, 1980; Линник, Набиванец, 1986; Мур, Рамамурти, 1987; Жулидов, 1988). Обычно их доля составляет незначительную часть от общего содержания ТМ в воде (Жулидов, 1988). В шахтных водах с pH выше 6.8 отсутствуют ионные формы ТМ (Фесенко, 1960: по Гусев, 1975). Однако в субарктических олиготрофных водоемах с мягкой маломинерализованной водой лабильные формы являются преобладающими (Родюшкин, 1995; Моисеенко и др., 1997а). Концентрация этой фракции выше зимой, что объясняется низкими температурами воды, возрастанием концентрации Fe (конкурента Ni в процессах образования органо-металлических комплексов), обеднением воды растворенным O₂, а также ослаблением биологических механизмов очищения в неблагоприятный для водных организмов подледный период (Нахшина, 1980; Линник, Набиванец, 1986; Моисеенко и др., 1997а; Антропогенные ..., 2002). Возрастание как общего содержания, а также доли лабильной фракции зимой свойственно Cu, Co, Cd, Pb. В это время года наблюдаются максимальные вертикальные градиенты распределения ТМ в водной толще и накопление основной части металлов в придонных слоях воды.

Таким образом, наибольшая токсичность ТМ и, следовательно, их разрушительное действие на сообщества зообентоса максимальны в подледный период. Величины LC₅₀ в 48 ч опыте для форели *Salmo gairdneri* в жесткой воде (240 мг/л CaCO₃) составляют 32 мг Ni/л. В относительно мягкой воде (44 мг/л CaCO₃) для нимф поденок *Ephemerella subvaria*, соответственно, 4 мг Ni/л (Huges et al., 1979: по Hellawell, 1986). С учетом природных характеристик воды и продолжительного ледостава в северных водоемах загрязнение ТМ представляет большую потенциальную опасность для экосистем по сравнению с более умеренными широтами.

Последствия действия различных ТМ на водные организмы менее предсказуемы, и по устойчивости к ним сложнее составить ряд, как это сделано в системе сапробности (Hellawell, 1986). По убыванию токсичности для гидробионтов ТМ образуют ряды: Hg>Cu>Pb>Cd>Cr>Zn>Ni (Тушинский, Шинкар, 1982; Мур, Рамамурти, 1987); Hg>Cu>Zn=Cd>Sn>>Ni>Mn=Co (Hellawell, 1986); для зеленых нитчатых водорослей: Sn>Cu>Co>Mn>Fe>Zn (Величко и др., 1985). Например, Ni - не самый токсический металл нарушает фотосинтез у макрофитов, функционирование жаберного аппарата у рыб и вызывает гипоксию (Hellavell, 1986). Он также обуславливает отклонения в активности ферментов, нарушения в обмене энергии, осморегуляции (Bouck, 1984: по Versteeg et al., 1988). Одним из специфических последствий токсификации является аккумуляция ТМ в организме гидробионтов (Wagemann, et al., 1978; Мур, Рамамурти, 1987 и др.).

Сложные формы прямых и опосредованных воздействий токсикантов, а также сопутствующие им изменения физико-химических условий и ценологических связей в сообществах существенно уменьшают специфичность реагирования гидробионтов (Брагинский, 1981, 1988; Брагинский и др., 1987; Моисеенко, Яковлев, 1990; Рудаков, 1995). Одним из важных механизмов, способствующих к выживанию организмов в токсических условиях среды, является физиолого-биохимическая адаптация (или преадаптация), основанная

на усилении или угнетении активности отдельных ферментов, переход на анаэробный обмен (Биргер, 1979). Водные организмы способны влиять на содержание ряда ТМ в пресноводных экосистемах путем связывания их в состав метаболитов (металл-протеиновых и прочих соединений) и тем самым ослабить их токсическое действие (Брагинский и др., 1987; Vouck, 1984: по Versteeg et al., 1988; Кашулин, 2004).

В этой связи можно сформулировать следующее: а) гидробионты могут адаптироваться в весьма ограниченных пределах к присутствию токсикантов в среде их обитания; б) различные виды характеризуются неодинаковой толерантностью к действию токсикантов, в основе которой лежит способность организмов выживать в анаэробных условиях, вырабатывать гормоны, мобилизующие защитные силы организма, а также ряд витаминов и другие вещества, нейтрализующие действие ТМ (Брагинский и др., 1987; Гапочка и др., 1988).

Очевидно, что более устойчивые к дефициту O_2 организмы (нематоды, хирономиды и ряд других двукрылых) обладают большей резистентностью (до определенного предела) по отношению к сублетальному действию ТМ. В опытах с добавлением ТМ в ручьевую воду выявлено, что в сообществах однозначно растет удельный вес хирономид, хищных личинок ручейников, вислокрылок *Sialis*, снижается роль моллюсков, ракообразных и других групп (Winner, 1980: по Hellawell, 1986). Проведенные лабораторные тесты показали (Яковлев, 1986; Моисеенко, Яковлев, 1990), что сточные воды предприятий АО "Североникель" и вода из Монче-губы оз.Имандра оказывают сильное токсическое действие на семь видов тест организмов (зеленые водоросли, ряска малая, дафнии, олигохеты, бокоплав), за исключением личинок хирономид *Chironomus dorsalis*. Оксифильные организмы (лососевые рыбы, бокоплав, видимо, нимфы поденок и веснянок др.) требовательны к содержанию кислорода и, следовательно, чувствительны к токсикантам (Гусев, Подоба, 1979; Яковлев, 2000б; Горкин, 1983; Hellawell, 1986; Яковлев и др., 1991). Эти же группы (как и брюхоногие моллюски, редко обнаруживаемые в загрязняемых ТМ водоемах) отличаются повышенной чувствительностью к снижению рН воды, низкой концентрации Са (Yakovlev, 1999; Яковлев, 2002 б).

Токсикологические аспекты действия ТМ на организмы изучены лучше по сравнению с популяционными и биоценоотическими уровнями. Исследование механизмов структурно-функциональных нарушений в сообществах в условиях токсификации является одной из приоритетных задач экологической токсикологии (Приемы..., 1985). Используя лишь традиционные гидробиологические методы, практически невозможно выявить влияние отдельных токсикантов или их смеси на водные организмы (Брагинский и др., 1987; Брагинский, 1988). Неоценимую помощь дают лабораторные токсикологические опыты, позволяющие получить интегральную оценку качества среды обитания для водных организмов и эффективно дополнять результаты натуральных исследований состояния сообществ в водоемах (Лесников, 1971, 1979; Строганов, 1971, 1983).

3.2.2. Зообентос малых озер и водотоков в токсической среде

Специфику влияния ТМ на донные сообщества небольших озер и ручьев рассмотрим на примере Печенгского р-на, где водоемы загрязняются ТМ от

предприятий АО "Печенганикель" за редким исключением из атмосферного воздуха (Sivertsen et al., 1992; Даувальтер, 1994, 1999; Moiseenko et al., 1994).

В составе зообентоса малых озер, расположенных на расстоянии до 30-40 км от предприятий, обнаружено 234 таксона (Яковлев и др., 1991; Nøst et al., 1991, 1997; Langeland et al. 1993; Яковлев, 1999). Хириноиды - наиболее распространенная и многочисленная группа (табл.3.2).

Таблица 3.2

Частота встречаемости (% проб) наиболее распространенных видов и их доля (%) в общей численности зообентоса в малых озерах и водотоках на расстоянии до 30 км от предприятий медно-никелевого производства АО "Печенганикель"

Таксон	Встречаемость	Численность
Глубоководные зоны озер		
<i>Procladius (Holotanypus) spp.</i>	55.9	22.2
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) spp.</i>	47.1	5.8
<i>Ablabesmyia spp.</i>	41.2	6.8
<i>Pagastiella orophila</i>	29.4	11.0
<i>Lumbriculus variegatus</i>	29.0	4.6
<i>Sergentia coracina</i>	26.4	6.1
Литораль озер		
Corixidae spp.	39.3	10.1
Nematoda spp.	33.3	7.2
<i>Ablabesmyia spp.</i>	27.3	4.4
<i>Conchapelopia spp.</i>	22.7	6.9
<i>Arctopelopia spp.</i>	21.8	3.4
Водотоки		
<i>Cricotopus spp.</i>	78.4	9.1
<i>Psectrocladius (Psectrocladius) spp.</i>	62.8	4.9
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	43.5	9.3
Simulidae spp.	38.7	5.2
<i>Rhyacophila nubila</i>	35.5	1.4
<i>Diura nanseni</i>	29.7	1.3

Как видно, трудно выделить явно выделяющиеся по численности таксоны. Так, доля обычных в глубоководной зоне озер личинок *Procladius* составляет в среднем лишь 22.2% от всей численности зообентоса. Доля клопов семейства Corixidae - доминирующей группы в сообществах зоны литорали малых озер, еще ниже. По-видимому, причин отсутствия явно доминирующих видов в сообществах для всей совокупности озер много. Главные из них - природные особенности каждого озера (в которых формируются специфичные для каждого из них сообщества, и при подсчете средней численности для всех озер трудно выделить доминирующий вид). Во-вторых, при интенсивном поступлении токсичных ТМ из атмосферы в изначально олиго- и мезотрофные озера, начинается их "олиготрофизация" в результате общего замедления биопродукционных процессов в токсической среде (Брагинский и др., 1987). Подтверждение этого - чрезвычайно низкие уровни численности и биомассы

зообентоса в малых озерах Печенгского р-на (соответственно, 689.9 экз/м² и 1.11 г/м²) и в оз.Монче.

Концентрация ТМ в воде и донных отложениях - лимитирующие факторы для гидробионтов. Прежде всего, в токсической среде резко сокращается видовое разнообразие как всех донных беспозвоночных, так и относительно устойчивых к ТМ видов, например, хирономид. С удалением от источников загрязнения видовое богатство закономерно растет (рис.3.1)

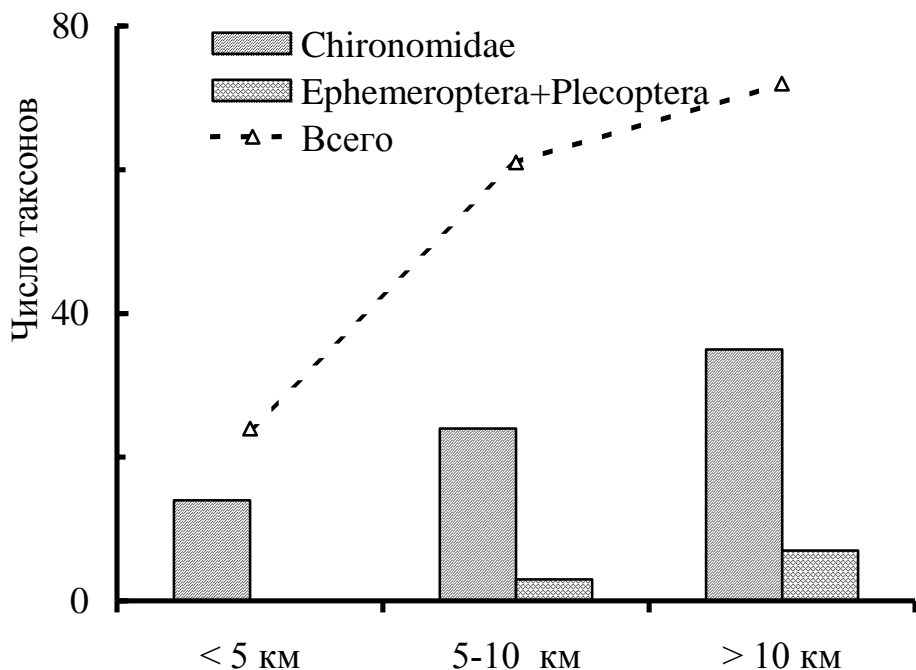


Рис.3.1. Зависимость числа таксонов зообентоса и некоторых систематических групп от расстояния от источника загрязнения (малые озера Печенгского р-на)

Мизиды, бокоплавы, нимфы поденок и веснянок, лососевые рыбы, а также пиявки и моллюски чувствительны к ТМ (Горкин, 1983; Hellawell, 1886). Брюхоногие моллюски, бокоплав *Gammarus lacustris* и поденки не обнаруживаются в воде с высокой концентрацией Ni и Cu. Чувствительные виды поденок (*Baetis lapponicus*, *Arcynopteryx inopinatus*, *Siphonurus aestivalis*, *Heptagenia jorjensis* и *Paraleptophlebia tumida*), ручейники *Mustaceus azureus* и веснянки *Amphynemura sulcicollis* обычно отсутствуют в загрязненных водоемах и водотоках. Несмотря на то, что ряд видов веснянок (*Taeniopteryx nebulosa*, *Nemoura*, *Diura nanseni*) встречается и в умеренно загрязненной среде, они так же как и поденки характеризуются чувствительностью к ТМ. Они редки при содержании Ni >100 мкг/л (рис.3.2).

Карта-схема распределения видового богатства поденок в озерах и ручьях вблизи источников загрязнения представлена на рис.3.3.

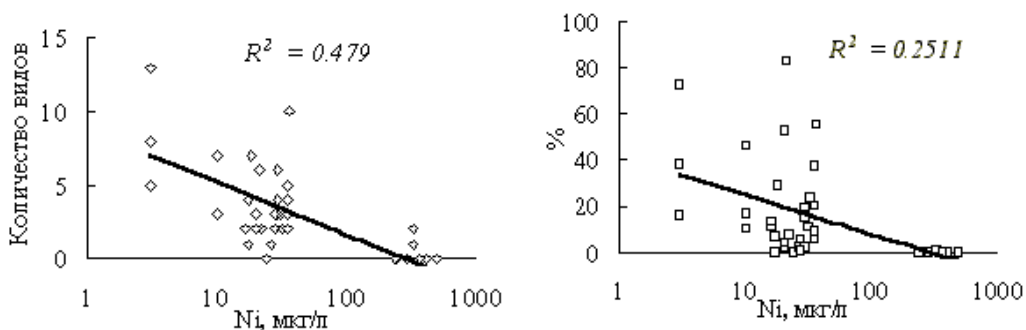


Рис. 3.2. Зависимость суммарного числа видов (в одной пробе) поденок и веснянок (слева), а также их доли (%) в общей численности зообентоса (справа) от концентрации Ni в водотоках Печенгского р-на в 1990-1992 гг.

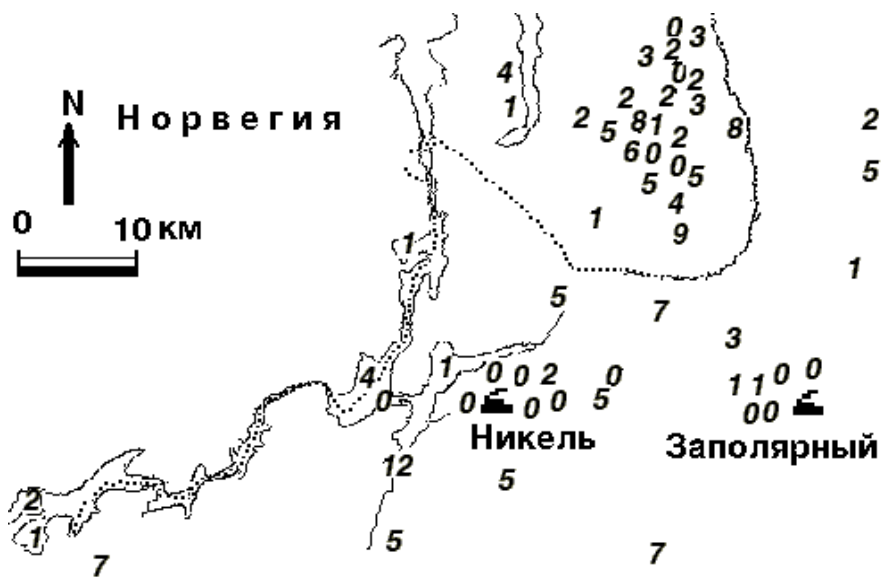


Рис.3.3. Места обнаружения нимф поденок (*Ephemeroptera*) в зоне влияния загрязнения предприятий АО "Печенганикель" и на территории коммуны Сер-Варангер (Норвегия) с указанием количества выявленных видов

В водоемах, расположенных вдоль основных направлений переноса дымовых выбросов предприятий, нимфы поденок практически не обитают. Однако в юго-восточном и южном направлениях, куда дымовые выбросы распространяются реже, богатая фауна обнаруживается уже вблизи предприятий. Ослабление пресса бентосоядных рыб на зообентос в токсической среде также является немаловажным фактором специфического формирования видового состава и размерной структуры донных сообществ (Яковлев и др., 1991; Nøst et al., 1997; Langeland et al. 1993). Так, в озере, расположенном примерно в 1.5 км от источника загрязнения в пос. Никель, выявлено всего 19 таксонов. На литорали

доминируют относительно крупные полужесткокрылые Corixidae, а личинки *Procladius (Holotanyus)*, *Ablabesmyia* и *Psectrocladius* - в глубокой части озер.

Водные организмы обладают различной устойчивостью к действию ТМ. Из всех систематических групп в воде с чрезвычайно высокими концентрациями Ni и Cu обнаруживались лишь нематоды, хирономиды, полужесткокрылые, ручейники и вислокрылки (табл.3.3).

Таблица 3.3

Максимальные концентрации Ni и Cu (мкг/л) в воде, где были обнаружены таксоны в зообентосе (Печенгский р-н)

Таксон	Ni	Cu	Таксон	Ni	Cu
<i>Psectrocladius</i> spp.	485	125	<i>Paraleptophlebia submarginata</i>	36	33
<i>Corixidae</i> spp.	485	60	<i>Leuctra nigra</i>	36	33
<i>Prodiamesa olivacea</i>	485	55	<i>Arctopsyche ladogensis</i>	36	33
<i>Ablabesmyia</i> spp.	485	55	<i>Taeniopteryx nebulosa</i>	36	33
<i>Cricotopus</i> spp.	485	55	<i>Heptagenia sulphurea</i>	35	33
<i>Procladius (Holotanyus)</i> spp.	485	55	<i>Plectrocnemia conspersa</i>	35	18
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	485	50	<i>Baetis subalpinus</i>	35	10
<i>Sialis</i> spp.	485	31	<i>Hydropsyche</i> spp.	35	9
<i>Rhyacophila nubila</i>	485	10	<i>Isoperla obscura</i>	31	10
<i>Monodiamesa bathyphila</i>	485	10	<i>Baetis lapponicus</i>	31	9
<i>Conchapelopia</i> spp.	443	42	<i>Arcynopteryx compacta</i>	27	7
<i>Protanyus</i> spp.	423	125	<i>Diura bicaudata</i>	27	7
<i>Polypedilum scalaenum</i>	423	125	<i>Oligostomis reticulata</i>	22	9
<i>Pagastiella orophila</i>	420	7	<i>Heptagenia dalearlica</i>	21	5
<i>Heterotrissocladius</i> spp.	402	65	<i>Baetis muticus</i>	18	5
<i>Chironomus</i> spp.	402	15	<i>Ameletus inopinatus</i>	13	6
<i>Rhyacophila fasciata</i>	384	55	<i>Siphonurus aestivalis</i>	13	6
<i>Nemoura</i> spp.	321	14	<i>Ephemerella aurivillii</i>	10	5
<i>Sergentia coracina</i>	255	65	<i>Philopotamus montanus</i>	10	5
<i>Polycelus tenuis</i>	238	27	<i>Amphynemura standfussi</i>	9	< 5
<i>Baetis rhodani</i>	116	33	<i>Nemurella picteti</i>	9	< 5
Tanytarsini spp.	83	15	<i>Hydroptila</i> spp.	7	< 5
<i>Lymnaea peregra</i>	80	15	<i>Leuctra hippopus</i>	7	< 5
<i>Neureclipsis bimaculata</i>	80	15	<i>Gammarus lacustris</i>	7	< 5
<i>Pisidium</i> spp.	52	65	<i>Gyraulus albus</i>	< 5	< 5
<i>Leuctra digitata</i>	42	33	<i>Metretopus</i> spp.	< 5	< 5
<i>Notidobia ciliaris</i>	42	33	<i>Heptagenia jornensis</i>	< 5	< 5
<i>Diura nanseni</i>	42	18	<i>Amphynemura sulcicollis</i>	< 5	< 5

Максимальные концентрации Ni (485 мкг/л или >48-кратное превышение ПДК_{рыбхоз}) были выявлены 27 июля 1992 г. в р.Колосйоки - приемнике дренажных и сточных вод от медно-никелевого производства в пос. Никель. Река также загрязняется соединениями азота и фосфора (например, содержание NO₃ там обычно находилось в пределах 428-634 мкг N/л). Экстремально высокие концентрации Cu (>100 мкг/л) выявлены в небольшом

озере (расположено около 10 км от источника загрязнения), водосборный бассейн которого расположен в направлении наиболее частого распространения дымовых выбросов.

Среди личинок хирономид самые устойчивые к действию ТМ - представители Orthocladiinae (*Psectrocladius*, *Cricotopus*). Они обычны в загрязненных ТМ водотоках (Pinder, 1986). Можно отметить относительную устойчивость к подобному загрязнению личинок Prodiamesinae (*Prodiamesa olivacea*, *Protanypus*). Эти факты не соответствуют общепринятому мнению о чувствительности ортокладиин к загрязнению. Ручейники, обнаруженные в наиболее загрязненных водоемах, принадлежат к семейству Polycentropodidae и Rhyacophilidae. Брюхоногие моллюски, веснянки, поденки и бокоплав *Gammarus lacustris* отмечены лишь при незначительном содержании Ni и Cu в воде. В горных ручьях, испытывающих загрязнение от медно-цинковых рудников (Норвегия), наиболее устойчивыми к ТМ и мутности воды (из-за высоких концентраций тонких минеральных частиц) оказались нематоды, олигохеты и хирономиды. Фауна моллюсков, симулид, веснянок и особенно поленок, была подавлена ниже места сброса сточных вод (Aanes, 1980). Известно (Wallace et al., 1996), что обитающие на каменистых субстратах беспозвоночные являются наиболее чувствительными к токсическому загрязнению. Из нимф поленок только один вид - *Baetis rhodani*, и из веснянок представители рода *Nemoura* чаще других обнаруживаются в загрязненных ручьях.

В ряд устойчивости к ТМ не включены обычные в Монче-губе личинки *Chironomus*, они и другие личинки Chironomini (за исключением *Polypedilum scalaenum*, в загрязненных водных объектах Печенгского р-на не обнаружены, вероятнее всего, по причине их ограниченного распространения в лесотундровой зоне. Эти личинки, а также *Procladius (Holotanypus) spp.*, *Monodiamesa bathyphila*, *Psectrocladius spp.* встречаются в Монче-губе при более высоких концентрациях Ni (>700 мкг/л), органических веществ и биогенных элементов. Причиной обнаружения этих видов в Печенгском р-не лишь при более низких концентрациях ТМ, очевидно, является низкое содержание в воде биогенных и органических веществ, ослабляющих токсичность металлов. Наши данные также подтверждают, что олигохеты, в целом, чувствительны к ТМ (Brkovich-Popovic, Popovic, 1977).

Из планктонных организмов наименее устойчивы к действию ТМ дафнии, а многие Copepoda обнаруживаются при высоких концентрациях ТМ (Брагинский и др., 1987). В Монче-губе оз.Имандра доминируют ветвистоусые рачки *Bosmina* и коловратки *Asplanchna priodonta* (Моисеенко, Яковлев, 1990). Однако в месте поступления сточных вод (устье р.Нюдуай) зоопланктон представлен исключительно немногочисленными копеподами Cyclopoida. В наиболее загрязненных малых озерах вблизи пос.Никель по биомассе выделяются золотистые и синезеленые водоросли, а также веслоногие *Eucyclops graciloides* (Яковлев и др., 1991; Langeland et al., 1993).

Мнение многих исследователей о преимущественном доминировании древних и низкоорганизованных форм гидробионтов в биоценозах, загрязненных токсикантами, видимо, не всегда оправдано. Например, в интенсивно загрязняемой ТМ акватории оз.Имандра (Монче-губа) в массе развиваются личинки рода *Chironomus* - относительно молодой и эволюционно прогрессирующей группы, и, скорее всего, они (как эвритопные виды) адаптировались к токсической среде обитания. Благоприятным моментом для

них является и снижение роли в сообществах более чувствительных к ТМ конкурентов - пелофильных олигохет, а также поступление в составе сточных вод ОВ. В то же время в малых озерах и водотоках Печенгского района, испытывающих загрязнение ТМ из атмосферного воздуха, встречаются более древние группы ручейников (*Polycentropodidae* и *Rhyacophilidae*), хирономиды (*Prodiamesinae* и *Orthoclaadiinae*). Наряду с указанными группами, повышенная устойчивость к токсическому загрязнению у нематод, водных клопов *Corixidae*, жуков *Dytiscidae*, скорее всего, обусловлена генетическими и фенотипическими механизмами. Малая проницаемость ТМ через хитиновые покровы и многослойную кутикулу, видимо, также определяет относительную устойчивость жуков *Dytiscidae*, нематод, веслоногих ракообразных и ряда других гидробионтов к токсикантам (Яковлев, 2002 б; рис.3.4).



Рис.3.4. Основные механизмы, обеспечивающие выживаемость гидробионтов по отношению к действию тяжелых металлов (Яковлев, 2002б)

Однако и у устойчивых к ТМ хирономид в токсической среде наблюдаются патологические деформации ротового аппарата, антенн и других органов (Wiederholm, 1978; 1984; Pinder, 1986; Warwick, 1985, 1989; Urk et al., 1992), а также бионакопление ТМ в организме (Bradley, Morris, 1986; Никаноров, Жулидов, 1991; Яковлев, 2002а и др.). Нередко при залповых сбросах сточных вод от медно-никелевых предприятий отмечается гибель всех организмов макрозообентоса (Яковлев, 1998б, 1999; Моисеенко, Яковлев, 1990).

Наряду с сокращением видового состава, для сообществ характерны низкие величины численности и биомассы зообентоса, а также преобладание в них по вкладу хирономид (табл.3.4). В Монче-губе на наиболее загрязненном участках губы Монче (оз.Имандра) в глубоких частях обнаруживаются лишь личинки этой группы. По мере удаления от источников загрязнения возрастает доля других систематических групп (табл.3.5.)

Таблица 3.4

Средняя ($M \pm m$) численность (N , экз/м²) и биомасса (B , г/м²) зообентоса глубоководных участков озер, расположенных (в 30-километровой зоне от предприятий цветной металлургии.)

Группа	Печенгский р-н		Оз.Монче		Монче-губа	
	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	29.2±1.9	0.22±0.08	0	0	84.5±57.6	0.26±0.16
Pisidium	22.7±19.4	0.15±0.09	0	0	10.4±5.6	0.03±0.4
<i>M. affinis</i>	0	0	0	0	64.9±29.3	0.07±0.04
Hemiptera	0.5±0.4	0.01±0.001	0	0	0	0
Coleoptera	1.8±1.1	0.01±0.002	0	0	0.5±0.5	0.01±0.01
Sialidae	3.3±1.9	0.10±0.07	0	0	0	0
Trichoptera	1.8±1.6	0.04±0.03	0	0	0.5±0.03	0.01±0.01
Chironomidae	620±232	0.6±0.1	682±551	0.9±0.6	826±146	5.1±1.2
Прочие	10.7±6.1	0.03±0.04	14±10.8	0.01±0.01	178.3±81.2	0.06±0.03
Всего	690±227	1.1±0.3	696±550	0.9±0.6	1166±209	5.5±1.2

Таблица 3.5

Доля (% биомассы $M \pm \sigma$) основных групп зообентоса малых озер и водотоков в зависимости от расстояния от предприятий АО "Печенганикель"

Группа	<5 км	5-10 км	> 10 км
Глубоководные участки			
Oligochaeta	0.8±1.1	14±19	21±31
Mollusca	0	0	13±27
Chironomidae	84±25	63±33	60±28
Литораль			
Hemiptera	26.4±12.0	3.3±2.6	5.7±3.7
Coleoptera	3.2±2.0	8.5±4.0	8.3±5.5
Trichoptera	8.8±8.4	0.4±0.3	1.7±1.4
Chironomidae	17.4±7.8	29.1±6.4	42.3±9.8
Прочие Diptera	13.4±4.5	18.1±3.1	8.3±1.9
Водотоки			
Hemiptera	3.4±2.5	0.4±0.3	2.2±1.5
Coleoptera	3.5±2.0	8.5±4.0	8.3±5.5
Trichoptera	55.7±10.4	17.3±5.8	27.4±5.0
Chironomidae	22.5±7.4	17.9±5.1	15.4±5.8
Прочие Diptera	8.9±2.5	18.7±4.7	11.7±4.6

На расстоянии до 5 км от предприятий более 50% численности всего зообентоса приходится на хирономид *Tanypodinae*. На большем удалении доля этой группы снижается почти в 2 раза и выравнивается с численностью личинок *Chironomini*. Пространственное распределение личинок *Orthoclaadiinae* по отношению к источникам загрязнения более равномерное. Представители трибы *Tanytarsini* наиболее чувствительны к влиянию ТМ. Личинки из этой группы обнаруживаются в пробах лишь на расстоянии >10 км (рис.3.5).

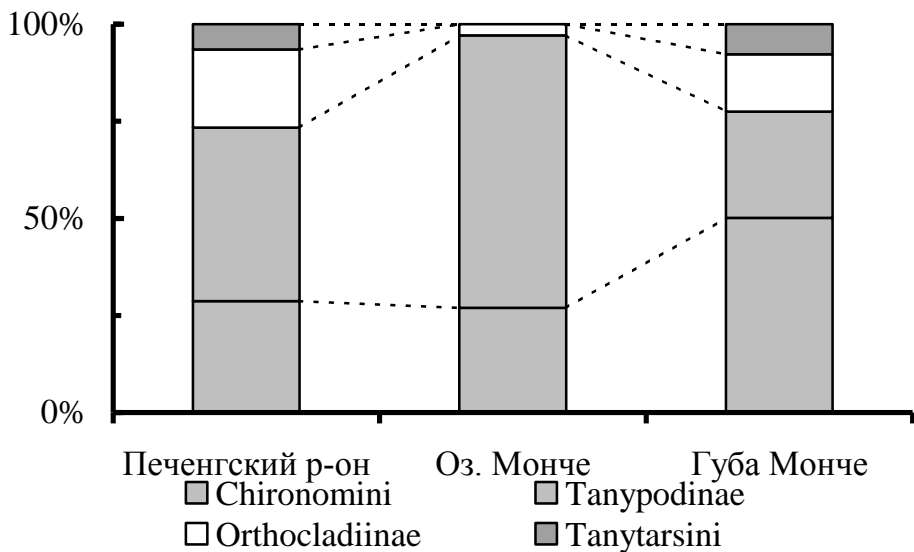


Рис.3.5. Распределение относительной численности отдельных групп хирономид в глубокой части малых озер в зависимости от расстояния от источников загрязнения

Последствия токсического воздействия на сообщества беспозвоночных организмов в водотоках проявляются несколько иначе. Специфические факторы - течение, постоянно переносящее токсиканты вниз по ручью, а также изменчивость объема потока воды обуславливают резкие колебания концентрации ТМ. Для ручьев характерна пространственная неоднородность состава и количественного развития слагающих сообщество видов, большая часть которых чувствительна к действию загрязнения. Экосистемы малых водотоков обладают сравнительно низкой буферной емкостью по отношению к поступающим загрязняющим веществам. Организмы там первыми испытывают действие неразбавленных (не успевших трансформироваться в водной среде загрязняющих веществ) и подвергаются влиянию наиболее опасных (ионных, растворенных) форм металлов. Однако быстрое очищение ручьев в результате притока свежей воды позволяет относительно скоро восстанавливаться исходным биоценозам. Способствует этому возможность вторичного заселения ручья благодаря дрефту.

Таким образом, реакция биоценозов в загрязненных водотоках обусловлена действием множества факторов: токсичностью, природными условиями водотоков, химическим составом поступающих водных масс, а также исходным составом фауны и характером биологических процессов (уровнем развития первичных продуцентов, наличием хищных беспозвоночных и рыб). Наиболее значимые отрицательные корреляционные связи обнаружались с содержанием загрязняющих веществ (табл.3.6).

Таблица 3.6

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (r_s) между числом таксонов (в пробе) в зообентосе и в отдельных систематических группах с гидрохимическими характеристиками водотоков (зона влияния АО "Печенганикель (Расст. - расстояние от источника, SSS - сумма ионов, ВВ - взвешенные вещества)

Показатели	Расст.	Ni	Cu	Эп	SSS	Ca	SO4	Щел	ВВ	ЦВ
Зообентос	-	-0.40	-0.42	-0.51	-0.50	-0.51	-0.55	-0.41	-0.30	0.47
Ephemeroptera	0.62	-0.27	-0.36	-0.41	-0.37	-0.43	-0.46	-	-	0.42
Plecoptera	0.54	-0.39	-0.42	-0.55	-0.53	-0.49	-0.52	-0.24	-0.32	-
Hemiptera	-	0.28	0.28	0.30	0.29	0.31	0.31	0.26	0.26	0.28
Trichoptera	-	0.33	0.60	0.35	0.32	0.32	0.27	0.34	0.33	-
Chironomidae	-	-	-	-	-	-	-	0.33	-	-

ПРИМЕЧАНИЕ. Прочерк - недостоверные коэффициенты.

Коэффициенты корреляции (r_s) между концентрацией загрязняющих веществ и расстоянием от источников выбросов отрицательные (от -0.30 до -0.66; $p < 0.01$). Состав и качественное разнообразие зообентоса характеризуются более сильной зависимостью (по сравнению с количественными показателями) от концентрации загрязняющих веществ и расстояния от источников загрязнения. Эти факты соответствуют ранее полученным данным, указывающим на то, что наиболее типичное последствие токсического воздействия ТМ - снижение разнообразия в сообществах (Moore, 1979; Горкин, 1983; Мур, Рамамурти, 1987; Моисеенко и др., 1997 б; Яковлев, 1999, 2002б).

Численность (в меньшей степени биомасса) зообентоса обнаруживает слабую обратную зависимость от концентрации загрязняющих веществ. Для водных клопов Corixidae и личинок хирономид Tanypodinae характерны снижение их доли в общей численности зообентоса по мере удаления от источников загрязнения и положительная корреляционная связь с концентрацией загрязняющих веществ. Остальные группы обнаруживают обратную зависимость от концентрации ТМ и взвешенных веществ.

3.2.3. Зообентос крупных озер в токсической среде

В условиях крупных северных озер экологические последствия загрязнения существенно отличаются от тех, которые происходят в небольших водоемах. Огромная область профундали при незначительной проточности воды в крупных озерах является основным местом накопления и захоронения ТМ.

Относительно низкая интенсивность продукционно-деструкционных процессов обуславливает замедление темпов самоочищения в холодноводном водоеме. Наиболее яркие картины деградации биологических сообществ в результате загрязнения от медно-никелевого производства выявлены в западной части оз. Имандра - в Монче-губе. Здесь сформировались своеобразные, качественно обедненные биоценозы (Деньгина, 1980; Яковлев, 1986, 1999; Моисеенко, Яковлев, 1990; Антропогенные ..., 2002). Показатели зообентоса зависят в основном от содержания ТМ в воде и донных отложениях (табл.3.7).

Таблица 3.7

Величины ранговой корреляции Спирмена (r_s) между численностью (N) зообентоса, некоторых таксономических групп и физико-химическими характеристиками, отражающими загрязнение воды и донных отложений Монче-губы оз.Имандра (Расст. - расстояние от устья р. Ньюдай, N - численность)

Показатель	Расст.	Ni в воде	Cu в воде	Ni в ДО	Cu в ДО	Co в ДО
Ni в воде	-0.48					
Cu в воде	-	0.56				
Ni в ДО	-0.39	-	-			
Cu в ДО	-0.50	-	-	-		
N , зообентоса	-	-	0.35	-	0.31	0.37
N , Chironomidae	-	-	0.38	-	0.37	0.45
N , Oligochaeta	-	-	-	-0.29	-0.31	-
N , <i>Pisidium</i>	0.48	-	-	-0.38	-	-0.31
N , <i>M. affinis</i>	0.61	-0.31	-0.33	-0.37	-0.30	-0.38

ПРИМЕЧАНИЕ. Прочерк - коэффициент недостоверный ($p > 0.05$).

Подавление сообществ вызвано главным образом токсичностью среды, формированием однообразных ("техногенных биотопов"), представленных твердыми отходами, содержащих ТМ и другие загрязнители (Яковлев, 1986; 1999). Выявлены отрицательные коэффициенты корреляции между большей частью биологических показателей и концентрацией ТМ в донных отложениях и в воде. Однако численность зообентоса, создаваемая преимущественно личинками хирономид, характеризуется положительной зависимостью от концентрации ТМ, что объясняется обильным развитием последних в условиях повышенного содержания ОВ, поступающих в составе сточных вод. Сами ТМ в поверхностных слоях озерных отложений характеризуются тесной положительной корреляционной связью между собой ($r_s=0.42-0.87$, $p < 0.0004$), а также с содержанием ОВ в отложениях, отрицательной - с расстоянием от места поступления сточных вод в водоем.

В Монче-губе и прилегающем р-не оз. Имандра обнаружено всего 38 таксонов, из которых 75% составляют хирономиды. Из них более обычны личинки родов *Chironomus* и *Procladius* (табл.3.8).

В олиготрофном оз.Монче, расположенном примерно в 10 км от предприятий АО "Североникель" (испытывающем интенсивное загрязнение лишь из атмосферы дымовыми выбросами ТМ и соединениями серы), более 70%

численности хирономид приходится на Tanyrodinae (соответственно, около 60% численности всего зообентоса). Характеризующиеся повышенной чувствительностью к ТМ личинки Tanytarsini там единичны. Это могут подтвердить наши ранее сделанные выводы о большей опасности для донных организмов и зоопланктона ТМ, поступающих в водоемы из атмосферного воздуха, так как металлы не связаны с ОВ и, следовательно, более токсичны (Яковлев и др., 1991). По численности доминируют представители Chironomini, им почти в 2 раза уступают личинки Tanyrodinae (рис.3.6).

Таблица 3.8

Частота встречаемости (% проб) наиболее распространенных таксонов и их доля (%) в общей численности зообентоса в Монче-губе оз.Имандра

Таксон	Встречаемость	Численность
<i>Chironomus</i> spp.	69.4	38.5
<i>Procladius (Holotanypus)</i> spp.	66.7	25.5
<i>Psectrocladius (Psectrocladius)</i> spp.	25.2	4.5
<i>Sergentia coracina</i>	22.2	4.0
<i>Tubifex tubifex</i>	17.0	4.1

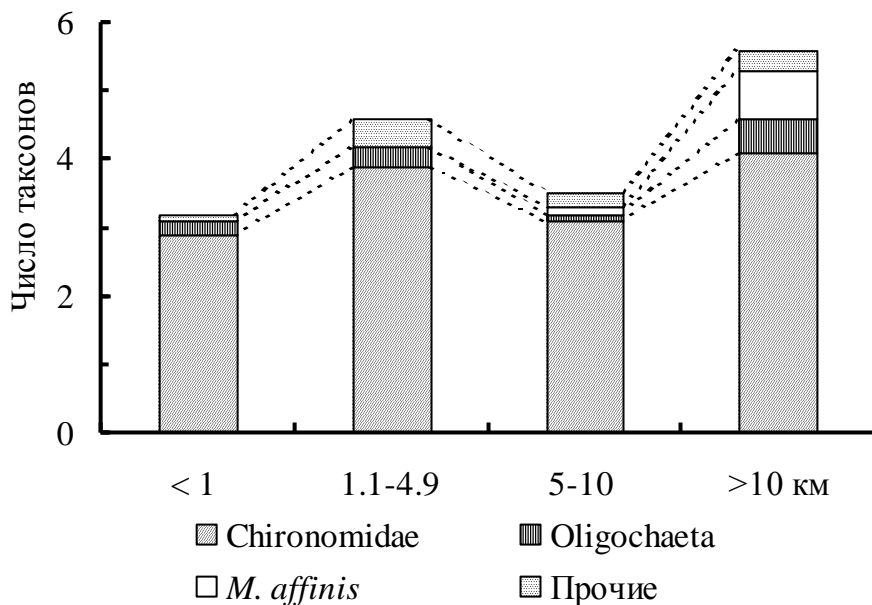


Рис.3.6. Среднее число таксонов (в одной пробе) на различном расстоянии от места поступления сточных вод в Монче-губу оз.Имандра

В Монче-губу в составе промышленных сточных вод поступают совместно с ТМ органические и биогенные вещества. Поэтому величины численности и биомассы у устойчивых к ТМ хирономид почти сопоставимы с таковыми в мезотрофных водоемах. Однако на расстоянии до 8 км от места поступления сточных вод ни разу не были обнаружены реликтовые

ракообразные, поденки, пиявки, брюхоногие моллюски и многие другие типичные обитатели субарктических водоемов. По мере удаления от этого участка разнообразие фауны закономерно возрастает.

Приведенные факты свидетельствуют об огромной важности трофического статуса водоема для экологических последствий загрязнения ТМ. В условиях ультраолиготрофного озера последствия токсификации более разрушительны.

В Монче-губе, вблизи приустьевом участка р.Нюдауй (по которой сбрасываются сточные воды медно-никелевого производства), чрезвычайно высокие концентрации ТМ в воде обусловили наибольшее подавление биоценозов. Там обычны лишь личинки хирономид *Chironomus*, *Procladius* (*Holotanytus*) и нематоды, а на литорали - единичные личинки *Psectrocladius* (*Psectrocladius*), а также немногочисленные Nematoda, Coleoptera, Hemiptera и Ceratopogonidae. Однако устойчивые к ТМ личинки хирономид *Chironomus* обеспечивают обильное развитие зообентоса на наиболее загрязненном участке лишь на расстоянии 1-5 км от устья реки (рис.3.7а,б). К выходу из Монче-губы доля хирономид в биомассе сокращается вследствие естественного обеднения донных сообществ в северных глубоководных озерах (Герд, 1949; Николаев, 1981; Моисеенко, Яковлев, 1990). Доля бокоплава *Monoporeia affinis* и моллюсков *Pisidium* там достигает 13% общей биомассы зообентоса. Возрастает плотность чувствительных к загрязнению хирономид *Sergentia coracina*, *Heterotrissocladius*, *Zalutschia*, Tanytarsini.

В 1980-1981 гг., во второй половине зимы и весной нередко на приустьевом участке р.Нудуай наблюдалась массовая гибель всех организмов макрозообентоса, включая личинок *Chironomus*. Однако этот участок личинки повторно заселяли уже через 2-3 недели. В Монче-губе также выявлена наибольшая частота (до 30% в 1981 г.) встречаемости морфологических аномалий у личинок *Chironomus*: отсутствие отдельных сегментов антенн, нарушение строения субментума, лигулы у личинок Tanypodinae и прочие отклонения. Это можно связать в первую очередь с токсическим действием ТМ и, вероятно, флотореагентов. Возрастание частоты морфологических аномалий у личинок хирономид вблизи металлургических предприятий - один из признаков действия ТМ (Pinder, 1986; Warwick, 1985, 1989).

Многолетняя динамика зообентоса. Характер динамики биологических сообществ в ненарушенных экосистемах определяется естественными циклическими и другими процессами. При наличии мощных антропогенных факторов динамика сообществ адаптивно подчиняется их влиянию (Зимбалевская, 1981; Приемы..., 1985). Многолетние (начиная с 1930-х годов) изменения в бентосных и других сообществах Монче-губы регулируется динамикой загрязнения от медно-никелевого производства (Деньгина, 1980; Яковлев, 1998б, 1999, 2002б; Yakovlev, 2000а). Уже с начала загрязнения озера наметилась тенденция к снижению качественного разнообразия сообществ из-за исчезновения наиболее чувствительных к ухудшению экологических условий реликтовых форм и типичных представителей фауны северных водоемов (Крогиус, 1931; Крохин, Семенович, 1940; Рыбы..., 1966; Большие..., 1976; Деньгина, 1980; Яковлев, 1999). К началу 1980-х годов основу зообентоса в сообществах составляли лишь личинки хирономид (табл.3.9).

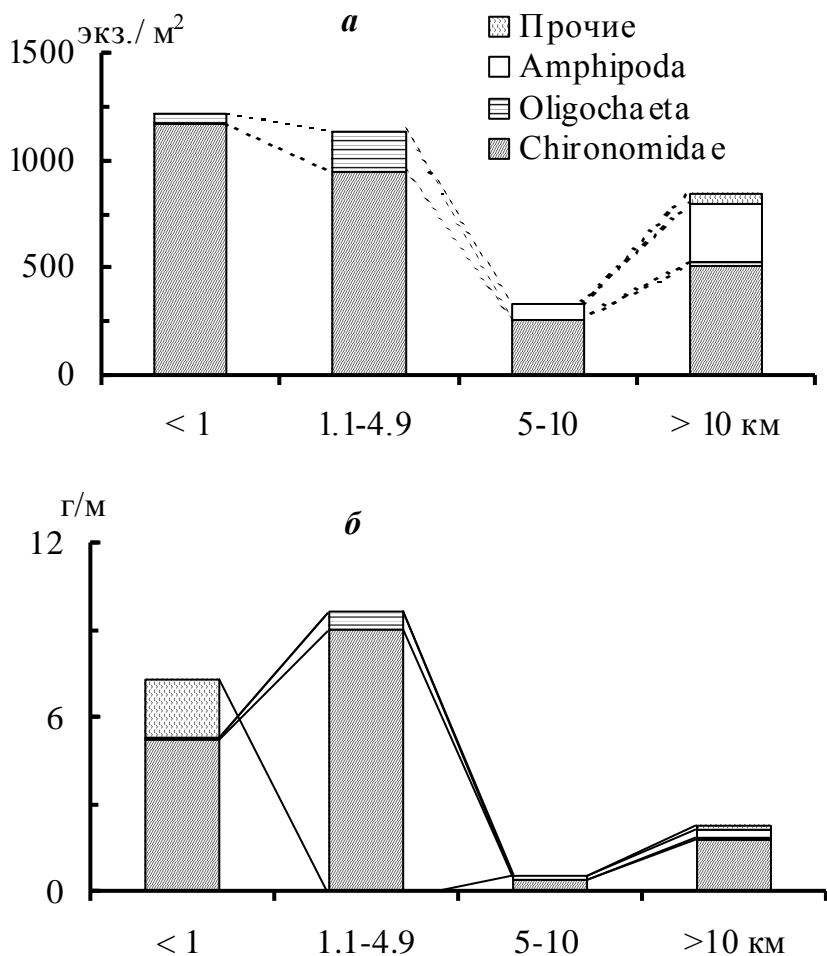


Рис.3.7. Распределение численности (а) и биомассы зообентоса (б) на различном расстоянии от места поступления сточных вод в Монче-губу оз.Имандра (1978-1996 гг.)

Таблица 3.9

Многолетняя динамика численности (экз/м²) некоторых видов зообентоса в Монче-губе оз.Имандра (на расстоянии до 13 км устья от р.Нюудай); прочерк - не обнаружены

Таксон	1973 г.	1978-1979 гг.	1981-1983 гг.	1990-1991 гг.	1996 г.
<i>Chironomus</i> spp.	+	1537	336	248	229
<i>Procladius</i> spp.	+	265	116	104	94
<i>Tubifex tubifex</i>	-	-	148	117	-
<i>Psectrocladius</i> spp.	+	20	151	-	-
<i>Cladopelma viridula</i>	-	-	5.3	10.4	-
<i>Sergentia coracina</i>	?	20	24	31.3	-
<i>Tanytarsus</i> spp.	+	21	-	-	11.3
<i>Micropsectra</i> spp.		23	6.6	-	35.3
<i>Monoporeia affinis</i>	+	-	-	-	129.3

Численность (как и биомасса) зообентоса в Монче-губе были минимальными в наиболее неблагоприятный период - в первой половине 1980-х годов (рис.3.8а,б). В конце 1980-х годов после реконструкции очистных сооружений, внедрения системы оборотного водоснабжения, а с начала - 1990-х годов - сокращения объемов промышленного производства наметилось некоторое восстановление сообществ. Однако в середине 1990-х годов выявилась очередная тенденция к деградации сообществ. Это может свидетельствовать о дальнейшем ухудшении экологической ситуации или о проявлении циклических явлений в динамике сообществ.

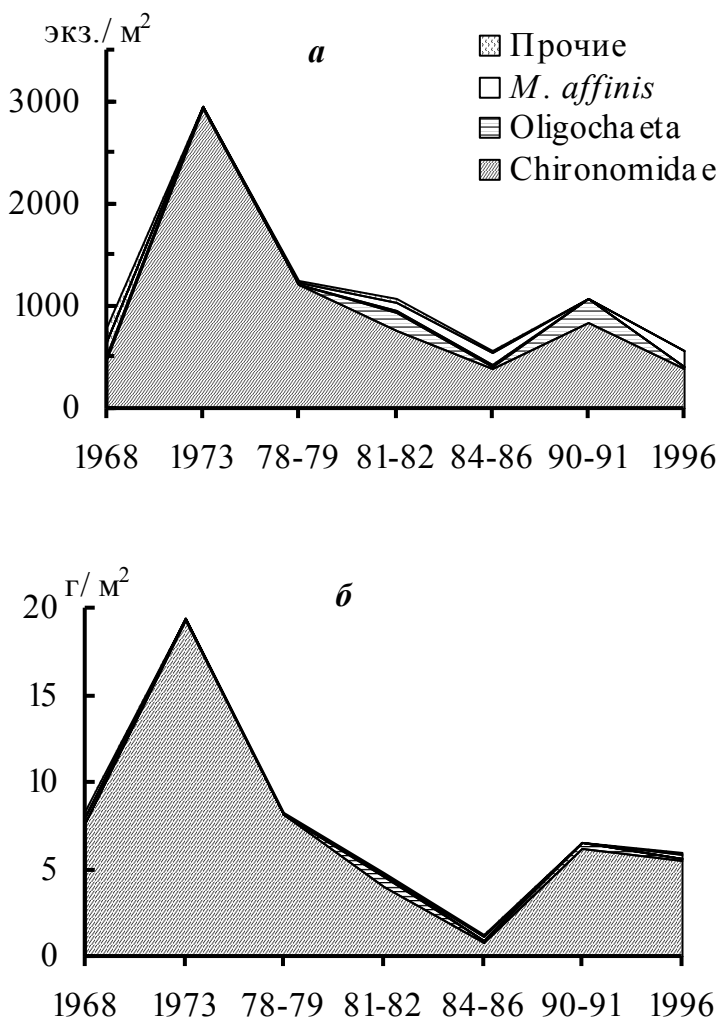


Рис.3.8. Многолетняя динамика численности (а) и биомассы (б) зообентоса на глубоководных участках Монче-губы и прилегающей акватории плеса Большая Имандра (за 1968 и 1973 гг. использованы литературные данные: Большие..., 1976; Деньгина, 1980)

После периода незначительного повышения разнообразия в начале 1990-х годов последовало качественное обеднение фауны. Однако бокоплав *Monoporeia affinis* после более чем 30-летнего отсутствия впервые были обнаружены в 1996 г. у выхода из Монче-губы в открытый плес (где влияние ТМ ослаблено). Вселение других, прежде обычных в озере видов (моллюсков и других групп), не обнаружено.

Таким образом, токсификация водоемов обусловлена непосредственным токсическим действием и бионакоплением ТМ в водных организмах. Основные признаки реагирования сообществ на токсификацию следующие (Яковлев, 2002а,б): а) качественное и количественное обеднение зообентоса (вплоть до гибели всех организмов макрозообентоса); б) формирование специфических сообществ с доминированием личинок хирономид (*Chironomus*, *Procladius*, *Ablabesmyia*, *Psectrocladius*) в глубоководных зонах озер; ручейников Polycentropodidae и Rhyacophila, а также полужесткокрылых Corixidae - на литорали и в водотоках; в) морфологические нарушения у особей; г) бионакопление ТМ.

Наряду с неспецифическими изменениями в бентосных сообществах при токсическом воздействии ТМ - резким качественным обеднением фауны, выпадением целых систематических групп, аномальным пространственным распределением и сезонной динамикой сообществ, можно выделить специфические - количественное обеднение (вплоть до гибели организмов макрозообентоса при "залповых" сбросах сточных вод), сокращение доли первичноводных и гомотопных видов, и напротив, рост удельного веса насекомых, принадлежащих, как правило, к группировке хищников. При сопутствующих изменениях в планктонных сообществах все это ведет к подавлению автотрофного и сапрофитного компонентов экосистемы, биопродукционного потенциала и, соответственно, ослаблению детритного направления утилизации ОВ, т.е. к "олиготрофизации" водоема.

3.2.4. Бионакопление тяжелых металлов в организмах зообентоса

Тяжелые металлы, наряду с их токсичностью и мутагенностью, обладают кумулятивным эффектом в организме (Брагинский и др., 1987; Versteeg et al., 1988; Viarengo, 1989; Никаноров, Жулидов, 1991; Воробейчик и др., 1994). Следовательно, необходимым условием для регламентации уровня ТМ в водных экосистемах становится сопряженная оценка их содержания, учет особенностей их трансформации в различные формы и миграции, также механизмов влияния различных абиотических и биотических факторов на процессы поглощения, накопления и выведения ТМ из организма.

Поведение ТМ в водной экосистеме, включая взаимодействия с растворенными и взвешенными в воде компонентами, а также с донными отложениями, довольно подробно освещено в литературе (Нахшина, 1980; Линник, Набиванец, 1986; Мур, Рамамурти, 1987; Родюшкин, 1995; Моисеенко и др., 1996а, 1997а).

Организмы зообентоса, контактируя с двумя средами: водой и ДО, где накапливается значительная часть поступивших в водоем ТМ (Никаноров и др., 1985; Dauvalter, 1994; Даувальтер, 1994; 1999), могут рассматриваться как показательные объекты при эколого-токсикологических исследованиях.

В качестве загрязненных ТМ водоемов принимали оз.Монче и Мончегубу оз.Имандра малые озера и водотоки Печенгского р-на Мурманской обл. В основном они располагаются на расстоянии менее 30 км вокруг предприятий цветной металлургии. Водоемы, расположенные вдали от металлургических предприятий условно приняты как фоновые. Это - оз.Рускватн (система р.Пасвик вдоль Российско-Норвежской границы), оз.Кочьявр (Российско-Финляндская граница), оз.Бабые (восточная часть Кольского п-ова) и малые озера и водотоки на территории Финской Лапландии.

В зависимости от индивидуальной массы организмов каждая проба состояла из 50-100 особей отдельного таксона беспозвоночных: а) личинок хирономид рода *Chironomus*; б) бокоплава *Gammarus lacustris*; в) личинок ручейников семейства *Polycentropodidae*. Если бокоплавы избегают загрязненные и закисленные водоемы (Yakovlev, 2000 с), то хирономиды и ручейники встречаются как в сильно загрязненных, как и в экологически благополучных водоемах (Яковлев, 1999). Анализы ДО выполняли в Институте проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра РАН, Лапландском окружном центре (Финляндия) и в Норвежском институте исследований природы (Норвегия).

Выбранные для анализа на содержание ТМ организмы выдерживали (приблизительно 12 ч) в небольших сосудах с дистиллированной водой для удаления содержимого кишечника. Затем их снова промывали дистиллированной водой, высушивали химически чистыми бумажными фильтрами и хранили при температуре минус 20°C, а впоследствии доводили до постоянного (сухого) веса при 50-60°C. Перед определением пробы растворяли химически чистой азотной кислотой. Содержание ТМ определяли с использованием атомно-адсорбционного спектрофотометра (в мг·кг⁻¹ массы сухого вещества).

Для расчета коэффициента накопления (КН) использовали соотношение концентрации того или иного ТМ в теле гидробионтов (мг·кг⁻¹ массы сухого вещества) и в воде (мг·л⁻¹) или в ДО (мг·кг⁻¹ сухого вещества). Методика и результаты исследований более подробно изложены в работе (Яковлев, 2002а). Максимальные концентрации ТМ в личинках хирономид и ручейников обнаруживаются в водоемах, расположенных вблизи источников загрязнения (табл.3.10).

Концентрации ТМ в личинках хирономид в 30-километровой зоне вокруг металлургических предприятий располагаются в следующем порядке: Zn>Mn>Ni>Cu>Pb>Co>Cd; в личинках ручейников: Cu>Zn>Ni>Mn>Co>Pb>Cd. Для сравнения отметим, что в условно-фоновых водоемах эти ряды выглядят для хирономид: Mn>Zn>Cu>Ni>Co; ручейников: Zn>Mn>Cu>Ni>Pb>Cd>Co; бокоплава: Zn>Cu>Mn>Ni>Co>Pb>Cd. Из приведенных рядов видно, что как в загрязненных, так и в условно-фоновых водоемах наибольшее содержание в организмах обнаруживают Zn и Mn. Содержание Ni и Co в личинках хирономид из чрезвычайно загрязненного участка оз. Имандра (Монче-губа), а также Ni в личинках ручейников, собранных из озер вблизи пос.Никель, превышают максимальные концентрации, измеренные в гидробионтах из других загрязненных водоемов (Никаноров и др., 1985).

Средние концентрации ТМ (мг/ кг сухого вещества) в бентосных беспозвоночных организмах из различных водоемов северной Фенноскандии

Водоемы и районы	Ni	Cu	Co	Cd	Pb	Zn	Mn
Личинки хирономид <i>Chironomus</i> spp.							
Монче-губа*	367.0	254.0	35.0	1.5	35.5	1412.0	411.0
Белая губа*	90.0	125.0	10.0	0.9	5.0	2040.0	431.0
Молочная губа*	24.0	55.0	4.0	2.0	5.0	796.0	86.0
Оз.Монче	67.0	165.0	25.0	1.3	18.0	1305.0	625.0
Оз.Куэтсъярви	120.0	131.0	4.5	2.0	41.0	1461.0	500.0
Оз.Ловозеро	11.0	11.0	3.9	3.9	15.0	299.0	-
Оз.Рускватн	7.5	24.0	2.5	-	-	146.0	200.0
Бокоплав (<i>Gammarus lacustris</i>)							
Оз.Бабье	14.0	19.0	10.8	-	-	135.0	-
Оз.Кочевр	13.0	46.0	4.8	-	-	307.0	619.0
Финская Лапландия	4.7	73.4	0.9	0.6	0.7	93.0	69.0
Личинки ручейников Polycentropodidae spp.							
10-км вокруг пос.Никель	180.0	295.0	10.3	2.6	5.9	200.0	145.0
Оз.Куэтсъярви	144.0	74.0	2.5	-	4.2	121.0	172.0
Финская Лапландия	3.9	17.8	1.2	1.3	1.8	160.0	94.0
Оз.Кочевр	10.0	29.0	2.3	-	-	112.0	172.0
Пресноводные гидробионты (Никаноров и др., 1985)							
Фоновые водоемы	1.5-24.0	2.5-60	0.04-0.4	0.1-0.5	0.3-1.8	80-230	10.4-120
Загрязненные водоемы	<144	<1000	<30.7	<433	<5032	<6705	<30010

*Оз.Имандра; прочерк - нет данных.

Зависимость бионакопления от концентрации ТМ в воде и донных отложениях. Цинк, Cd и Cu выделяются среди других ТМ максимально высокими значениями КН, а Co и Ni - минимальными. Для трех групп беспозвоночных ряды КН, полученные по результатам расчетов с концентрацией ТМ в воде, выглядят так: Zn>Cd>Cu>Mn>Pb>Ni>Co; в ДО: Zn>Cd>Cu>Pb>Mn>Co>Ni. Из табл.3.11 и 3.12 видно, что КН, рассчитанные по содержанию Cu, Cd, Zn, Pb, Mn в воде, и Pb в ДО, превышают указанные в литературе максимальные величины КН для пресноводных гидробионтов (Никаноров и др., 1985; Никаноров, Жулидов, 1991; Lithner et al., 1995a,b). Концентрации ТМ в личинках хирономид, в целом, характеризуются положительной корреляционной связью с содержанием ТМ в воде и ДО (табл.3.13).

Напротив, величины КН не обнаруживают столь однозначных зависимостей от концентраций, соответствующих ТМ в воде. На примере личинок хирономид из условно-фоновых водоемов видно, что значения КН (по содержанию в воде) выше для Cu, Ni и Pb, а на примере ручейников - для Cu. Zn и Pb отличаются от других ТМ тем, что КН, рассчитанные относительно их содержания в воде, не столь резко различаются между загрязненными и условно-фоновыми водоемами. Огромная разница в величинах КН

обнаружилась для Co, как для хирономид, так и ручейников, соответственно в 74 и 39 раз. В то же время за исключением Mn, Pb и Cd, значения КН (по содержанию в ДО) оказались выше от 2 до 9 раз в условно-фоновых водоемах по сравнению с загрязненными. Для Ni (наиболее массового загрязнителя металлургических предприятий) характерна более четкая отрицательная связь для КН, рассчитанных по соотношению его концентрации в личинках хирономид с содержанием в ДО, по сравнению с КН, полученными на основе расчетов по концентрации в воде (рис.3.9). Такие же различия характерны для Cu.

Таблица 3.11

Средние коэффициенты накопления (КН) тяжелых металлов (ТМ) в водных беспозвоночных организмах из загрязненных (загр.) и условно-фоновых водоемов (усл.-фон.) по отношению к содержанию ТМ в воде

ТМ	Chironomus spp.		Gammarus lacustris	Polycentropodidae spp.		Insecta
	загр.	усл.-фон.	усл.-фон.	загр.	усл.-фон.	
Ni	1750	3450	5267	3000	2300	-
Cu	10600	41520	6466	15200	29000	200-13500*
Co	11100	150	2000	27600	714	-
Cd	40000	5263	12000	61000	36000	400-42000*
Zn	45550	45740	5700	55300	58500	800-28900*
Pb	22200	26000	2333	7500	6600	2000**
Mn	40010	20000	6580	11034	5472	400-20000*

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в табл.3.12 приводятся данные: *Никаноров, Жулидов, 1991;**Мур, Рамамурти, 1987).

Таблица 3.12

Средние коэффициенты накопления (КН) тяжелых металлов (ТМ) в беспозвоночных организмах из загрязненных и условно-фоновых водоемов по отношению к содержанию ТМ в ДО

ТМ	Chironomus spp.		Gammarus lacustris	Polycentropodidae spp.		Insecta
	загр.	усл.-фон.	усл.-фон.	загр.	усл.-фон.	
Ni	0.1	0.2	0.2	0.04	0.3	-
Cu	0.5	0.9	2.5	0.1	0.9	0.2-9.8*
Co	0.1	0.2	0.06	0.1	0.4	-
Cd	0.6	1.3	3.0	1.1	0.5	0.3-4.2*
Zn	7.9	11.9	1.1	1.4	1.5	0.4-8.3*
Pb	1.0	1.4	0.04	0.2	0.02	-
Mn	0.4	0.1	0.1	0.2	0.1	0.04-1.5*

Коэффициенты ранговой корреляции (r_s) между содержанием ТМ в личинках хирономид рода *Chironomus* и КН с концентрацией соответствующих ТМ в воде (В) и ДО (ДО), а также химическими показателями воды и ДО (до пяти коэффициентов корреляции по мере их убывания); с отрицательным знаком коэффициента корреляции подчеркнуты; * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.00$; прочерк - нет данных

ТМ в личинках	ТМ в воде	ТМ в ДО	Химические показатели
Ni	0.86***	0.93***	SO ₄ >Mg _B >Ca _B >Cl>N _{общ} **
Ni _{КН} (В)	-0.46*	-0.50*	Ca _{ДО} >Fe _B *
Ni _{КН} (ДО)	-0.48*	-0.60**	Ca _{ДО} >Эп*
Cu	0.09	0.68**	SO ₄ >N _{общ} >Cl>Эп>Цв**
Cu _{КН} (В)	-0.25	-0.47*	SO ₄ >Ca _{ДО} >Cl>Mg _B >Щел**
Cu _{КН} (ДО)	-0.53*	-0.68**	N _{общ} >Ca _{ДО} >Fe _B *
Co	0.40	0.70**	Эп>Mg _{ДО} >Fe _B >POB>Цв*
Co _{КН} (ДО)	0.69**	-0.41*	Mg _B >Ca _B >POB*
Cd	0.53*	0.71**	Цв*
Cd _{КН} (ДО)	0.34	-0.42*	Ca _B >Кв>pH*
Zn	0.49*	0.28	Mg _{ДО} >N _{общ} >Цв>ОП>POB**
Zn _{КН} (ДО)	-0.12	-0.67**	N _{общ} >Цв*
Pb	0.24	0.09	N _{общ} >Ca _{ДО} >Mg _B >SO ₄ *
Pb _{КН} (ДО)	-0.13	-0.77**	Mg _{ДО} >Цв*
Mn	0.31	0.18	Эп>Fe _B >SiO ₂ *
Mn _{КН} (ДО)	0.44*	-0.52*	Цв>POB*

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначения см. табл.2.2.

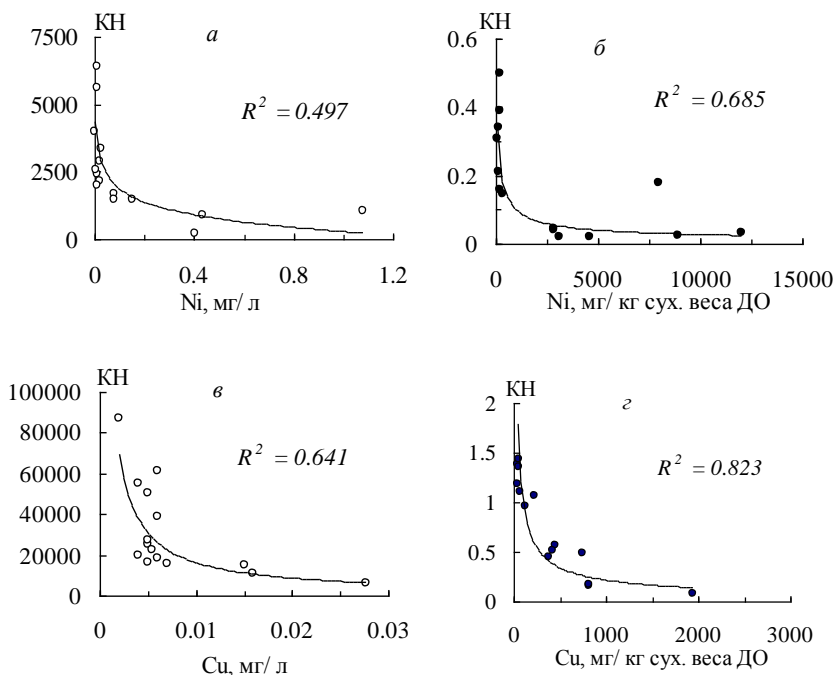


Рис.3.9. Зависимость коэффициентов накопления (КН) Ni и Cu в личинках хирономид рода *Chironomus* от его концентрации в воде (а, в) и ДО (б, г)

Более слабая связь КН, рассчитанных по концентрации Ni и Cu в воде, по-видимому, обусловлена значительной изменчивостью их содержания в водной среде. Концентрации аккумуляровавшихся в ДО ТМ более постоянны во времени, а также в большей степени отражают многолетнюю нагрузку металлов на водные экосистемы. Личинки хирономид обитают в мягких ДО и потребляют детрит, где, по-видимому, концентрации ТМ менее изменчивы. Более тесная зависимость содержания Ni в почках рыб от концентрации его в ДО по сравнению с концентрацией в воде также отмечалась ранее для загрязненных озер Печенгского р-на (Nøst et al., 1991, 1997; Кашулин, Решетников, 1995; Кашулин и др., 1999; Кашулин, 2004).

Таким образом, содержание Ni и Cu в личинках хирономид рода *Chironomus* (факультативные собиратели-детритофаги) и личинках ручейников семейства *Polycentropodidae* (факультативные хищники) из озер и водотоков, находящихся в 30-километровой зоне вокруг медно-никелевых предприятий, примерно в 10-70 раз выше, чем в условно-фоновых водоемах региона. Концентрации Ni и Cu в гидробионтах определяются главным образом уровнем их содержания в окружающей среде. Значения КН для личинок хирономид и ручейников максимальны для Zn и Cd, минимальны - для Ni. За исключением Cd и Pb, значения КН закономерно уменьшаются по мере роста концентрации ТМ во внешней среде. Выявилась более тесная обратная зависимость КН, рассчитанных по концентрации соответствующих ТМ в озерных ДО, чем КН, полученных по концентрации их в воде.

3.3. Антропогенная acidification

Повышенная потенциальная возможность закисления водосборных бассейнов в рассматриваемом регионе обусловлена следующими причинами: а) питанием озер и рек преимущественно за счет атмосферных осадков; б) развитием подстилающей поверхности из кислых коренных пород (гранитов и базальтов); в) накоплением в снеге кислотообразующих веществ во время продолжительной зимы и их поступлением в водосборные бассейны в сжатые сроки во время весеннего снеготаяния; г) низкой минерализацией воды; д) слабым развитием почвенного слоя; е) низким биолого-продукционным потенциалом водных объектов (Acidification..., 1990; Моисеенко, 1991; Моисеенко и др., 1996а).

Негативные изменения в зообентосе, связанные с антропогенным закислением, выявлены в горных и тундровых водоемах вдоль побережья Баренцева моря - от района Яарфиорд на северо-востоке Норвегии до восточной оконечности Кольского п-ова (Baekken, Aanes, 1990а; Яковлев и др., 1991), на территории северной Финляндии (Acidification..., 1990; Kinnunen, 1990; Яковлев, 1999, 2001; Yakovlev, 1999) и в ряде лесных районов Мурманской обл. (Moiseenko, Yakovlev, 1990).

На примере 217 обследованных в 1993-1994 гг. малых озер Финской Лапландии установлено (Yakovlev, 1999), что величины рН воды в них составляют 4.7-8.5. Около 35% озер имели рН ниже 6.4, менее 10% озер - ниже 5.4. Причем, минимальные значения щелочности и рН были в бессточных и головных озерах. Антропогенно закисленные озера - преимущественно горные и

тундровые озера с прозрачной водой, а природно закисленные - лесные озера с коричневой водой (Kortelainen, Saukkonen, 1995; Mannio, Vuorenmaa, 1995).

Ацидификация обычно выявляется по снижению величины рН, щелочности, кислотонейтрализующей способности воды (ANC) а также по изменению соотношения анионов HCO_3/SO_4 (Henriksen et al., 1990). Она проявляется также в снижении буферной емкости крупных водосборов в историческом интервале, эпизодическом снижении рН воды в период половодья на малых ручьях (Моисеенко, 1991, 1992). Закисление сопровождается повышением концентрации растворенных форм Al, а также ТМ, как это видно на примере Ni (табл.3.14), обладающих высокой токсичностью для гидробионтов (Campbell, Stokes, 1985; Яковлев, 2001).

Таблица 3.14

Основные химические показатели трех классов рН воды ($M \pm m$), выделенных на примере малых закисленных озер на территории Финской Лапландии*

Показатель	<5.0	5.1-5.9	6.0-7.0
Ca, мг/л	0.3±0.1	0.5±0.1	2.0±0.2
Al _{общ} , мкг/л	87.2±17.4	61.4±8.3	30.4±2.1
Al _{лаб} , мкг/л	8.7±1.1	12.7±1.5	10.0±0.1
Al _{нелаб} , мкг/л	52.0±10.9	27.9±5.5	18.0±1.8
РОВ, мг С/л	9.3±0.9	4.8±0.6	5.1±0.6
Цв, мг Pt/л	77.1±9.6	46.7±7.0	29.7±1.9
ПО, мг О/л	12.1±1.1	7.1±1.2	5.0±0.2
Р _{общ} , мкг/л	11.8±2.3	10.8±2.4	9.2±0.6
N _{общ} , мкг/л	435.5±31.2	324.9±45.7	241.2±9.8
Ni, мкг/л	10.0±1.6	6.4±1.1	5.7±1.7

*Данные представлены автору Лапландским центром окружающей среды (Рованиеми, Финляндия).

Повышение концентрации тяжелых металлов в водной среде при ацидификации обусловлены следующими факторами:

а) поступлением в водоем металлов вместе с кислотообразующими веществами из атмосферного воздуха (Jeffries, Snyder, 1981; Blancher, McNicol, 1987; Моисеенко, 1991);

б) выносом из почвы и из озерных донных отложений металлов (особенно Al, Mn, Zn, Pb и Cd) и усилением их миграции в водной среде;

в) уменьшением адсорбции металлов;

г) замедлением процессов комплексообразования с органическими соединениями;

д) ускорением трансформации в ионные или другие подвижные формы (Borg, Andersson, 1984; Campbell, Stokes, 1985; Borg, 1987; Андрианов и др., 1988; и др.).

3.3.1. Эколого-физиологические аспекты влияния закисления на зообентос

Основные негативные факторы действия на живые организмы в закисленной воде - токсичность ионов H^+ , металлов и особенно ионных и

лабильных форм Al в кислой среде (Burton, Allan, 1986; Herrmann, 1987; Starodub et al., 1987).

Повышенная концентрация ионов H^+ ведет к потере Ca из эпителия жабр и тем самым нарушается регуляция в организме баланса ионов Na^+ и Cl^- , развивается ацидоз крови и другие патологические явления (Navas, 1986; по Navas, Rosseland, 1995).

Al в кислых водах встречается в комплексных соединениях с органическими лигандами в виде неорганических комплексов Al^{3+} , $Al(OH)^0_3$, в нейтральной водной среде в виде $Al(OH)^0_3$ и в щелочной воде в виде $Al(HCO_3)^{2-}_3$. Al в воде с $pH < 4.0$ присутствует преимущественно в форме трехвалентного катиона $Al(OH)^{3+}_6$, а при $pH 4.0-6.5$ - в виде $Al(OH)^{2+}_2$, $Al(OH)^+_2$ и $Al(OH)_3$. В незакисленной воде ($pH > 6.5$) он содержится преимущественно в виде гидрооксоалюминатов ($Al(OH)^-_4$) (Wren, Stephenson, 1991).

Содержание $Al_{раств}$ в нейтрально-щелочной среде обычно незначительно вследствие слабой растворимости его гидроксидов. Типичные для субарктических регионов Al-Fe-гумусовые почвы - основные источники поступления Al в ручьи и озера в северных регионах при снижении pH воды (Моисеенко и др., 1996а). Его средние концентрации в почвах Финской Лапландии 350-800 мкг/г (Kontio, Kähkönen, 1991). Кратковременное снижение pH воды в ручьях Кольского п-ова во время интенсивного снеготаяния сопровождается с возрастанием содержания лабильного алюминия $Al_{лаб}$ в 1.7-3 раза. Содержание связанных $Al_{нелаб}$ и взвешенных $Al_{взв}$ форм алюминия возрастает не так существенно. Отмечено преобладание двух первых форм (до 65%), а доля $Al_{взв}$ не превышает 20%.

Физиологический механизм действия Al связан с нарушениями ионного обмена в организме, а также с отклонениями в функционировании жаберного аппарата у беспозвоночных организмов и рыб (Navas, Hutchinson, 1982; Виноградов, 1986; Herrmann, Andersson, 1986; Rosseland, Staurnes, 1994; Navas, Rosseland, 1995). Массовая гибель беспозвоночных организмов в зависимости от pH в закисленной воде наступает при содержании $Al_{общ} > 100$ мкг/л. Большая часть видов рыб начинает исчезать из водоемов при концентрации $Al_{раств}$ 25-150 мкг/л и $Al_{лаб} > 50$ мкг/л (Hall et al., 1985; Appelberg et al., 1993). Имеются сведения о токсичности $Al_{лаб}$ в концентрации > 5 мкг/л (Моисеенко и др., 1996а).

Таким образом, ионные и непрочные комплексы (связываемая ион-обменной смолой форма $Al_{лаб}$) наиболее токсичны для водных организмов (Navas, Hutchinson, 1982; Hall, Ide, 1987; Acidification ..., 1990). Массовая гибель обитателей водотоков наступает при содержании Al в воде более 100 мкг/л.

pH, гумификация и содержание различных форм Al в воде. Наряду с pH концентрации Al и его различных форм в закисленной водной среде контролируются многочисленными факторами среды, важнейшие из которых - содержание в воде гумусовых веществ, РОВ, грубодисперсных взвесей и биогенных элементов (Navas, Hutchinson, 1982; Hall et al., 1985; Линник, Набиванец, 1986; Acidification ..., 1990; Яковлев, 1999, 2001). Значительную роль в деградации сообществ также играют негативные сопутствующие факторы: уменьшение количества ОВ в водной среде (Raddum 1979; Eriksson et al., 1980; Townsend et al., 1983; Otto, Svensson 1983; Malmgvist, Mäki, 1994). В то же время сами ГВ и ОВ имеют существенное значение для формирования состава и количественного развития водных организмов (Яковлев, 2001).

В многообразии действий ГВ на биологические процессы в водоемах можно выделить основные (Burton, Allan, 1986; Herrmann, 1987; Petersen et al., 1987; Herrmann et al., 1993; Navas, Rosseland, 1995): а) действуют как слабые нейтрализаторы сильных неорганических кислот при низких рН воды (4-5); б) мельчайшие частицы служат пищей для фильтраторов и собирателей-детритофагов; в) изменяют состав пищи в водной среде; г) снижают или повышают токсичность органических соединений путем сорбции; д) формируют комплексы с металлами, снижая их токсичность; е) изменяют процессы метаболизма в организме; ж) проявляют токсические свойства; з) уменьшают токсичность Al и других металлов.

Значительные концентрации в воде ГВ, а также достоверные ($p < 0.001$) корреляционные связи (положительная с рН, с содержанием SO_4 и отрицательная с цветностью воды Цв и перманганатной окисляемостью (ПО)) подтверждают выводы об определяющем вкладе органических кислот в снижение рН воды малых озер (Acidification ..., 1990; Yakovlev, 1999).

Для оценки степени природного закисления обследованных водоемов использовались гидрохимические показатели степени гумифицированности воды (Цв, ПО, концентрации РОВ и Fe). Установлено, что содержание их закономерно возрастает по мере уменьшения рН воды (см. табл.3.14). Они характеризуются тесной положительной внутригрупповой корреляционной связью ($p < 0.01$) между собой и с концентрацией биогенных элементов ($N_{\text{общ}}$, $P_{\text{общ}}$) в воде.

Концентрации $Al_{\text{общ}}$ и $Al_{\text{нелаб}}$ в воде повышаются по мере уменьшения рН (см. табл.3.14). Однако достоверные ($p < 0.01$) различия средних значений между тремя классами рН выявились лишь для $Al_{\text{общ}}$. Средние концентрации $Al_{\text{нелаб}}$ различаются достоверно ($p < 0.05$) при $5.0 > \text{pH} > 6.0$. Содержание $Al_{\text{лаб}}$ не обнаруживает столь четкой зависимости от рН воды. Однако анализ распределения Al по формам при различных рН показывает, что доля $Al_{\text{лаб}}$ все же возрастает ($p < 0.05$) от 7.6% при $\text{pH} < 5.0$ до 22.7% при $\text{pH} > 6.0$. Доля $Al_{\text{нелаб}}$ максимальна в воде с $\text{pH} < 5.0$ (45.3%) и минимальна в воде с $\text{pH} > 6.0$ (36.4%). Значение рН воды также влияет на степень связывания металлов в нетоксичные комплексы с ОВ и ГВ (Линник, Набиванец, 1986).

Корреляционная связь $Al_{\text{лаб}}$ с показателями гумифицированности воды (Цв, ПО, РОВ и Fe) отрицательна ($p < 0.05$). Концентрации $Al_{\text{общ}}$ и $Al_{\text{нелаб}}$, напротив, закономерно ($p < 0.001$) возрастают по мере повышения степени гумифицированности воды (табл.3.15).

Таблица 3.15

Средние концентрации ($M \pm m$), мкг/л форм Al в воде разной цветности на примере закисленных (рН 4.7-6.5) озер Финской Лапландии

Цв, мг Pt/л	$Al_{\text{общ}}$	$Al_{\text{лаб}}$	$Al_{\text{нелаб}}$
< 10	15.8±1.6	9.3±0.9	7.1±0.3
15-35	32.1±2.6	7.5±0.3	17.5±0.9
40-180	65.9±7.3	5.8±0.3	22.5±1.9

Все эти факты, а также более высокие коэффициенты корреляции между содержанием всех форм Al и показателями гумифицированности воды

подтверждаются тем, что ГВ определяют не только рН воды, но и соотношение различных форм АІ в воде малых озер региона. (Acidification..., 1990; Kortelainen, 1993; Kortelainen, Saukkonen, 1995). Более подробный анализ показывает, что в нейтрально-щелочной среде (рН>6.5) содержание АІ_{лаб} характеризуется положительной корреляционной связью с показателями гумифицированности воды ($p=0.01-0.0001$), а в закисленной среде (рН<6.5) содержание его снижается по мере увеличения Цв. Интенсивный рост концентрации АІ_{лаб} в воде с рН<6.5 отмечается лишь в олиго-и мезогумозной воде (рис.3.10).

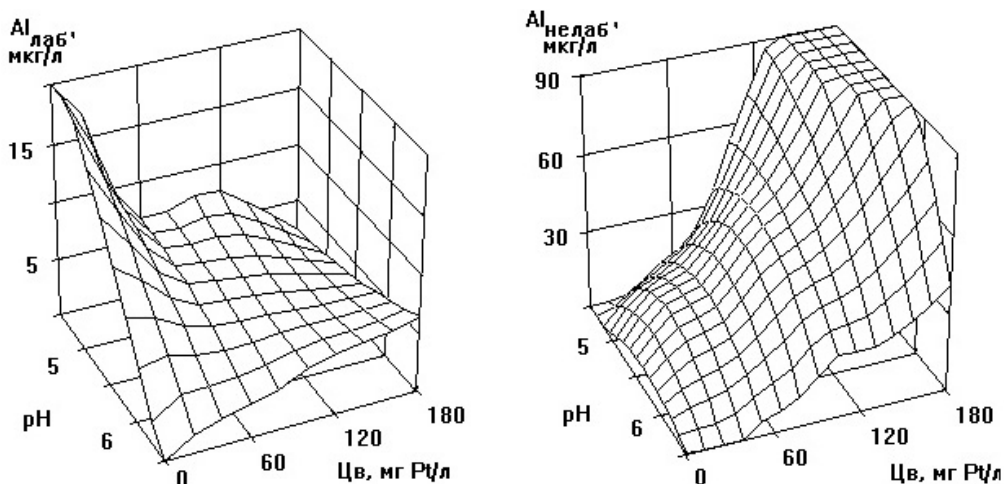


Рис.3.10. Зависимость концентраций АІ от рН и цветности воды (здесь и на рис. 3.11 и 3.14), поверхности на графиках получены методом сглаживания на основе метода наименьших квадратов или полиномиальной функции второго порядка)

В воде с Цв>60 мг Pt/л концентрация АІ_{лаб} при рН 4.7-6.5 остается примерно одинаковой, а концентрация АІ_{нелаб} в высокоцветной воде с низким рН резко возрастает ($p < 0.0002$). Таким образом, несмотря на рост содержания АІ_{общ} в воде высокой цветности, возрастает роль ГВ и ОВ в связывании АІ в более прочные и, соответственно, безвредные для биоты комплексы (Burton, Allan, 1986).

Видовое богатство, относительная численность и биомасса ацидофобных беспозвоночных в литоральных сообществах незакисленных озер ниже в высокоцветной водах (Цв>50 мг Pt/л), чем в озерах с более прозрачной водой ($p=0.02$). Однако есть сведения о большем разнообразии бентосной фауны в закисленных ручьях с коричневатой водой и относительно высокими концентрациями РОВ в воде по сравнению с олигогумозной водной средой (Otto, Svensson, 1983; Malmqvist, Mäki, 1994). В то же время чувствительные к закислению нимфы поденок Baetidae были обнаружены в ручьях с коричневатой водой при рН<5.0, но они отсутствовали в более прозрачной воде с рН<5.5 (Raddum, Fjellheim, 1984; Petersen et al., 1987; Raddum et al., 1988). Боклопав *Gammarus lacustris*, в отличие от других видов, характеризуется меньшей

зависимостью от содержания ГВ, что вполне согласуется с его распространением в высокоцветных водах лесной и лесотундровой зон.

Анализ данных показывает, что влияние ГВ на ацидофобных животных зависит от соотношения концентрации ГВ и рН воды. В ультра- и олигогумозной воде видовое разнообразие ацидофобных видов в пробах резко сокращается по мере снижения рН до порогового уровня 6.0-5.7 (рис.3.11). Судя по резкому сокращению числа ацидофобных видов при рН воды 5.6-5.7, этот уровень можно считать критическим, ниже которого происходят серьезные нарушения на всех уровнях организации жизни в водной экосистеме.

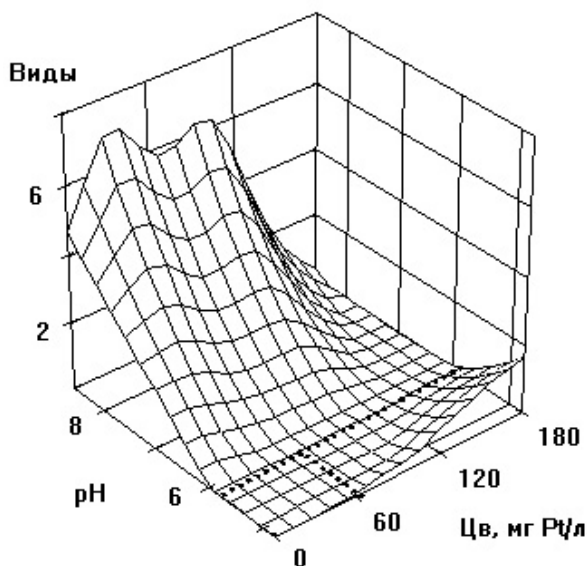


Рис.3.11. Зависимость суммарной численности ацидофобных видов (в одной пробе зообентоса) по отношению к рН и цветности воды в ручьях (точечные линии - пороговые значения)

В мезо- и полигумозной воде ($C_{\text{в}}=60-180$ мг Pt/л) при $\text{pH}=4.7-5.7$ разнообразие их даже растет по мере повышения $C_{\text{в}}$ воды > 60 мг Pt/л). Основная причина - низкая концентрация $\text{Al}_{\text{лаб}}$ в высокоцветной воде и преобладание связанных с ГВ и ОВ нетоксических форм металла. При критическом значении рН 5.7 обнаружена тенденция увеличения видового богатства бентосной фауны с ростом содержания ГВ в воде от 60 до 300 мг Pt/л (Kullberg, 1992). Однако в высокоцветной воде ($C_{\text{в}}>300$ мг Pt/л) наблюдалось обеднение фауны, видимо, вследствие повышения токсичности самих ГВ и ухудшения оптических и других свойств водной среды, изменения кормовой базы.

Несмотря на то, что первые признаки деградации биологических сообществ обнаруживаются уже при рН 6.5, серьезные нарушения на всех уровнях организации жизни в водной экосистеме происходят в олигогумозной воде ниже порогового значения рН воды (5.7), а при более высокой цветности воды они наблюдаются при еще более низких значениях рН (Raddum et al., 1988; Иголкина, 1991; Kullberg, 1992; Яковлев, 2001), что можно объяснить преобладанием там связанных с ГВ нетоксичных форм Al.

В результате факторного анализа матрицы данных, полученных в ходе изучения литоральных сообществ закисленных озер (рН 4.7-6.5), на территории Финской Лапландии выявились два главных фактора (ГФ₁, ГФ₂), объясняющие примерно 66% общей дисперсии всех признаков (рис.3.12).

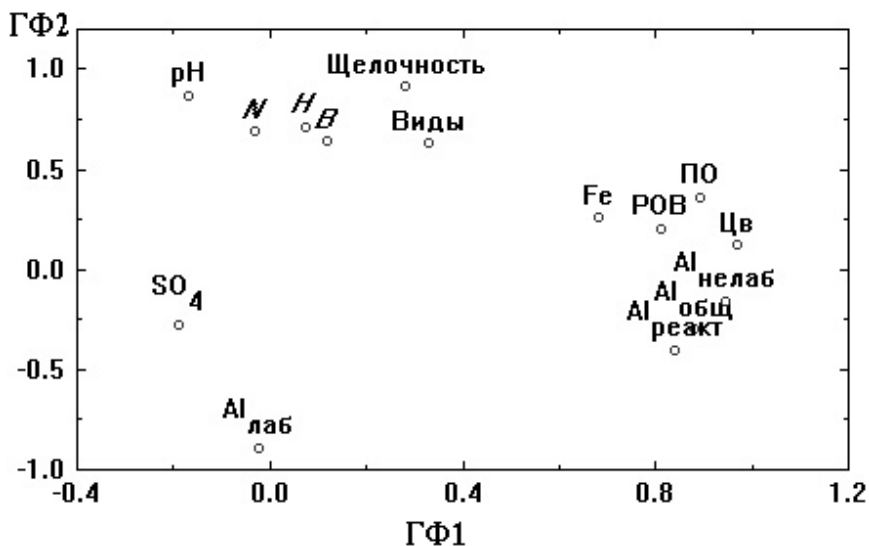


Рис.3.12. Координаты расположения гидрохимических показателей, общего числа бентосных видов в одной пробе (виды), индекса Шеннона *H*, относительной численности *N* и биомассы *B* ацидофобных видов в литоральных сообществах по отношению к двум ГФ

ГФ₁ (объясняет 42.2% дисперсии) отражает степень гумификации воды. рН воды и основные катионы характеризуются положительной корреляционной связью с видовым разнообразием зообентоса, относительной численностью и биомассой ацидофобных организмов, а показатели гумификации вод - отрицательной связью (табл.3.16).

Таблица 3.16

Корреляция (r_s) между характеристиками ацидофобных видов в бентосных сообществах и основными химическими показателями, отражающими природное и антропогенное закисление водотоков на территории Финской Лапландии (прочерк = недостоверно, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

Показатель	Число видов		Относительная численность, всего (%)		
	Gastropoda	Ephemeroptera	Gastropoda	<i>G. lacustris</i>	Ephemeroptera
рН	0.49***	0.50***	0.46***	0.38***	0.45***
РОВ, мг	-0.18*	-0.21*	-0.22**	-0.21*	-0.20*
С/л					
Цв, мг Pt/л	-0.19*	-0.22**	-0.29***	-	-0.21*

Лесные озера с коричневатой окраской воды характеризуются низким рН воды вследствие повышенного содержания в воде гуминовых и других кислот

(Линник, Набиванец, 1986; Acidification .., 1990). В этой группе оказались $Al_{\text{общ}}$, $Al_{\text{неаб}}$ и $Al_{\text{реакт}}$, которые связаны отрицательной корреляционной связью с биологическими показателями ($p = 0$).

$\Gamma\Phi_2$ характеризует степень закисления воды, так как соответствует высоким концентрациям Са, щелочности и рН, а также максимальному разнообразию и обилию ацидофобных видов. Координаты $Al_{\text{лаб}}$ и SO_4 оказались вместе на противоположной стороне от Са и рН (с отрицательным вкладом), что вполне можно объяснить более тесной связью концентрации этой фракции Al с содержанием сильных кислот и резким возрастанием токсичности воды при антропогенном закислении.

Известно, что Са - один из основных регуляторов токсичности тяжелых металлов и Al в кислой воде (Burton, Allan, 1986; Matschullat et al., 1992; Navas, Rosseland, 1995). Этот элемент и Mg во многом определяют устойчивость водосборных бассейнов по отношению к антропогенному закислению (Henriksen et al., 1990; Matschullat et al., 1992). В этой связи представляет интерес оценка содержания этих элементов не только в водной среде, но и в гидробионтах. На примере малых озер Финской Лапландии изучены зависимости концентраций Са и Mg в личинках ручейников семейства Polycentropodidae от концентраций катионов этих элементов в воде, рН и степени гумифицированности воды (Яковлев, 2003б). Содержание Са в личинках ручейников практически не зависит от его концентрации в воде, а Mg соответственно находится в обратной зависимости. Коэффициенты накопления находятся в сильной обратной зависимости от концентраций катионов этих элементов в воде, а также от рН воды (рис.3.13).

По мере снижения рН воды концентрации Са и Mg в личинках уменьшаются менее интенсивно, чем в воде, что косвенно свидетельствует о наличии механизмов, способствующих поддержанию необходимых для нормальной жизнедеятельности концентраций макроэлементов в живом организме в условиях антропогенной ацидификации водоемов.

Таким образом, взаимодействующий эффект природного и антропогенного закисления для ацидофобных животных имеет сложный характер, зависящий от конкретного сочетания рН и степени гумифицированности воды. Исчезновение ацидофобных видов обусловлено неблагоприятным действием множества факторов, среди которых велика роль возрастания токсичности среды, изменения трофности воды и нарушений биотических связей в сообществах (Herrmann, Andersson, 1986; Herrmann, 1987; Herrmann et al., 1993; Яковлев, 1999). Гумусовые соединения, связывая Al в нетоксичные формы, в целом, уменьшают неблагоприятные биологические последствия при антропогенном закислении водоемов. Несмотря на то, что первые признаки деградации биологических сообществ обнаруживаются уже при рН 6.5, серьезные нарушения на всех уровнях организации жизни в водной экосистеме происходят в олигогумозной воде ниже порогового значения рН воды (5.7), а при более высокой цветности воды они наблюдаются при еще более низких значениях рН (Raddum et al., 1988; Иголкина, 1991; Kullberg, 1992; Yakovlev, 1999; Яковлев, 2001), что можно объяснить преобладанием там связанных с ГВ нетоксичных форм Al.

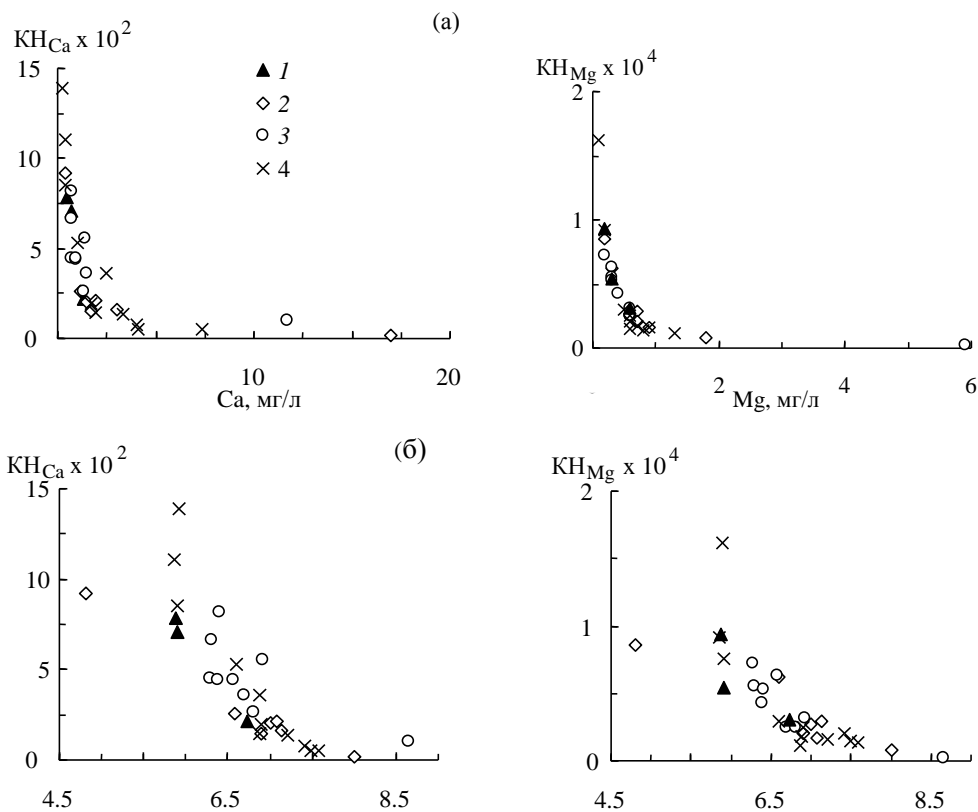


Рис.3.13. Зависимость КН в личинках ручейников семейства *Polycentropodidae* от концентраций катионов в воде (а) и рН воды (б):

1 - *C. flavidus*, 2 - *N. bimaculata*, 3 - *P. flavomaculatus*, 4 - *Polycentropodidae* spp.

Бионакопление Al. Исследования биологического накопления Al проводили на бокоплавах *Gammarus lacustris* (ацидофобный вид), а также на индифферентных к снижению рН (до 5.0-4.5) личинках ручейников *Polycentropus flavomaculatus*, *Neureclepsis bimaculata*, *Plectrocnemia conspersa* и *Cyrrnus flavidus*. Каждая проба, собранная в малых озерах и водотоках Финской Лапландии, состояла соответственно из 50-100 личинок ручейников или бокоплавов (Яковлев, 2001).

Концентрации Al в хищных личинках ручейников семейства *Polycentropodidae* изучали в 58 пробах, собранных из 56 озер и водотоков с рН 4.8-8.5 и средней концентрацией $Al_{общ}$ в воде 36.0 мкг/л. Из девяти озер с нейтральной и слабощелочной реакцией воды (6.9-8.7) и, естественно, с низким содержанием $Al_{общ}$ в воде (11.1 мкг/л) было отобрано 10 проб факультативного собирателя-детритофага и размельчителя бокоплава *Gammarus lacustris*.

Среднее содержание Al в ручейниках составляет 102.6 ± 23.3 , в бокоплавах - 98.6 ± 8.4 мкг/г, а среднее значение коэффициентов накопления $Al_{КН}$ примерно в 2 раза выше для бокоплавов (14.8 ± 2.9), чем для ручейников (7.1 ± 0.5). Как для ручейников, так и бокоплавов $Al_{КН}$, в целом, выше таковых для закисленных водоемов из северных районов Швеции (Lithner et al., 1995a,b), где $Al_{КН}=0.06$ (хищник - щука *Esox lucius*) и 2.4 (детритофаг водяной ослик

Asellus aquaticus). Так как значения Al_{KH} для хищников ниже, чем для детритофагов, то этот металл не концентрируется по трофической цепи. Однако положительная корреляционная связь между концентрациями Al в ручейниках и в воде очень слабая ($p>0.05$), что еще раз подтверждает зависимость уровней накопления Al от большого числа факторов. В то же время корреляционная связь между Al_{KH} и концентрацией Al в воде обратная ($r_s=-0.65$, $p=0.0000$; табл.3.17), что позволяет заключить, что с ростом содержания Al в воде интенсивность накопления Al в гидробионтах снижается.

Таблица 3.17

Корреляция (r_s) между содержанием Al в личинках ручейников семейства Polycentropodidae (числитель), Al_{KH} (знаменатель) и некоторыми гидрохимическими показателями воды озер Финской Лапландии (* $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$)

Al в воде	pH	SO ₄	Цв	POB	ПО	N _{общ}
<u>0.11</u>	<u>-0.04</u>	<u>-0.04</u>	<u>0.04</u>	<u>-0.01</u>	<u>0.02</u>	<u>-0.03</u>
-0.65***	0.29*	0.36**	-0.47***	-0.44***	-0.46***	-0.42***

Основной путь поступления Al в живой организм - адсорбция на респираторные органы (Wren, Stephenson, 1991; Havas, Rosseland, 1995). В нейтрально-щелочной среде высокомолекулярные комплексы Al или $Al(OH)_4^-$ осаждаются на жабрах у беспозвоночных и рыб (Havas, Rosseland, 1995) или адсорбируются на поверхности тела (Krantzberg, Stokes, 1988). Содержание его в сигах (*Coregonus lavaretus*) также выше в нейтрально-щелочных озерах, чем в мезо- и полиацидных водоемах (Rodushkin et al., 1995). При низких pH содержание Al в водных беспозвоночных организмах уменьшается, несмотря на увеличение его концентрации в водной среде (Campbell et al., 1983; Hall et al., 1988; Wren, Stephenson, 1991), что обусловлено преобладанием лабильной формы. В закисленной воде усиливаются подвижность Al во всех субстратах и, соответственно, вынос из тела гидробионтов (Otto, Svensson, 1983). Максимальное накопление Al в ручейниках характерно для нейтрально-щелочной среды с $pH>7.0$ (табл.3.18).

Таблица 3.18

Средние ($M\pm m$) концентрации Al, мкг/г массы сухого вещества, значений Al_{KH} в ручейниках семейства Polycentropodidae из озер с различными pH и Цв воды

Показатель	pH			Цв, мг Pt/л		
	<6.0	6.0-7.0	>7.0	5-10	15-35	40-125
Al	83±12.8	62±11.9	162±56.8	111±57.6	106±25.3	89±32.9
Al_{KH}	2.4±0.9	2.8±0.6	14.3±8.5	15.3±9.8	3.7±1.0	2.4±1.1

Однако положительная корреляционная связь между содержанием Al в организмах и с pH воды слабая ($p>0.05$). Значения Al_{KH} максимальны в незакисленной воде и характеризуются четкой прямой зависимостью от pH, щелочности, концентрации в воде Ca и SO_4^{2-} ($p=0.04-0.004$). Концентрации Al, и особенно Al_{KH} , в ручейниках в целом характеризуются четкой отрицательной корреляционной связью с ПО, цветностью воды, а также с содержанием Fe и N_{общ} в воде ($p<0.01$). Концентрация Al в теле личинок ручейников максимальна в

олиго-мезогумозных водоемах ($\text{Цв}=20\text{-}60$ мг Pt/л) с нейтрально-щелочной реакцией среды ($\text{pH}>6.5$) (рис.3.14).

Значения $\text{Al}_{\text{КН}}$ в нейтрально-щелочной среде повышаются по мере увеличения показателей степени гумифицированности воды. В закисленной среде с $\text{pH}>6.5$ минимальные значения $\text{Al}_{\text{КН}}$ характерны для полигумозной воды ($\text{Цв} = 40\text{-}120$ мг Pt/л).

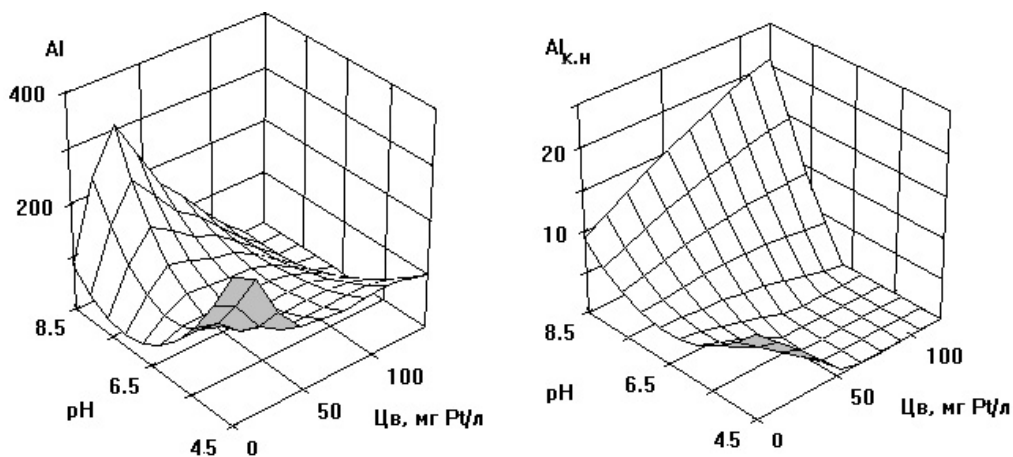


Рис.3.14. Зависимость концентраций Al (мкг/г массы сухого вещества) в личинках ручейников семейства *Polycentropodidae* и значений $\text{Al}_{\text{КН}}$ от pH и цветности воды

Таким образом, гумусовые и другие ОВ в закисленных водоемах способны препятствовать интенсивной аккумуляции Al в водных организмах. Возможно, что личинки ручейников, будучи хищниками и имея прочный хитиновый покров, избегают интенсивного поступления Al (находящегося в высокоцветной воде преимущественно в составе комплексов) в организм с пищей и через покровы тела.

3.3.2. Видовой состав и количественные показатели зообентоса в закисленной воде

По мере снижения pH также закономерно сокращается видовое разнообразие моллюсков, поденок и веснянок (рис.3.15).

Моллюски *Lymnaeidae*, *Valvatidae*, бокоплав *Gammarus lacustris*, частично поденки и веснянки, вероятнее всего, одни из наиболее чувствительных к снижению pH макробеспозвоночные. Минимальные значения pH воды для бокоплава составили 6.5, 6.9 и 6.3, в горных районах Яарфиорда, в Финской Лапландии и на Кольском п-ове, соответственно (Яковлев, 1998а). Моллюски *Lymnaea* и *Valvatidae* не были обнаружены в трех обследованных регионах при $\text{pH}<5.9$. Для несколько более устойчивого к закислению моллюска *Gyraulus albus* минимальная величина pH воды, в которой обнаружен этот вид, составила 6.3, 5.9 и 5.8, соответственно, в Мурманской обл., в Финской Лапландии и на северо-востоке Норвегии.

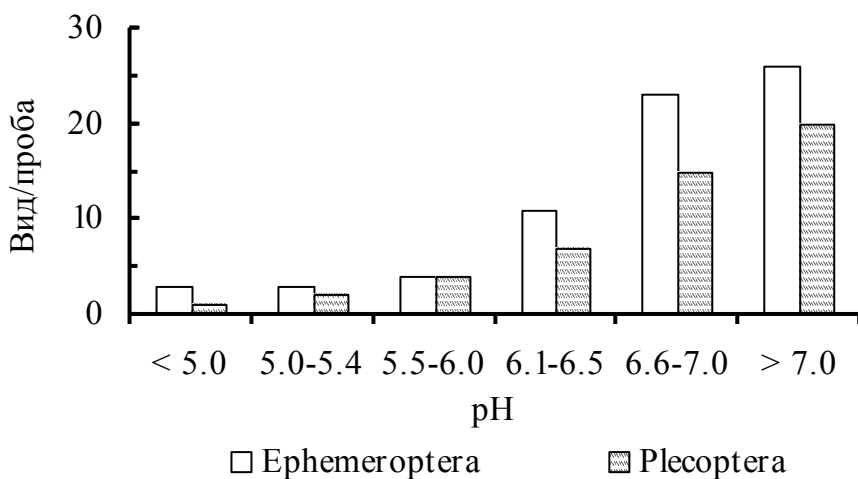
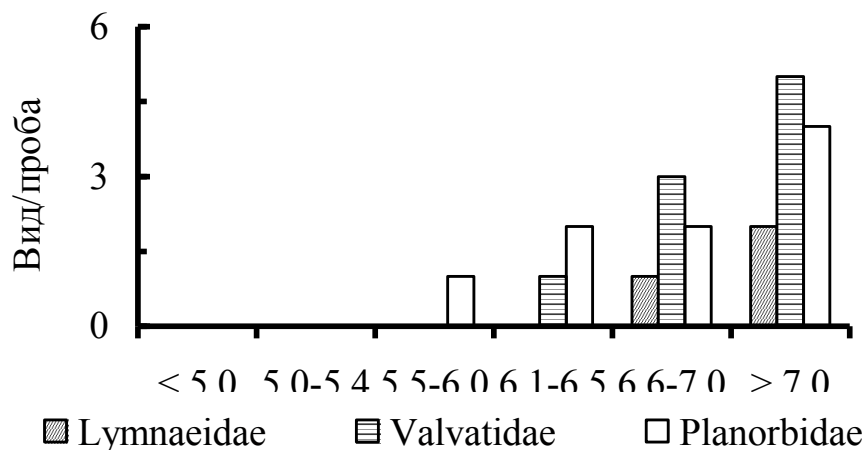


Рис.3.15. Среднее количество видов (в одной пробе) моллюсков, поденок и веснянок при различных значениях рН воды

Среди поденок наиболее чувствительны к снижению рН *Baetis lapponicus*, *Caenis rivulorum*, *Baetis digitatus*, *Baetis muticus*, *Metretopus borealis*, *Ephemera vulgata*, *Baetis lapponicus* обнаруживается в Швеции и юго-западной части Норвегии при $\text{pH} \geq 6.0$. В отобранных пробах он встречался только в норвежских горных ручьях при рН воды > 6.5 (Raddum, Fjellheim, 1984). Поденка *Baetis rhodani*, один из часто встречающихся в северо-восточной части Фенноскандии вид поденок - более устойчив к снижению рН. Он обнаружен в воде с $\text{pH} = 5.7$, > 6.1 , и > 6.0 в районе Яарфиорда, в Финской Лапландии и в Мурманской обл., соответственно. Из других групп можно отметить относительно высокую чувствительность к закислению личинок ручейников *Phylopotamus montanus*, *Notidobia ciliaris*, *Bereodes minutus*, *Arctopsyche ladogensis*, *Wormaldia subnigra*, *Ceraclea annulicornis*, пиявок и дафний.

Исключительно в нейтрально-щелочной воде ($\text{pH} > 6.8$) встречаются ручейники *Tinoedes waeneri*, *Ceraclea annulicornis*, *Bereodes minutus*, *Notidobia ciliaris*.

Все виды поденок Leptophlebitidae, а также *Heptagenia fuscogrisea* обнаружены в слабозакисленных озерах северной Финляндии, где они обычны в воде с $\text{pH} > 5.6$. Это преимущественно эпибентосные виды с наружными жабрами, омываемыми непосредственно водой, или организмы, отличающиеся повышенной потребностью Ca для физиологических процессов, в том числе для образования раковины у моллюсков или хитинового покрова у ракообразных (Raddum, Fjellheim, 1984; Økland, 1990).

Веснянки *Diura nanseni* и особенно *Nemoura* безразличны по отношению к закислению - они обычны как в закисленных водоемах ($\text{pH} < 5.2$), так и в нейтрально-щелочных озерах. Пиявки *Helobdella stagnalis* и *Glossiphonia complanata* обнаружены в пробах с pH воды > 5.6 и > 6.2 , соответственно.

Хириноиды - относительно устойчивая к низким величинам pH группа (Raddum, Saether, 1981). В закисленных горных озерах района Яарфиорд (Норвегия) фауну хириноид чаще других представляют устойчивые или безразличные к снижению pH виды: *Arctopelopia*, *Conchapelopia*, *Procladius* (*Holotanypus*), *Paratanytarsus*, *Psectrocladius*, *Heterotrissocladius*. В лесной зоне к ним добавляется большое число видов из трибы Chironomini (*Dicrotendipes*, *Stictochironomus*, *Polypedilum*, *Phaenopsectra* и др.). Водяной ослик *Asellus aquaticus*, личинки хириноид *Phaenopsectra*, *Conchapelopia*, *Procladius*, *Psectrocladius*, личинки мошек, хаборин, вислоккрылок (*Sialis*), стрекоз, жуки Dytiscidae, водяные клопы Corixidae, поденки Leptophlebitidae, веснянки *Nemoura*, ручейники Phryganeidae, Limnephilidae, Polycentropodidae (*Plectrocnema conspersa*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Holotanypus picicornis*, *Neureclipsis bimaculata*), малощетинковые черви (исключая *Stylaria lacustris*) - частые представители качественно обедненной фауны донных организмов в воде с $\text{pH} < 5.0$. О высокой степени эврибионтности отмеченных таксонов беспозвоночных свидетельствует и то, что все они широко представлены во всевозможных типах водоемов, включая воды с нейтральной и слабощелочной реакцией среды. В лесных озерах и ручьях с гумифицированной водой к выше отмеченным гидробионтам присоединяются личинки стрекоз и вислоккрылок (*Sialis*).

Минимальный уровень pH воды, при котором обнаруживаются те или иные виды зообентоса, назван " pH -устойчивостью" (Яковлев, 1998а). Этот показатель, в целом, отражает предельную устойчивость вида на результирующее действие всех негативных факторов закисления, включая вторичные явления, связанные с нарушением эволюционно отлаженной системы взаимоотношений между трофическими группами. Этот показатель имеет различные значения для одного и того же вида в разных регионах Фенноскандии (табл.3.19).

За редким исключением, минимальный уровень pH воды, при котором были найдены виды зообентоса в озерах северной Финляндии выше, чем они были ранее зарегистрированы для этих видов в южных районах Финляндии, Норвегии и Швеции (Engblom, Lingdell, 1984; Raddum, Fjellheim, 1984; Raddum et al., 1988; Acidification..., 1990). Распространенная в Северной Европе поденка *Baetis rhodani* найдена в наших исследованиях в северо-восточной Норвегии при $\text{pH} > 5.7$. Однако она была обнаружена в ручьях с коричневатой водой на территории южной и восточной Финляндии при $\text{pH} < 5.5$ (Acidification..., 1990), а также в горных ручьях Швеции с $\text{pH} < 5.0$, в южной и западной Норвегии с

pH<6.0 (Raddum, Fjellheim 1984, Raddum et al., 1988). Этот факт можно объяснить тем, что исследования там проводились преимущественно весной, когда значения pH воды обычно значительно ниже, чем осенью. В период весеннего половодья в ручьях наблюдается "pH-шок" (Моисеенко, 1991).

Таблица 3.19

Список таксонов, обнаруженных в воде с минимальными значениями pH
(прочерк - нет данных)

Таксон	Наши данные	Юг Скандинавии*
<i>Asellus aquaticus</i>	4.7	4.5
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	4.5	4.3
<i>Nemoura</i> spp.	4.5	-
<i>Leptophlebiae</i> spp.	4.5	4.3
<i>Cyrtus flavidus</i>	4.7	4.5
<i>Holocentropus picicornis</i>	4.7	-
<i>Neureclepsis bimaculatus</i>	4.7	4.7
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	5.1	4.7
<i>Rhyacophila nubila</i>	4.7	4.7
<i>Diura nansenii</i>	5.2	-
<i>Arcynopteryx compacta</i>	5.2	-
<i>Leuctra nigra</i>	5.2	4.3
<i>Pisidium</i> spp.	5.3	4.5
<i>Nemurella picteti</i>	5.2	4.3
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	5.4	5.3
<i>Leuctra hippopus</i>	5.5	4.3
<i>Leuctra marginata</i>	5.6	4.3
<i>Nemoura avicularis</i>	5.6	4.3
<i>Protonemura meyeri</i>	5.6	5.0
<i>Leuctra fusca</i>	5.6	5.0
<i>Ameletus inopinatus</i>	5.6	-
<i>Heptagenia fuscogrisea</i>	5.6	4.8
<i>Baetis rhodani</i>	5.7	4.9
<i>Taeniopteryx nebulosa</i>	5.7	4.3
<i>Baetis muticus</i>	5.7	-
<i>Gyraulus albus</i>	5.8	5.3-5.7
<i>Baetis subalpinus</i>	5.8	-
<i>Heptagenia dalecarlica</i>	5.9	-
<i>Lymnaea peregra</i>	5.9	5.3
<i>Isoperla obscura</i>	6.2	-
<i>Lepidostoma hirtum</i>	6.3	5.0
<i>Arctopsyche ladogensis</i>	6.3	-
<i>Gammarus lacustris</i>	6.3	-
<i>Valvata cristata</i>	6.4	-
<i>Baetis lapponicus</i>	6.5	-
<i>Valvata sibirica</i>	6.8	-
<i>Metretopus borealis</i>	6.9	-
<i>Bathyomphalus contortus</i>	7.0	5.3

*Otto, Svensson, 1983; Raddum, Fjellheim, 1984.

В глубоких частях озер зообентос, представленный преимущественно инфауной, не столь ярко реагирует по сравнению с эпифауной литорали и ручьев (Hellawell, 1986). Во-первых, возможно, это объясняет специфический видовой состав глубоководных биоценозов, где преобладают сравнительно устойчивые к закислению виды. Во-вторых, мягкие грунты способны в определенной степени нейтрализовать действие кислотообразующих соединений. В глубоких частях сильно закисленных озер качественно обедненная фауна представлена исключительно личинками хирономид, двустворчатыми моллюсками *Pisidium* и олигохетами (Яковлев и др., 1991; Nøst et al., 1997; Langeland et al., 1993; Яковлев, 1999).

Показано (Vannote et al., 1980; Hildrew, Townsend, 1987; Malmqvist, Mäki, 1994), что реакция сообществ на антропогенное закисление зависит от большого числа факторов внешней среды. Для анализа роли абиотических факторов для биологических последствий ацидификации использованы данные исследований на территории Финской Лапландии.

3.3.3. Зависимости биологических последствий ацидификации от природных особенностей малых озер и ручьев

Минимальные значения щелочности, рН воды и концентрации основных катионов отмечены в бессточных и верховых озерах, что согласуется с данными о большей чувствительности к антропогенному закислению озер автономных ландшафтов (Моисеенко, 1991). Зональные природно-климатические, рельефные и другие условия территории Финской Лапландии обусловили закономерное возрастание содержания ОБ, биогенных элементов и ЦВ воды с севера на юг. Концентрация Al в воде выше в северных районах (Yakovlev, 1999).

В результате факторного анализа матрицы данных по истоку ручья (Ст.3) из 143 закисленных озер (рН<6.5) Финской Лапландии было выявлено три главных фактора (ГФ₁-ГФ₃), объясняющие примерно 60% общей дисперсии всех признаков (рис.3.16).

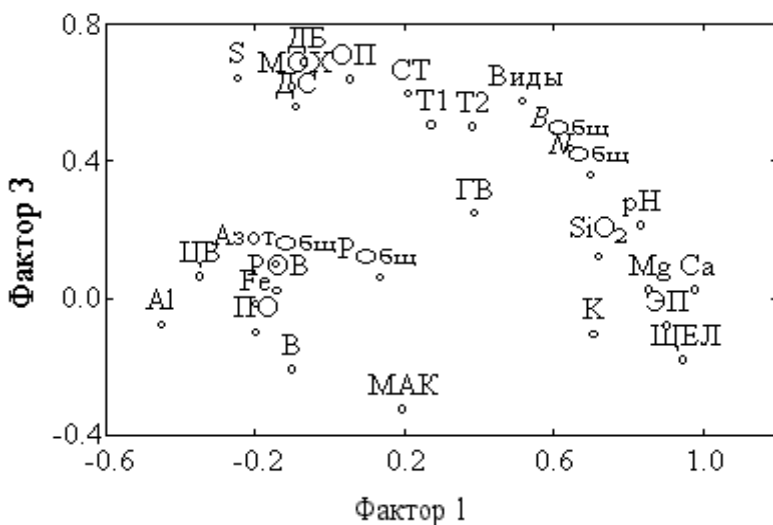


Рис.3.16. Координаты расположения центроид абиотических факторов относительно двух главных факторов (см. табл.2.2)

$\Gamma\Phi_1$ характеризует степень закисления воды, способность водосборного бассейна нейтрализовать атмосферные выпадения кислотообразующих веществ, так как соответствует высоким концентрациям Са, ЩЕЛ, рН, а также положительно связан с рядом гидрологических и морфометрических параметров озера и биотопа (глубина, гидрологический тип озера). Химические показатели, отражающие степень ацидификации, имеют высокие коэффициенты корреляции ($p < 0.000$) с разнообразием ацидофобных видов (Виды), численностью ($N_{\text{общ}}$) и биомассой ($B_{\text{общ}}$) ацидофобных видов.

$\Gamma\Phi_2$ отражает неблагоприятное влияние комплекса факторов, характеризующих степень гумификации и эвтрофирования. Гумифицированные, со слабопроточной водой лесные ручьи, дно которых сложено илистым грунтом, обычно характеризуются низким уровнем рН воды по природным причинам, не связанным с антропогенным закислением. Выявлена тенденция ($p < 0.01$) сокращения разнообразия и количественного развития ацидофобных видов с ростом концентрации Fe и биогенных элементов ($N_{\text{общ}}$). В этой группе оказался и Al, характеризующийся отрицательной корреляционной связью со всеми показателями ацидофобных видов зообентоса ($p < 0.000$).

$\Gamma\Phi_3$ характеризует особенности биотопа (СТ, МОХ, ДС), а также размерные и гидрологические характеристики озер. Показатели ацидофобных гидробионтов находятся в прямой зависимости от скорости течения воды, степени обрастания дна мхом и наличия каменистого грунта, а также с размерами озера и развитием озерной системы на территории водосборного бассейна. Доля ацидофобных видов в донной фауне повышается от бессточных озер к проточным (рис.3.17).

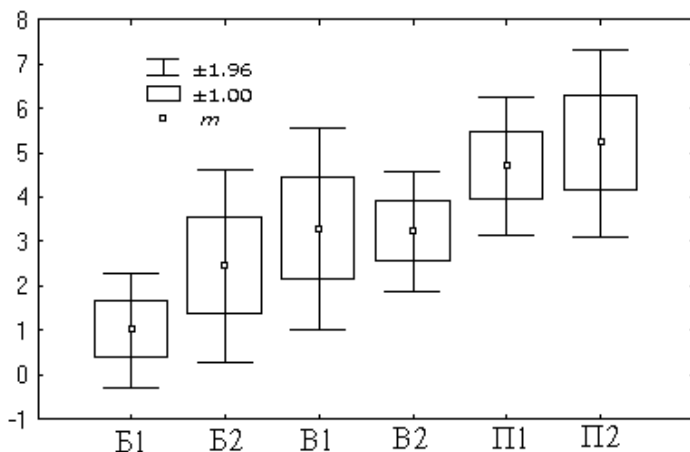


Рис.3.17. Распределение средних значений (m) относительной (%) численности (в 1 пробе; 1.96^* , 1.00^* - стандартные ошибки) ацидофобных видов зообентоса литорали закисленных озер ($pH < 6.5$) в зависимости от их гидрологического типа озер:

П1 - тип озера в соответствии с географическими картами, П2 - по состоянию на момент отбора пробы; Б - бессточные, В - верховые, П - проточные (см. табл.2.2)

Достоверные расхождения между величинами коэффициентов корреляции, рассчитанных для показателей ацидофобных видов с гидрохимическими параметрами закисления для озер одинакового гидрологического типа (выделенных в двух вариантах: в соответствии с географическими картами (Т1) и по состоянию на момент отбора пробы (Т2), не обнаружены. Однако для бессточных и верховых озер на момент отбора проб (Т2) выявлена более тесная связь биологических показателей с рН, концентрацией Al в воде и цветностью воды, по сравнению с теми же типами озер, установленными по карте (Т1).

Качественное обеднение и сокращение роли ацидофобных видов выявлено в более 60% из обследованных бессточных и верховых озер. Крупные проточные озера обладают значительным потенциалом к нейтрализации кислотообразующих веществ и негативные биологические явления в них наблюдаются лишь при более высокой кислотной нагрузке.

В проточных озерах, а также в больших ручьях на течении, а также там, где грунт представлен камнями или глыбами, развиты заросли водных мхов *Fontinalis*, обычно фауна разнообразна и включает ацидофобные виды поденок и веснянок (Kullberg, 1992). Проточные озера чаще всего характеризуются более высоким значением рН воды; значимость показателей закисления (рН, ЩЕЛ, Са и др.) для донных животных там становится второстепенной, а наиболее высокие коэффициенты корреляции обнаруживаются с размерными характеристиками озер (*S*, ДБЛ) и биотопа (ДС, МАК).

Тип субстрата, степень развития зарослей мха и скорость течения воды в ручьях характеризуются тесной положительной корреляционной связью между собой ($p=0.000$), отрицательной - с обилием макрофитов, гидрохимическими показателями антропогенного и природного закисления вод, концентрацией биогенных элементов и Fe ($p<0.01$). Ширина ручья, косвенно отражая размеры вышележащего озера и уровень расхода воды, также является "положительным фактором" для повышения устойчивости ручьевой биоты по отношению к негативному влиянию закисления.

Небольшие заросшие макрофитами лесные озера, дно которых представлено мягким крупноструктурным илом, характеризуются относительно бедным составом ацидофобных видов. В фауне преобладают сравнительно устойчивые к понижению рН виды (*Odonata*, *Asellus aquaticus*, *Limnephilidae*, *Chironomidae*, *Oligochaeta*), а также ацидофобный бокоплав *Gammarus lacustris*. Это согласуется с данными (Салазкин, 1976; Yakovlev 2000с) о предпочтении бокоплавами зарослей с илистым грунтом, содержащим ОВ. Несмотря на то, что коэффициенты корреляции между количественными показателями бокоплава и значениями рН, ЩЕЛ, Са, Mg высокие для всех типов озер ($p<0.05$), в целом наблюдается уменьшение величин коэффициентов корреляции от бессточных озер к проточным. Например, коэффициент (r_s) между относительной численностью бокоплава и щелочностью воды в бессточных, верховых и проточных озерах на момент отбора пробы (Т2), соответственно, составляет +0.89, +0.73 и +0.39.

Выявились различия в величинах корреляционных коэффициентов между показателями ацидофобных видов и факторами внешней среды в зависимости от вида биотопа в озере и особенностей его придаточных водотоков. Для веснянок значимо ($p<0.05$) содержание в воде биогенных

элементов, Fe, MOX, T2 и особенно скорость течения воды (СТ). Моллюски также обнаруживают зависимость от размерных характеристик озера (ДБЛ, S) и типа субстрата (ДС).

Для прибрежной зоны озер (Ст.2) наиболее высокие положительные коэффициенты корреляции выявлены с большей частью факторов внешней среды, характеризующих как степень закисленности озера (рН, ЩЕЛ, Са), так и косвенно - буферную способность озера и его водосборного бассейна нейтрализовать поступающие в водную систему кислотообразующие вещества (Т2, Т1, ПО, ДБЛ, S). Связь с концентрацией Al в воде была отрицательной для всех групп организмов во всех типах биотопов.

Таким образом, значимость морфологических и размерных характеристик озера, типа субстрата, площади покрытия дна высшей водной растительностью, скорости течения воды закономерно возрастает от бессточных озер к проточным, а влияние факторов закисления соответственно ослабевает. Это вполне согласуется с тем, что вода в бессточных и верховых озерах характеризуется более низким уровнем рН, а факторы, связанные с закислением водных экосистем (ЩЕЛ, рН, Са, Mg и Al), становятся доминирующими. Они определяют состав и структуру сообществ беспозвоночных организмов (Norris, Georges 1992; Malmqvist, Mäki 1994; Яковлев, 1997, 1999).

Выявленные зависимости между биологическими показателями и природными характеристиками водных объектов и биотопов также косвенно отражают складывающиеся в условиях ацидификации специфические пищевые и другие взаимоотношения между водными организмами.

3.4. Антропогенное эвтрофирование

Основным фактором эвтрофирования или повышения трофического статуса водоема является чрезмерное обогащение водоема биогенными элементами, особенно фосфором. Среднегодовое содержание $P_{\text{общ}}$ в воде губы Белой в период исследований находилось в пределах 11-186 мкг/л. Судя по концентрации $P_{\text{общ}}$, губа Белая и юго-восточная часть плеса Большая Имандра, оз. Куэтсьярви и северная часть Ловозера соответствуют мезо- и эвтрофному статусу (Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1999; Антропогенные ..., 2002).

Темпы эвтрофирования и его экологические последствия также связаны с морфологическими особенностями водоема и интенсивностью обмена воды. Крупные олиготрофные озера, располагая значительной зоной холодноводного и насыщенного кислородом гипolimниона, обладают значительной буферной способностью к мобилизации биогенных элементов на единицу площади водоема (Николаев, 1981; Хендерсон-Селлерс, Маркленд, 1990). Поэтому, даже если в заливах - приемниках сточных вод развивается эвтрофирование, в прилегающих обширных зонах гипolimниона рост биопродуктивности не так значителен (Антропогенное..., 1982; Моисеенко, Яковлев, 1990). Роль высшей водной растительности в утилизации биогенных веществ ничтожна из-за слабого развития их на каменистой прибойной литорали в северных озерах.

В целом, суровые природно-климатические условия на Севере, экологические особенности крупного водоема также могут препятствовать развитию типичных процессов эвтрофирования водной среды, наблюдаемых в мезотрофных и эвтрофных водоемах умеренных широт. Специфические

особенности протекания процесса антропогенного эвтрофирования в субарктическом регионе обусловлены следующими факторами (Моисеенко, Яковлев, 1990):

совместным поступлением в водоемы коммунально-бытовых и промышленных сточных вод, содержащих тонкие минеральные частицы, токсичные и нетоксичные органические и неорганические соединения;

относительно высоким насыщением воды O_2 (благодаря впадению в озера незамерзающих горных ручьев и рек);

низкой температурой воды, замедляющей скорость окисления OB ;

относительно высокой проточностью и интенсивностью обновления воды в озерах.

Умеренное повышение трофического статуса северного водоема ведет к росту разнообразия, количественных показателей зоопланктона (Yakovlev, 2001) и зообентоса (Яковлев, 1999). Однако в гиперэвтрофных водоемах видовой состав обеднен. Для эвтрофных малых озер характерно массовое развитие пелофильных личинок хирономид и олигохет, а для литорали озер - дополнительно фитофильных видов. В Белой губе оз. Имандра в условиях сопутствующего загрязнения тонкоразмолотыми частицами горных пород от апатито-нефелиновых обогатительных фабрик вода становится чрезвычайно мутной, что препятствует обильному развитию фито- и зоопланктона, даже эврибионтных личинок *Chironomus* (Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1999). Напротив, в условиях постоянного осаждения на дно тонких частиц доминирует 2-3 вида олигохет из семейства Tubificidae, которые там образуют аномально высокие биомассы (до 250 г/м^2 в 1981 г.; рис.3.18).

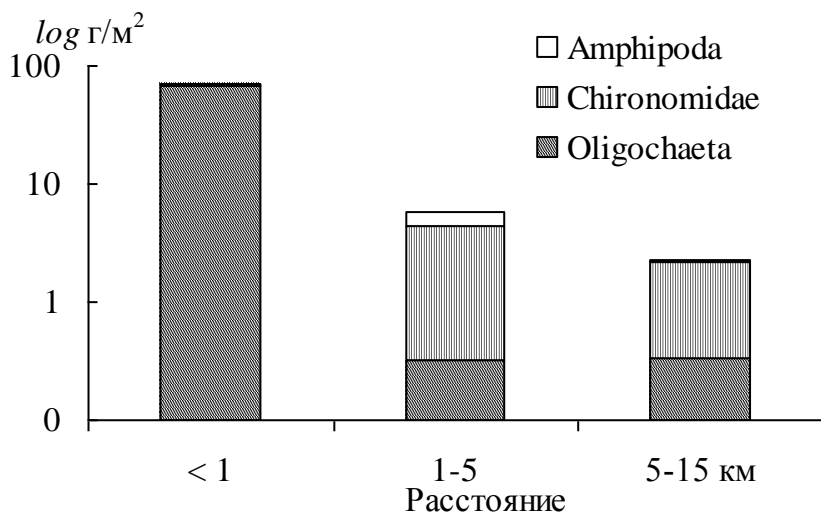


Рис.3.18. Соотношение значений биомассы трех основных групп зообентоса на различном расстоянии от места поступления сточных вод в губу Белую оз.Имандра

На долю доминирующего комплекса организмов обычно приходится > 75% от валовой биомассы. При умеренном эвтрофировании к группе доминантов добавляется реликтовый бокоплав *Monoporeia affinis* и ряд других форм, развитию которых способствует обилие ОБ и еще сохраняющееся оптимальное содержание растворенного O₂.

Многолетняя динамика зообентоса. Наиболее яркие картины деградации зоопланктона и зообентоса в губе Белой наблюдались в конце 1970-х - начале 1980-х годов (Яковлев, 1998б, 1999; Yakovlev, 2000a). Проведение ряда природоохранных мероприятий на АНОФ к середине 1980-х годов привело к снижению содержания в воде биогенных веществ и особенно минеральных частиц. Общая численность и биомасса зообентоса уменьшились в результате резкого сокращения обилия олигохет Tubificidae, среднегодовая численность которых с 1981 по 1986 гг. сократилась примерно в 150 раз, биомасса - в 36 раз (табл.3.20).

Таблица 3.20

Средняя численность (N , экз/м²) и биомасса (B , г/м² - в знаменателе) зообентоса губы Белой и прилегающей акватории плеса Большая Имандра в различные годы

Годы	Oligochaeta	Amphipoda	Chironomidae	Прочие	Зообентос, всего
1961*	<u>70</u>	<u>237</u>	<u>323</u>	<u>33</u>	<u>663</u>
	0.1	0.8	0.2	0.01	1.1
1973	<u>1523</u>	<u>56</u>	<u>1189</u>	<u>161</u>	<u>2929</u>
	1.8	0.2	1.9	0.8	4.7
1978-1979	<u>40868</u>	<u>6</u>	<u>612</u>	<u>75</u>	<u>41561</u>
	33.6	0.5	1.5	0.7	36.3
1981-1982	<u>55945</u>	<u>577</u>	<u>446</u>	<u>141</u>	<u>57109</u>
	39.8	0.1	1.5	3.1	44.5
1985-1986	<u>299</u>	<u>0</u>	<u>246</u>	<u>135</u>	<u>680</u>
	1.1	0	0.7	0.4	2.2
1990-1991	<u>283</u>	<u>258</u>	<u>1037</u>	<u>10</u>	<u>1592</u>
	1.0	2.7	14.2	1.0	18.9
1996	<u>1674</u>	<u>811</u>	<u>282</u>	<u>170</u>	<u>2937</u>
	3.2	2.2	4.8	1.4	11.6

*Показатели за 1961 г. - средние значения для плеса Большая Имандра; до 1973 г. использованы данные из работ (Рыбы..., 1966; Большие..., 1976; Денъгина, 1980; остальные - наши данные

Напротив, снижение мутности воды и интенсивности оседания тонких частиц на дно водоема, вероятно, обусловило возрастание роли личинок хирономид *Chironomus* вблизи дамбы отстойника АНОФ (рис.3.19).

В 1981-1982 гг. на долю хирономид там приходилось в среднем не более 5% от валовой биомассы зообентоса. В 1985-1986 гг. их доля повысилась до 31%, и к 1991 г. этот показатель уже превышал 75%. Умеренная трофность при сохранении благоприятного кислородного режима в прилегающих к губе Белой участках открытого плеса благоприятно отразилась на состоянии популяции бокоплава *Monoporeia affinis*. Его плотность увеличилась до 1000 экз/м² и

10-12 г/м² в скоплениях. Там же наблюдается массовое развитие личинок хирономид *Chironomus* - до 2800 экз. и 47.2 г/м². Повышение количественных показателей зообентоса в зоне профундали прилегающих открытых участков свидетельствует о глубоких процессах эвтрофикации на всех участках плеса Большая Имандра.

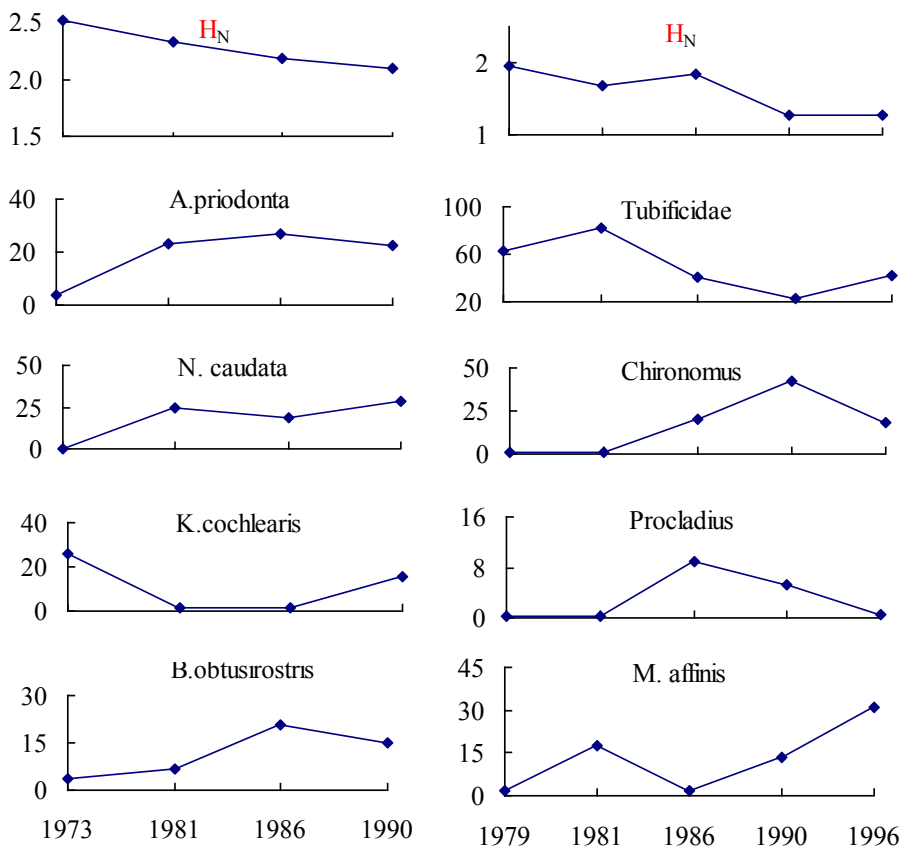


Рис.3.19. Многолетняя динамика разнообразия (H_N - индекс Шеннона) доли (%) некоторых таксонов в общей численности зоопланктона и зообентоса губы Белой с прилегающей акваторией плеса Большая Имандра оз.Имандра (данные за 1973 г. - Р.С.Деньгиной (1980))

В то же время на дальнейшее ухудшение экологической обстановки в озере указывает продолжающееся (сокращение разнообразия зоопланктона и зообентоса в зоне загрязнения).

Последствия эвтрофирования для зообентоса *малых озер* несколько отличаются по характеру от таковых в крупных озерах. Здесь негативные процессы охватывают весь водоем, а характер и скорость изменений в значительной степени зависят от природных особенностей озера и водосборного бассейна.

Изменения в зообентосе водотоков при повышении концентрации биогенных веществ находятся в сильной зависимости от особенностей места

обитания. В равнинной р.Вирма (приток оз.Ловозеро), испытывающей повышенную нагрузку биогенными веществами, обильно развиваются личинки хирономид *Chironomus*, *Procladius*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и моллюски *Pisidium*. В загрязненной горной р. Белой, берущей начало в Хибинских горах (между Кировском и Апатитами), обильны олигохеты (*Lumbriculidae*, *Naididae*), двукрылые насекомые (*Tanypodinae*, *Cricotopus*, *Orthocladius*, *Psectrocladius*, *Limoniidae* и *Tipulidae*), встречаются поденки *Baetis rhodani*, *Leptophlebiae*, *Ephemera ignita*, *Heptagenia*, веснянки *Nemoura*, ручейники *Polycentropodidae*, *Rhyacophila*, *Hydropsyche*, *Oxyethira*. Индикаторы эвтрофных зон загрязнения (олигохеты *Tubificidae* и хирономиды *Chironomus*) там редки из-за высокой проточности воды.

3.5. Термофикация

Поступление дополнительной тепловой энергии в субарктическое озеро представляет собой специфический вид антропогенной нагрузки, изменяющей коренным образом физико-химические и биологические процессы в водных экосистемах (Крючков и др., 1985; Яковлев, 1986, 1999; Моисеенко, Яковлев, 1990). С учетом термического режима участка оз.Имандра в зоне влияния подогретых вод Кольской АЭС выделены три зоны: I - сильного, II - умеренного, III - слабого теплового воздействия (рис.3.20).



Рис.3.20. Схема зон теплового воздействия (I, II и III) в плесе Бабинская Имандра

Температура водных масс в Зоне I превышает естественную (Δt°) на 8-10 $^{\circ}$ C, но в осенне-зимне-весенний период этот показатель достигает 13 $^{\circ}$ C (рис.3.21).

К середине 1990-х годов площадь Зоны I по сравнению с 1973-1984 гг. увеличилась примерно в 2 раза и достигла 0.2 км 2 . Зона II ($\Delta t^{\circ}=3-8^{\circ}$ C) охватывает среднюю часть губы Молочной. Площадь составляет 5 км 2 . Граница Зоны III ($\Delta t^{\circ}<3^{\circ}$ C) со стороны открытого плеса подвижна; в зависимости от гидрометеорологических условий и режима забора и сброса воды АЭС площадь этой зоны колеблется от 15 до 25 км 2 .

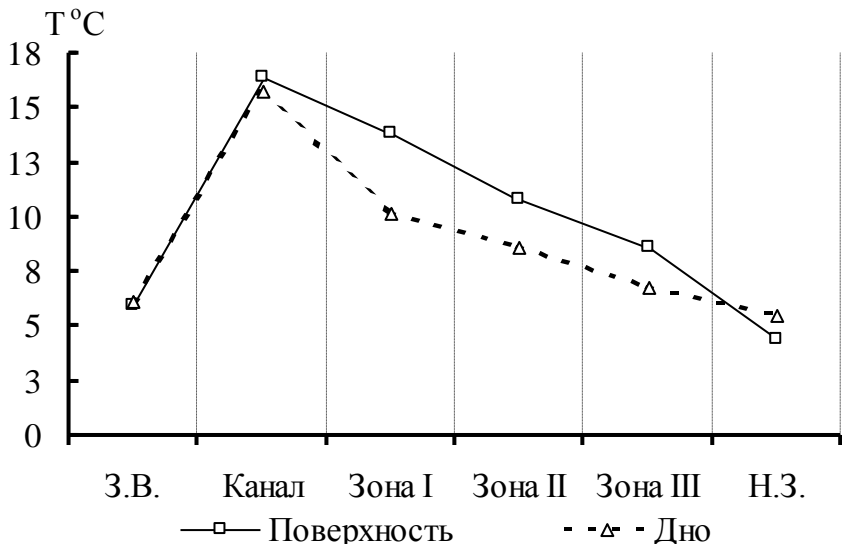


Рис.3.21. Среднегодовые значения температуры воды в поверхностном (0.2-0.5 м) и придонном слоях (3-25 м) воды в месте забора воды (З.В.), в зонах влияния сброса подогретых вод КАЭС (сбросной канал, Зоны I-III), в контрольном районе с естественным термическим режимом (Н.З.)

Температура водной толщи в поверхностном слое воды в пределах Зоны I зимой составляет 8.5-10.9°C, а в придонном - 6.8-8.6°C. Соответственно, летом (июль-август) температура достигает 21-23°C, в придонных слоях - 17-18°C (рис.3.22).

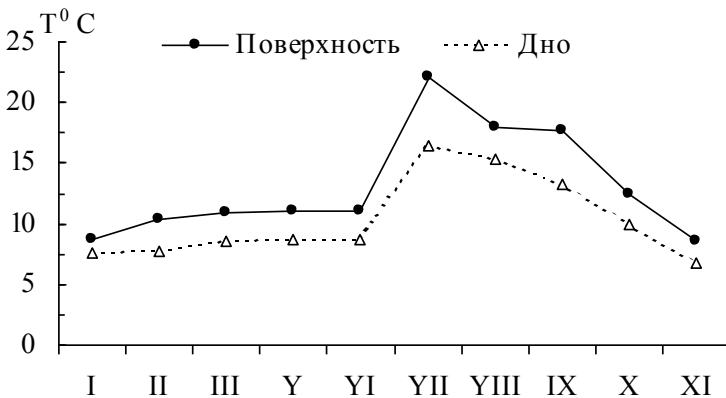


Рис.3.22. Сезонная динамика среднемесячной температуры поверхностных и придонных слоев воды в зоне сильного влияния (Зона I) подогретых вод КАЭС

Влияние подогретых вод на термический режим оз.Имандра распространяется примерно на 25-30 км², охватывая всю акваторию губы Молочной и восточную часть плеса Бабинская Имандра. В зимний период

изменения в термическом режиме выявляются на гораздо большей территории - вплоть до пролива Широкая Салма, через которое осуществляется одностороннее движение водных масс в Йокостровскую Имандру.

В 1973 г. при расходе подогретых вод 9-24 м³/с (Воробьева, 1976) существенное влияние подогретых вод ограничивалось расстоянием до 1.5 км от устья сбросного канала во внутренней части губы Молочной. С наращиванием мощности АЭС к середине 1980-х годов увеличились объемы сбрасываемой воды до 60-65 м³/с. Возле устья сбросного канала возросла гидродинамическая активность - скорость потока составляет 0.6-1.2 м/с на расстоянии до 250 м от устья канала. Одновременно уменьшилась зависимость направления распространения подогретых вод от ветра. Возросла площадь незамерзающей акватории (польньи) вблизи устья канала в зимний период, вертикальные градиенты температуры уменьшились с 1.5-2.0° до 0.3-1.5°С (в среднем составляют 0.7°/м). Максимальные градиенты наблюдаются летом (рис.3.23).

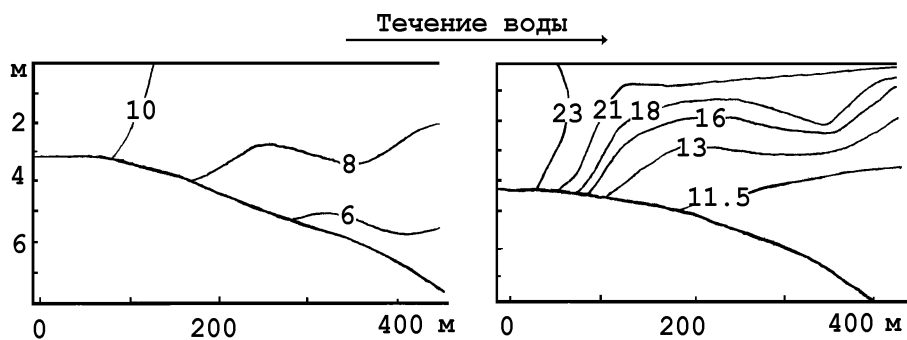


Рис.3.23. Вертикальное распределение температуры воды в зоне воздействия сброса подогретых вод КАЭС 10 марта (слева) и 25 июля 1984 г. (справа)

В пределах Зоны I температурная стратификация устойчива и практически не зависит от ветрового перемешивания. С удалением в открытое озеро (Зоны II и III) закономерно уменьшаются температурные градиенты, стратификация становится менее устойчивой. Подогретые воды в Зоне II распространяются в верхнем слое толщиной 2-4-м. В зоне умеренного теплового воздействия градиенты температуры составляют 0.4°/м. Степень стратификации водной толщи зависит от сезона года. Наибольшие градиенты температуры и устойчивость стратификации наблюдаются летом. Зимой влияние подогретых вод распространяется на большие глубины. Разность температуры придонных и поверхностных слоев тогда не превышает 6° (0.2°/м). На выходе из губы Молочной при сильных ветрах нередко отмечается вертикальная гомотермия.

Распределение донных отложений вблизи устья сбросного канала обнаруживает сходство с приустьевыми участками рек и каналов с высокой гидродинамической активностью. Дно канала и приустьевое участка канала выстлано глыбами и валунами, пространство между которыми заполнено песком и галькой. По мере удаления от устья канала растет удельный вес более тонких фракций. На расстоянии 400 м от устья канала илстые отложения становятся преобладающими. В водоотводном канале температура верхнего слоя грунтов зависит от температуры сбросных подогретых вод. В начале августа она

достигает 20-25°C (температура грунтов - 20°C). Влияние подогретых вод на температуру грунтов сказывается в зимний период на расстоянии до 300 м от устья канала (около 0.2 км²). Летом эта площадь сокращается приблизительно в 2 раза.

Основные направления в формировании гидрохимического режима в зоне влияния подогретых вод связаны с увеличением минерализации воды, повышением содержания загрязняющих веществ, включая ТМ и биогенных веществ, обогащением воды O₂ (табл.3.21).

Таблица 3.21

Температура и химический состав воды оз. Имандра
в районе функционирования Кольской АЭС (средние значения для 1979-1996 гг.)

Показатель	Водозабор	Сбросной канал	Зона I	Зона II	Зона III	НЗ
Na, мг/л	7.7	7.3	6.7	6.4	5.7	6.0
NO ₃ , мкг	48.9	44.8	62.3	45.5	36.5	21.3
N/л						
P _{общ.} , мкг/л	16.3	12.3	17.5	20.9	22.7	12.8
Ni, мкг/л	13.4	9.6	13.2	11.6	11.2	9.2
POB, мг/л	4.2	3.6	3.9	4.4	4.0	3.9
O ₂ , %	99.7	110.2	105.7	102.3	99.5	98.2

Характер влияния подогретых вод АЭС на биологические сообщества оз. Имандра определяется как динамикой поступления подогретых вод, так и исходными региональными особенностями озера (холодноводность, олиготрофность, глубоководность, преобладание стенотермных и мезотермных видов).

Зообентос в водоотводном канале Кольской АЭС и на прилегающем к ней участке (в зоне подогрева) качественно богат (выявлено 68 и 88 таксонов соответственно), содержит элементы различных биоценологических группировок. Широко распространены эврибионтные хирономиды Orthocladinae, Prodiamesinae, Chironomini, олигохеты Tubificidae, водяные клещи Hydracarina, моллюски *Pisidium*. Максимальные количественные показатели зообентоса на участке, примыкающем к устью водосбросного канала, в 2-4 раза выше, чем в зоне с естественными условиями. Доля олигохет в Зоне I составляет, соответственно, 78-60% от общей численности и биомассы зообентоса (рис.3.24).

В результате уменьшения влияния подогретых вод, снижения гидродинамической активности на удалении >0.5 км от устья канала (в более глубоких частях озера) преобладающим становится пелофильный биоценоз. Качественный состав, общая численность и биомасса зообентоса, а также доля олигохет и хирономид Chironomini сокращается. Напротив, роль холодноводно-стенотермных видов хирономид Tanypodinae, Orthocladinae (*Heterotrissocladus*, *Hydrobaenus*, *Paratrissocladus*, *Zalutschia*, *Arctopelopia*, *Conchapelopia* и *Krenopelopia*), бокоплава *Monoporeia affinis* повышается. На побережье, где влияние подогретых вод ослаблено, возрастает разнообразие и роль типичных обитателей литорали озера - нимф поденок и веснянок.

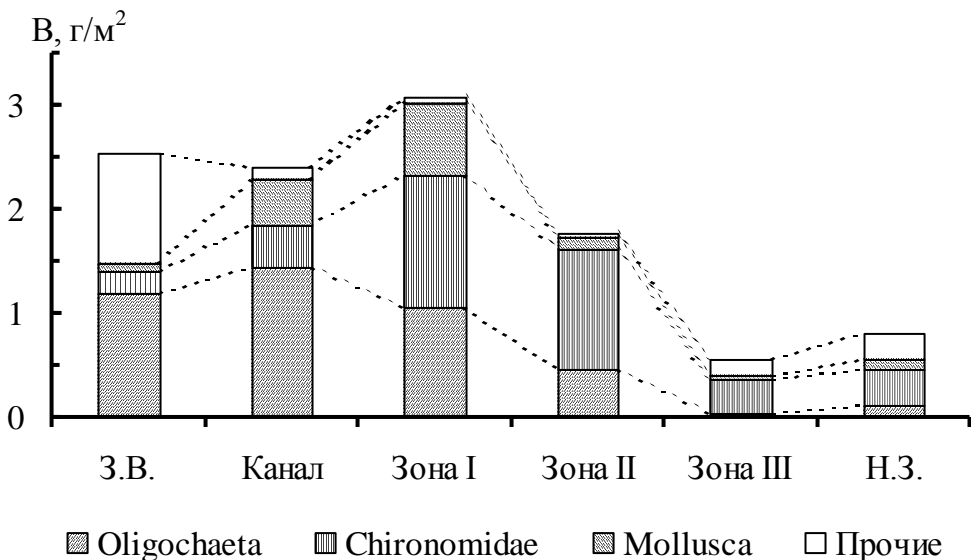


Рис.3.24. Среднегодовые значения биомассы основных групп зообентоса в различных зонах теплового воздействия

Поступление подогретых вод ведет к изменению сезонной динамики популяций в сообществах и к удлинению вегетационного сезона в целом (Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990). Первая генерация олигохет и моллюсков на приустьевом участке водоотводного канала появляется в мае (раньше обычного на 1-1.5 мес.). По-видимому, вторая генерация у олигохет появляется в июле-августе, и третья - во второй половине осени, тогда как в естественных условиях осеннее размножение у червей, видимо, отсутствует (или в ней участвует незначительная часть особей). Первые куколки хирономид обнаруживаются в зоне подогрева в конце апреля, молодь в большом количестве - с мая по сентябрь (на 1-2 мес. раньше и позже обычных сроков). Все это повышает биопродуктивность зообентоса в зоне подогрева. Дополнительно к зимнему максимуму численности добавляется еще один - летний, что связано с более ранним появлением нового поколения и убылью численности олигохет и моллюсков в сентябре по причине отмирания взрослых особей (рис.3.25).

На рис.3.26 видно, что среднемесячные индивидуальные массы тела минимальны у олигохет в июне, затем они повышаются, а осенью снова уменьшаются.

В отличие от олигохет, объяснить особенности сезонной динамики у хирономид сложнее по причине относительно высокого их видового разнообразия. Можно отметить, что минимальные величины наблюдаются летом - в период вылета и размножения хирономид. Более подробно сроки размножения и количество генераций хирономид были рассмотрены на примере доминирующих видов ранее (Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990).

Несмотря на то, что биопродукционный потенциал северных водоемов-охладителей в целом повышается, дополнительное тепло и сопутствующие термофикации факторы создают неблагоприятные экологические условия для большинства холодолюбивых стенотермных видов, верхняя граница оптимума температуры для которых не превышает 12-15°C.

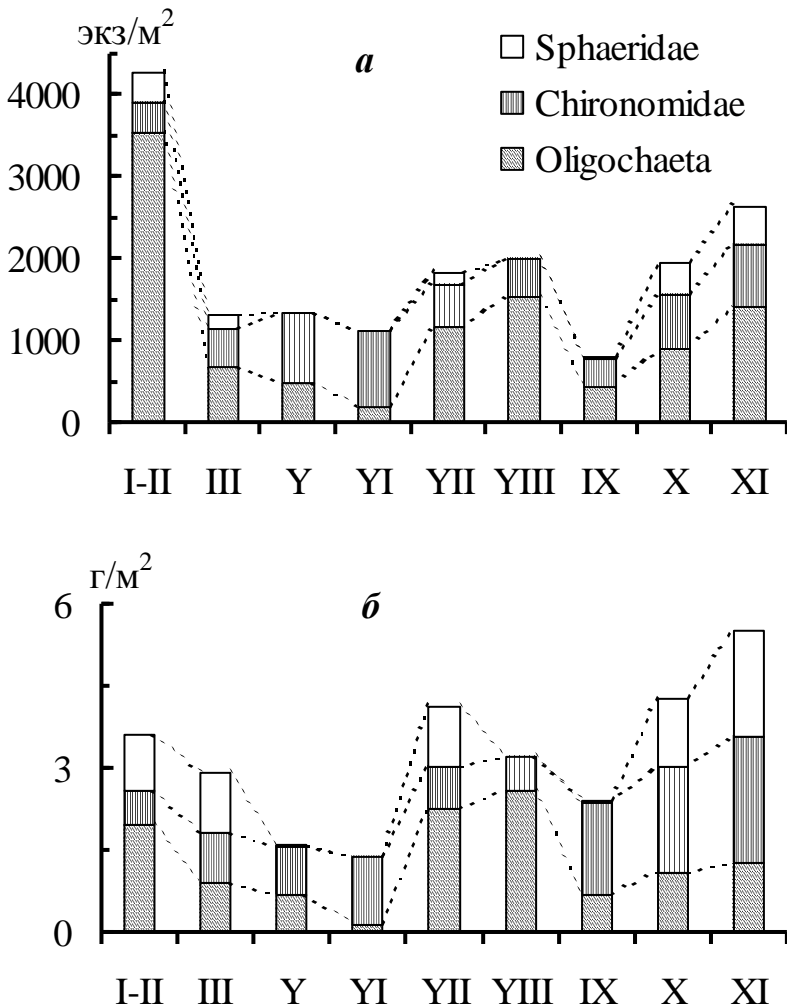


Рис.3.25. Сезонная динамика среднемесячной численности (а) и биомассы (б) олигохет, шаровок и хирономид в зоне сильного влияния подогретых вод Кольской АЭС (Зона I)

Многолетняя динамика сообществ в зоне подогрева. В августе 1973 г., когда в губу Молочную начало поступать от 9 до 24 м³/с подогретых вод Кольской АЭС, вблизи водосбросного канала донная фауна была крайне изреженной (Деньгина, 1980; Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990). Там обнаруживались лишь моллюски *Pisidium* и тубифициды (соответственно по 125 экз/м²) и личинки хирономид *Procladius* (75 экз/м²). Низкие показатели зообентоса были обусловлены, скорее всего, уничтожением исходного озерного комплекса донных организмов при сооружении канала, резкими перепадами температуры поступающих вод при пусконаладочных работах и особенно влиянием "речного эффекта". Зоопланктон также был обеднен - численность коловраток составляла 9.1, веслоногих и ветвистоусых, соответственно, 3.3 и

0.1 тыс. экз/м³. Преобладали представители *Conochilus*, ювенильные формы *Cyclops* и *Eudiaptomus*, а также *Asplanchna*, *Synchaeta*, *Kollotheca*, *Kellicottia*.

Нарастание мощности КАЭС до середины 1980-х годов (сопровождалось увеличением объема поступающих подогретых вод) привело к формированию в Зоне I нового пелореофильного комплекса, который в настоящее время там развивается. Донная фауна стала заметно разнообразнее в результате появления элементов литопсаммофильного и фитореофильного и пелофильного биоценозов. Однако закономерное уменьшение величин индекса Шеннона может показывать, что появляется комплекс доминирующих форм - олигохет Tubificidae (табл.3.22). В последнее десятилетие также возросла роль моллюсков *Pisidium*.

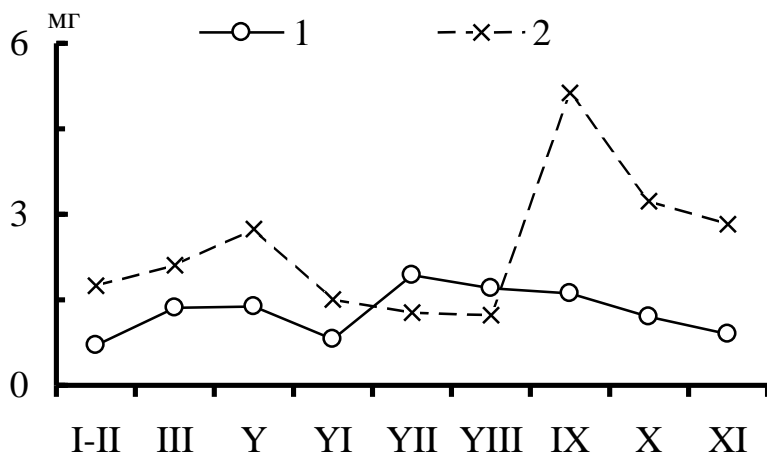


Рис.3.26. Сезонная динамика среднемесячной величины индивидуальной массы тела (мг) олигохет (1) и хирономид (2) в зоне сильного влияния подогретых вод Кольской АЭС (Зона I)

Таблица 3.22

Средние значения ($M \pm m$) показателей разнообразия зообентоса в глубоких частях озера зоны сильного воздействия (Зона I) подогретых вод Кольской АЭС в 1978-1996 гг.

Показатель	1978-1983 гг.	1984-1989 гг.	1990-1996 гг.
Количество видов	48	78	50
Число видов на пробу	11.2±1.7	9.6±0.9	10.0±1.2
Индекс Шеннона, H	2.88±0.19	2.21±0.16	1.97±0.22

Появление stenothermic cold-tolerant видов в Зоне I не отмечено. Видимо, создавшие термические условия ограничивают внедрение их на приустьевой участок водосбросного канала. Прослеживается отчетливая тенденция роста численности и биомассы зообентоса как в Зоне I, так и в прилегающем участке плеса Бабинская Имандра (табл.3.23).

На обоих участках среднегодовые значения численности и биомассы зообентоса за 10-15 лет функционирования электростанции повысились более 2 раз. Одинаковые темпы роста количественных показателей на участках с

изменившимися и естественными термическими условиями могут свидетельствовать, прежде всего, о глобальных процессах по всему оз.Имандра, ведущих к повышению его трофического статуса и о влиянии циклических явлений на динамику озерной экосистемы в целом. Однако характер структурных изменений в сообществах двух участков резко различается.

Таблица 3.23

Средняя численность (экз/м²) и биомасса (в знаменателе, г/м²) зообентоса глубоководных участков зоны сильного воздействия (Зона I) подогретых вод Кольской АЭС и в необогреваемой части плеса Бабинская Имандра в 1978-1996 гг.

Группа	Зона I			Необогреваемая зона		
	1978-1983 г.	1984-1989 г.	1990-1996 г.	1978-1983 г.	1984-1989 г.	1990-1996 г.
Oligochaeta	<u>287</u> 0.26	<u>714</u> 1.09	<u>1649</u> 1.45	<u>81</u> 0.09	<u>126</u> 0.58	<u>152</u> 0.13
Sphaeriidae	<u>1.9</u> 0.01	<u>69</u> 0.30	<u>307</u> 1.37	<u>0.1</u> 0.01	<u>44</u> 0.11	<u>69</u> 0.37
Gastropoda	<u>1.9</u> 0.11	<u>8</u> 0.04	<u>16</u> 0.19	<u>0.1</u> 0.01	<u>0.2</u> 0.01	<u>0.2</u> 0.01
Amphipoda	<u>0</u> 0	<u>0.2</u> 0.02	<u>0</u> 0	<u>30</u> 0.13	<u>246</u> 0.48	<u>536</u> 0.63
Chironomidae	<u>863</u> 1.51	<u>526</u> 1.25	<u>454</u> 1.15	<u>385</u> 0.33	<u>347</u> 0.38	<u>253</u> 0.29
Прочие	<u>137</u> 0.01	<u>209</u> 0.01	<u>87</u> 0.21	<u>12</u> 0.03	<u>66</u> <u>0.02</u>	<u>59</u> 0.01
Всего	<u>1290.8</u> 1.9	<u>1526.2</u> 2.71	<u>2513.0</u> 4.37	<u>508.2</u> 0.60	<u>829.2</u> 1.58	<u>1069.2</u> 1.44

В Зоне I с 1978-1983 гг. по 1990-1996 гг. средние значения численности и биомассы моллюсков *Pisidium* повысились примерно в 150 раз, тогда как в необогреваемой зоне - лишь в 37-65 раз соответственно. Наблюдаются существенные различия в темпах роста роли олигохет; за рассматриваемый период их численность и биомасса в Зоне I возросли примерно в 6 раз, доля в валовых показателях зообентоса - в 1.4-2.0 раза. В необогреваемой зоне, напротив, показатели олигохет и особенно их доли в общей численности и биомассе зообентоса снизились.

Для хирономид и особенно для Orthoclaadiinae и Tanypodinae, за рассматриваемый период было характерно уменьшение относительной численности в Зоне I (рис.3.27). Однако абсолютные значения численности представителей Prodiamesinae и Diamesinae, а также Chironomini в зоне подогрева возросли в 1.7-3 раза.

Это произошло в основном за счет роста плотности личинок *Pothastia longimana*, *Monodiamesa bathyphila*, *Prodiamesa olivacea*, *Polypedilum (Tripodura) scalaenum*, *Demicryptochironomus vulneratus* и других типичных обитателей каменисто-песчаных мелководных участков озера. Абсолютные значения численности личинок Orthoclaadiinae и *Chironomus* в Зоне I уменьшились в 1990-х годах до 60% по отношению к уровню 1978-1983 гг., а их доля в общей численности обусловлена возрастанием скорости течения подогретых вод при

увеличении мощности электростанции, а также приостановлением в начале 1990-х годов работ по выращиванию радужной форели. Садки представляли собой тогда источник загрязнения ОВ и биогенными элементами. В плесе Бабинская Имандра с естественным термическим режимом в рассматриваемый период наблюдались резкие колебания относительной численности хирономид, существенно сократилась доля хирономид и особенно трибы Chironomini.

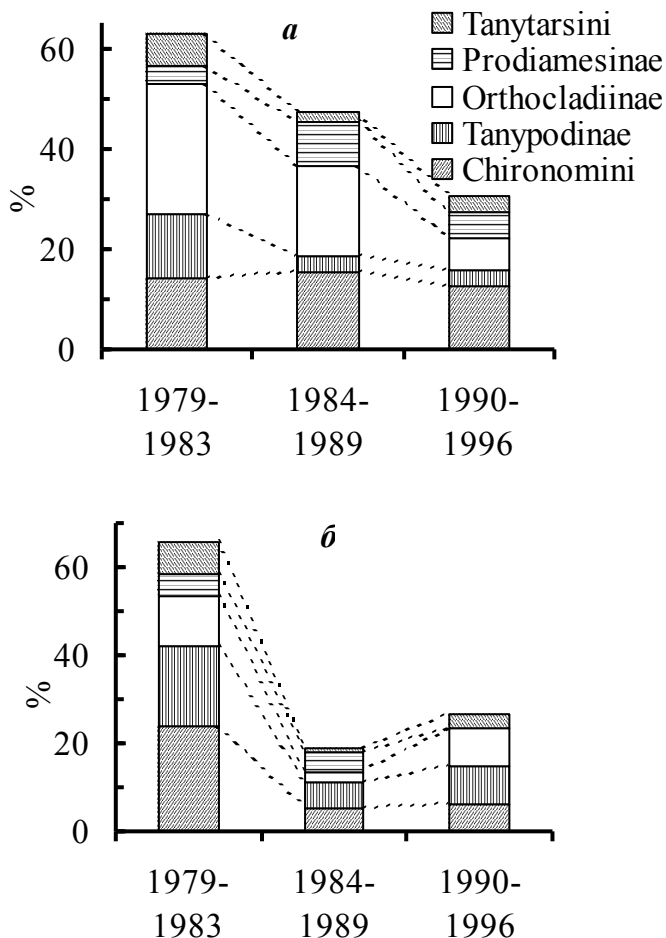


Рис.3.27. Доля отдельных групп хирономид (%) в валовой численности зообентоса глубоководных участков оз.Имандра в различные годы: в Зоне I (а) и в неотепляемой зоне (б)

В заключение отметим, что в целом обнаруживается существенное сходство в формировании видового состава и количественных показателей сообществ между токсификацией и антропогенной ацидификацией, с одной стороны, эвтрофированием и термофикацией, - с другой. Если два первых процесса однозначно ведут к сокращению биоразнообразия и уменьшению обилия гидробионтов, то умеренное повышение трофности, как и поступление дополнительного тепла в северный водоем, приводит к некоторому повышению биоразнообразия (при сокращении доли местных видов) и повышению биопродуктивности.

Глава 4

ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЗООБЕНТОСА

4.1. Зоогеографический очерк

Анализ значения широтной неоднородности, а также ландшафтных и других природных условий, определяющих формирование фаунистического состава и гидробиологического режима водоемов на территории северной Фенноскандии, еще далек до завершения (Герд, 1961; Салазкин, 1976; Дрбкова, Сорокин, 1979; Дрбкова 1981; Теоретические..., 1993). Имеющиеся эколого-фаунистические работы затрагивают отдельные систематические или экологические группы (Лукин, 1976; Пидгайко, 1984; Попченко, 1988) или ограничиваются территорией скандинавских стран и их отдельных районов или водоемов (Järnfelt, 1934; Invertebrates..., 1984; Nøst et al., 1986; Lillehammer, 1988; Антропогенные ..., 2002). Основная причина тому - как недостаточная изученность фауны, так и отсутствие понимания роли оледенения и последующих исторических причин для формирования современного облика фауны в северных широтах (Dadswell, 1974; по Bousfield, 1989; Кудерский, 1971, 1972; Huglies et al., 1977; Barnard, Barnard, 1983).

Состав и экологические особенности населения поверхностных вод в ненарушенных водных экосистемах находятся в зависимости от исторических, зональных и азональных природно-климатических и других факторов (Жадин, Герд, 1961; Баранов, 1962; Зверева, 1966; Старобогатов, 1970; Limnofauna..., 1978; Вехов, 1989). Фауна северной Фенноскандии сформировалась примерно 10-12 тыс. лет назад (Nøst et al., 1986 и др.). Здесь проходят границы нескольких ландшафтных зон или биомов: высокогорных арктических пустынь, субарктической тундры, переходящей в лесотундру, и хвойных лесов умеренного пояса. В регионе представлены арктические и бореальные комплексы фауны.

В соответствии с лимнофаунистическим районированием (Limnofauna..., 1978), два региона в северной части Фенноскандии практически соответствуют ландшафтно-географическим зонам тундры и тайги. По схеме Я.И.Старобогатова (1970) следует, что северная часть Фенноскандии входит в палеарктическую область, в состав Лапландской провинции. В.И.Жадин и С.В.Герд (1961) включают территорию Мурманской обл. в Арктическую и Карело-Кольскую лимнобиологические области. Судя по лимнофаунистическому районированию М.Л.Пидгайко (1984), территория Мурманской обл. входит в Тундровый и Карело-Кольский регионы.

Горные массивы (Хибинские и Ловозерские горы, Волчьи тундры, горные районы в северной Финляндии) определяют региональную неоднородность экологических условий и создают высотную поясность распространения фауны. Обитатели высокогорных озер и ручьев относятся преимущественно к узкоспециализированным, приспособленным к суровым условиям видам с ограниченным ареалом в регионах Крайнего Севера или к повсеместно распространенным эврибионтным формам. В послеледниковый период многие виды умеренной зоны проникали в северные регионы, адаптировались к более суровым условиям (Старобогатов, 1970; Тимм, 1983; Попченко, 1988).

Как это установлено для наземных экосистем (Чернов, 1984), в настоящее время идет активный процесс внедрения синантропных видов на Север, все чаще обнаруживаются в высокоширотных зонах Арктики представители южных зон Субарктики и элементы бореальной фауны. Подобные явления происходят и в фауне внутренних водоемов, где возрастает роль эврибионтных видов, продолжается расширение их ареала в северном направлении (Ласточкин, 1947; Попченко, 1988; Вехов, 1989). Проникновение экологически пластичных видов определяется как естественными, так и антропогенными факторами (Николаев, 1985). Строительство гидротехнических сооружений, акклиматизация, интродукция и загрязнение способствуют вытеснению аборигенных видов и стихийному распространению иммигрантов в более высокие широты. Возрастание степени трофности, изменение солевого состава, рост минерализации воды и концентрации загрязняющих веществ как в отдельных водоемах - приемниках сточных вод, так и в отдаленных от промышленных источников районах (вследствие переноса атмосферных выбросов и осаждения их на водосборные бассейны) также нарушают зональный характер распределения пресноводной фауны и ускоряют внедрение вселенцев из других регионов (Яковлев, 2003а). Вселенцы заселяют преимущественно мелководные участки водоемов. Профундаль крупных озер (там в суровых условиях сформировались более консервативные и стабильные комплексы фауны) они осваивают реже.

4.2. Генезис и распространение бентосной фауны в регионе

Проблемы происхождения и расселения пресноводных беспозвоночных на территории европейского Севера обсуждались ранее (Герд, 1949; Жадин, Герд, 1961; Старобогатов, 1970; Лукин, 1976; Тимм, Попченко, 1978; Попченко, 1988). В настоящей работе дается краткий обзор, который, позволит уточнить современный фаунистический состав и особенности распространения основных групп беспозвоночных в северной Фенноскандии. На основе инвентаризации видового состава более чем в 2 раза увеличен список фауны не только для Мурманской обл., но и для сопредельных территорий Финляндии и Норвегии, где, в отличие от южных и западных районов этих стран, пресноводная фауна также изучена недостаточно. Из около 500 известных для региона видов бентосных беспозвоночных 441 вид и форма зарегистрирован в ходе настоящих исследований (Яковлев, 2004а). Общее количество выявленных таксонов различного ранга составляет 608 (табл.4.1; Приложение), что свидетельствует об относительно высоком разнообразии пресноводной фауны в регионах Крайнего Севера. По-видимому, список видов макро- и мейзообентоса на территории северной Фенноскандии может насчитывать не менее 2000-2500 видов. Для озер Карелии известно их 1100 (без учета придонных низших ракообразных), большая часть которых приходится на насекомых (Попченко, Александров, 1983).

Как видно из табл.4.2, основу зообентоса рассматриваемой территории составляют виды европейского и европейско-сибирского и палеарктического распространения. Обнаружено лишь 11 видов космополитов, представленных исключительно первичноводными формами (аннелиды). Южные фаунистические элементы (понтотаспийские, средиземноморские), видимо, отсутствуют. Доля арктических видов (стенотермно-холодноводных) также

незначительна (<3%). Примерно 31% всего количества распространены преимущественно в северных регионах Евразии и Америки (циркумполярные, северо-альпийские, гипоарктические, бореомонтанные и другие элементы). Доля северных видов максимальна в фауне насекомых (у поденок - 39%, хирономид-35%, веснянок - 28% и ручейников - 18%) и низкая у первичноводных беспозвоночных, особенно у олигохет (11%). Это вполне согласуется с выводами Я.И.Старобогатова (1970) и Л.Н.Зимбалевской (1981) о сокращении видового разнообразия последних групп в северном направлении.

Таблица 4.1

Систематический состав (виды и формы) пресноводного зообентоса на территории северной Фенноскандии

Группа	Мурманская обл.	Северная Финляндия	Северная Норвегия
Oligochaeta	20	6*	11
Hirudinea	5	4	2
Gastropoda	10	12	6
Bivalvia	14*	6*	9*
Isopoda	0	1	1
Mysidacea	1	0	0
Amphipoda	1	1	1
Ephemeroptera	35	24	23
Plecoptera	24	22	20
Odonata	11	9	0
Heteroptera	7*	2*	6*
Coleoptera	29*	11*	8*
Sialidae	3	5	4
Trichoptera	96*	38*	23*
Chironomidae	140*	_*	79*
Прочие	6	2	2
Всего	402	143*	195*

*Определение до видового уровня проводили не всегда.

Таблица 4.2

Зоогеографические особенности распространения видов зообентоса северной Фенноскандии (в скобках - количество видов, %)*

Группа	Распространение				
	всесветное	голарктическое и палеарктическое		европейско-сибирское	
		повсеместное	северное	повсеместное	северное
1	2	3	4	5	6
Oligochaeta	10	6	1	-	1
Hirudinea	1	3	-	1	1
Mollusca	-	5	1	16	5
Ephemeroptera	-	6	3	19	13

1	2	3	4	5	6
Plecoptera	-	1	5	20	3
Odonata	-	1	1	7	8
Hemiptera	-	-	2	5	2
Coleoptera	-	-	7	14	9
Sialidae	-	-	-	2	3
Trichoptera	-	21	8	67	10
Chironomidae	-	29	9	58	38
Прочие	-	1	3	1	1
Всего видов	11 (3)	73 (17)	39 (9)	210 (49)	94 (22)

*Использованы данные предыдущих исследований (Жадин, 1940; Озера..., 1974; Биологическая..., 1975; Invertebrates..., 1984; Nøst et al., 1986; Baekken, Aanes, 1990a).

Анализ литературных и наших данных показал, что особых различий в соотношении генетических групп в фауне беспозвоночных между отдельными районами северной части Фенноскандии нет. Повсеместно более половины состава приходится на широко распространенные европейско-сибирские, палеарктические и голарктические виды (табл.4.3).

Таблица 4.3

Зоогеографические особенности распространения видов зообентоса (без учета фауны хирономид) в пределах северной части Фенноскандии

Район	Всесветное	Голарктическое и палеоарктическое		Европейско-сибирское	
		повсеместное	северное	повсеместное	северное
Восток Кольского п-ова	7	18	12	43	23
Центр Мурманской обл.	5	18	12	44	22
Запад Мурманской обл. и северная Норвегия	4	17	12	49	18
Северная Финляндия	5	15	8	52	20

4.3. Таксономический состав и разнообразие отдельных групп

В составе зообентоса северной части Фенноскандии обнаружены представители практически всех систематических групп беспозвоночных. В фауне губок (Spongia) отмечены *Spongilla lacustris*, *Spongilla fragilis*, *Ephydatia mülleri*; гидр (Hydroidea): *Hydra vulgaris*, *Pelmatohydra oligactis*; мшанок (Bryozoa): *Plumatella coralloides*, *Plumatella emarginata*, *Cristatella mucedo*, *Fredericella sultana* (Järfelt, 1934; Жадин, 1940; Bagge, 1968; Panelius, 1972; Озера..., 1974).

Turbellaria. Фауна этой группы изучена недостаточно. В начале прошлого века Н.В.Насонов (1923а,б, 1925) отмечает богатство фауны

турбеллярий в регионе и приводит представителей родов *Stenostum*, *Prorhynchus*, *Macrostomum*, *Dalyellia*, *Castrella*, *Mesostoma*, *Strongylostoma*, *Rhynchomesostoma*, *Typhloplanella*, *Tetracelis*, *Cyatrix* и *Bothrioplana*. Для горных районов севера Финляндии также указано 9 видов из родов *Otemesostoma*, *Mesostoma*, *Grenobia*, *Ascophora*, *Catenula*, *Rhynchomesostoma*, *Gastrada* и *Stenostomum* (Bagge, 1968). Практически все они - стенотермно-холодноводные виды, распространенные лишь в районах Крайнего Севера и в высокогорных областях Европы, на Новой Земле и на Аляске. Не проводя целенаправленных работ, автор обнаружил лишь один вид - черную многоглазку *Polycelis tenuis*.

Nematoda - обычные компоненты мейобентоса водоемов северной части Фенноскандии. Сведения об их фаунистических особенностях и экологии в рассматриваемом регионе практически не имеются (Гагарин, 1981; Цалолихин, 1983). Отметим, возможно, единственную работу (Биологическая..., 1975), где дана эколого-фаунистическая характеристика нематод нескольких тундровых озер, приведен список из 17 видов и указано доминирование представителей рода *Ironus*.

Oligochaeta существенно менее разнообразны по сравнению с другими регионами Северо-запада Европы (Laakso, 1967; Стальмакова, 1968; Limnofauna..., 1978; Озера..., 1974; Большие ..., 1976; Тимм, Попченко, 1978; Антропогенное..., 1982; Попченко, 1988; Курашов, 1994). Судя по приведенному В.И.Попченко (1988) списку из 79 видов, фауна олигохет Лапландской провинции сравнительно разнообразна. По составу преобладают представители Naididae и Lumbriculidae. Примерно половина состава олигохет - космополиты, остальные - голарктические и транспалеарктические виды. В северной и восточной частях Кольского п-ова, где проходит северная граница ареала у многих видов, разнообразие олигохет резко сокращается. Например, вид *Potamothrix hammoniensis* не обнаруживается севернее и восточнее оз. Имандра, а широко распространенный в Карелии и Финляндии род *Lamprodrilus*, отмечен автором впервые для Мурманской обл. Для тундровых озер Зеленецкое и Акулькино приводится список из 19 видов, 12 из которых принадлежат наидидам (Биологическая..., 1975). Г.А.Стальмакова (Озера..., 1974) отмечает качественную и количественную бедность олигохет в лесотундровой и северо-таежной зонах Кольского п-ова. Фауна олигохет богаче в Финляндии (Järfelt, 1934). Как справедливо отмечает В.И.Попченко (1988), олигохетофауна Норвегии изучена очень слабо, о чем свидетельствует небольшой список видов, приводимый в зоогеографическом обзоре для этой страны (Nøst et al., 1986).

Hirudinea представлены шестью видами, т.е. зарегистрировано лишь 18% состава группы, указанного для Европы (Limnofauna..., 1978). Чаше других встречаются голарктический вид *Glossiphonia complanata* и космополит *Helobdella stagnalis* - обычные в Евразии виды. Распространение пиявок в регионе определяется в основном ландшафтными условиями, морфологическими особенностями и продуктивностью водоемов, а также щелочностью воды. Наибольшее их разнообразие наблюдается в малых прогреваемых эвтрофных озерах. Они обычны в мелководных озерах восточной и южной районов Кольского п-ова и в Финской Лапландии. Из двух эктопаразитов рыб встречается чаще *Piscicola geometra*, а *Acanthobdella peledina* - редкий вид в олиготрофных холодноводных водоемах. Близкий к

рассматриваемому региону комплекс видов пиявок (за исключением не выявленного автором *Erpobdella testacea*) отмечен для озер Большеземельской тундры (Флора..., 1978). В то же время в водоемах Коми АССР фауна пиявок богаче - обнаружено 15 видов (Лукин, 1976). Разнообразие пиявок также выше в водоемах Карелии (13 видов в Онежском озере), а также в Норвегии - 10 видов (Nøst et al., 1986).

Mollusca. В сборах выявлено 28 видов: 6 - Planorbidae, по 4 - Lymnaeidae и Valvatidae, 10 - *Pisidium*, 3 - *Sphaerium* и пресноводная жемчужница *Margaritifera margaritifera*, что <10% всего состава фауны моллюсков Европы (Limnofauna..., 1978).

Преобладают широко распространенные европейско-сибирские и палеарктические виды. Голарктическое распространение имеют лишь *Lymnaea truncatula* и *Pisidium casertanum*. Из собственно европейских видов можно отметить двух, часто встречающихся в рассматриваемом регионе видов: *Lymnaea peregra*, *S. (Hippeutis) complanatus*, Широко распространены *Gyraulus albus*, представители *Pisidium* (*P. casertanum*, *P. nitidum*, *P. amnicum*, *P. henslovanum*, *P. lilljeborgi*, *P. milium*, *P. obtusale*). Жемчужница (*Margaritana margaritifera*) обитает в крупных реках. Моллюск *Valvata (Atropidina) sibirica* - типичный сибирско-североевропейский вид (Старобогатов, 1970), обнаружен автором только в ряде озер Северной Финляндии. Возможное обнаружение *Valvata (Borystenia) naticina* в озере, расположенном в юго-западной части Финской Лапландии, требует проверки.

Разнообразие брюхоногих моллюсков в северном направлении заметно сокращается. Обеднение фауны Sphaeriidae проявляется не так ярко (даже по неполным данным в регионе насчитывается не менее 30% всего состава двустворчатых моллюсков).

Брюхоногие моллюски - обычные компоненты прибрежных зон малых озер. Роль двустворчатых возрастает по мере увеличения глубины до зоны сублиторали. Однако представители обеих групп обычны в ручьях и реках.

Для озер Большеземельской тундры указано такое же количество видов (Флора..., 1978), как и в рассматриваемом регионе. В водоемах Норвегии фауна богаче; выявлено 27 видов брюхоногих и 23 - двустворчатых моллюсков (Økland, 1969, 1990; Nøst et al., 1986). Однако в северо-восточной части страны насчитывается гораздо меньшее число видов (Baekken, Aanes, 1990a; Яковлев и др., 1991; Langeland et al., 1993; Nøst et al., 1992, 1997). В Карелии их разнообразие выше (Герд, 1949; Стальмакова, 1968; Слепухина, 1975; Попченко, Александров, 1983; Биологические..., 1986). В бассейне р.Печора зарегистрировано 52 вида моллюсков (Лешко, 1983).

Branchiura. Обычный для северной Европы и Сибири рачок *Argulus coregoni* - экзопаразит лососевых рыб (Økland, 1985) - обнаружен в оз.Имандра.

Isopoda. Отряд представлен широко распространенным по всей Европе видом - водяным осликом (*Asellus aquaticus*). Он обычен в лесных озерах северной Финляндии, в юго-западных приграничных с Финляндией районах Мурманской обл. (около г. Ковдор), обнаружен в оз. Сенное (25 км юго-западнее Кандалакши) (Рыбы..., 1966), а также в центральных и западных районах Норвегии (Økland, 1979). На Кольском п-ове и в северной Норвегии он не зарегистрирован. В то же время он далеко проникает на север по медленно текущим большим рекам, несущим свои более теплые воды с юга в моря

Северного Ледовитого океана. Водяного ослика неоднократно находили в пробах, отобранных в 30-100 км от выше устья р.Пасвик (в мелководных плесах Лиинбукта (оз.Вагатэм) и Сванвик, около пос.Сванховд). Однако северный предел распространения водяного ослика ограничен северотаежным лесом (рис.4.1).

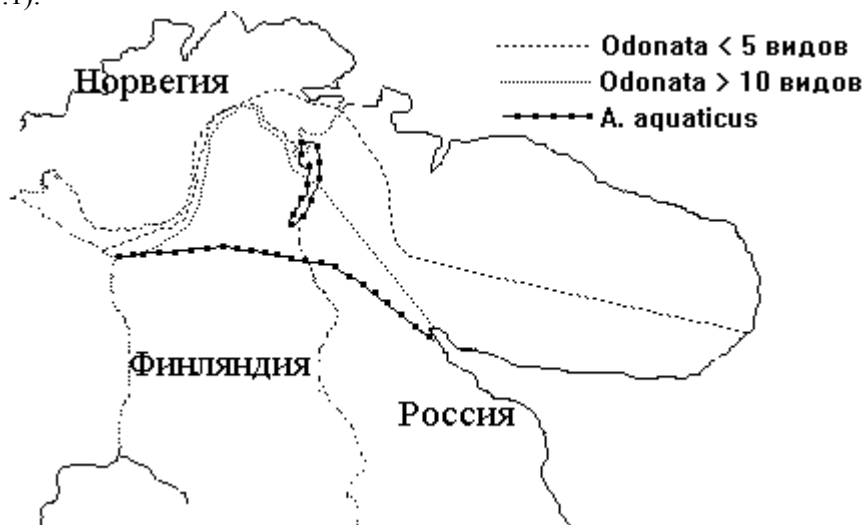


Рис.4.1. Северные границы распространения водяного ослика *A. aquaticus* и стрекоз (*Odonata*) на территории северной Фенноскандии

Amphipoda. Группа качественно небогата, представлена голарктическими прибрежными морскими и пресноводными видами семейств Pontoporeiidae (Haustoriidae), Gammaracanthidae и Gammaridae. Два первых семейства представляют интерес для выявления путей формирования современной фауны в северных регионах. Взгляды о ведущей роли хромосомной полиплоидии в видообразовании так называемых "ледниковых реликтов" в постледниковый период (Salemaa, 1986) в настоящее время пересматриваются (Väinölä, Varvio, 1989). Из рода *Pontoporeia* дополнительно выделены еще два рода: *Monoporeia* и *Diporeia*. Соответственно, во внутренних водоемах на территории северо-запада России (включая Кольский п-ов) и Скандинавии встречается *Monoporeia affinis* Lindström (Bousfield, 1989). Бокоплав *Gammaracanthus lacustris* Sars (в настоящее время - *Relictacanthus lacustris* Sars) также представлен в водоемах указанных регионов (Ломакина, 1952; Герд, 1949; Økland K., 1969, 1979; Китаев, 1975; Салазкин, 1976; Limnofauna..., 1978; Barnard, Barnard, 1983; Bousfield, 1989). Бокоплав *Pallasea quadrispinosa* Sars отмечен для 43 озер и двух ручьев Финляндии (Väinölä, Rockas, 1990). В наших сборах (как и в северной Карелии) он не обнаружен.

Реликтовые бокоплавы обычно избегают более теплые поверхностные слои воды с температурой $> 14^{\circ}\text{C}$ (Гордеев, 1952; Кузьменко, 1969; Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1999). Бокоплав *Monoporeia affinis* в оз.Имандра образует скопления в зоне сублиторали и верхней профундали (Yakovlev, 2000b). Зимой поднимается выше и мигрирует к

побережью на глубину 6-10 м. Он более устойчив к загрязнению по сравнению с мизидой и даже развивается в массе в умеренно эвтрофных зонах водоема.

Бокоплав *Gammarus lacustris* встречается повсеместно в северной половине Евразии, США и Канады. На территории северной Фенноскандии бокоплав обитает преимущественно в небольших озерах (Yakovlev, 2000c). В Карелии он обычен в глубоководных озерах на глубинах от 3 до 10 м (Гордеев, 1952; Салазкин, 1976). Скорее всего, указанный для оз. Ловозеро вид *Gammarus pulex* (Рыбы..., 1966) представляет собой *Gammarus lacustris* - обычный обитатель мелководных, заросших макрофитами озер. Лишь этот вид обнаруживался в сборах из Ловозера и прилегающих мелких водоемов. Бокоплав *Gammarus pulex* не отмечен для северо-западных регионов России (Жизнь..., 1940; Limnofauna..., 1978).

Реликтовая мизиды *Mysis relicta* - представитель пресноводной и солоновато-водной фауны ракообразных имеет широкое распространение в северных регионах Евразии и Северной Америки (Кудерский, 1971, 1972; Салазкин, 1976; Limnofauna..., 1978; Bousfield, 1989). В последнее время по результатам генетических и палеогеографических исследований выделяют два отдельных вида мизиды из четырех популяционных групп. Все они берут начало от исходного морского вида *Mysis oculata* (Loven, 1862, Thienemann, 1950: по Väinölä, Varvio, 1989; Väinölä, 1986). Представители трех североевропейских групп образуют второй вид. Ареал группы I простирается от южной Скандинавии и Польши до северной Карелии. Популяции группы II представлены в озерах Ирландии, южной Скандинавии и в Балтийском море. В южной Карелии и в Финском заливе Балтийского моря сформировалась симпатрическая группа (I+II). Популяции группы III, занимая несколько обособленное положение, распространены в озерах Арктического побережья. Исходя из всего этого, можно предположить, что в пределах Кольского п-ова могут существовать две группы мизид: в тундровых озерах Баренцевогорья - группа III, и в оз. Имандра - II. Популяции мизиды в Северной Америке образуют отдельную группу IV, которую считают отдельным видом (Väinölä, Rockas, 1990; Väinölä et al., 1994).

Мизиды обнаружены в Пертозере, Ладожском и Онежском озерах, в ряде глубоководных озер северной Карелии (Герд, 1949; Стальмакова, 1968; Антропогенное..., 1982; Попченко, Александров, 1983; Биологические..., 1986). В пределах Кольского п-ова вид указан для оз. Имандра (Рыбы..., 1966; Яковлев, 1986, 1999; Моисеенко, Яковлев, 1990), небольших озер на побережье Баренцева моря (Биологическая..., 1975). В северо-восточных районах Финляндии мизиды обитают в крупных озерах (Väinölä et al., 1994). Мизиды всеядны: в их пищу входит детрит, живые и отмирающие водоросли, планктонные и донные беспозвоночные (Салазкин, 1976; Монаков, 1998).

Мизиды - стенохолодный холодноводный вид, за исключением арктических озер - обитатель глубоководных водоемов, где постоянно сохраняется низкая температура воды (Wesley, 1970; Биологическая..., 1975; Кауфман, 1979). Температурный оптимум мизиды находится в пределах 6-12°C. Она не обнаруживается в озерах, где температура в придонных горизонтах воды поднимается летом выше 13-14°C. Охотясь за ветвистоусыми и веслоногими рачками или спасаясь от рыб, мизиды совершают вертикальные миграции в водной толще (Beeton, Bowers, 1982; Moen, Langeland, 1989). Мизиды

чрезвычайно чувствительна к недостатку кислорода в воде. Многолетнее загрязнение стало причиной исчезновения или сохранения лишь небольшой популяции мизиды в оз.Имандра (Большие..., 1976; Деньгина, 1980; Яковлев, 1986, 1999; Антропогенные ..., 2002).

Hydracacina. Водяные клещи широко распространены во всех типах водоемов и водотоков. На территории Мурманской обл. выявлено более 40 видов (Жадин, 1940; Озера..., 1974). Обычны представители родов *Piona* и *Hygrobatas* (по 8 видов), *Sperchon* (4 вида). В водоемах Большеземельской тундры установлено 33 (Флора..., 1978), в Онежском озере - 42 вида (Попченко, Александров, 1983). Большая их часть - широко распространенные виды: космополиты, представители фауны Голарктики и Палеарктики. К холодноводно-стенотермным видам относятся *Hygrobatas foreli* и *Piona coccinea*.

Ephemeroptera. Несмотря на то, что рассматриваемый регион - один из наиболее богатых в пределах Европы по разнообразию фауны поденок, здесь зарегистрировано не более 25% состава поденок всей Европы (Limnofauna..., 1978). В работе В.И.Жадина (1940) содержится список из 11 видов и 5 неопределенных до вида родов из крупных рек Кольского п-ова. Для озер Зеленецкое и Акулькино отмечены соответственно 2 вида и 4 рода (Биологическая..., 1975). В наших сборах выявлено 40 видов (более половины приводятся впервые для Мурманской обл.). Во всех скандинавских странах зарегистрировано 48 видов (Bagge, 1968; Saaristo, Savolainen, 1980), в том числе в Швеции - 46 (Svensson, 1986), Норвегии - 44 (Nøst et al., 1986), в Англии - 49 (Kimmins, 1972; Macan, 1979; Brittain, 1982) и в водоемах Карелии - 44 вида (Стальмакова, 1968; Попченко, Александров, 1983).

Более 80% фауны поденок - европейские виды, голарктических видов немного (например, *Centroptilum luteolum*, *Metretopus borealis*, *Siphonurus alternatus* и, предположительно, арктический-субарктический циркумполярный вид *Baetis lapponicus*). Представлен также циркумполярный вид - *Ephemerella aurivillii*, сибирский вид - *Heptagenia fuscogrisea*. Чуть менее половины состава являются холодноводными видами и чаще всего приурочены к северным или к горным регионам (Яковлев, 2004а).

Наиболее разнообразна фауна семейства Baetidae (13 видов, 10 - приходится на род *Baetis*). Чаще других обнаруживаются представители этого семейства (*Baetis rhodani* и *Centroptilum luteolum*), а также Siphonuridae (*Siphonurus alternatus*), Leptophlebiidae (*Leptophlebia marginata*, *Leptophlebia vespertina*, *Paraletophlebia cincta*) и Heptageniidae (*Heptagenia sulphurea*).

Входящий в настоящее время в состав семейства Siphonuridae род *Metretopus* (Hubbard, 1990), включает вид *M. borealis*, распространенный повсеместно в Фенноскандии, и *M. alter* - вид с ограниченным ареалом в горных районах Швеции, Норвегии и Финляндии (Engblom et al., 1993). Как показали наши сборы, эти виды имеются и на территории Мурманской обл. Представитель рода *Metretopus* указан для р. Варзуга (Жадин, 1940). Редкий, не обнаруженный автором вид - *Habrophlebia lauta* отмечен для центральных и субарктических районов Европы и России (Limnofauna..., 1978), Финляндии (Saaristo, Savolainen, 1980) и северо-восточной Норвегии (Huru, 1982, 1984). Автору также не удалось обнаружить вид *Parametetus minor*, ранее указанный для стран Скандинавии (Saaristo, Savolainen, 1980; Nøst et al., 1986).

Поденки - обычные компоненты фауны литоральной зоны стоячих вод и горных водотоков, встречаются и в лесной зоне. В то же время поденки *Leptophlebia* и, особенно *Heptagenia* (*H. fuscogrisea*) и *Ephemera vulgata*, обычны в зоне верхней литорали озер лесной зоны. Они отмечены также для малых озер северной Карелии (Биологические..., 1986).

Plecoptera. На европейской части бывшего СССР зарегистрировано около 70 видов веснянок (Жильцова, 1964). В отличие от скандинавских стран (там веснянки - одна из наиболее изученных групп), сведения по этой группе для Мурманской обл. крайне скудны. Для тундровых озер Акулькино и Зеленецкое указан не обнаруженный автором сибирский вид *Capnia zaitcevi*, а также *Nemoura* и *Leuctra*, *Capnia atra*, *Arcynopteryx compacta* и *Diura bicaudata* (Биологическая ..., 1975). Автором выявлено 27 видов веснянок, в том числе в Мурманской обл. - 24, Финской Лапландии 22. Фауна веснянок во всей Норвегии насчитывает 35 видов (Tobias, 1973; Nøst et al., 1986). Сводки фауны веснянок (Meinander, 1980), составленные для Норвегии, Финляндии и Швеции, также включают соответственно 35, 34 и 36 видов. По сборам имаго в районе оз. Инари (Финляндия) приведено 26 видов (Invertebrates..., 1984). Восемь таксонов веснянок (*Nemoura arctica*, *Nemoura sahlbergi*, *Capnopsis schilleri* и ряд других таксонов выше видового уровня) зарегистрировано на Новой Земле (Brinck, 1958). За исключением западных районов, фауна веснянок Карелии изучена недостаточно (Meinander, 1980). Например, для Онежского озера отмечено лишь 6 видов (Попченко, Александров, 1983), а для Большеземельской тундры веснянки вообще не указаны (Флора..., 1978).

Чаще других в пробах присутствовали *Diura nanseni*, *Taeniopteryx nebulosa*, *Leuctra fusca*, *Isoperla obscura*, *Diura bicaudata* и *Arcynopteryx compacta*. Обычный в центральной и восточной Европе, а также в юго-западной Скандинавии вид - *Dinocras cephalotes* - в наших сборах был найден в ручье на южном склоне Хибинского горного массива и в небольшой речке, расположенной в западной части Терского берега Белого моря. Он отмечен для северной Норвегии, в бассейнах рек Лаксельв, Альта и Рейса (Huru, 1987).

Фауна веснянок в северной Фенноскандии в основном состоит из широко распространенных европейско-сибирских и палеарктических видов, большая часть которых обычна в северных регионах или является элементом борео-альпийской фауны. Такие виды, как *Diura bicaudata* и *Arcynopteryx compacta* имеют обширное голарктическое распространение, а *Diura nanseni*, *Nemoura arctica*, *Nemoura sahlbergi* - циркумполярное. Преобладающая часть фауны - иммигранты из северо-восточных и юго-восточных восточных регионов Палеарктики (Lillehammer, 1988). Веснянки *Protonemura meyeri* проникли с юго-запада. Этот вид распространен от Испании до Мурманской обл. Несмотря на то, что веснянки - типичные элементы фауны в субарктических регионах, разнообразие их в северной Фенноскандии низко, не превышает 10 % всего видового состава в Европе (387 видов; Limnofauna..., 1978).

В наших сборах на востоке Кольского п-ова и в западной приграничной с Финляндией районах Мурманской обл., веснянки обнаруживались реже, что вполне объяснимо отсутствием там горных ландшафтов и распространением более гумифицированных вод.

В умеренных зонах нимфы веснянок - типичные обитатели ручьев и рек, однако на Крайнем Севере они проникают в северные олиготрофные озера и

становятся обычными элементами литофитофильных и даже псаммопелофильных биоценозов (Lillehammer, 1988). Это характерно, например, для *Arcynopteryx compacta*, *Taeniopteryx nebulosa*, *Amphynemura borealis*, *Amphynemura standfussi*, *Capnopsis schilleri*, *Protonemura meyeri*. Представители родов *Nemoura* и *Diura* распространены также в гумифицированных водоемах лесной зоны.

Odonata. Всего в северной части Фенноскандии зарегистрирован 21 вид (около 20 % фауны стрекоз Европы). Отряд большей частью представлен родами *Coenagrion* (6 видов), *Somatochlora* (4) и *Aeshna* (4). Для всей Норвегии приводится список из 15 видов (Nøst et al., 1986). Однако для северо-восточных районов страны указано лишь пять: *Coenagrion concinnum*, *Leucorrhinia rubicunda*, *Aeshna caerulea*, *Somatochlora alpestris* и *Somatochlora arctica*. Стрекозы широко представлены в Карелии (Попова, 1953; Слепухина, 1975; Попченко, Александров, 1983).

Основу фауны составляют виды с обширным ареалом в северной половине Евразии. Представители "южных" элементов (*Agrion*, *Anax*, большинство видов *Cordulagaster* и *Gomphus*) и средиземноморского и понтокаспийского происхождения, по-видимому, не достигают зоны тундры. Наибольшее разнообразие стрекоз характерно для стоячих или умеренно текущих водоемов лесной зоны (в северной Финляндии, в центральных и юго-западных районах Мурманской обл.). Распространение большинства видов рода *Coenagrion* ограничивается северной границей хвойных лесов (см. рис.4.1).

В горных ландшафтах стрекозы практически не встречаются. Обнаружение *Lestes sponsa* в пределах Кольского п-ова (Озера..., 1974) требует проверки, так как представители этого рода тяготеют к умеренным широтам. Этот вид не указан также для Финской Лапландии (Hämäläinen, 1984) и западной Норвегии (Nøst et al., 1986), где природные условия для стрекоз более благоприятны. В юго-восточной части Кольского п-ова (бассейн оз. Бабье) обнаружены лишь *Aeshna* sp. и *Leucorrhinia rubicunda*. В западной части Терского берега разнообразие стрекоз несколько повышается (4 вида). Из семейства Calopterygidae обнаружен редкий в пределах северной Фенноскандии вид *Calopteryx virgo*, ареал которого (как и у *Coenagrion armatum* и *Aeshna grandis*) ограничен северным пределом распространения ели обыкновенной. До побережья Баренцева моря распространены лишь *Leucorrhinia rubicunda*, *Somatochlora alpestris* и *Aeshna juncea*. Субарктический вид *Somatochlora sahlbergi* обнаружен в Печенгском р-не и на Кольском п-ове, несколько южнее оз.Имандра (Valle et al, 1931: по Invertebrates..., 1984). В сборах автора этот вид встречался в бассейне р.Лотта (северо-восточная часть Финской Лапландии и западная часть Мурманской обл.).

Hemiptera. Фауна водных клопов, насчитывающая в Европе 129 видов (Limnofauna..., 1978), в рассматриваемом регионе качественно бедна. Выявлено лишь 9 видов, в основном представители семейства Corixidae. Кроме гребляков в западных и юго-западных районах, значительно реже встречаются *Cymatia bandsdorffi*, *Gerris* (3 вида), *Limnoporus rufoscutellatus*, *Notonecta glauca*, *Notonecta lutea* и *Hydrometra* (Invertebrates..., 1984). Для всей Норвегии отмечено 47 видов (Nøst et al., 1986). Основу фауны составляют широко распространенные европейско-сибирские и палеарктические виды. Голарктический вид *Callicorixa producta* и циркумполярный вид *Sigara fallenoidea* - обычные обитатели северных водоемов, как и *Arctocorisa carinata* и

Callicorixa wallostoni. В восточной части Кольского п-ова, а также в зоне тундры и в горных ландшафтах водные клопы (в основном Corixidae) обнаруживаются в пробах крайне редко.

Coleoptera. В сборах автора обнаружено лишь 60 таксонов, из них 31 вид, 11 - рангом рода. На наш взгляд, на территории северной части Фенноскандии должно насчитываться не менее 200-300 видов жуков. Уже к началу 1980-х годов в Норвегии было зарегистрировано около 200 видов (Nøst et al., 1986), а в Карелии - 215 (Попченко, Александров, 1983). Данных о фауне этой группы для Финской Лапландии также мало. Для района Кевоярви (Kevoärvi) и Утсийоки (Utsjoki) приводится список из 13 видов из семейства Dytiscidae (Bagge, 1968). Такое же количество видов указано для Печенгского р-на (Lindberg, 1933: по Bagge, 1968). В.И.Жадин (1940) для рек восточной части Кольского п-ова отмечает 3 вида из семейства Elmidae: крайне редко встречающийся *Oulimnius troglodites* (возможно, это был другой, более обычный вид *Oulimnius tuberculatus*), *Limnius volckmari* и *Helmis maugei megerley*. Большинство видов жуков географически широко распространены, 15 - представители северной фауны. Наиболее качественно богаты семейства Haliplidae, Dytiscidae и Elmidae. Разнообразие Gyrimidae, Hydrophilidae, Helophoridae, как и других групп, по-видимому, существенно ниже. В регионе обычны: *Elmis aenea*, *Limnius volckmari*, *Oulimnius tuberculatus*, *Platambus maculatus*, *Dytiscus circumcinctus*. Представители Dytiscidae встречаются в мелководных водоемах и в медленно текущих равнинных реках, а в горных ручьях обычны жуки из семейства Elmidae (Nillson, 1982, 1989).

Megaloptera. Фауна вислокрылок в регионе представлена родом *Sialis* и включает все известные в Европе виды, за исключением *S. nigripes* Pictet. Все виды - представители европейско-сибирской фауны, большая часть которых достигает восточной Сибири, а *S. sibirica* - Японии.

По литературным данным (Bagge, 1968; Invertebrates..., 1984) и по сборам автора в пределах северной Фенноскандии чаще других встречаются *S. morio* и *S. sordida*. Редкий вид - *S. lutaria* был обнаружен автором лишь в Финской Лапландии, ранее вид находили в малых лесных озерах Кольского п-ова (Озера..., 1974) и в Пулозере - 50 км к югу от Мурманска (Рыбы..., 1966). Вид *S. fuliginosa* встречен в Финляндии и северо-восточной Норвегии.

Вислокрылки распространены в регионе повсеместно, за исключением горных ландшафтов в северо-западной части Финской Лапландии и в тундровых озерах побережья Баренцева моря (рис.4.2). Вислокрылки - обитатели преимущественно мелководных участков стоячих или медленно текущих водоемов.

Trichoptera - одна из разнообразных и обычных групп насекомых на Крайнем Севере. Фауна ручейников в рассматриваемом регионе насчитывает 110 видов, из которых 107 видов выявлено автором. В Мурманской обл. зарегистрировано 96 видов - примерно в 3 раза больше, чем отмечено ранее (Жадин, 1940; Лепнева, 1964, 1966; Рыбы ..., 1966; Озера..., 1974 и др.). Виды представлены 18 семействами и 54 родами. Наиболее разнообразен состав семейств Limnephilidae (13 родов и 38 видов), Phryganeidae (6 родов и 11 видов), Hydroptilidae и Polycentropodidae (по 5 родов и 11 видов). Им незначительно уступает семейство Leptoceridae (4 рода и 10 видов). В фауне региона преобладают виды с широким географическим распространением в пределах Европы и Сибири.

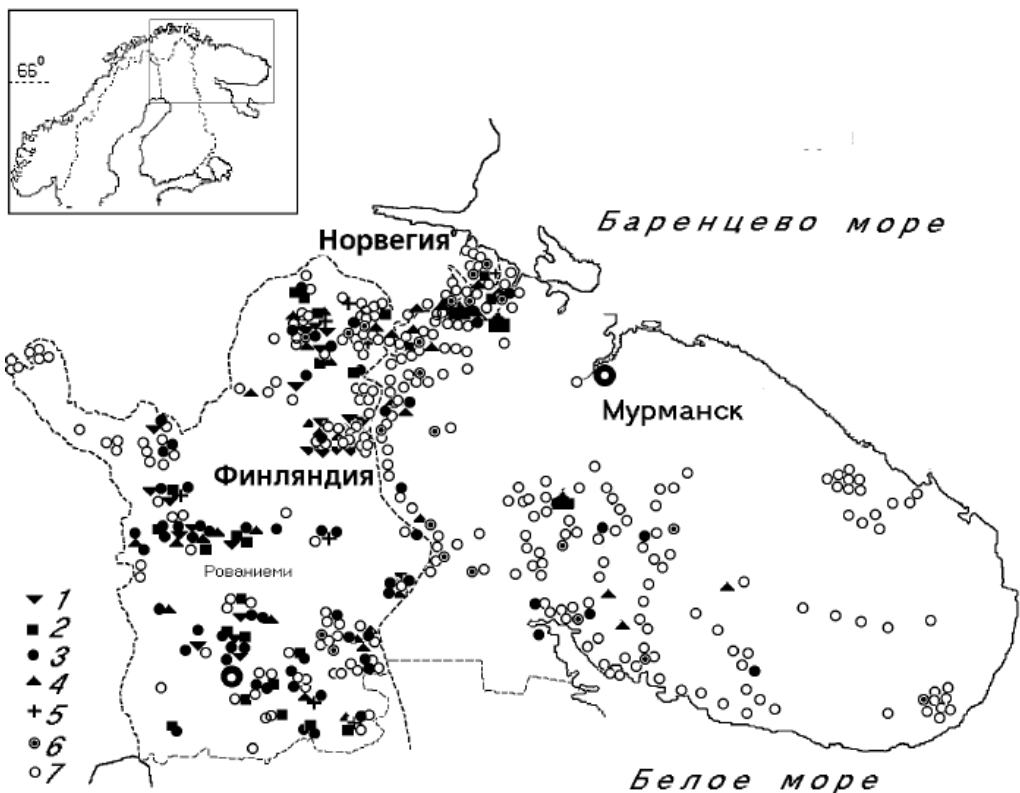


Рис.4.2. Карта-схема мест нахождения видов веслокрылок в северной части Фенноскандии:

1 - *S. fuliginosa*, 2 - *S. lutaria*, 3 - *S. morio*, 4 - *S. sibirica*, 5 - *S. sordida*, 6 - *Sialis* spp., 7 - места отбора проб зообентоса

Для района оз.Инари указано 110 видов (Invertebrates ..., 1984), Норвегии - 186 (Nøst et al., 1986) и Карелии - 177 (Попченко, Александров, 1983). В северной Фенноскандии наиболее богат подотряд Annulipalpia (39 видов из 21 рода), тогда как в Большеземельской тундре из 36 видов ручейников группа Annulipalpia по разнообразию значительно уступает Integripalpia, включая лишь 3 вида из семейств Polycentropodidae и Hydroptilidae (Флора..., 1978). Такая меридиональная неоднородность фауны обусловлена, скорее всего, историческими причинами, а также преобладанием в северной Фенноскандии горных ландшафтов, которые предпочитают представители более архаичной группы. Сравнительно однородный рельеф равнинной тундры, соответственно, экологические условия, а также большая гумифицированность воды, видимо, ограничивают расселение как представителей этой группы (основная часть которых реофильные формы или типичные обитатели открытых скалистых прибойных берегов), так и всей группы ручейников в целом.

Наиболее обычны в регионе *Polycentropus flavomaculatus*, *Plectrocnemia conspersa*, *Neureclipsis bimaculata*, *Agrypnia*, *Limnephilus*, несколько реже - *Molannodes tinctus*, *Phryganea*, *Molanna*, *Mystacides*, *Hydropsyche*, *Cyrnus*,

Rhyacophila nubila. Ручейники редки в глубоких частях озер, однако они по встречаемости в различных типах водоемов уступают лишь хируномидам.

Diptera. Наиболее широко и разнообразно представлено семейство хируномид (Chironomidae) - одна из наиболее изученных в систематическом отношении групп насекомых. В то же время из-за большого разнообразия и трудностей в таксономическом анализе она требует серьезной ревизии состава (Wiederholm, 1983, 1986, 1989; Catalogue..., 1990 и др.). На долю 140 видов и форм хируномид (из 81 рода), зарегистрированных в исследованиях автора, приходится 33% от общего числа выявленных видов донной фауны. Обычно доля хируномид в зависимости от типа и географического положения водоема составляет 20-60% от общего состава фауны макрозообентоса (Озера..., 1974; Биологическая..., 1975; Шилова, 1976). В сводке пресноводной фауны Европы (Limnofauna..., 1978) указано 1404 вида хируномид (18% от всего состава фауны бентосных беспозвоночных). Принимая во внимание то, что значительную часть хируномид не удалось определить до видового уровня, по-видимому, эта группа включает не менее 200-250 видов. Например, уже к середине 1980-х годов в Норвегии, где фауна хируномид изучена существенно лучше, чем в России, зарегистрировано 178 видов и форм (Saether, 1967, 1968; Aagaard, 1978a,b, 1986; Nøst et al., 1986). Для Карелии приводится список хируномид из 140 видов и форм (Попченко, Александров, 1983). А.И.Шилова (1976) для сравнительно хорошо изученного Рыбинского водохранилища отмечает 168 видов.

На долю подсемейств Orthoclaadiinae и Chironominae приходится по 38% от всех видов и форм хируномид. Им существенно уступает подсемейство Tanypodinae (18%). Число видов трибы Tanytarsini составляет лишь 11% фауны хируномид. Несомненно, список видов в трибе должен быть больше. Например, количество видов этой группы в Швеции составляет 63 или 21 % от всей фауны хируномид. В субарктических озерах этой страны зарегистрировано лишь 23 вида (17%) (Brundin, 1949). Всего для территории северной Фенноскандии их отмечено 36 видов танитарзин (Lindberg, Wiederholm, 1970). Основу фауны хируномид северной Фенноскандии составляют широко распространенные европейско-сибирские, палеарктические и северные (арктические) виды, имеющие ограниченный ареал в пределах Арктики.

Хируномиды - самая распространенная группа среди всех пресноводных насекомых. Они обитают практически во всех типах стоячих и текучих вод, от уреза воды до максимальных глубин, минируют водные растения. Около 30% видов хируномид широко распространены во всех районах северной Фенноскандии, остальные - реже. Наиболее часто в регионе встречаются хируномиды из подсемейств Tanypodinae: *Procladius* (*Holotanypus*) spp., *Ablabesmyia*, *Arctopelopia*, *Conchapelopia*, *Apsectrotanypus trifascipennis*; Diamesinae: *Potthastia longimana*, *Protanypus*; Prodiamesinae: *Monodiamesa bathyphila*, *Prodiamesa olivacea*; Orthoclaadiinae: *Cricotopus* (*Cricotopus*), *Cricotopus* (*Isocladus*), *Heterotrissocladus marcidus*, *Orthocladus* (*Euorthocladus*), *Orthocladus* (*Orthocladus*), *Psectrocladius* (*Psectrocladius*) *limbatellus* gr., *Psectrocladius* (*P.*) *psilopterus* gr., *Psectrocladius* (*P.*) *sordidellus* gr., *Zalutschia mucronata* gr.; Chironominae: *Cryptochironomus*, *Demeijerea*, *Demicryptochironomus vulneratus*, *Endochironomus*, *Pagastiella orophila*, *Paracladopelma camptolabis*, *Polypedilum* (*Tripodura*) *scalaenum*, *Sergentia*

coracina, *Stictochironomus*, *Cladotanytarsus*, *Micropsectra*, *Paratanytarsus*, *Tanytarsus*.

В горных (>1 км над ур.м.) озерах и ручьях число видов хирономид резко уменьшается. Там обычны бореоальпийские и арктические виды из родов *Diamesa*, *Pseudodiamesa*, *Eukiefferiella*, *Orthocladius*, *Cricotopus*, *Rheocricotopus*, *Chaetocladius*, *Limnophyes*, *Bryophaenocladius*, *Metriocnemus*, *Paracladius*, *Parakiefferiella*, *Psectrocladius*, *Pseudosmittia*, *Micropsectra*, *Paratanytarsus*, *Parapsectra*, *Rheotanytarsus*, а также *Heterotrissocladius subpilosus* (Saether, 1968; Serra-Tosio, 1973; Aagaard et al., 1987; Walker, Mathewes, 1989). Роль представителей трибы Chironomini в составе фауны и в количественных показателях хирономид в арктических широтах незначительна (Thienemann, 1941: по Lindberg, Wiederholm, 1970; Limnofauna..., 1978).

Отдельно следует отметить род *Chironomus*, который объединяет 4 группы: *Camptochironomus*, *Chaetocladius*, *Lobochironomus* и *Chironomus* (Wiederholm, 1989). В каталоге палеарктических хирономид (Catalogue..., 1990) род содержит 76 видов и включает два подрода (*Camptochironomus* и *Chaetolabis*). По результатам анализа небольшого числа имаго и куколок, собранных из различных районов региона, автору удалось установить *Ch. anthracinus*, *Ch. cingulatus*, *Ch. longistilus*, *Ch. plumosus* и *Ch. obtusidens*. Видимо, этот род в регионе качественно богаче. Как указывает А.А.Салазкин (1976), форма *Ch. f.l. plumosus* предпочитает эвтрофные нейтрально-щелочные и олигоацидные озера с обилием тонкого детрита. В известной монографии (Мотыль..., 1983), посвященной виду *Ch. plumosus*, указано на предпочтение личинками эвтрофных озер и прудов, биотопов затишных участков рек. Отмечается, что ареал этого вида в Мурманской обл. ограничивается зоной лесотундры (Верхнетуломское водохранилище). В целом, роль личинок рода *Chironomus* (как и трибы Chironomini) в субарктических и, особенно в арктических водоемах, незначительна. Разнообразие и роль их в сообществах закономерно сокращается от северотаежных лесов к горным арктическим ландшафтам, от мелководных заиленных участков озер к глубоководным зонам, от больших озер к малым, а в водотоках они практически не встречаются. Имеются сведения об обнаружении *Ch. cfr. luridus* Str. в малых озерах Норвегии на высоте > 1350 м (Aagaard et al., 1987). Из остальных 12 семейств отряда двукрылых (Diptera) в регионе широко представлены насекомые из семейства Ceratopogonidae, Limoniidae, Simuliidae и Tipulidae.

Таким образом, рассматриваемый регион является северным пределом распространения многих видов. Разнообразие многих систематических групп резко сокращается с юга на север. Однако макрозообентос, включающий как гомотопные и гетеротопные виды, в целом качественно богат и включает практически все систематические группы, представленные в пресных водоемах Палеарктики (Яковлев, 2000 а).

Глава 5

ЗООБЕНТОС КРУПНЫХ ОЗЕР

Основные особенности состава и распределения бентосной фауны озер рассмотрим на примере ненарушенных антропогенным воздействием участков крупных водоемов региона - оз.Имандра, Умбозеро и Ловозеро. По своим природным качествам Умбозеро - ультраолиготрофный, Имандра - олиготрофный, Ловозеро - олигомезотрофный водоем (Моисеенко, Яковлев, 1990).

5.1. Литоральный зообентос

Отметим, что в качестве литорали автор условно принимал прибрежную зону водоемов с глубиной <2 м. Литораль северных озер разнородна и характеризуется динамичностью абиотических условий. Кроме того, для зарегулированного оз. Имандра характерны значительные сезонные колебания уровня воды. Разрушительное воздействие волн, ежегодное промерзание и осушение дна, скудость высших водных растений определяют развитие специфического комплекса литоральной фауны, а также относительно низкие количественные показатели зообентоса в крупных озерах. Комплекс литоральных видов в рассматриваемом регионе обнаруживает сходство по составу с сообществами субарктических и высокогорных озер Европы (Thienemann, 1941; Saether, 1967; Биологическая..., 1975; Aagaard, 1978a). Основу фауны составляют веснянки, поденки, личинки хирономид Orthoclaadiinae, олигохеты Enchytraeidae и Naididae. Сообщества пологих, защищенных от ветра прибрежных зон качественно и количественно богаче.

Всего в зоне литорали трех крупных озер обнаружено 110 видов и форм бентосных беспозвоночных (из них 35% приходится на хирономид, по 14% - олигохет и ручейников, 9% - веснянок и 7% - поденок). По встречаемости преобладают гидракарини, олигохеты Enchytraeidae, Lumbriculidae (*Lumbriculus variegatus* и др.), а также *Spirosperma ferox*, жуки *Platambus maculatus*, *Oreodytes*, ручейники родов *Potamophylax*, *Halesus*, Polycentropodidae, веснянки *Nemoura*, поденки *Heptagenia*, *Ephemera*, *Baetidae*. В фауне хирономид обычны представители подсемейств Orthoclaadiinae (*Psectrocladius* (*Psectrocladius*) *limbatellus* gr., *Cricotopus*, *Heterotrissocladus marcidus* gr., *Synorthocladus semivirens*, Tanypodinae: *Paramerina cingulata*, *Procladius* (*Holotanypus*) *signatus*, *Ablabesmyia monilis*, трибы Tanytarsini: *Tanytarsus*, *Stempelinella*, *Micropsectra*, *Paratanytarsus*). Роль трибы Chironomini возрастает в затишных участках (среди которых более обычны *Pagastiella orophila*, *Cryptocladopelma viridula*). Для литорального зообентоса характерна неравномерность распределения организмов в зависимости от "микрорельефа" дна, защищенности от прибоя, наличия мест аккумуляции тонких фракций между валунами, развития обрастания мхов и водорослей и т.п. Приспособленные к условиям литорали веснянки, хирономиды, поденки и фитофильные олигохеты там обычны; доля их в количественных показателях значительна (табл.5.1).

Относительная численность и биомасса (%) отдельных групп
в зообентосе литорали оз.Имандра (1990-1996 гг.)

Таксон	Численность	Биомасса
Oligochaeta	21.8	7.5
Gastropoda	3.6	10.2
<i>Pisidium</i>	1.1	3.4
<i>Monoporeia affinis</i>	1.2	0.4
Ephemeroptera	10.3	12.9
Plecoptera	19.7	29.3
Coleoptera	3.4	7.6
Trichoptera	7.5	9.0
Chironomidae:	26.7	14.8
Tanypodinae	3.0	1.8
Diamesinae+Prodiamesinae	1.7	0.8
Orthoclaadiinae	12.9	7.8
Chironomini	2.7	3.6
Tanytarsini	6.4	1.8
Прочие	4.7	4.9

Глубины 1.5-2.0 м характеризуются наибольшим разнообразием донной фауны среди всех вертикальных зон озера. Способствуют этому, видимо, более благоприятные и в то же время относительно высокое разнообразие экологических условий, накапливание между камнями ила, песка и растительных и других остатков, поступающих с берега, а также прогревание и благоприятный кислородный режим.

Разнообразие фауны максимально на каменисто-галечниковой литорали с зарослями водных макрофитов или в обрастаниях мхов и водорослей. Выявлена положительная связь (r_s) между количеством таксонов в одной пробе и обилием высших водных растений ($p<0.01$) и отрицательная - со степенью развития мхов ($p<0.02$). Численность и биомасса зообентоса также максимальны в зарослях высших водных растений ($p<0.0001$), минимальны среди прибойных валунов или на подвижных разнозернистых песках ($p<0.001$).

Эти зависимости подтверждаются результатами факторного анализа данных. Первый и второй главные факторы отражают переход от скалистой прибойной (лишенных обрастаний) литорали к затишной литорали с зарослями растений и, соответственно, распределение состава и обилия зообентоса (рис.5.1).

Центроиды биомассы (B) и численности (N) зообентоса, а также количественных показателей наиболее массовых групп (Sphaeriidae, Chironomini, Tanypodinae) находятся рядом с центроидом высших водных растений (МАК). Разнообразие и количественные показатели Chironomini в литоральной зоне также характеризуются положительной корреляционной связью со степенью развития высших водных растений ($p<0.000$). Роль этой группы закономерно сокращается от илистых отложений к каменисто-валунным грунтам.

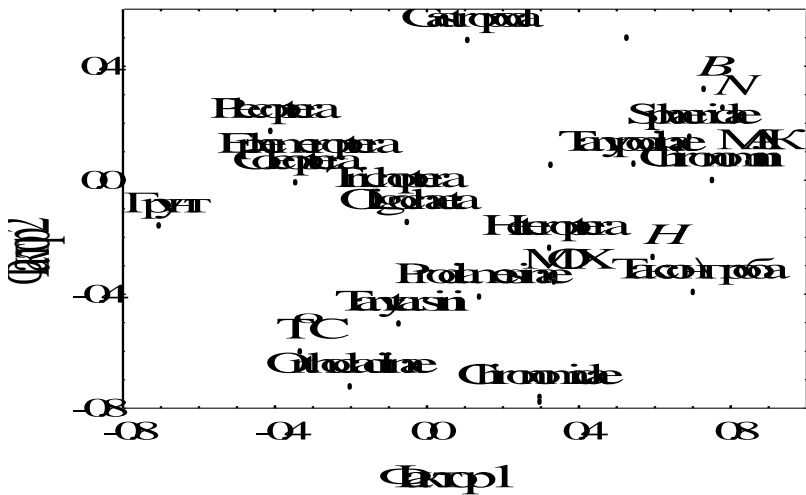


Рис.5.1. Координаты расположения центроид основных показателей: *H* (индекс Шеннона, *N* (общая численность) и *B* (общая биомасса) зообентоса и отдельных таксономических групп по отношению к двум главным факторам в результате факторного анализа матрицы данных по литоральной зоне оз. Имандра, Умбозера и Ловозера (см. табл.2.2)

Личинки трибы Tanytarsini обнаруживают такую же, но меньшую зависимость от типа грунта. Напротив, личинки подсемейства Orthoclaadiinae обычны на каменистых грунтах. Доля их минимальна на мягких грунтах и в зарослях высших водных растений. Личинки Tanypodinae наименее разборчивы к характеру биотопа. Для поденок, веснянок, жуков, хирономид Orthoclaadiinae и в некоторой степени ручейников и олигохет также важны характер грунта и температура воды.

5.2. Зообентос глубоководных участков

Глубокие части крупных озер Кольского Севера не отличаются высокой численностью и биомассой зообентоса (Рыбы..., 1966; Большие..., 1976; Деньгина, 1980; Яковлев, 1986, 1999; Моисеенко, Яковлев, 1990; Антропогенные ..., 2002). Количественные показатели зообентоса в оз. Умбозера и Имандра типичны для крупных озер региона (табл.5.2).

Численность и биомасса зообентоса закономерно возрастают от глубоководного ультраолиготрофного оз.Умбозера к малым озерам. Однако третье по величине оз.Ловозера отличается от крупных водоемов исключительным богатством зообентоса из-за его мелководности и обильного развития зарослей высших водных растений. Хирономиды, ручейники и брюхоногие моллюски выделяются среди всех групп по значительному возрастанию численности и биомассы от крупных озер к малым. Однако хирономиды дают наиболее высокие показатели зообентоса - >40% суммарной биомассы практически во всех водоемах (рис.5.2).

Численность ($M \pm m$, экз./м²) и биомассы ($M \pm m$, г/м²) зообентоса
глубоководных участков крупных и малых озер

Группа	Умбозеро	Имандра	Ловозеро	Малые озера
Oligochaeta	<u>144±55</u> 0.20±0.08	<u>93±21</u> 0.29±0.15	<u>60±15</u> 0.15±0.05	<u>136±57</u> 0.40±0.15
Sphaeriidae	<u>43±32</u> 0.08±0.05	<u>21±8</u> 0.06±0.03	<u>133±41</u> 1.12±0.40	<u>123±37</u> 0.39±0.12
Gastropoda	<u>0</u> 0	<u>1±0.5</u> 0.01±0.01	<u>12±6</u> 0.26±0.21	<u>130±112</u> 0.13±0.06
Amphipoda	<u>2±1.4</u> 0.02±0.01	<u>108±31</u> 0.18±0.05	<u>2±1.6</u> 0.01±0.01	<u>3±1.8</u> 0.01±0.01
Trichoptera	<u>0</u> 0	<u>1±0.9</u> 0.1±0.1	<u>13±4</u> 0.03±0.01	<u>79±59</u> 0.51±0.34
Chironomidae	<u>276±66</u> 0.43±0.11	<u>311±79</u> 0.35±0.09	<u>1393±367</u> 14.20±6.50	<u>823±288</u> 0.80±0.22
Прочие группы	<u>1±0.5</u> 0.01±0.01	<u>43±9</u> 0.02±0.01	<u>10±6</u> 0.06±0.02	<u>68±11</u> 1.56±1.19
Всего	<u>468±122</u> 0.75±0.19	<u>580±99</u> 0.93±0.18	<u>1640±211</u> 15.95±6.52	<u>1442±332</u> 4.41±2.20

ПРИМЕЧАНИЕ. В числителе - численность, в знаменателе - биомасса.

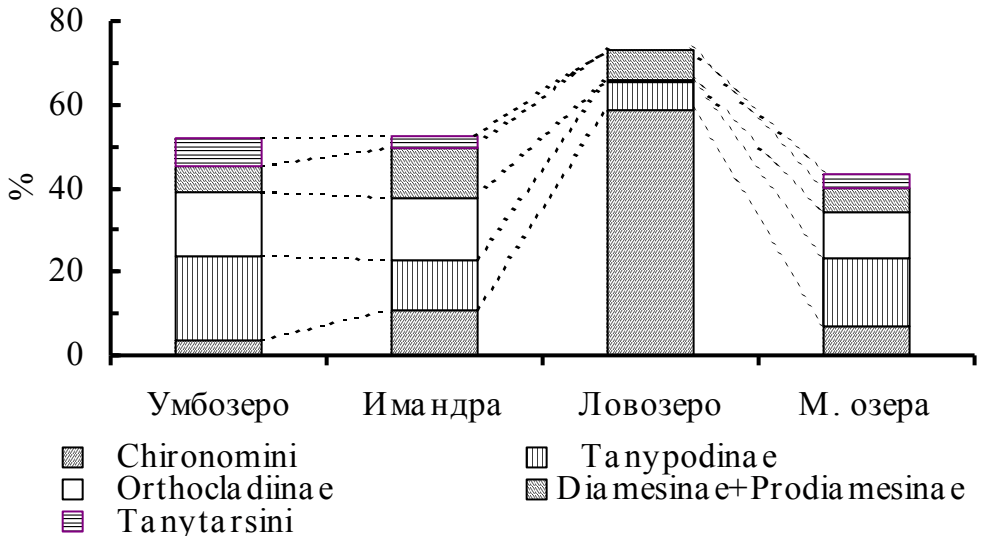


Рис.5.2. Доля (M , %) личинок хирономид в общей биомассе зообентоса в глубоких частях крупных и малых озер (М.озера)

Особенно велика роль хирономид в Ловозере, что связано с обильным развитием личинок трибы Chironomini в зарослях погруженной водной растительности. Способствует распространению этой группы (как и моллюсков, ручейников и пиявок) прогревание воды на мелководных участках озера. Напротив, представители подсемейства Orthoclaadiinae и Tanypodinae получают максимальное развитие в глубоководных и более суровых условиях - в оз. Умбозеро и Имандра.

5.2.1. Распределение по глубине

Число таксонов в зообентосе крупных озер закономерно сокращается по мере увеличения глубины ($p < 0.003$). На глубине 10-20 м, где при более стабильных условиях среды постоянно сохраняется низкая температура воды, остается лишь 33% видов, выявленных в целом в озерах, еще глубже насчитывается не более 15 видов (рис.5.3). В глубоких частях более обычны реликтовый бокоплав *Monoporeia affinis* (оз.Имандра), олигохеты, моллюски *Pisidium* холододлюбивые личинки хирономид *Heterotrissocladus*, *Zalutschia*, *Protanypus*, *Micropsectra*, реже - *Sergentia coracina*, *Sergentia rosenschoeldi*. Подобный состав фауны хирономид характерен для глубоких частей олиготрофных озер Арктики (Moore, 1978; Welch, 1980; Aagaard, 1986).

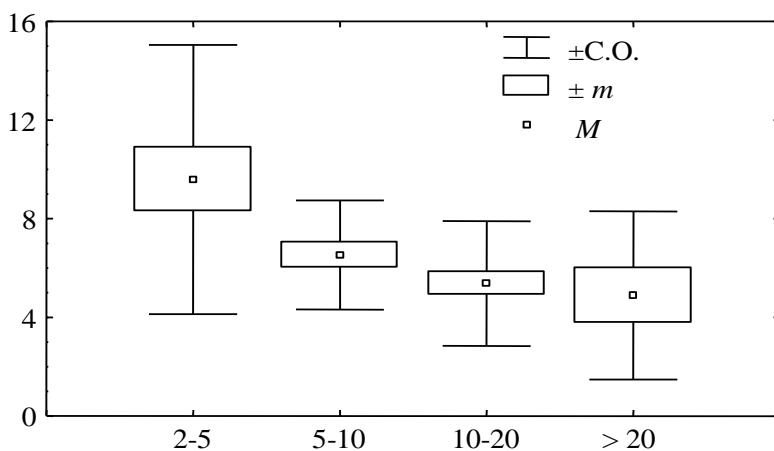


Рис.5.3. Среднее число таксонов зообентоса (в одной пробе) на различных глубинах (2-5, >20 м) в крупных озерах Имандра, Умбозеро и Ловозеро в 1979-1996 гг. (C.O. - стандартное отклонение)

Сокращение разнообразия хирономид на больших глубинах прежде всего связано с обеднением фауны Chironomini ($p < 0.000$), Tanytarsini ($p < 0.002$) и Tanypodinae ($p < 0.05$). Зависимость разнообразия других групп хирономид, так же как олигохет и моллюсков-горошинок, от глубины проявляется не столь отчетливо. Численность и биомасса зообентоса выше в зоне сублиторали (табл.5.3).

Средняя численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) зообентоса на различных глубинах оз. Имандра (1979-1996 гг.)

Группа	2-5 м		5-10 м		10-20 м		> 20 м	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Oligochaeta	62	0.08	83	0.09	103	0.52	97	0.23
Pisidium	0	0	21	0.14	18	0.03	33	0.01
Monoporeia affinis	0	0	230	0.32	94	0.19	188	0.33
Chironomidae:	379	0.34	431	0.39	130	0.26	25	0.03
Прочие	33	0.07	39	0.03	37	0.07	25	0.01
Всего	474	0.49	804	0.97	382	1.07	368	0.61

Глубина - важный фактор, определяющий биологическую продуктивность озер (Rawson, 1955; по Слепухина, 1986). Численность зообентоса в крупных озерах Кольского Севера закономерно уменьшается с глубиной ($p < 0.01$), биомасса слабо зависит от этого фактора ($p > 0.05$). Относительная биомасса хирономид закономерно убывает ($p < 0.01$), а доля олигохет и бокоплава возрастает с глубиной (рис.5.4). Несмотря на возрастание доли моллюсков и бокоплава в сообществах, по мере увеличения глубины, характер вертикального распределения этих групп в целом неоднороден.

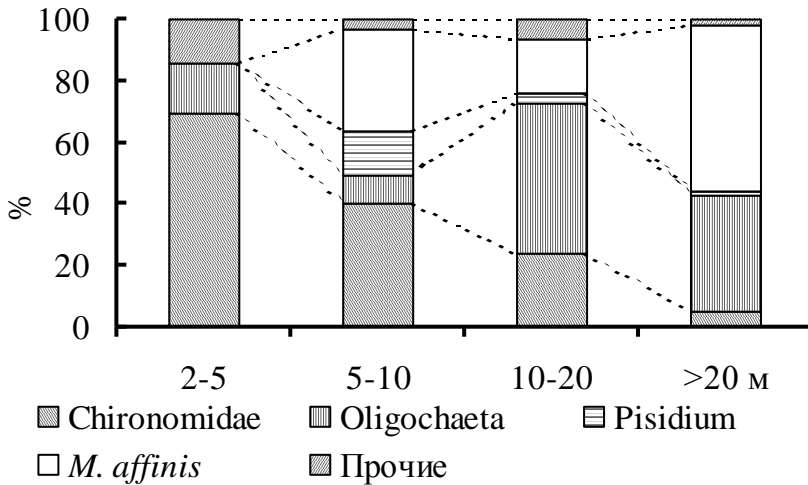


Рис.5.4. Доля основных систематических групп в общей биомассе зообентоса на различных глубинах оз.Имандра (1979-1996 гг.)

Обратная зависимость биомассы хирономид от глубины водоема, прежде всего, обусловлена количественным обеднением в профундали трибы Chironomini и подсемейства Tanypodinae ($p < 0.001$; рис.5.5).

В результате факторного анализа выявлено, что центры биомассы Chironomini находятся на противоположной стороне от центра глубины (рис.5.6). Величины биомассы хирономид Prodiamesinae, Tanypodinae и, особенно Orthocladinae, не обнаруживают четкой зависимости от глубины.

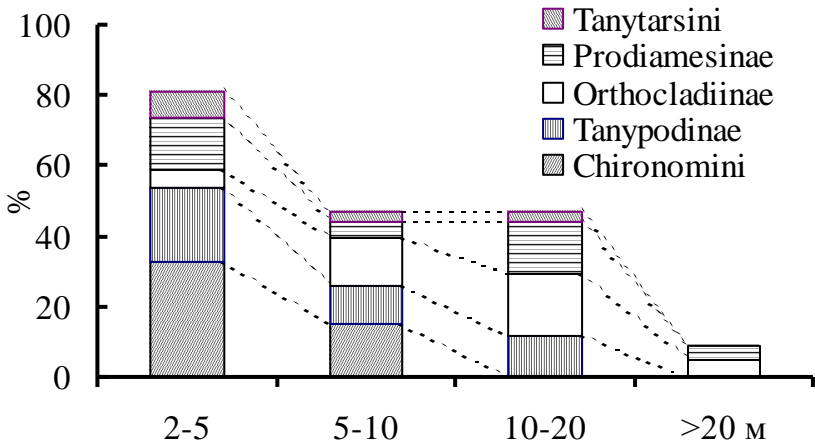


Рис.5.5. Доля основных групп хирономид в биомассе зообентоса в различных глубинных зонах оз.Имандра (1979-1996 гг.)

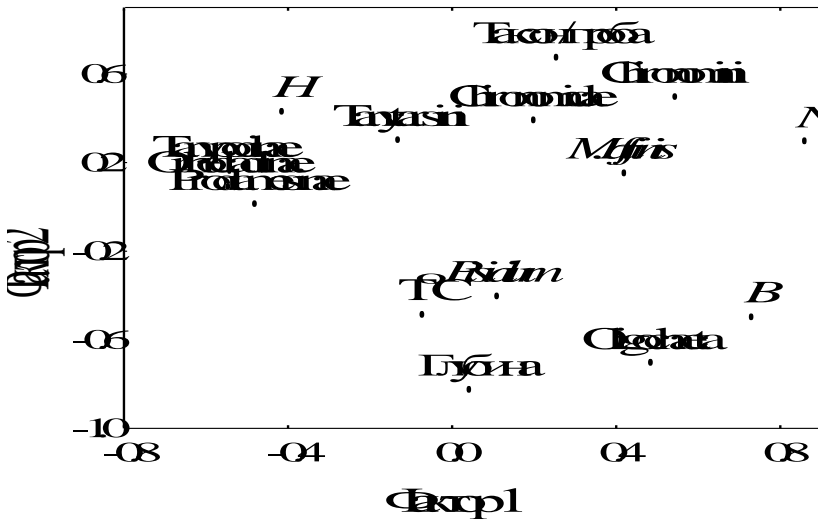


Рис.5.6. Координаты распределения центроидов основных показателей (индекс разнообразия Шеннона - H , численность - N и биомасса - B) всего зообентоса и биомассы отдельных групп по отношению к двум главным факторам на примере глубоководной части оз. Имандра, Умбозеро и Ловозеро

Олигохеты характеризуются минимальной численностью на литорали, они там представлены семействами Enchytraeidae, Naididae, а также широко распространенным видом *Spirosperma ferox*. Доля олигохет в валовой биомассе зообентоса с глубиной возрастает и в профундали достигает 55%. На глубоководных участках более обычны представители Tubificidae (*Spirosperma ferox*, *Tubifex tubifex*) и Enchytraeidae в сообществе с типичным холодноводным видом *Stylodrilus heringianus*. Повышение роли олигохет на больших глубинах также отмечено для Ладожского и Онежского озер (Попченко, 1988; Курашов, 1994; Курашов, Кирцидели, 1996).

Моллюски-горошинки (*Pisidium*) обитают на всех глубинах (от нижней литорали до максимальных глубин). Однако лишь *Pisidium conventus* входит в типичный комплекс глубоководной профундальной фауны. Реликтовый бокоплав *Monoporeia affinis* встречается в оз. Имандра от нижней литорали до глубин 30-40 м. Максимальная численность бокоплава наблюдается на глубинах 5-20 м на заиленных грунтах с большим содержанием ОВ. В местах скопления доля бокоплава нередко составляет 70-90% биомассы зообентоса (Yakovlev, 2000 b).

Поденки, веснянки, жуки и брюхоногие моллюски (*Lymnaea Valvata*, *Gyraulus*) не проникают в глубоководные участки крупных озер. Однако для крупных северных водоемов характерно проникновение многих литоральных (включая фитофильных) видов хирономид в глубокие части (Озера..., 1974). Этот факт можно объяснять возможностью произрастания водных растений в более глубоководных зонах благодаря высокой прозрачности воды. Фитофильные хирономиды родов *Demeijerea*, *Cricotopus*, *Endochironomus*, *Corynoneura*, *Psectrocladius* - обычные компоненты пелофильных биоценозов в зоне нижней литорали и сублиторали.

5.3. Основные типы донных биоценозов в крупных озерах

С учетом характера субстрата, состава и структурных связей в биоценозах (Герд, 1949; Слепухина, 1975; Попченко, Александров, 1983) в озерах Европейского Севера выделяют пять биоценологических группировок: пелофильный, псаммофильный, псаммолитореофильный, литофильный и фитофильный. Примерно такой же состав характерен для крупных озер Кольского п-ова.

Состав группы доминантов устанавливали на основе индекса плотности, который рассчитывали по формуле: $P\sqrt{B}$, где P - встречаемость ($P=m/n$, n - общее число проб, использованных для характеристики биоценоза, m - число проб, в которых обнаружен вид); B - средняя биомасса (Методика..., 1975). На основе полученных данных, а также с учетом доминирующего типа субстрата и наличия водной растительности с некоторой условностью выделены наиболее типичные типы биоценозов в прибрежных зонах и на глубоководных участках озер региона (табл.5.4).

Таблица 5.4

Основные типы донных биоценозов крупных озер Кольского п-ова

Тип биоценоза	Доминанты	Субдоминанты	$B (M \pm m, \text{г/м}^2)$	Глубина, м	Грунт
1	2	3	4	5	6
Литофильный:	Plecoptera	Gastropoda	0.19 ± 0.06	0-2	Каменно-валунный
Heptagenia-	Ephemeroptera	Coleoptera			
Potamophylax	Trichoptera	Chironomidae			
Литопсаммофильный:	Trichoptera	Coleoptera	0.38 ± 0.10	0-3	Каменно-песчаный
Halesus-Lumbriculus	Oligochaeta	Gastropoda			
	Chironomidae				

1	2	3	4	5	6
Псаммофильный:	Chironomidae	Trichoptera	0.07±0.02	0-2	Песок, каменисто- песчаный
Lymnaea-	Gastropoda	Sphaeridae			
Demicryptochironomus	Oligochaeta	Ephemeroptera			
Фитофильный:	Chironomidae	Oligochaeta	2.85±0.62	0-2	Заиленный песок, ил
Pisidium-Spirosperma	Trichoptera	Gastropoda			
	Sphaeridae				
Пелофильный:	Chironomidae	Pisidium	1.28±0.26	2-60	Ил
Spirosperma-	Monoporeia				
Монопорея	Oligochaeta				
Псаммопелофиль-	Chironomidae	-	0.66±0.12	2-15	Слабо- заиленный песок
ный: Spirosperma-	Oligochaeta				
Procladius					

Литофильный биоценоз *Heptagenia-Potamophylax* образуется на скалистой прибойной литорали. Доминируют представители Plecoptera, Ephemeroptera и Trichoptera (рис.5.7). Там также обычны олигохеты, жуки, брюхоногие моллюски и хирономиды (в основном Orthocladiinae и Prodiamesinae).

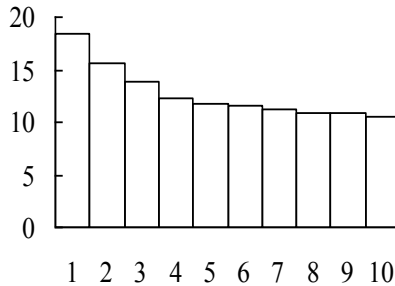


Рис.5.7. Ранжирование таксонов литофильного биоценоза оз. Имандра по индексу плотности; здесь и далее приводятся первые десять доминирующих таксонов:

1 - *Heptagenia sulphurea*; 2 - *Potamophylax stellatus*; 3 - *Siphonurus aestivalis*; 4 - *Ameletus inopinatus*; 5 - *Lumbriculus variegatus*; 6 - *Lymnaea peregra*; 7 - *Ephemera danica*; 8 - *Psectrocladius limbatellus* gr.; 9 - *Diura bicaudata*; 10 - *Arcynopteryx compacta*

Многие представители литофильного биоценоза приспособлены к обитанию в условиях постоянного динамического воздействия волн, колебания уровня воды и промерзания грунта. Ряд из них входит в состав реофильного комплекса фауны водотоков. Всего в составе донной фауны каменистой прибойной литорали оз.Имандра зарегистрировано 57 таксонов, из которых 37% - хирономиды. По таксономическому разнообразию этот биоценоз существенно уступает фитофильному и псаммопелофильному биоценозам литорали и

мелководий. Однако он незначительно богаче по сравнению с псаммофильным и глубоководными биоценозами (рис.5.8).

Явного преобладания отдельных видов в группе доминантов не наблюдается. Это свидетельствует о том, что в суровых условиях прибойной литорали биоценоз разрежен и ни один вид не может достичь массового развития. Средняя биомасса литофильного биоценоза (0.19 г/м^2), т.е. в 2 раза уступает литопсаммофильному и в 15 раз фитофильному биоценозам. Судя по величинам коэффициента корреляции (r_s), биомасса и численность закономерно уменьшаются от мягких илистых грунтов к каменистым ($p = < 0.001$).

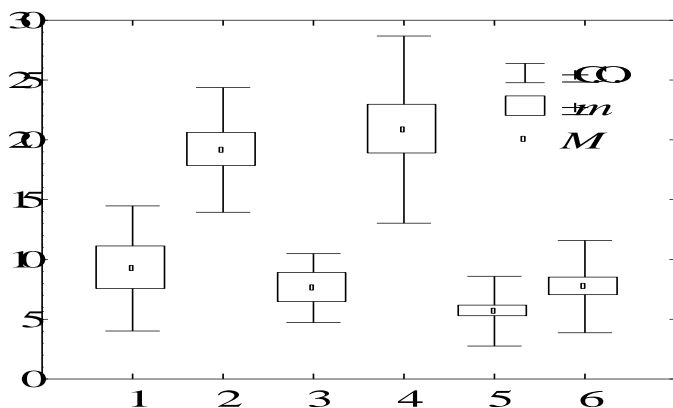


Рис.5.8. Среднее число таксонов (в одной пробе) в основных биоценозах крупных озер Кольского Севера:

1 - литофильный; 2 - литопсаммофильный; 3 - псаммофильный; 4 - фитофильный; 5 - пелофильный; 6 - псаммопелофильный (С.О. - стандартное отклонение)

Литопсаммофильный биоценоз *Halesus-Lumriculus* характерен для каменисто-песчаной литорали (рис.5.9). В биоценозе явно доминируют два вида: *Halesus tessellatus* и *Lumbriculus variegatus*.

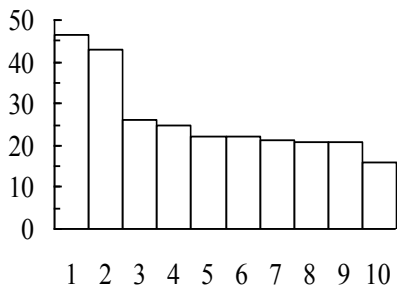


Рис.5.9. Ранжирование таксонов в литопсаммофильном биоценозе оз.Имандра по индексу плотности:

1 - *Halesus tessellatus*; 2 - *Lumbriculus variegatus*; 3 - *Eiseniella tetraedra*; 4 - *Spirosperma ferox*; 5 - *Potamophylax stellatus*; 6 - *Oreodytes alpinus*; 7 - *Platambus maculatus*; 8 - *Potamothrix hammoniensis*; 9 - *Dicranota bimaculata*; 10 - *Psectrocladius psilopterus* gr.

Им существенно уступают по встречаемости и, особенно по биомассе, другие, входящие в руководящий комплекс виды. Этот биоценоз богат качественно и количественно, так как включает виды, характерные для различных биоценологических группировок. Как и в ранее рассмотренном биоценозе, на долю хирономид приходится около 40% состава (в котором преобладают Orthoclaadiinae). Разнообразна фауна олигохет (13 видов). Постоянными компонентами являются гидракарины, горошинки, брюхоногие моллюски, представители двукрылых, поденок и веснянок. Всего установлено 92 таксона или в среднем 19.2 таксона в одной пробе. Обращает на себя внимание смешанный состав видов, включающий элементы литофильных, фитофильных и пелофильных биоценологических группировок. Причем соотношение между ними зависит не только от типа грунта, но и от открытости (ветровой активности) и степени развития водной растительности.

Псаммофильный биоценоз *Lytnaea-Demicryptochironomus* формируется на подвижных наносах песка с незначительной примесью гальки (рис.5.10).

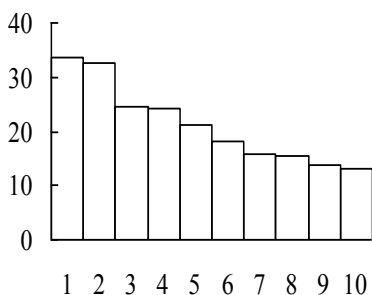


Рис.5.10. Ранжирование таксонов в псаммофильном биоценозе оз. Имандра по индексу плотности:

- 1 - *Lytnaea peregra*; 2 - *Demicryptochironomus vulneratus*; 3 - *Psectrocladius psilopterus* gr.; 4 - *Spirosperma ferox*; 5 - *Limnodrilus hoffmeisteri*; 6 - *Potamothrix hammoniensis*; 7 - *Potthastia longimana*; 8 - *Procladius* spp.; 9 - *Lumbriculus variegatus*; 10 - *Pisidium* spp.

Этот биотоп, особенно в зоне верхней литорали, отличается минимальным качественным и количественным развитием фауны. Всего зарегистрировано 57 таксонов, из которых 29 хирономиды (Orthoclaadiinae - 11, Chironomini - 6). Наряду с доминирующими видами *Lytnaea peregra* и *Demicryptochironomus vulneratus*, встречаются единичные наидиды и энхитреиды, ручейники Limnephilidae, хирономиды *Potthastia longimana*, *Monodiamesa bathyphila*, *Procladius*, *Ablabesmyia*, *Macropelopia*. На глубинах более 1 м, где имеются незначительные заросли полушника озерного, возрастает доля илистой фракции, донное население становится разнообразнее и количественно богаче.

Фитофильный биоценоз *Pisidium-Spirosperma*. Из-за слабого развития высшей водной растительности в крупных северных водоемах, фитофильный биоценоз в оз. Имандра и Умбозеро, как зоофитос, слабо развит. Значительное разнообразие прибрежно-фитофильных видов там обеспечивается развитием обрастаний мхов, диатомовых и других водорослей на прибрежных валунах и

каменисто-песчаной отмели. В мелководных плесах оз.Ловозера степень зарастания высшими водными растениями составляет около 50% водного зеркала (Большие..., 1976; Моисеенко, Яковлев, 1990). Там, в зарослях выделяется биоценоз *Pisidium-Spirosperma*, в составе которого наряду с фитофильным, ведущее место занимает пелофильный комплекс. Доминирующие группы - Chironomidae, Trichoptera, Sphaeriidae и Coleoptera (рис.5.11).

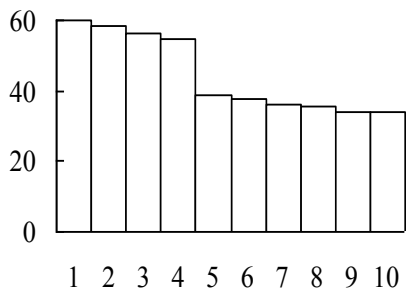


Рис.5.11. Ранжирование таксонов в фитофильном биоценозе крупных озер Кольского Севера по индексу плотности:

1 - *Pisidium casertanum*; 2 - *Pisidium obtusale*; 3 - *Spirosperma ferox*; 4 - *Procladius spp.*; 5 - *Lymnaea peregra*; 6 - *Sphaerium corneum*; 7 - *Chironomus spp.*; 8 - *Glossiphonia complanata*; 9 - *Lumbriculus variegatus*; 10 - *Demicryptochironomus vulneratus*

Этот биоценоз наиболее качественно богат; из 108 таксонов (85 видов) доля хирономид составляет 56%. Существенно им уступают олигохеты, брюхоногие моллюски, ручейники и горошинки. Корреляционная связь (r_s) между числом таксонов и степенью развития высших водных растений положительная ($p < 0.0007$). По количественным показателям этот биоценоз также далеко опережает ранее рассмотренные биоценозы. Об этом свидетельствует прямая зависимость биомассы ($p < 0.0002$) и численности ($p < 0.01$) зообентоса от обилия высших водных растений.

Обращает на себя внимание очевидное сходство характеристик фитофильных биоценологических группировок между оз.Имандра и Умбозера, с одной стороны, и отличие от Ловозера, - с другой. В двух озерах преимущественно развиты фитофильные формы, характерные для обрастаний на камнях, а также плотных песков с зарослями полушника. Фауна там существенно беднее по сравнению с фитофильным биоценозом в оз.Ловозере, где в пышных зарослях высших растений к типичным фитофильным видам, как уже отмечалось, присоединяется большое число пелофильных форм. На литорали оз.Имандры и Умбозера комплекс фитофильной фауны представлен преимущественно олигохетами Naididae, Enchytraeidae, моллюсками *Pisidium*, ручейниками Leptoceridae, веснянками и жуками. Среди всех групп хирономид наибольшее развитие в прибрежной зоне двух озер получают представители подсемейства Orthocladiinae, как бы замещающие Chironomini, - обычно доминирующую группу в фитофильных биоценозах Ловозера (как и в мелководных заросших прибрежьях водоемов умеренной зоны (Иваньковское ...,

1978; Зимбалевская, 1981 и др.). Распространению прибрежно-фитофильных групп хирономид (*Glyptotendipes*, *Endochironomus*, *Demejierea*), эволюционно адаптированных к обитанию в зоофитосе, в рассматриваемом регионе, по видимому, препятствуют суровые условия и скудость высших водных растений на литорали.

Пелофильный биоценоз - основной тип для обширных глубоководных участков в трех крупных озерах (рис.5.12).

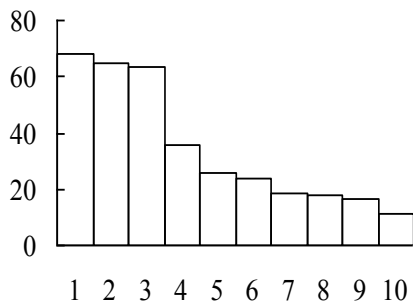


Рис.5.12. Ранжирование таксонов в пелофильном биоценозе глубоководных участков оз.Имандра по индексу плотности:

- 1 - *Spirosperma ferox*; 2 - *Monoporeia affinis*; 3 - *Procladius* spp.; 4 - *Monodiamesa bathyphila*; 5 - *Dicotendipes nervosus* gr.; 6 - *Protanypus* spp.; 7 - *Limnophyes septentrionalis*; 8 - *Heterotrissocladius maeaer*; 9 - *Demicryptochironomus vulneratus*; 10 - *Pisidium conventus*

В его составе обнаружено 68 таксонов (55 видов), из которых 75% приходится на хирономид (примерно половина которых - Orthocladiinae). В зависимости от преобладания тех или иных примесей (рудных включений, глины, крупных частиц) формируются пелофильные биоценозы, среди которых наиболее характерны Spirosperma-Monoporeia, Chironomidae-Oligochaeta, Chironomidae-Monoporeia.

Доминирующие группы в составе пелофильного биоценоза: Chironomidae, Monoporeia и Oligochaeta. Роль других групп (Nematoda, Pisidium, Hydracarina) незначительна. Редки ручейники (преимущественно *Mystacides azurea*), Ceratopogonidae и жуки. Кроме доминирующих видов *Spirosperma ferox* и *Monoporeia affinis*, в биоценозе видное место занимают хирономиды рода *Procladius*. Им существенно уступают широко распространенные виды Prodiamesinae, Orthocladiinae и Chironomini. Типичные пелофильные личинки рода *Chironomus* и трубочники *Tubifex tubifex* малочисленны в глубоководных зонах оз. Имандра. Роль их возрастает в хорошо прогреваемых мелководьях, а также на загрязненных участках. На всех участках профундали встречаются личинки трибы Tanytarsini (*Tanytarsus*, *Micropsectra*, *Paratanytarsus*), горошинки *Pisidium conventus*.

Псаммопелофильный биоценоз Spirosperma-Procladius формируется на песках с примесью ила и гравия на глубинах от 2 до 15 м (рис.5.13). Здесь фауна разнообразнее, биомасса ниже по сравнению с пелофильным биоценозом.

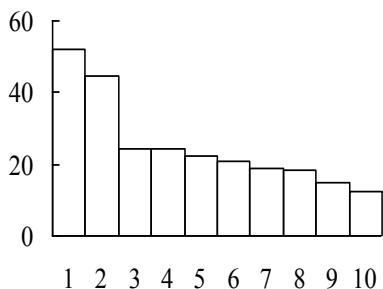


Рис.5.13. Ранжирование таксонов в псаммопелофильном биоценозе глубоководных участков оз.Имандра по индексу плотности:

1 - *Spirosperma ferox*; 2 - *Procladius (Holotanypus) spp.*; 3 - *Monodiamesa bathyphila*; 4 - *Monoporeia affinis*; 5 - *Dicrotendipes nervosus gr.*; 6 - *Protanypus spp.*; 7 - *Heterotrissocladius maeaeeri*; 8 - *Zalutschia zalutschicola*; 9 - *Pisidium conventus*; 10 - *Stictochironomus spp.*

Таким образом, динамичность экологических условий, разрушительное волновое воздействие, ежегодное промерзание и осушение, скудость высших водных растений на литорали крупных озер, а в глубоких частях - низкая температура и ограниченность в пищевых ресурсах, по-видимому, определяют формирование там специфических сообществ с низким разнообразием и обилием организмов. На литорали доминируют приспособленные к условиям прибойного берега литореофильные и фитофильные веснянки, хирономиды, поденки и олигохеты. Максимальная плотность обнаруживается в зарослях высших водных растений на илистых грунтах, минимальная - в биотопах, представленных валунами, крутыми скалами или подвижным песком. Наибольшее разнообразие фауны характерно на глубинах 1.5-2.0 м, что обусловлено более однородными и менее суровыми условиями, поступлением ОВ от берега и другими причинами. Количественные показатели зообентоса максимальны в зоне сублиторали; численность его закономерно уменьшается с глубиной, а биомасса слабо зависит от этого фактора. С учетом характера субстрата, состава доминирующих форм и этого фактора, и структурных связей в крупных озерах выделено шесть основных биоценологических группировок, из них литоральные: литофильный - *Heptagenia-Potamophylax*, литопсаммофильный - *Halesus-Lumbriculus*, псаммофильный - *Lymnaea-Demicryptochironomus*, фитофильный - *Pisidium-Spirosperma*; глубоководные: пелофильный - *Spirosperma-Monoporeia* и псаммопелофильный - *Spirosperma-Procladius*.

Глава 6

ЗООБЕНТОС МАЛЫХ ОЗЕР И ВОДОТОКОВ

6.1. Малые водотоки как специфические природные объекты и экосистемы

Экология малых рек и ручьев, а также особенности структурной организации их биологических сообществ в России исследованы явно недостаточно по сравнению с изученностью озер и крупных рек и водохранилищ (Леванидов, 1976; Тесленко, 1986; Тиунова, 1987; Леванидова и др., 1989а,б; Галетин, Будаева, 1993; Богатов, 1996; Экологическое ..., 1997; Каменев, 2002; Крылов, 2003; Экологические ..., 2003 и др.). За рубежом изучению экологии малых рек и ручьев уделяется большее внимание (Illies, 1961; Illies, Botosaneanu, 1963; Hynes, 1970; Cummins, 1974, 1975; River..., 1975, 1995; Vannote et al., 1980; Stream..., 1983; Resh, Rosenberg, 1984; Wright et al., 1984; Ormerod, Edwards, 1987; Wetzel, 2001 и др.).

Благодаря вышеуказанным работам установлено, что наличие течения в водотоках определяет динамичность природных условий, развитие в них специфического состава фауны и флоры, структурно-функциональной организации их экосистем (Hynes, 1970; Likens, 1984). Однако до сих пор нет общепринятого подхода к определению понятия "малая река". По определению В.С.Мезенцева (1957), малая река имеет сток в течение всего года или кратковременно прерывает свой сток вследствие истощения запасов дренируемых ею подземных вод. В соответствии с ГОСТом 19179-73 (1973) бассейн малой реки располагается в одной географической зоне, и гидрологический режим ее под влиянием местных факторов может быть не свойственен рекам этой зоны. Малыми считают реки с площадью водосбора менее 2000 км². Условно к малым рекам относят реки, имеющие площади водосбора в пределах 1-2 тыс. км² (Чеботарев, 1970). Иногда за основу берут длину реки. Предлагается считать малыми реки длиной менее 100 км. В ряде случаев к малым относят реки длиной от 10 до 50 км, 26-100 км или 10-200 км (Черняев и др., 1995). С учетом длины, площади водосбора и среднесуточного расхода воды рек разработана классификация малых рек для Ярославской обл. Нечерноземья (Колбовский, Жихарев, 2000). Предлагается считать малыми реки длиной до 250 км, водосборной площадью до 10 тыс. км², среднесуточным расходом до 20 м³/с и с отражением в гидрологическом режиме преимущественного воздействия местных факторов формирования стока. По-видимому, количественные характеристики по определению, какой водоток считать малой рекой, должны быть разными в различных природно-климатических регионах (Экологические ..., 2003).

Существует до сих пор неопределенность относительно понятия "экосистема водотока или бассейна", а также определения границы лотических экосистем (Алимов, 2001; Крылов, 2003). Миграция гидробионтов, наличие гетеротопных форм насекомых и земноводных, когда личиночная стадия проходит в водной среде, а взрослые вступают в трофические связи с наземными организмами, определяют некоторую неопределенность понятия

"граница речной экосистемы" (Остроумов, 2003). Существуют два принципиальных подхода к определению понятия о границах экосистемы водотоков. Первый - рассматривает водосборный бассейн реки как внешнюю среду, откуда поступает аллохтонное ОВ, неорганические компоненты и энергия. Второй - основан на включении всего водосборного бассейна в экосистему.

В последнее время водотоки все больше рассматривают как надэкосистемные образования, которые состоят из отдельных реобиомов (Богатов, 1995, 1996), образующих некую последовательность экосистем вдоль водотока и в ее притоках. Разработанная во второй половине XX века теория "речного континуума" основывается на положении о тесной взаимосвязи водотока и ее водосборного бассейна, а также адаптивной организации трофической структуры сообществ к характеру поступления ОВ в водотоки (Vannote et al., 1980; Hildrew, Townsend, 1987). Отсюда река с притоками рассматривается как целостная система, в которой абиотические факторы, биоразнообразие, структурно-функциональная организация биологических сообществ находятся в тесном единстве с природно-климатическими условиями в конкретном географическом регионе, особенностями водосборного бассейна, свойств самого водотока.

В целом для малых водотоков характерно следующее (Hynes, 1970; Cummins, 1974; 1975; 1984; Wright et al., 1984, 1994; Hildrew, Townsend, 1987; Malmqvist, Mäki, 1994; Богатов, 1996; Wetzel, 2001):

а) проточные водоемы, линейные по форме и занимающие лишь очень небольшую часть территории водосборного бассейна;

б) однонаправленное движение водной массы с той или иной скоростью от истока к устью;

в) нестабильность отложений и морфологии русла чаще всего, подверженность постоянным изменениям в результате эрозии и действия потока воды;

г) закономерное уменьшение скорости течения воды от истока реки до ее устья, увеличение морфометрических показателей;

д) большая пространственно-временная изменчивость природных условий, качественное богатство фауны беспозвоночных; ограниченное распространение некоторых видов, особенно реофильных видов веснянок, поденок и ручейников, лишь в текущих водах;

е) сложность трофической структуры биологических сообществ, что обусловлено разнообразием путей поступления ОВ, развитого пастбищного направления его утилизации, а также оптимальных для реобиомов условий обитания, а именно: наличие твердых субстратов (камни и растения) - для бентосных и фитофильных беспозвоночных соскребателей, растений - в качестве пищевого субстрата для размельчителей, течения - для фильтраторов и его ослабление в низовьях - для фито- и зоопланктона.

ж) продольная зональность состава и количественного развития фауны вдоль реки;

з) преобладание в зонах крениал и ритралей реофильных видов, в зообентосе - эпифауны;

и) большое значение для функционирования сообществ в верховьях аллохтонной составляющей (листовой опад, остатки околородной травянистой растительности), а к низовью (на ритралах и потамали) - роли автохтонного ОВ,

производимого первичными продуцентами - фитопланктоном и высшими водными растениями, растущими обильно на устьевых мелководьях;

й) максимальное разнообразие бентосных организмов на участках с относительно быстрым течением и где дно сложено каменистым грунтом, а наибольшее обилие зообентоса - на речных участках, заросших водными растениями и с умеренным течением воды.

Следует отметить, что указанные особенности не свойственны всем водотокам без исключения. Более того, закономерная продольная последовательность условий, типов биотопов и биологических сообществ свойственна лишь для гористых или сильно пересеченных территорий, например, для рек Дальнего Востока (Леванидов, 1969, 1976, 1981; Леванидова и др., 1989; Богатов, 1994, 1996), Кавказа (Галетин, Будаева, 1993) и Севера (Яковлев, 1999).

Постепенная смена условий и неоднородность фауны, особенно, в равнинных реках Европы с высокой плотностью населения и интенсивным освоением территории водосборов, наблюдается не всегда. Равнинная река зачастую представляет собой некое продольное расположение биотопов или "пятен", резко различающихся друг от друга специфическими условиями среды и ее обитателями. Это явление описывают концепцией "динамики пятен" (Бигон и др., 1989). Это обусловлено резкими изменениями условий на конкретных участках вдоль реки, например локальными антропогенными нарушениями (выпуски сточных вод, создание отстойников и "хвостохранилищ", строительство гидротехнических сооружений, водозаборов, каналов и др.) (Экологическое ..., 1997; Рябинкин, 2003), а также строительной деятельностью бобров (Крылов, 2003).

В соответствии с теорией "пятен", наряду с неблагоприятными для гидробионтов "пятнами", могут быть и благоприятные, способные, в том числе, служить и в качестве убежищ для гидробионтов. Это, так называемые "рефугиумы". Например, плесы, ямы, заросли растений, камни и другие макро- и микробиотопы позволяют водным организмам выживать, например, при резком снижении уровня воды, или в половодье, а также спастись от хищников. Эти пятна неустойчивы во времени и пространстве, могут появляться и исчезать, например, после половодья, аварийных сбросов сточных вод и т.д.

Таким образом, лишь на основе подхода, основанного на синтезе двух вышеприведенных концепций, по-видимому, можно объяснить суть экологических процессов, происходящих в водотоках. Кроме того, именно этот подход позволяет выделить два главных структурообразующих фактора в экосистемах малых рек.

Первый - продольная неоднородность вдоль направления стока воды, возникающая из-за гидродинамических барьеров, существующих в водной толще. Важнейшим следствием барьерных эффектов является возникновение биологически активных зон с повышенной концентрацией живых организмов. К таким зонам, например, относятся участки в зоне зарослей высшей водной растительности, характеризующиеся повышенной биомассой гидробионтов (Голубков, 2001). Обычно выделяются 4 крупные естественные структуры, расположенные в континууме реки: верхнее, среднее, нижнее течение и устьевая область. Внутри этих структур мозаично чередуются участки развития гидробионтов - от классических реофильных биоценозов (перекаты), до озерно-прудовых - плесов (Крылов, 2003). Второй структурообразующий фактор речных экосистем - структура и интенсивность поступления ОВ в составе различных стоков.

Географическое положение региона, особенности водосборного бассейна и гидрологический режим конкретного водотока определяют специфику условий обитания их населения. Наряду с химическим составом воды, высотным и широтным расположением, важными для донных организмов факторами являются скорость течения воды, термический и гидрологический режим, тип субстрата, ширина и глубина водотока, характер донных отложений (Жадин, 1940; Hynes, 1970; Brönmark et al., 1984; Shwenneker, Hellenthal, 1984; Malmqvist, Otto, 1987; Wetzel, 2001). Показано (Wright et al., 1984, 1994), что между природными характеристиками водотока и видовым разнообразием донных сообществ существует достоверная корреляционная связь (положительная - с расстоянием от начала ручья, средней глубиной и шириной ручья; отрицательная - с высотой над уровнем моря и наклоном ручья). Количество и качество поступающего в водоток ОВ также имеют огромное значение для его обитателей (Cummins, 1974; 1975; 1984; Malmqvist, Mäki, 1994).

Из работ, посвященных описанию фаунистических особенностей крупных рек Кольского Севера, следует выделить эколого-фаунистические исследования р.Варзуги, проведенные В.А.Жадиным (1940). Сведения об экологических условиях и биологических сообществах рек Мурманской обл. также содержатся в ряде работ (Рыбы..., 1966; Тимм, Попченко, 1978; Круглова, 1983; 1991; Попченко, 1988 и др.).

6.2. Зообентос различных биотопов

Биотопическое разнообразие в водных объектах в рассматриваемом регионе позволило автору выполнить на большом материале сравнительный анализ состава, структурной организации бентосных сообществ в различных биотопах малых озер и их придаточных водотоков. Методика выбора и расположение точек отбора проб в различных биотопах малых озер и их придаточных водотоков подробно изложены в главе 2 (см. рис.2.2).

Таксономическое богатство зообентоса закономерно возрастает от глубокой части малых озер к литорали, а также водотокам, берущим начало из озер (рис.6.1) (Ст.4).

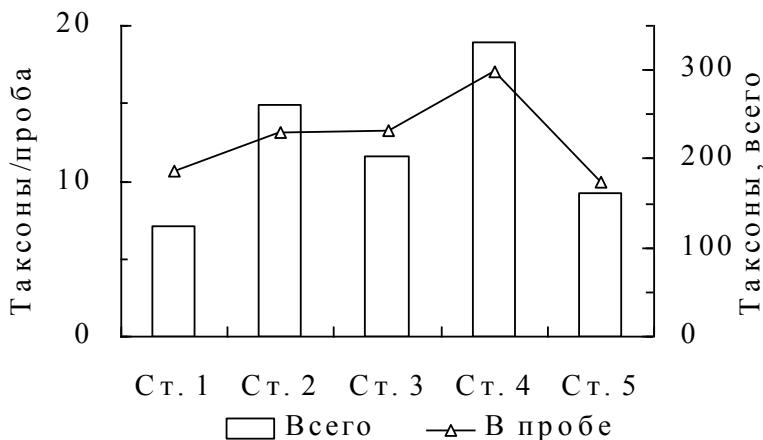


Рис.6.1. Средние величины (на одну пробу) и суммарное число выявленных таксонов зообентоса в основных типах биотопов малых озер и в их придаточных водотоках

Вклад отдельных систематических групп в таксономическое богатство также находится в очевидной зависимости от типа биотопа (табл.6.1).

Таблица 6.1

Среднее число таксонов (в пробе) основных систематических групп зообентоса в различных биотопах малых озер и водотоков: глубоководные участки (Ст. 1), литораль (Ст. 2), место истока ручья из озера (Ст. 3), вытекающий ручей (Ст. 4), поступающий ручей (Ст. 5)

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
Oligochaeta	1.1	1.3	1.1	0.6	0.2
Hirudinea	< 0.1	0.3	0.1	0.1	< 0.1
Mollusca	1.2	1.0	0.7	0.9	0.3
Isopoda	0	0.2	0.2	0.2	0.2
Amphipoda	0.1	0.2	0.2	0.1	< 0.1
Ephemeroptera	0	1.0	1.3	2.2	1.0
Plecoptera	0	0.3	0.7	1.9	2.0
Coleoptera	0.1	0.5	0.5	0.6	0.1
Sialidae	< 0.1	0.1	0.1	< 0.1	0
Trichoptera	0.4	2.0	2.6	3.1	2.1
Chironomidae	6.1	4.1	4.9	5.3	3.2

Например, разнообразие олигохет, моллюсков и двукрылых выше в озерных биотопах, а ручейников, поденок и веснянок - в водотоках. В целом, наиболее разнообразные и сложноорганизованные сообщества зообентоса формируются на мелководных участках водоемов и в крупных водотоках. Здесь при значительном таксономическом разнообразии виды представлены относительно небольшим числом особей. Динамичность природных условий в водотоках определяет соответствующую сложность и вариабельность таксономической структуры сообществ по сравнению с профундалью озер (Pinder, 1986). В глубоких частях озер сформированы преимущественно пелофильные биоценозы. Там доминирует ограниченное число видов (главным образом хирономиды, олигохеты) с относительно стабильными количественными показателями. Соответственно, разнообразие и видовое богатство сообществ там минимально, а выравненность максимальна по сравнению с другими биотопами.

Численность и биомасса. Прибрежная зона озера (Ст.2), место истока из него ручья и придаточные ручьи (Ст.4 и 5) отличаются значительной неоднородностью вклада отдельных систематических групп в количественные показатели зообентоса (табл.6.2). Наибольшие величины биомассы зообентоса характерны для истока из озера ручья (Ст. 3) и в ней, ниже по течению (Ст.4; табл.6.3).

Максимальная доля (16%) олигохет в общей биомассе зообентоса наблюдается обычно в глубокой части озер, а минимальная - в поступающих в озеро ручьях (4%). В глубоководных сообществах возрастает роль моллюсков рода *Pisidium* и хирономид подсемейства *Orthoclaadiinae*. Моллюски - шаровки многочисленны и в вытекающих ручьях, брюхоногие моллюски - на литорали, бокоплав *Gammarus lacustris* и водяной ослик *Asellus aquaticus* - в месте начала

ручья из озера, а поденки и веснянки - в водотоках. Доля ручейников минимальна в глубоководной зоне (5%), а в водотоках она повышается до 24-27%.

Таблица 6.2

Доля основных систематических групп в общей численности зообентоса в различных биотопах малых озер и водотоков: глубоководные участки (Ст.1), литораль (Ст.2), место истока ручья из озера (Ст.3), вытекающий ручей (Ст.4), поступающий ручей (Ст.5)

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
Oligochaeta	11.9±3.8	6.5±0.5	4.3±0.7	2.4±0.4	2.9±1.2
Gastropoda	2.1±1.0	4.5±0.1	2.1±0.6	2.5±0.6	1.0±0.3
Sphaeriidae	12.7±3.4	4.5±0.6	8.7±1.3	12.4±1.5	7.1±2.2
Isopoda	0	5.3±1.0	6.6±1.5	1.9±0.5	3.4±1.6
Amphipoda	2.0±1.0	2.3±0.7	3.0±0.8	0.4±0.2	0.2±0.1
Ephemeroptera	0	7.9±0.9	11.4±1.4	13.5±1.1	13.3±2.3
Plecoptera	0	0.9±0.2	2.3±0.4	8.4±0.8	10.3±2.1
Coleoptera	0.6±0.3	2.2±0.3	1.5±0.2	2.9±0.5	2.1±0.5
Sialidae	0.4±0.2	1.2±0.3	0.9±0.2	0.7±0.2	0.8±0.3
Trichoptera	2.5±1.2	11.0±0.9	14.6±1.3	15.7±1.1	11.6±2.1
Chironomidae	58.3±5.4	50.9±2.0	39.7±2.3	30.6±1.7	37.8±3.5

Таблица 6.3

Доля основных систематических групп в общей биомассе (М %) зообентоса различных биотопов малых озер и водотоков

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
Oligochaeta	15.5	7.3	5.8	4.1	4.6
Hirudinea	0.1	0.9	1.0	0.6	0.4
Gastropoda	2.4	5.7	8.0	6.6	7.7
Sphaeriidae	16.8	6.9	13.2	14.8	6.9
Isopoda	0	5.4	6.5	2.1	4.0
Amphipoda	1.3	4.5	3.3	0.8	0.7
Ephemeroptera:	0.05	3.1	4.2	5.8	6.8
Leptophlebiidae	0.04	2.0	2.4	1.9	1.7
Plecoptera:	0.02	1.1	2.2	6.3	5.9
Nemouridae	0.01	0.2	0.1	0.2	1.6
Odonata	0	3.5	3.3	4.4	3.4
Hemiptera	0	2.5	1.5	0.7	1.7
Coleoptera	0.5	6.1	3.5	1.8	5.9
Sialidae	2.0	3.2	2.9	1.6	1.8
Trichoptera	4.9	22.4	24.1	27.4	25.6
Diptera:	43.3	23.4	16.2	18.6	23.4
Chironomidae	42.9	19.9	12.5	10.2	13.9
Прочие	13.1	4.5	4.3	4.4	1.0
Биомасса	4.41 г/м ²	1.1*	3.9*	4.7*	1.8*

*Для мелководных участков - средние биомассы зообентоса в одной пробе (г).

Суммарная биомасса поденок и веснянок также закономерно возрастает от стоячих вод к водотокам (в поступающем в озеро ручье достигает 12.7%). Как уже отмечалось в главе 4, поденки и веснянки четко подразделяются на две экологические группы: реофильные и пелофильные формы. Большая часть представителей семейств *Leptophlebitidae* и *Nemouridae* предпочитает стоячие или медленно текучие воды, грунты, сложенные илами или другим мягким субстратом. Скалистая и каменисто-песчаная литораль горных озер населена разнообразной фауной поденок (*Baetis*, *Siphonurus*, *Ameletus inopinatus*), веснянок (*Diura nanseni*, *Arcynopteryx compacta*). Как видно на рис.6.2, доля поденок *Leptophlebitidae* в общей биомассе зообентоса максимальна на литорали и в месте начала водотока из озера, а доля веснянок *Nemouridae* - на литорали и в поступающих ручьях.

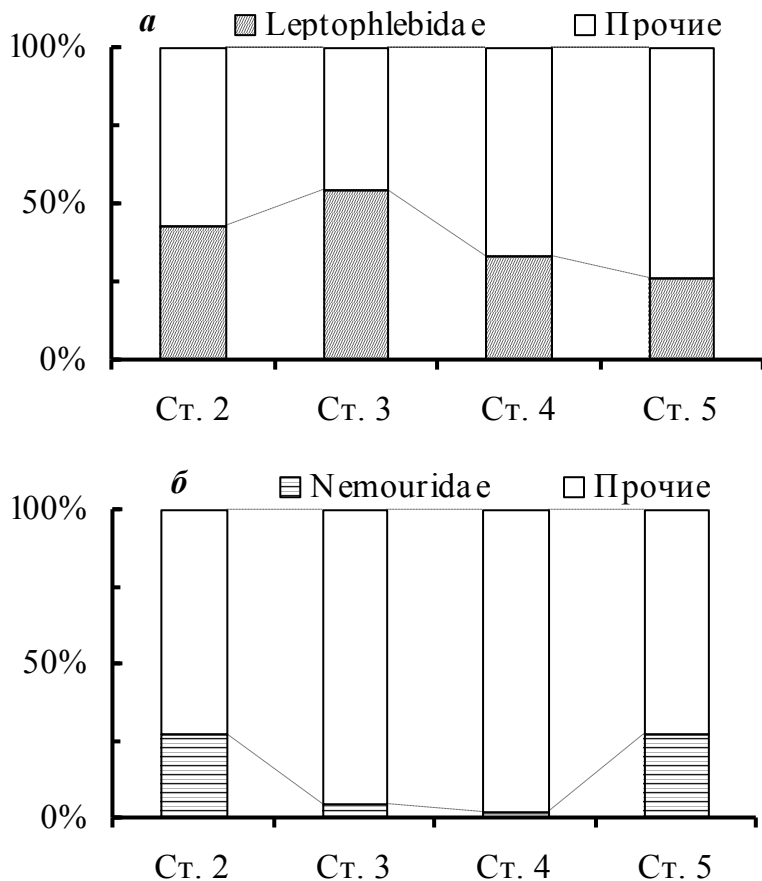


Рис.6.2. Соотношение (%) представителей *Leptophlebitidae* и остальных групп поденок (а), *Nemouridae* и остальных групп веснянок (б) в общей биомассе двух семейств

Личинки хирономид - преобладающая по численности систематическая группа во всех типах биотопов, особенно в глубоких частях и на литорали малых озер, где их доля >50%. Другие группы существенно им уступают. Однако хирономиды вносят основной вклад в общую биомассу лишь в

сообществах глубоких частей озер, а в других биотопах и, особенно в водотоках, значительно уступают ручейникам. Эта тенденция особенно ярко проявляется в трибе Chironomini. Доля этой группы в биомассе сокращается в 273 раза (соответственно, от 18.2 раза в глубоких частях озер (Ст.1) до 0.1% на Ст.4). Относительная биомасса групп Tanytarsini, Tanypodinae и Orthoclaadiinae уменьшается соответственно в 8, 5.4 и 2.5 раза. На рис.6.3 видно, что доля личинок Tanypodinae в общей биомассе хирономид максимальна в вытекающих, а минимальна в поступающих в озеро водотоках.

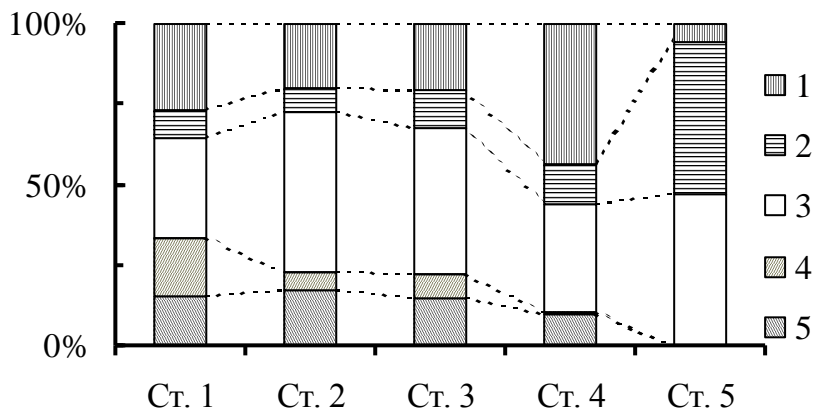


Рис.6.3. Распределение доли (%) основных систематических групп в общей численности хирономид: 1 - Tanypodinae, 2 - Diamesinae+Prodiamesinae, 3 - Orthoclaadiinae, 4 - Chironomini, 5 - Tanytarsini

Напротив, представители Diamesinae и Prodiamesinae обнаруживают обратную тенденцию. Доля личинок Chironomini закономерно сокращается от глубоководных биотопов озер к водотокам, а в поступающих ручьях они практически не встречаются, как и Tanytarsini. Доля личинок Orthoclaadiinae почти одинакова во всех биотопах ($p > 0.05$).

Используя ранговую корреляцию Спирмена (r_s) на примере литоральных сообществ, оценим роль природных условий, которые объединены в три группы: характеристики водосборного бассейна и озера, особенности биотопа и гидрохимический режим (табл.6.4).

Тип доминирующего субстрата, степень развития растительности в прибрежной зоне озера имеют особое значение для донных организмов. Население литорали в бессточных и верховых озерах качественно беднее по сравнению с участками, прилегающими к истоку ручья из озера, а также с ручьями и проточными озерами. Это связано, видимо, не только с естественным однообразием условий среды в бессточных и верховых озерах, но и меньшей интенсивностью потока аллохтонного ОВ. Разнообразная и количественно богатая фауна чаще всего обнаруживается в более крупных озерах, на каменистых грунтах (ДС), покрытых мхами (МОХ), а также в зарослях высших водных растений (МАК).

Таблица 6.4

Наиболее значимые абиотические факторы литоральной зоны малых озер (см. табл.2.2), ранжированные по величине рангового коэффициента корреляции с биологическими показателями (Финская Лапландия, 1993-1994 гг.)

Показатель	Водосборный бассейн и озеро	Биотоп	Гидрохимический режим
Количество таксонов			
Общее количество	S>ДБ>Т2**	МАК>ДС*	P _{общ} >ЩЕЛ>Fe***
Gastropoda	S>ДБ*	- ²	pH>Ca*
Ephemeroptera	S>ДБ*	МАК***	Fe>P _{общ} >ПО**
Ephemeroptera ¹	S>Т2>ДБ*	МАК>ДС*	Mn>Cl>ЩЕЛ*
Plecoptera	- ²	ДС**	Fe*
Plecoptera ¹	S> ДБ>**	-	Fe*>P _{общ} >N _{общ} *
Относительная биомасса, %			
Oligochaeta	-	ДС>МОХ**	Mn>Ca>ЭП*
Hirudinea	S>ДБ>Т2*	МАК*	P _{общ} >Cl>РОВ*
Gastropoda	S>ДБ*	-	pH*
Sphaeriidae	-	МАК*	ПО>P _{общ} >ЦВ***
<i>Gammarus lacustris</i>	-	-	Ca>Mg>ЭП***
<i>Asellus aquaticus</i>	-	МАК>ДС**	Cl>Fe>P _{общ} ***
Ephemeroptera	-	ДС*	Fe>K>Mg*
Ephemeroptera ¹	S>ДБ*	-	-
Plecoptera	-	МАК**	ПО>ЦВ>Cl**
Plecoptera ¹	ДБ *	ДС*	Fe> N _{общ} >РОВ*
Odonata	-	ДС*	РОВ>Cl>ПО***
Coleoptera	-	ДС**	Mg>Mn*
Sialidae	-	-	Cl>P _{общ} *
Trichoptera	-	-	-
Chironomidae	Т2*	ДС**	ЩЕЛ>Fe>Ca**

¹Ephemeroptera и Plecoptera даны без учета Leptophlebiidae и Nemouridae соответственно; ²коэффициенты со всеми показателями недостоверные; *, **, *** - последний наименьший коэффициент имеет уровень достоверности: $p<0.05$, $p<0.01$, $p<0.001$; подчеркнуты показатели с отрицательным коэффициентом корреляции.

Следует отметить, что место истока ручья из озера (Ст.3) - специфический биотоп, где лимнические условия переходят в лотические, осуществляется транзит из озера разнообразных продуктов функционирования озерной экосистемы, включая взвешенный детрит и элементы озерной фауны. Для сообществ этого биотопа характерно сосуществование фауны из разнообразных морфолого-экологических групп и представителей различных биоценологических комплексов. Наряду с типичными обитателями литорали здесь представлены реофильные формы поденок и веснянок, ручейники Polycentropodidae. Для многих из них характерна специализация в пищевом поведении: ориентация на потребление выносимых из озера живых и мертвых организмов зоопланктона и бентоса путем строительства ловчих сетей различной конструкции и т.п. Относительно

малая роль в биомассе мелких двукрылых и обильное развитие водяных осликов, моллюсков и ручейников (с более крупными размерами тела) обеспечивают сравнительно большую биомассу при высоком разнообразии сообществ. В этом биотопе, так же как и в глубокой части озер, выравненность численности отдельных видов выше, чем в водотоках. Все это подтверждает наше мнение, что место истока ручья из озера - биотоп, где формирование структурно-функциональной организации сообществ в значительной степени контролируется природными условиями озера и биологическими процессами в водной экосистеме. Соответственно, по состоянию зообентоса на этом участке озера можно получить интегральную картину о состоянии озерной экосистемы.

6.3. Зообентос водотоков

Состав и количественное развитие фауны водотоков в регионе характеризуется продольной зональностью. В горных ландшафтах широко представлены веснянки (Perlodidae, Leuctridae), поденки (Baetidae, Heptageniidae, Ephemerellidae, Siphonuridae), ручейники (*Apatania*), хирономиды (Diamesinae). В условиях постоянного течения воды в ручьях обычно развивается специфический реофильный комплекс видов (Cummins, 1975; Burton, Allan, 1986; Wallace et al., 1996). В нижнем течении водотоков возрастает роль моллюсков и пиявок. Представители ручейников Hydropsychidae, Polycentropodidae, Limnephilidae и хирономиды Tanypodinae и Orthoclaadiinae встречаются более или менее равномерно по всей длине водотока, за исключением кренали.

Как правило, видовое разнообразие, численность и биомасса зообентоса закономерно возрастают к низовью рек. Особенности продольного распределения некоторых показателей бентосных сообществ рассмотрим на примере горного ручья системы Коддеярви, входящей в бассейн оз. Килписярви на крайнем северо-западе Финляндии (табл. 6.5).

Таблица 6.5

Характеристики ручья системы Коддеярви и продольное распределение некоторых показателей зообентоса 29 августа 1994 г.

(Т.1 ... Т.5 - пункты отбора проб вниз вдоль ручья (см. табл.2.2))

Показатель	Т.1	Т.2	Т.3	Т.4	Т.5
Высота, м над ур.м.	1001	987	870	740	705
Средняя ширина ручья, м	0.5	0.6	1.0	2.0	3.0
Средняя глубина ручья, м	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3
Скорость течения (СТ)	4	4	4	3	3
Обилие макрофитов (МАК)	1	1	1	1	2
Обилие мхов (МОХ)	1	2	2	2	3
Количество таксонов в пробе	1	7	3	10	9
Доминирующий таксон	<i>Pseudodiamesa</i> sp.		<i>Apatania</i> sp.	<i>Hydracarina</i> spp.	
Средняя биомасса пробы, мг	512	349	33	1870	3993
в т.ч. (%) Гидракарины	0	1.0	0	2.7	56.2
Веснянки	0	0	50.0	2.5	2.9
Поденки	0	0	0	2.0	3.1
Ручейники	0	5.8	2.5	79.8	19.3
Хирономиды	100.0	83.7	47.5	6.3	15.0
Прочие	0	9.5	0	6.7	3.5

Ручей берет начало на высоте ~1100 м и впадает в более крупный ручей на высоте ~600 м. Питание, видимо, осуществляется исключительно в виде атмосферных осадков (преимущественно во время таяния снега и льда, которые сохраняются и летом). В ручей впадают небольшие ручьи, а также он проходит через мелкие озера. Уклон ручья в среднем составляет 60%. Территория бассейна в верховье представлена голыми глыбами, лишена даже низших растений. В средней части территории водосбора камни покрыты лишайниками и водорослями. На нижнем участке, на высоте ~700 м, появляются высшие наземные растения и единичные кустарнички высотой <10-30 см. Дно ручья повсеместно каменистое, в нижней части с незначительными наносами гальки, песка, ила и остатков наземной растительности. Слабые обрастания мхов появляются на высоте < 1000 м, а высшие водные растения - ~750 м.

Если на участке ритрали доминирует исключительно один, не определенный до вида представитель подсемейства Diamesinae, то ниже по течению к нему присоединяются гидракарины, ручейники *Apatania*, двукрылые Simuliidae, Limoniidae, веснянки *Arcynopteryx compacta*. В нижней части ручья фауна значительно богаче. Здесь дополнительно появляются поденки *Baetis*, веснянки *Nemoura*, жуки Hydroptorinae, ручейники *Micrasema gelidum*, олигохеты Lumbriculidae. Биомасса возрастает и в ней закономерно уменьшается доля хирономид, которые там представлены личинками Diamesinae, Tanypodinae, Orthoclaadiinae и Tanytarsini. Наши данные в целом согласуются с результатами обследования большого количества водотоков на территории Англии (Wright et al., 1984), где показано, что веснянки, поденки, ручейники и двукрылые характерны для возвышенностей и горных районов, тогда как олигохеты, брюхоногие моллюски и ряд представителей двукрылых доминируют в низинных водотоках.

В ручьях и малых реках лесных ландшафтов продольные градиенты выражены слабее по сравнению с горными районами. Крупные низинные водотоки с зарослями высших водных растений и с умеренным течением воды отличаются качественно и количественно богатым населением. Наряду с тем, что водные растения служат источником автохтонного ОВ, в зарослях снижается доступность беспозвоночных для бентосоядных рыб. Состав и количественное развитие сообществ в водотоках находятся в зависимости от множества абиотических факторов (табл.6.6).

В целом, разнообразие и количественные показатели донных сообществ возрастает в ручьях с быстрым течением, где дно сложено каменистым грунтом, покрыто мхом. Гидрохимические показатели, отражающие степень нейтрализующей способности по отношению к кислотообразующим веществам, также характеризуются положительными связями. Характеристики озера, откуда берет начало ручей, оказывают меньшее влияние на лотические сообщества. Наиболее разнообразный таксономический состав беспозвоночных характерен для обрастаний на камнях, скудный - для песчаных грунтов.

Для веснянок характерна отрицательная связь со степенью развития высших водных растений ($p = 0.000$), содержанием в воде биогенных элементов ($N_{\text{общ}}$, $P_{\text{общ}}$) и Fe. Роль этой группы возрастает на участках с быстрым течением и на каменистых грунтах. Все другие группы донных животных несколько отличаются от веснянок и показывают слабую зависимость от условий биотопа. Однако доля водяного ослика *Asellus aquaticus* и вислокрылок *Sialis* в биомассе

выше в лесных ручьях с малой скоростью воды, заросших высшими водными растениями и с мягким илистым грунтом. За исключением водяного ослика, вислокрылок и личинок хирономид, скорость течения характеризуется положительной связью практически со всеми показателями других таксономических групп. Несмотря на то, что в фауне ручьев преобладают виды, адаптированные к сезонным и другим колебаниям условий среды, большинство из них - стенобионтные и оксифильные формы и отличаются чувствительностью к ухудшению среды их обитания.

Таблица 6.6

Абиотические характеристики вытекающих из озер ручьев, ранжированные по величине рангового коэффициента корреляции с биологическими показателями (Финская Лапландия, 1993-1994 гг.)

Показатель	Бассейн и озеро	Биотоп	Гидрохимический режим
Количество таксонов			
Vcero	T2*	CB>MOX>ДС***	ЩЕЛ>SiO ₂ >ЭП**
Gastropoda	T1>T2>ДБ*	CB>ДС>MOX**	ЭП>Ca>pH***
Ephemeroptera	- ²	CB>ДС>MOX**	ЩЕЛ>ЭП>SiO ₂ ***
Ephemeroptera ¹	ОП>T2>T1**	CB>ДС>MOX***	<u>N_{общ}</u> >ЩЕЛ>pH***
Plecoptera	ОП>T2>B*	CB>ДС>МАК***	<u>Fe</u> *
Plecoptera ¹	S>ДБ>**	-	<u>N_{общ}</u> >SiO ₂ > <u>P_{общ}</u> ***
Относительная биомасса (%)			
Oligochaeta	-	<u>ГВ</u> *	-
Hirudinea	-	-	<u>P_{общ}</u> >ЩЕЛ> <u>Cl</u> *
Gastropoda	T1>T2>ДБ*	CB>ДС>MOX**	ЭП>Ca> <u>ПО</u> **
Sphaeriidae	-	CB>ДС*	-
<i>Gammarus lacustris</i>	-	ГВ*	ЩЕЛ>pH>ЭП***
<i>Asellus aquaticus</i>	<u>ОП</u> *	<u>CB</u> > <u>ДС</u> >ШП**	<u>Cl</u> >Fe>P _{общ} *
Ephemeroptera	-	-	ПО*
Ephemeroptera ¹	-	CB>ДС>MOX**	<u>N_{общ}</u> > <u>Fe</u> > <u>ПО</u> ***
Plecoptera	-	CB>ДС> <u>МАК</u> **	<u>N_{общ}</u> > <u>Fe</u> > <u>POB</u> ***
Plecoptera ¹	ОП> <u>B</u> *	CB>ДС>MOX**	<u>N_{общ}</u> > <u>P_{общ}</u> > <u>Fe</u> ***
Odonata	-	<u>ДС</u> **	Al>ПО>POB***
Hemiptera	-	ДС>CB>ГВ**	Fe*
Coleoptera	-	-	<u>Al</u> *
Sialidae	S*	<u>CB</u> > <u>ДС</u> > <u>MOX</u> *	<u>Cl</u> > <u>SO₄</u> >P _{общ} *
Trichoptera	-	<u>ШП</u> *	ПО*
Chironomidae	B> <u>T2</u> *	<u>CB</u> > <u>ШП</u> *	<u>Mg</u> > <u>ЭП</u> > <u>pH</u> **

¹Ephemeroptera и Plecoptera даны без учета Leptophlebitidae и Nemouridae соответственно; ²все коэффициенты недостоверны; $p>0.05$; *, **, *** - последний наименьший коэффициент имеет соответственно: $p<0.05$, $p<0.01$, $p<0.001$; подчеркнуты показатели с отрицательным коэффициентом корреляции (см. табл.2.2).

6.4. Состав и количественные показатели зообентоса малых озер и водотоков в зависимости от природных условий

6.4.1. Высота над уровнем моря и ландшафты

Основными факторами, определяющими пределы вертикального (над уровнем моря) распространения фауны беспозвоночных в регионе, являются ландшафтные характеристики (крутизна склона, высота распространения наземной растительности - основного источника аллохтонного ОБ). На высоте более 1 км (северо-западная оконечность Финляндии, р-н оз.Килписярви) в ручьях и озерах обнаружены лишь личинки хирономид *Diamesinae* (рис.6.4).

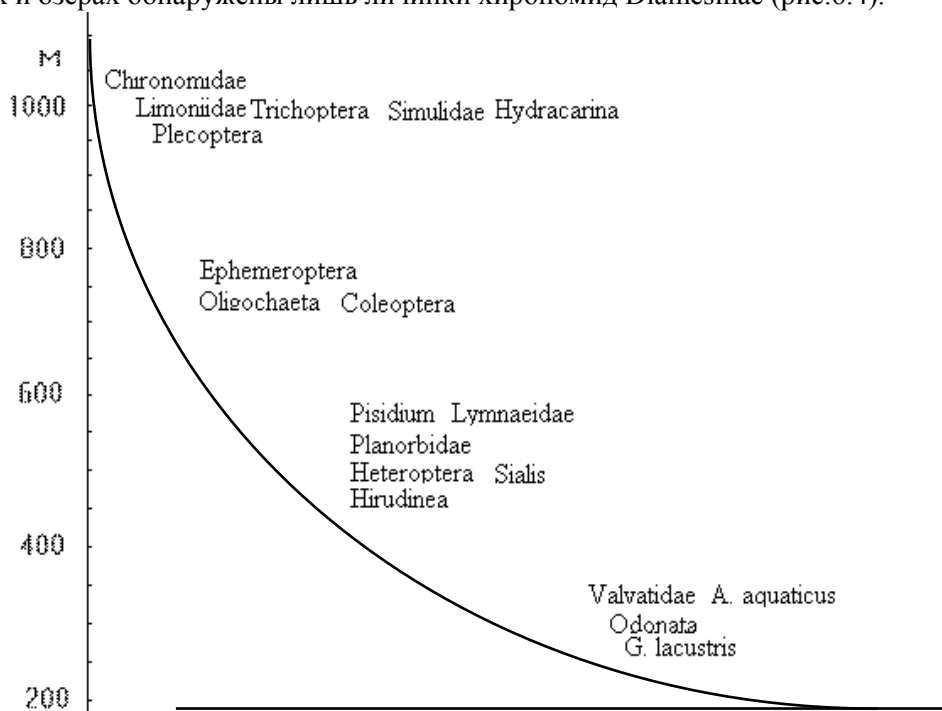


Рис.6.4. Максимальная высота (над уровнем моря) обнаружения представителей основных таксономических групп зообентоса в водоемах и водотоках на территории северной Фенноскандии

Несколько ниже, на высоте ~1 км появляются ручейники *Limnephilidae* (*Apatania*, *Potamophylax*), *Hydracarina*, *Simuliidae*, веснянки *Arcynopteryx contracta*. На высоте ~730 м встречаются поденки и олигохеты. Другая группа, представленная моллюсками, полужесткокрылыми, вислокрылками и пиявками, заселяет водоемы в горных районах ниже 500-400 м. Типичные представители фауны равнинных водоемов - *Gammarus lacustris*, стрекозы, водяной ослик *Asellus aquaticus* и моллюски *Valvatidae* не встречаются выше 300 м над ур.м. Безусловный интерес представляет широкое распространение поденок и веснянок в равнинных лесных водоемах и водотоках рассматриваемого региона. Большинство видов из этих групп в умеренной зоне обитает лишь в высокогорных водотоках (Limnofauna..., 1978). Факторы, способствующие их

проникновению в лесную зону, - природно-климатические условия субарктического региона, соответствующие в определенной мере высокогорным районам умеренных широт. В наших сборах наибольшее количество таксонов обнаружено в низинных озерах и водотоках лесной зоны (табл.6.7; рис.6.5). За исключением пиявок, бокоплава остальные группы зообентоса распространены во всех вертикальных зонах (табл.6.8).

Таблица 6.7

Количество таксонов, встречаемость (%) основных групп литорального зообентоса в малых озерах в зависимости от ландшафтной принадлежности

Группа	Лесная зона		Тундра		Горы	
	таксоны	%	таксоны	%	таксоны	%
Oligochaeta	11	94	7	76	4	70
Hirudinea	8	46	3	26	1	10
Gastropoda	14	62	7	50	2	40
Sphaeriidae	3	91	3	65	1	40
Amphipoda	1	13	1	18	0	0
Ephemeroptera	33	93	21	74	7	40
Plecoptera	23	72	16	44	6	60
Odonata	7	36	2	6	0	0
Hemiptera	5	52	3	44	1	20
Coleoptera	24	84	13	62	6	60
Sialidae	5	67	5	41	0	10
Trichoptera	49	99	42	97	16	80
Diptera*	15	100	7	100	7	100
Прочие	4	-	5	-	3	-
Всего	202	-	131	-	54	-

*Без учета хирономид.

Личинки хирономид, олигохеты *Lumbriculidae* (в основном *Lumbriculus variegatus*), личинки ручейников *Limnephilidae*, *Agrypnia* и *Neureclepsis bimaculata*, и двукрылых *Ceratopogonidae*, *Tipulidae*, моллюски рода *Pisidium* встречаются практически повсеместно. Однако некоторые таксоны больше приурочены к определенным ландшафтам или вертикальным зонам. Такие виды с встречаемостью > 50 % условно можно считать фоновыми. Например, для горных ландшафтов фоновыми являются личинки ручейников *Polycentropus flavomaculatus*, *Apatania*, *Potamophylax*. Там также обычны личинки двукрылых из семейств *Limoniidae*, *Chironomidae*, *Ceratopogonidae* и ряд других групп. Из хирономид в водоемах и водотоках Хибинских гор, в Волчьей тундре и в горных районах северной Норвегии и Финляндии чаще других встречаются холодолюбивые стенотермные личинки *Pseudodiamesa*, *Diamesa*, *Heterotrissocladius* (преимущественно *H. subpilosus*, *H. maeaeri*), *Eukiefferiella*, *Corynoneura*, *Arctopelopia*, *Krenopelopia*, *Natarsia*, *Thienemannimyia*, *Trissopelopia*, *Zalutschia*, *Hydrobaenus*, *Cricotopus*, *Psectrocladius*.

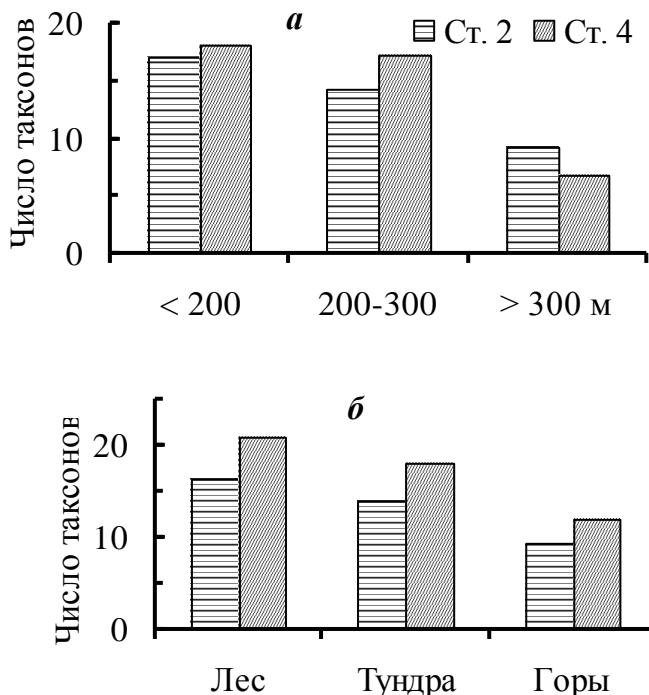


Рис.6.5. Среднее число таксонов (в пробе) зообентоса в зависимости от высоты над уровнем моря (а) и ландшафтной принадлежности (б) озера на примере литорали малых озер (Ст.2) и водотоков (Ст.4)

Таблица 6.8

Доля ($M \pm t$ %) основных систематических групп в общей биомассе литорального зообентоса малых озер в зависимости от высоты над уровнем моря

Группа	Высота над уровнем моря, м		
	< 200	200-300	> 300
Oligochaeta	7.9±1.6	8.5±1.5	4.2±1.9
Hirudinea	1.1±0.4	0.8±0.3	0
Gastropoda	4.7±1.6	7.4±1.9	1.2±0.9
Sphaeriidae	7.0±2.0	7.8±1.5	2.4±1.6
Isopoda	5.2±1.6	6.7±1.6	0.6±0.5
Amphipoda	4.0±1.6	6.1±1.9	0
Ephemeroptera:	5.3±1.2	2.1±0.4	10.6±2.9
Plecoptera:	0.7±0.5	0.5±0.2	4.8±2.7
Odonata	3.3±1.3	3.7±1.4	2.7±1.1
Hemiptera	2.0±0.5	2.9±0.7	1.4±0.5
Coleoptera	7.4±1.6	5.8±1.4	2.5±1.1
Sialidae	3.6±1.1	3.6±0.3	0.04±0.02
Trichoptera	21.4±2.2	23.1±2.4	20.9±2.0
Chironomidae	19.9±2.4	16.4±1.9	39.9±4.3

Наряду с вышеуказанными группами в горных озерах отсутствуют водяной ослик *Asellus aquaticus* и стрекозы (табл.6.9).

Таблица 6.9

Доля ($M \pm m$, %) в общей биомассе основных групп литорального зообентоса в зависимости от ландшафтной принадлежности малых озер

Группы, таксоны	Лесная зона	Тундра	Горы
Oligochaeta	5.8±0.8	11.2±1.7	6.0±1.2
Hirudinea	1.0±0.3	0.8±0.3	0
Gastropoda	6.6±0.8	2.7±0.5	3.1±1.1
Sphaeriidae	7.8±0.9	6.5±1.0	1.2±0.5
Isopoda	9.8±0.8	0	0
Amphipoda	3.4±0.6	7.3±1.9	0
Ephemeroptera:	3.8±0.3	1.7±0.5	0.1±0.04
в т.ч. Leptophlebiidae	2.7±0.3	0.6±0.4	0.1±0.02
Plecoptera:	0.3±0.1	0.2±0.08	0.1±0.04
в т.ч. Nemouridae	0.3±0.1	0.1±0.04	0.06±0.02
Odonata	4.6±0.7	0.6±0.3	0
Hemiptera	2.5±0.3	4.5±0.8	1.0±0.4
Coleoptera	6.6±0.6	7.8±1.7	7.2±1.5
Sialidae	3.6±0.3	5.1±0.8	2.1±0.9
Trichoptera	22.7±1.0	21.3±1.5	21.7±2.6
Chironomidae	16.7±0.8	25.9±2.1	45.2±3.2

Фауна Chironominae, отличающаяся качественным богатством в лесных ландшафтах, скудна в горных водоемах. Наряду с личинками *Sergentia coracina*, они там представлены трибой Tanytarsini (*Paratanytarsus*, *Tanytarsus*, *Micropsectra*). На литорали тундровых озер олигохеты *Lumbriculus variegatus*, моллюски *Pisidium*, ручейники *Agrypnia*. За исключением ручейников *Agrypnia* и ряда вышеуказанных родов хирономид, ни один таксон не является фоновым в тундровых водоемах.

В лесной зоне к фоновым видам принадлежат лишь повсеместно встречающиеся ручейники *Agrypnia* и Limnephilidae, олигохеты *Lumbriculus variegatus*. В лесной зоне доминируют моллюски *Pisidium*, ручейники Limnephilidae и водяной ослик *Asellus aquaticus*. В лесных ручьях существенно сокращается разнообразие веснянок, из которых там более обычны представители Nemouridae, а также *Diura nanseni*, из поденок - Leptophlebiidae и *Heptagenia fuscogrisea*. За исключением ручейников, относительная биомасса которых практически одинакова во всех ландшафтах, роль всех остальных групп выше в лесной и тундровой зонах.

6.4.2. Размеры и гидрологический тип озера

Площадь и длина береговой линии малых озер характеризуются обратной зависимостью от высоты над уровнем моря ($p < 0.05$), положительной - от развитости гидрологической системы на территории водосборного бассейна озера (ОП; $p < 0.01$). Размерные показатели озер также возрастают от бессточных

к проточным озерам (Т1 и Т2; $p < 0.02$), а также с числом вышенаходящихся озер (ОП; $p = 0.00$). Это согласуется с тем, что проточные озера чаще всего крупные, морфологически более разнообразные и изрезанные, а также они часто образуют сложные системы озер и водотоков на территории водосборного бассейна. Все это должно способствовать формированию там разнообразных условий местообитания и, следовательно, высокому видовому разнообразию населения (Бигон и др., 1989; Wetzel, 2001).

Рассмотрим роль морфометрических показателей (площади и длины береговой линии озера) для видового богатства на примере малых озер Финской Лапландии. Как видно из табл.6.10, существует слабая прямая зависимость числа выявленных таксонов в литоральном зообентосе (Ст.2) и места истока ручья (Ст.3) от площади озера (S). Однако длина берега (ДБЛ) в уравнении имеет отрицательный знак, что может отражать ухудшение условий обитания для населения литорали в более крупных озерах. Видимо, большее значение здесь приобретают не столько протяженность береговой линии, а ее особенности (изрезанность береговой линии, рельеф, уклон дна, тип грунта, защищенность от ветрового и волнового действия, наличие растительности и т.п.). В больших озерах усиливается разрушительное воздействие волновой активности, но разнообразие условий внешней среды способствует развитию качественно богатой фауны. Наибольшие коэффициенты корреляции выявились между разнообразием сообществ на участке истока ручья (Ст.3) с площадью ($p < 0.005$) и длиной береговой линии озера. Сообщества зообентоса придаточных водотоков обнаруживают сравнительно слабую зависимость от рассматриваемых морфометрических показателей озер.

Таблица 6.10

Коэффициенты уравнений множественной регрессии между средним числом таксонов (в пробе) и размерными характеристиками малых озер северной Фенноскандии на примере разных типов биотопа:

Ст.2 - литораль; Ст.3 - исток ручья; Ст.4 - вытекающий ручей (S - площадь, ДБЛ - длина береговой линии озера)

Биотоп	Наклон	Бета S	Бета ДБЛ	R^2	F	p
Ст. 1	10.18	0.41	-0.26	0.060	4.33	0.016
Ст. 2	11.56	0.53	-0.23	0.138	8.48	0.0004
Ст. 3	15.53	0.04	-0.02	0.0005	0.03	> 0.05
Ст. 4	13.28	0.06	0.08	0.019	0.37	> 0.05

Принадлежность малых озер к определенному *гидрологическому типу* - важный фактор, оказывающий влияние на качественные и количественные показатели зообентоса. Сравнение показателей зообентоса в озерах различного гидрологического типа позволило установить, что в целом таксономическое богатство зообентоса закономерно возрастает от бессточного к проточному типу озер (p для Т2 < 0.003 и для Т1 = 0.05) (рис.6.6).

Периодическая изоляция озера в период минимальных атмосферных осадков, которая обычно наблюдается во второй половине лета - начале осени, приводит к резкому сокращению разнообразия природных условий, потере высокопродуктивной литоральной зоны и придаточных водотоков, через

которые также осуществляется иммиграция водных организмов. Озера, постоянно сохраняющие свою проточность (П2), крупные - обладают развитой системой придаточных водотоков и сложной гидрологической сетью, а также располагают большим разнообразием условий в местах обитания и обильной водной растительностью.

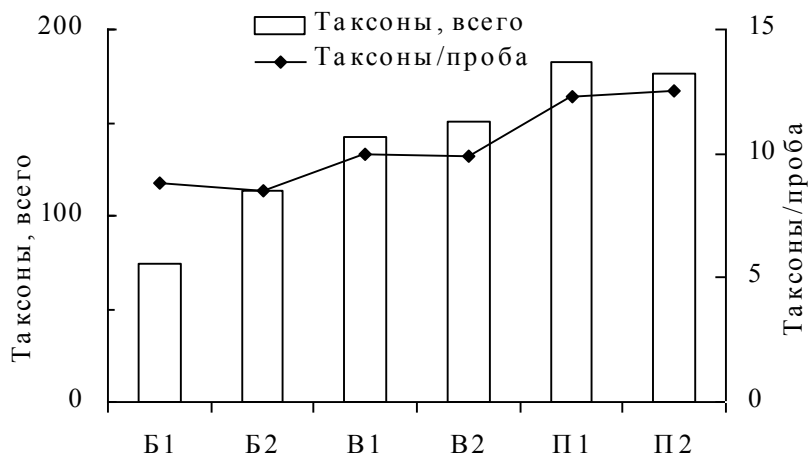


Рис. 6.6. Среднее число таксонов в литоральном зообентосе малых озер различных гидрологических типов: Б1 и Б2 - бессточные в соответствии с географическими картами и реальным состоянием во время отбора проб, В1 и В2 - верховые, П1 и П2 - проточные (см. табл. 2.2)

Как уже отмечалось (см. главу 1), в связи с необычным сухим летом в 1993-1994 гг. многие исходно проточные и верховые озера Финской Лапландии временно стали бессточными. Это позволило изучить роль этих трансформаций. Прежде всего, обнаружилась зависимость доли отдельных систематических групп в валовой биомассе зообентоса от принадлежности озера к тому или иному гидрологическому типу (табл. 6.11).

Например, доля олигохет и пиявок выше в бессточных (Б1) озерах, меньше всего в верховых (В1), обычно располагающихся на сравнительно большой высоте над уровнем моря. Во-вторых, туда ограничена их иммиграция по причине отсутствия или малой пригодности для этого придаточных водотоков (небольшие, периодически исчезающие ручьи).

Горошинки и шаровки (Sphaeriidae) обильны в крупных водоемах, с развитой литоралью и богатой сетью крупных водотоков. Доля брюхоногих моллюсков минимальна в верховых озерах; роль их возрастает от бессточных озер к проточным. Бокоплав *Gammarus lacustris* и водяной ослик *Asellus aquaticus*, близкие по экологическим требованиям, обнаруживают минимальное развитие в исходно бессточных озерах (Б1). Как и следовало ожидать, доля поденок и ручейников выше в крупных проточных (П1 и П2) и во вторично верховых озерах (В2), что характерно и для веснянок, жуков и стрекоз. Водные клопы, вислокрылки и двукрылые показывают максимальные относительные биомассы в бессточных озерах. Доля крупных организмов также выше в изолированных или малосообщающихся небольших озерах, где нагрузка со стороны потребляющих их рыб, видимо, ослаблена.

Таблица 6.11

Доля (M , %) основных групп в биомассе зообентоса на литорали озер различных гидрологических типов (Финская Лапландия, 1993-1994 гг.)

Группа	Бессточные		Верховые		Проточные	
	T1	T2	T1	T2	T1	T2
Oligochaeta	10.6	6.2	4.9	7.7	7.7	7.3
Hirudinea	2.2	1.2	0.4	0.4	0.8	1.1
Gastropoda	8.0	4.4	4.2	4.8	6.0	6.9
Sphaeriidae	5.2	4.9	5.6	7.2	7.9	8.1
<i>Asellus aquaticus</i>	0.6	3.4	9.3	7.9	6.7	7.6
<i>Gammarus lacustris</i>	0	7.1	7.9	2.4	4.1	4.4
Ephemeroptera	2.4	1.6	2.6	3.4	3.3	3.4
Plecoptera	0.3	0.1	0.3	0.4	0.2	0.2
Odonata	0	0.8	7.6	6.2	1.6	1.4
Heteroptera	5.2	5.3	3.4	3.1	2.8	2.4
Coleoptera	1.5	5.4	7.8	8.0	7.3	7.1
Sialidae	10.4	4.8	1.5	2.4	4.1	4.8
Trichoptera	17.6	18.1	19.2	23.0	24.5	25.0
Diptera:	34.2	34.7	22.7	20.1	20.7	17.8
в т.ч. Chironomidae	33.8	30.3	20.4	17.8	18.3	16.5
Прочие	1.8	2.0	2.6	3.0	2.3	2.5

6.4.3. Трофический статус

Уточним, что здесь рассматривается роль трофического уровня, сложившегося в озерах в естественных условиях, т.е. без воздействия антропогенного фактора. Степень обогащения водных масс биогенными элементами и ОВ, видимо, определяется зональными, ландшафтными условиями, продуктивностью наземной растительности, гидрологическим режимом водосборного бассейна, морфологическими и другими природными условиями водоема. Повышение уровня трофности северных озер приводит к массовому развитию животных и растений. Число таксонов на литорали малых озер возрастает от ультраолиготрофного к мезотрофному статусу (рис.6.7).

Коэффициенты корреляции (r_s) между числом видов в пробах и концентрацией $N_{\text{общ}}$, $P_{\text{общ}}$, РОВ и перманганатной окисляемостью имеют положительный знак ($0.0001 > p < 0.02$). Из всех систематических групп только между разнообразием веснянок (без *Nemoura*), а также хирономид Tanytarsini и Tanypodinae обнаружена обратная зависимость ($p < 0.04$) от вышеуказанных показателей трофности. В целом, между концентрацией $N_{\text{общ}}$, $P_{\text{общ}}$ и количественными показателями зообентоса существует слабая прямая зависимость (рис.6.8, 6.9).

Повышение величин биомассы и численности зообентоса по мере роста уровня трофности водоемов согласуется с литературными данными (Алимов, 1994, 1995, 2001), а также соответствует в определенной степени "шкалам трофности" (Saether, 1979; Китаев, 1984; Слепухина, 1986). В эвтрофной зоне достигается максимальная доля в биомассе у пиявок, веснянок (исключительно

за счет *Nemoura*), вислокрылок *Sialis*, и у ручейников в результате преобладания крупных представителей Limnephilidae и Phryganeidae (табл.6.12).

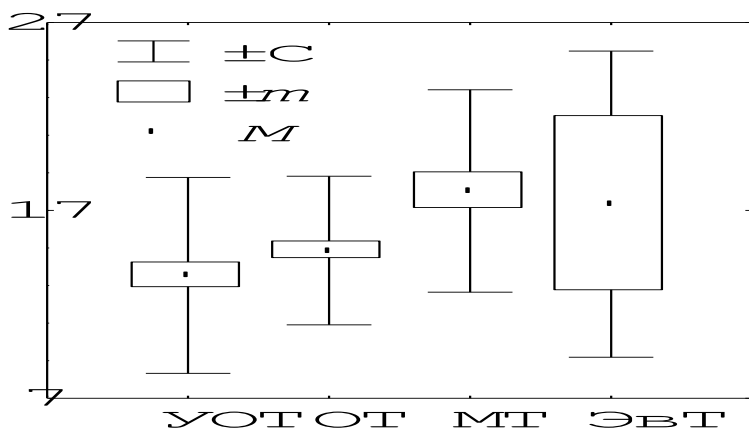


Рис.6.7. Распределение среднего числа таксонов (в одной пробе) в зообентосе литорали малых озер различного трофического статуса: ЭВТ - эвтрофные (С.О. - стандартная ошибка)

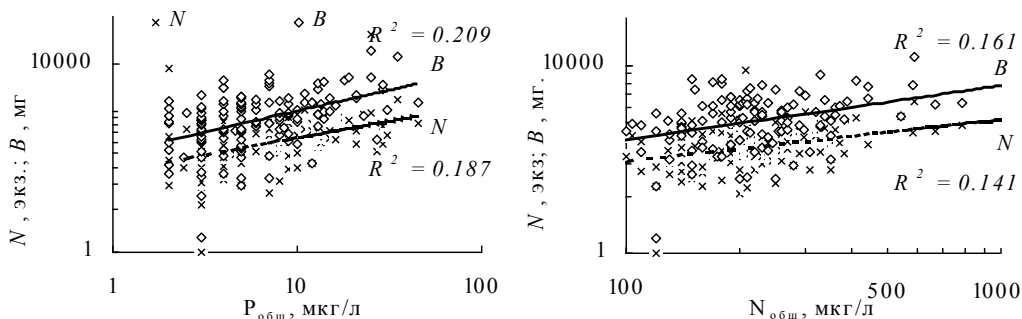


Рис.6.8. Зависимость численности (N) и биомассы (B) литорального зообентоса (в одной пробе) от содержания в воде общего фосфора (слева) и азота (справа)

Доля олигохет, напротив, закономерно ($p < 0.02$) сокращается по мере роста уровня трофности водоема (крупные черви Lumbriculidae замещаются мелкими представителями Tubificidae). Это характерно также для двукрылых насекомых и особенно хирономид. Другие группы донных организмов показывают максимальные доли в биомассе на промежуточных уровнях трофности.

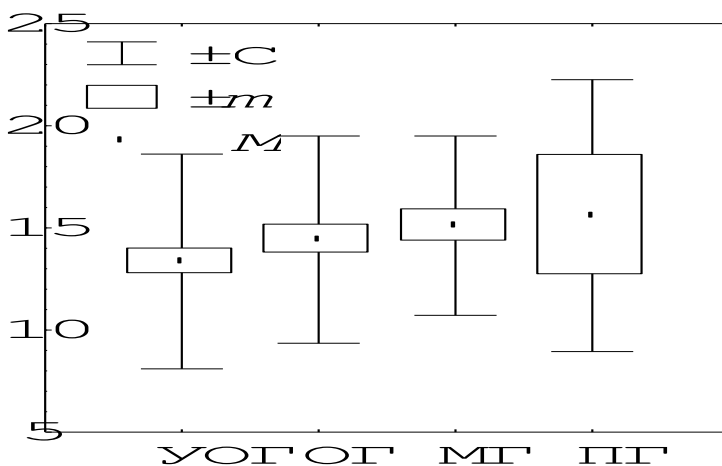


Рис.6.9. Среднее число таксонов (в одной пробе) в зообентосе зоны литорали малых озер различной степени гумификации воды:

УОГ - ультраолигогумозные, ОГ - олигогумозные, МГ - мезогумозные и ПГ - полигумозные (С.О. - стандартное отклонение)

Таблица 6.12

Основные количественные показатели ($M \pm m$) литорального зообентоса в малых озерах в зависимости от их трофического статуса

Показатель	Ультраолиготрофный (0-4.0)*	Олиготрофный (4.6-10.0)	Мезотрофный (10-35)	Эвтрофный (35-81)
Численность, экз.	297±146	219±25	1864±1413	794±399
Биомасса, г	0.72±0.12	1.01±0.14	2.61±0.65	5.63±3.64
в т.ч. (%)	9.1±2.1	8.8±1.6	3.6±1.0	5.8±4.1
Oligochaeta				
Hirudinea	0.1±0.1	1.6±0.6	0.6±0.2	3.7±1.3
Gastropoda	7.6±2.3	3.2±1.3	8.3±3.2	1.7±1.1
Sphaeriidae	6.2±2.2	7.4±1.9	7.4±2.2	2.7±1.3
<i>Asellus aquaticus</i>	4.7±1.9	4.5±1.2	15.4±4.1	0
<i>Gammarus lacustris</i>	3.7±1.9	3.2±1.7	7.1±3.6	0
Ephemeroptera	1.4±0.3	4.5±1.1	2.8±0.8	2.3±1.3
Leptophlebitidae	0.7±0.2	3.2±0.6	1.6±0.6	2.1±0.2
Plecoptera	0.3±0.1	0.1±0.01	0.3±0.2	1.8±1.5
<i>Nemoura</i>	0.2±0.05	0.2±0.01	0.3±0.2	1.8±1.5
Odonata	1.1±0.8	5.2±1.9	3.3±2.6	0
Coleoptera	6.3±2.1	8.5±1.9	4.7±1.8	2.8±1.1
Sialidae	3.3±1.6	4.0±1.1	3.1±1.3	11.8±6.7
Trichoptera	24.5±3.7	21.6±2.5	22.3±3.7	51.9±12.8
Chironomidae	23.6±3.5	16.6±2.2	16.5±3.3	15.3±2.1
Прочие	8.1±2.8	10.8±2.5	4.6±2.0	0.2±0.1

*Классификация трофического статуса выполнена по концентрации $P_{\text{общ}}$ (мкг/л).

6.4.4. Степень гумификации

В целом, влияние гумусовых веществ (ГВ) на водные организмы многообразно; имеет как положительный, так и отрицательный характер.

Среднее число таксонов в пробах, отобранных из литорали, незначительно возрастает от ультраолигогумозных к полигумозным озерам (рис.6.9), а численность и биомасса зообентоса достигают максимальных уровней в мезогумозных озерах (табл.6.13).

Таблица 6.13

Средние количественные показатели ($M \pm m$) сообществ зообентоса в малых озерах различной степени гумификации

Показатель	Ультраолигогумозные (2-12)*	Олигогумозные (15-34)	Мезогумозные (35-80)	Полигумозные (> 85)
Численность, экз.	324±122	246±30	1832±14.96	298±35
Биомасса, г	1.11±0.16	1.12±0.18	2.07±0.82	1.57±0.45
в т.ч. (%)	10.2±2.0	5.8±1.3	6.8±2.0	2.0±0.7
Oligochaeta				
Gastropoda	7.5±2.2	3.8±1.2	6.3±3.0	0
Sphaeriidae	3.1±1.0	11.6±2.9	8.3±2.7	3.1±1.3
<i>Asellus aquaticus</i>	6.8±1.9	3.2±1.2	7.1±2.8	31.8±12.4
<i>Gammarus lacustris</i>	4.4±1.9	5.0±2.3	2.4±2.2	0
Ephemeroptera	1.6±0.5	3.0±0.7	5.9±2.0	4.2±2.2
Leptophlebiidae	0.6±0.3	2.3±0.5	4.3±1.5	2.5±0.8
Plecoptera	0.3±0.1	0.3±0.1	0.1±0.08	0.1±0.07
<i>Nemoura</i>	0.2±0.04	0.2±0.01	0.1±0.08	0.1±0.07
Odonata	0.9±0.6	2.3±1.0	8.3±3.6	14.7±13.1
Coleoptera	5.8±1.5	10.3±2.7	3.3±1.4	6.3±3.0
Sialidae	2.8±1.0	6.2±1.7	2.0±1.6	3.1±2.6
Trichoptera	26.6±3.3	20.2±2.5	22.6±3.8	19.4±9.4
Chironomidae	20.5±3.0	19.7±2.8	16.0±2.8	13.3±4.6
Прочие	9.5±2.3	8.6±2.1	10.9±3.5	2.0±1.1

*Классификацию озер производили по цветности воды (мг Pt/л; Баранов, 1962; Салазкин, 1976).

Полученные данные могут подтвердить выводы А.А. Салазкина (1976), что обеднение фауны по мере повышения степени гумификации происходит лишь при условии снижения уровня pH воды. Среди показателей гумификации, использованных в статистических расчетах, лишь концентрация Fe характеризовалась тесной ($p < 0.000$) положительной связью с числом таксонов зообентоса. За исключением веснянок, у всех групп наблюдалась слабая положительная связь этого показателя с цветностью воды (ЦВ). В полигумозных озерах чаще других обнаруживаются олигохеты Naididae и *Lumbriculus variegatus*, стрекозы, личинки хирономид Chironomini и Orthocladiinae,

представители Ceratopogonidae. За исключением хирономид, веснянок и олигохет, доля большинства групп в биомассе зообентоса максимальна на промежуточных уровнях трофии. Водяной ослик и стрекозы обычны в малых лесных озерах с коричневатой водой.

Таким образом, полученные результаты показывают, что разнообразие и количественные показатели зообентоса в малых озерах и биотопах находятся в зависимости от большого числа экологических факторов: зональных природно-климатических условий, биома или типа ландшафта, особенностей водосборного бассейна, вида водного объекта и конкретных условий местообитания (морфологические, гидродинамические условия среды обитания, степень трофности и гумифицированности воды и др.). Причем, в отличие от крупных озер, для сообществ малых озер и водотоков характерна большая зависимость от вневодоемных факторов, оказывающих на их экосистемы прямое и косвенное воздействие.

Глава 7

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ

7.1. Показатели разнообразия и выравнинности

В качестве непосредственного метода оценки видового богатства чаще всего используют общее количество всех выявленных видов или таксонов, гораздо реже - среднее число таксонов (видов) в одной пробе. Общее число выявленных таксонов в водоеме зависит не только от разнообразия биоты, но и от количества отобранных проб. Поэтому, мы сочли необходимым использование среднего числа видов (таксонов) в пробе.

Для изучения зависимости таксономической структуры сообществ в работе использованы следующие индексы:

1. Индекс Шеннона: $H = -\sum \left(\frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N} \right)$ где N_i - численность i -го вида,

N - численность всех видов (таксонов) данного сообщества (бит/экз). Обычно рассчитывали средние сезонные или многолетние средние значения. Индекс Шеннона не только показывает степень качественного богатства многовидового сообщества, но и выравнинность видов по обилию (Песенко, 1982). Установлена закономерная связь между этим индексом и рядом структурно-функциональных показателей (Зимбалева, 1981; Алимов, 1982, 1989, 1994, 1995, 2001). Разнообразие выше в сложноорганизованных системах с большим числом внутренних связей.

2. Индекс видового богатства сообщества (d), также характеризующий разнообразие сообщества, представляет собой отношение числа видов/таксонов в отдельных пробах к количеству особей: $d = S : \sqrt{N}$, где S - число видов/таксонов; N - число особей (Константинов, 1986).

3. Индекс выравнинности (e) или эквитабельности видов (таксонов) показывает степень выравнинности по отношению к численности особей и рассчитывается по формуле: $e = H / \log_2 N$ (H - индекс Шеннона, N - численность особей в сообществе). В зависимости от видового разнообразия и выравнинности численности он принимает значение от нуля до единицы. Минимальные величины наблюдаются, когда сообщество представлено ограниченным числом видов, а максимальные, когда плотность видов распределена равномерно.

7.2. Роль природных условий

7.2.1. Высотная поясность и ландшафты

Как было показано в главе 6, разнообразие (число таксонов в одной пробе) бентосных сообществ характеризуется обратной зависимостью от высоты над уровнем моря. Средние значения индекса разнообразия Шеннона для сообществ литорали и водотоков также минимальны в горных ландшафтах на высоте >300 м ($p < 0.05$; рис. 7.1).

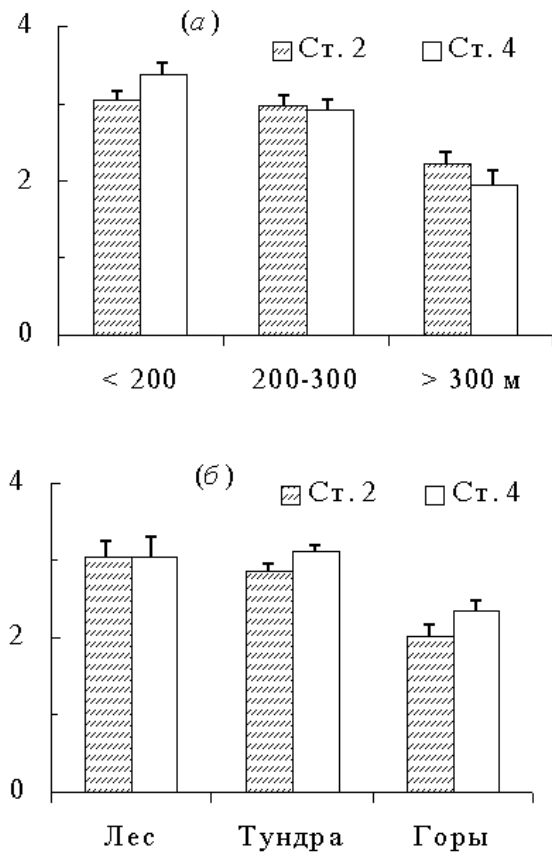


Рис.7.1. Средние значения индекса Шеннона (H , бит/экз) в сообществах литорали (Ст. 2) и в вытекающих из малых озер водотоках (Ст. 4) в зависимости от уровня над морем (а) и типа ландшафта (б); здесь и далее вертикальными линиями показаны ошибки средней арифметической (m)

Различия между ландшафтами обусловлены сложным взаимодействующим влиянием совокупности абиотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем в конкретных условиях ландшафта. В то же время в лесной зоне, несмотря на большое таксономическое разнообразие сообществ, ряд групп (хируномиды, моллюски, водяной ослик, поденки Leptorhlebidae) нередко могут достичь высокой плотности. Этому способствует наличие богатых пищевых ресурсов в лесных водоемах по сравнению с горными озерами. Соответственно, выравненность сообществ выше в тундровых водоемах ($p < 0.05$). В бентосных сообществах горных озер и водотоков организмы адаптированы в основном на утилизацию скудного ОВ при участии различных специализированных трофических группировок, таксономический состав которых не может быть высоким по причине относительно суровых условий внешней среды и ограниченности ресурсов.

7.2.2. Тип водного объекта и биотопы

Считается (Jacobs, 1975; по Песенко, 1982; Wetzel, 2001), что разнообразие сообществ выше там, где условия гетерогенные и динамичные. Средние значения индекса Шеннона (H) также максимальны в месте начала (Ст.3) и в вытекающем ручье (Ст.4), а минимальны - в глубоких частях озер (Ст.1; рис.7.2).

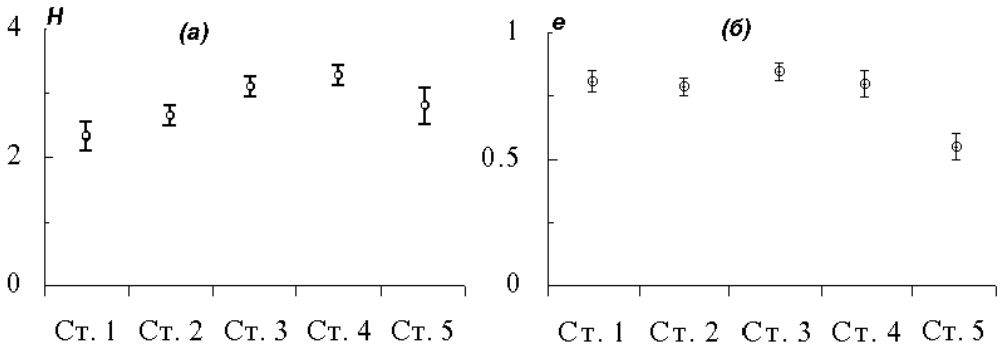


Рис.7.2. Средние значения индекса разнообразия (а) и выравненности (б) бентосных сообществ в основных биотопах малых озер и их придаточных водотоков:

глубокие части (Ст.1); литораль (Ст.2); место истока ручья из озера (Ст.3); вытекающий ручей (Ст.4); поступающий в озеро ручей (Ст.5)

Различия в рассматриваемых показателях между сравниваемыми участками озера и его придаточными водотоками обусловлены комплексом факторов среди которых ведущую роль, по-видимому, играют абиотические факторы. Динамичность условий, пространственная гетерогенность среды, количество и качество пищевых и других ресурсов определяют видовое богатство и степень выравненности сообществ в том или ином биотопе. Место начала водотока из озера (Ст.3) и непосредственно водоток (Ст.4) населяют временно или постоянно лимнобионты и реобионты (причем, доля первых сокращается по мере удаления от озера вниз по течению). Относительно небольшие размеры поступающего в озеро водотока (Ст.5), ограниченность в пищевых ресурсах, имеющих преимущественно аллохтонное начало, - основные причины относительно низкого видового разнообразия сообществ.

7.2.3. Размерные характеристики озер

В главе 6 было показано, что таксономическое богатство (число таксонов в отобранных пробах) зообентоса незначительно возрастает по мере увеличения размера малых озер. Более тесная ($p < 0.002$) положительная связь индекса разнообразия с площадью озера обнаружена для сообществ, сформировавшихся у истока ручья из озера (Ст.3), и на литорали малых озер (Ст.2; $p < 0.004$). Наиболее крупные озера отличаются от малых более разнообразными и в то же время выравненными литоральными сообществами (табл.7.1). Однако более

однородные и стабильные условия в глубокой части крупных озер обуславливают большую выравненность сообществ при относительно низком их разнообразии.

Таблица 7.1

Средние значения ($M \pm m$) показателей разнообразия и выравненности зообентоса в крупных (Имандра) и малых озерах

Озера	Таксоны/проба	H	e	d
Литораль (Ст. 2)				
Имандра	15.4±1.4	3.05±0.15	0.81±0.02	2.05±0.11
Малые	13.3±1.3	2.89±0.06	0.79±0.01	1.21±0.05
Глубоководные участки (Ст. 1)				
Имандра	10.6±1.1	2.03±0.08	0.83±0.03	0.30±0.02
Малые	10.5±1.30	2.29±0.18	0.74±0.03	0.35±0.04

Несмотря на положительную связь показателей разнообразия зообентоса с площадью озера, по-видимому, размеры озера сами по себе не являются ключевыми факторами. Это, например, показано на примере рыб (Топп, Magnuson, 1982; по Бигон и др., 1989). Более важными, скорее всего, представляются морфологические особенности и другие условия литорали озер, отражающие в значительной степени ландшафтную принадлежность, размерные и другие характеристики водоема и особенности биотопа (разнообразие типов растительности и грунта в береговой зоне, ветровая и волновая активность, уровенный и термический режим и т.д.).

В целом, особые различия в средних показателях разнообразия между тремя крупными озерами Мурманской обл. и всеми малыми озерами северной Финноскандии не обнаружены. Однако общее число выявленных таксонов в трех крупных озерах существенно выше, чем в малых. Регрессионный анализ выявил отрицательную зависимость индекса Шеннона (H) для литоральных сообществ от длины береговой линии (в расчеты не включены Имандра, Умбозеро и Ловозеро), а индекса видового богатства (d) от площади озера (табл.7.2).

Таблица 7.2

Коэффициенты уравнений регрессии между индексом Шеннона (H , бит/экз) и видовым богатством (d) литоральных сообществ зообентоса и размерными характеристиками малых озер Финской Лапландии (S - площадь, ДБЛ - длина береговой линии озера)

Индекс	Наклон	Бета S	Бета ДБЛ	R^2	F	p
H	2.27	0.41	-0.39	0.059	3.34	0.039
d	0.60	-0.21	0.42	0.075	5.52	0.005

Судя по положительному знаку *бета S* и отрицательному - *бета ДБЛ*, здесь можно ожидать проявление результирующего влияния на значения индекса Шеннона комплекса факторов, отражающих как положительное

влияние гетерогенности среды, так и ухудшение условий (повышение роли ветровой и волновой деятельности, уменьшение площади зарослей водной растительности и т.п.) на литорали более крупных озер. Длина береговой линии озер (ДБЛ) возрастает при изрезанности берега и наличии заливов (губ). В таких озерах имеются открытые прибойные участки с качественно и количественно обедненным населением, так и защищенные от ветровой деятельности прибрежные зоны с количественно богатым населением, но с низким разнообразием фауны. Поэтому длина береговой линии вносит отрицательный вклад в величины H для литоральных сообществ. Индекс видового богатства (d) также обнаруживает противоречивую зависимость от рассматриваемых размерных характеристик озер. В наиболее крупных озерах относительно большому числу выявленных таксонов соответствует меньшая плотность организмов, что отражается в отрицательном знаке β S . Индекс видового богатства (d), рассчитанный для сообществ поступающего водотока (Ст.5) и места истока водотока (Ст.3), характеризуется положительной связью с размерными характеристиками озер ($p < 0.03$). Вытекающие водотоки не обнаруживают достоверной зависимости разнообразия и выравненности их сообществ от размерных характеристик вышележащего озер.

7.2.4. Гидрологический тип малых озер

Ранее мы выяснили, что среднее число таксонов в пробе возрастает от бессточных озер к проточным (см. главу 6), что наблюдается и на примере индекса Шеннона (рис.7.3).

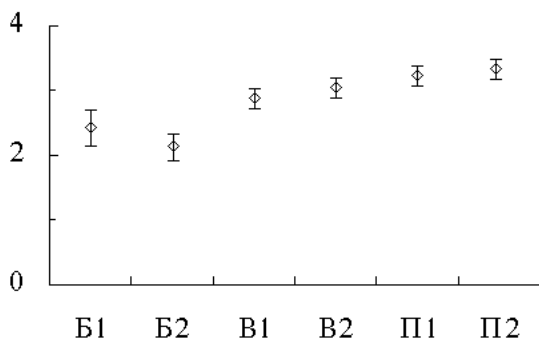


Рис.7.3. Средние значения индекса Шеннона (H , бит/экз) для литоральных сообществ в зависимости от гидрологического типа малого озера:

$B1$ и $B2$ - бессточные по карте и на время отбора проб; $V1$ и $V2$ - верховые; $P1$ и $P2$ - проточные, соответственно (см. табл. 2.2)

Для сообществ зоны литорали характерны тесные корреляционные связи ($p < 0.0003$) индекса Шеннона с принадлежностью озера к тому или иному гидрологическому типу, установленному во время обследования озер ($T2$). Выравненность не обнаруживает достоверную зависимость от исходного гидрологического типа озер ($T1$) и достоверную ($p < 0.04$) - от реального состояния озера во время опробования ($T2$). Это может свидетельствовать о

важности для структурной организации сообществ не столько исходного гидрологического типа озера, а более всего его реального состояния во время отбора проб (Т2). Изменение гидрологического типа озера и превращение его во временно (изолированное) бессточное (Б2) при снижении уровня воды и пересыхании водотоков оказывают катастрофическое воздействие на экосистему, при которой происходит резкое сокращение разнообразия сообществ в результате элиминации не приспособившихся к новым условиям видов. Там обнаружены минимальные показатели разнообразия и выравненности сообществ. В экосистеме происходит полная переориентация структуры и функционирования в ответ на потерю высокопродуктивной зоны литорали и водотоков - поставщиков ОВ, а также аллохтонного потока ОВ. Возрастает роль автохтонной составляющей, образуемой преимущественно фитопланктоном. Лишь ограниченное число видов эвритопных или предпочитающих изолированные, часто гумифицированные озера, могут достичь массового развития в создавшихся условиях. Эти процессы требуют дальнейшего их изучения.

7.2.5. Глубина и биоценозы в крупных озерах

Величины индекса Шеннона закономерно уменьшаются по мере роста глубины озер ($p < 0.05$). Связи индекса выравненности (e) и видового богатства (d) с глубиной оказались недостоверными (рис.7.4). Однако обнаружилась тенденция к незначительному повышению выравненности по мере увеличения глубины водоема. Этот факт интересен тем, что это происходит на фоне уменьшения величины индекса разнообразия (H), с которым выравненность находится в прямой зависимости. По-видимому, причиной тому является не столь резкое убывание с глубиной количества таксонов по сравнению с индексом разнообразия.

Ранее было установлено (см. главу 6), что среднее число таксонов в пробе максимально в литофильных и литопсаммофильных биоценозах, минимально - в биоценозах глубоководных участков и в псаммофильном биоценозе литорали. Литофильный биоценоз (*Heptagenia-Potamophylax*) на скалистой прибойной литорали крупных озер также характеризуется низким разнообразием. Величина индекса Шеннона (H) там в среднем составляет 2.50, что существенно ниже ($p < 0.05$) по сравнению с другими биоценозическими группировками литорали, за исключением псаммофильного, где обнаружена наиболее скудная фауна (всего 57 таксонов или 7.6 таксона на пробу; $H=2.16$ бит/экз). Однако по значениям индекса видового богатства (d) литофильный биоценоз уступает лишь литопсаммофильному биоценозу, а по выравненности видов (e) превосходит все типы мелководных биоценозов. Это может свидетельствовать, во-первых, о том, что скалистые и песчаные берега крупных озер неблагоприятны для обитания многим видам донных беспозвоночных и, во-вторых, там в сообществах ни один вид не может достичь массового развития.

Среди всех литоральных биоценозов наиболее качественно богат литопсаммофильный биоценоз *Halesus-Lumbriculus*. Об этом свидетельствуют максимальные среди всех литоральных биоценозов величина индекса Шеннона (3.37) и видового богатства (2.27 бит/экз). Неравномерное распределение

численности отдельных видов отражается на индексе выравненности, и он незначительно меньше, чем в предыдущем биоценозе. Псаммофильный биоценоз выделяется среди других литоральных типов биоценозов низкими показателями разнообразия, выравненности и видового богатства, т.е. почти равными также суровому по природным условиям литофильному биоценозу. Несмотря на достаточно высокое таксономическое разнообразие фитофильного комплекса, величины индекса видового богатства сравнительно ниже, что связано с высокой плотностью организмов в сообществах.

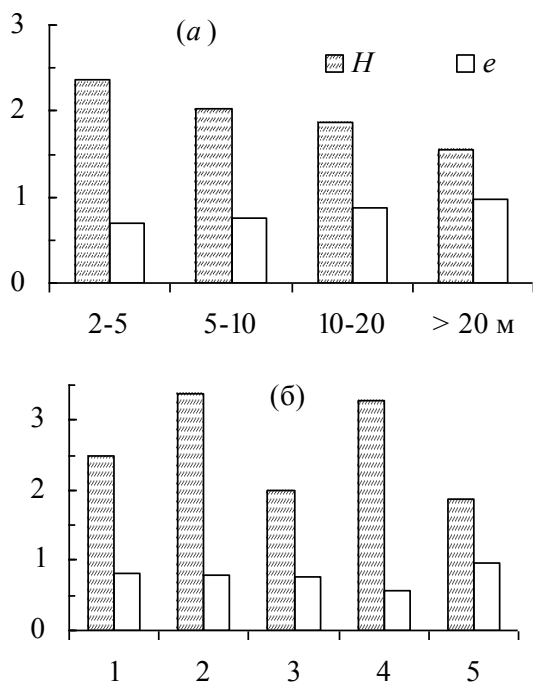


Рис.7.4. Распределение средних значений индекса Шеннона (H) и выравненности (e) по глубине оз. Имандра (а); и в различных типах донных биоценозов в крупных озерах:

1 - литофильный; 2 - литопсаммофильный; 3 - псаммофильный; 4 - фитофильный; 5 - пелофильный (б)

Заросли водных растений являются благоприятным биотопом для формирования качественно и, особенно количественно богатого литорального зообентоса, в условиях северного водоема. Пелофильные и псаммопелофильные биоценозы глубоководных участков озер выделяются низким разнообразием и видовым богатством биоценозов. Однако выравненность в них максимальна по сравнению со всеми типами озерных биоценозов.

Таким образом, разнообразие донных сообществ (за исключением псаммофильных и литофильных биоценозов) выше в прибрежной зоне озер, минимально - в профундали. Видовое богатство закономерно уменьшается по мере увеличения глубины озера, а выравненность возрастает.

7.2.6. Степень трофности и гумификации

Максимальные индексы разнообразия характерны для промежуточных уровней трофности (олиготрофных и мезотрофных малых озер), минимальные - эвтрофных и ультраолиготрофных водоемов (рис.7.5). Индекс выравненности обнаруживает минимальные величины в эвтрофных и мезотрофных озерах. Однако из-за значительной вариабельности рассматриваемых показателей сообществ и их нелинейной зависимости от концентрации биогенных элементов в воде, достоверные корреляционные связи между ними не выявлены. Напротив, индекс видового богатства (d) закономерно ($p < 0.05$) уменьшается по мере повышения уровня трофности, что отражает возрастание общей численности особей в сообществах и сокращение их таксономического богатства при росте уровня трофности. Эти закономерности подтверждаются и величинами индекса выравненности. Однако в эвтрофных по природным причинам водоемах, в отличие от антропогенного эвтрофированных, яркой вспышки развития отдельных (обычно до 2-3) видов не происходит. Увеличение нагрузки биогенных элементов (по природным причинам) в северных водоемах не сопровождается столь катастрофическим сокращением сложности и разнообразия сообществ.

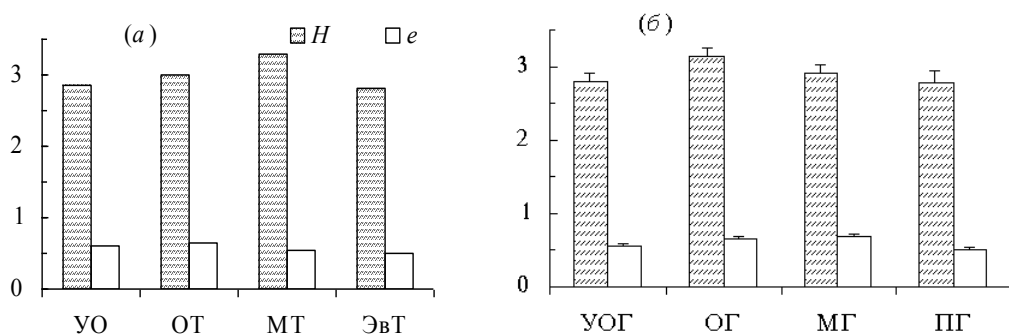


Рис.7.5. Средние значения индекса Шеннона (H) и выравненности (e) литоральных сообществ малых озер различного трофического статуса (а): УО - ультраолиготрофные; ОТ- олиготрофные; МТ - мезотрофные и Эвт - эвтрофные; степени гумификации (б): УОГ - ультраолигогумозные, ОГ- олигогумозные, МГ - мезогумозные и ПГ - полигумозные

Как узнали из главы 6, существует слабая положительная связь между качественными и количественными характеристиками зообентоса и степенью гумификации малых озер. Достоверные корреляционные связи структурных показателей (H , e , d) с цветностью и содержанием в воде Fe не выявлены. Однако максимальное разнообразие и выравненность сообществ наблюдаются на промежуточных уровнях: в олигогумозных и мезогумозных озерах. Индекс видового богатства обнаруживает слабовыраженную тенденцию к уменьшению по мере роста степени гумифицированности вод (рис.7.5).

Таким образом, мы можем заключить, что максимальные величины индекса разнообразия приходятся на промежуточные уровни трофности и гумификации, которые, видимо, являются наиболее оптимальными для нормального функционирования сообществ в северных водоемах. В этих условиях достигается оптимальное для северных водных экосистем сочетание между обилием и разнообразием слагающих сообщество организмов.

7.3. Разнообразие и выравненность сообществ в условиях антропогенного воздействия

Среднее число таксонов в пробе, величины индексов разнообразия Шеннона (H) и выравненности (e) сообществ зообентоса глубоководных зон оз. Имандра минимальны при токсификации (Монче-губа), а видового богатства (d) - при эвтрофировании и термофикации (табл.7.3).

Таблица 7.3

Средние ($M \pm m$) показатели разнообразия зообентоса глубоководной части озер и их придаточных водотоков при различных видах антропогенного воздействия

Антропогенный процесс	Таксоны/проба	H , бит/экз	e	d
Глубоководные участки оз. Имандра				
Токсификация	4.4±0.4	1.36±0.12	0.67±0.05	0.17±0.01
Эвтрофирование	5.1±0.4	1.50±0.12	0.67±0.04	0.16±0.02
Термофикация	10.0±0.7	2.25±0.12	0.71±0.03	0.29±0.02
Контроль	6.3±0.4	2.03±0.08	0.83±0.03	0.30±0.03
Глубоководные участки малых озер				
Токсификация	4.8±0.6	1.60±0.15	0.75±0.05	0.31±0.03
Ацидификация	7.5±1.1	2.17±0.21	0.77±0.05	0.30±0.04
Эвтрофирование	11.7±1.6	2.21±0.25	0.64±0.05	0.29±0.04
Контроль	10.5±1.3	2.29±0.180	0.74±0.03	0.35±0.04
Литораль озер				
Токсификация	4.5±0.5	1.73±0.14	0.79±0.04	1.21±0.08
Ацидификация	12.7±0.5	2.70±0.07	0.73±0.02	1.48±0.07
Эвтрофирование	8.0±1.3	2.48±0.21	0.77±0.04	1.04±0.18
Термофикация	10.7±1.8	2.84±0.17	0.87±0.02	1.12±0.18
Контроль	13.3±0.4	2.89±0.06	0.79±0.01	1.21±0.05
Водотоки				
Токсификация	11.9±1.01	2.40±0.13	0.69±0.03	1.21±0.08
Ацидификация	13.7±0.6	2.73±0.09	0.64±0.03	0.94±0.08
Эвтрофирование	14.1±1.0	2.76±0.20	0.74±0.06	0.65±0.04
Термофикация	10.5±1.2	2.55±0.26	0.75±0.04	1.75±0.19
Контроль	18.0±1.3	3.36±0.06	0.82±0.01	1.13±0.05

Среднее число таксонов в пробах различается достоверно ($p < 0.02$) между сравниваемыми антропогенными процессами, за исключением между термофикацией и эвтрофированием, а также между последним процессом и

контролем (оз.Имандра, плес Бабинская Имандра). Различия индекса разнообразия Шеннона достоверны между всеми сравниваемыми видами воздействий ($p < 0.013$), за исключением между токсификацией и эвтрофированием. Минимальные значения индекса Шеннона при токсификации и ацидификации характерны также для других типов биотопов, за исключением водоводного канала Кольской АЭС (термофикация), где высокая скорость воды становится лимитирующим фактором, ограничивающим обитание типичных лимнобионтных видов. В других типах биотопов величины индекса существенно выше в контроле, при эвтрофировании и термофикации.

Индекс выравненности слабо зависит от вида антропогенного воздействия; лишь между эвтрофированием и контролем выявлено достоверное различие средних величин ($p < 0.02$). В целом, наибольшая выравненность сообществ характерна для контроля и термофикации. Однако в закисленных малых озерах глубоководные сообщества более выровнены по сравнению с другими видами антропогенного воздействия. Это обусловлено тем, что ни один вид в качественно обедненных сообществах не может получить массовое развитие ввиду ограниченности пищевых ресурсов в условиях закисления. Подавление планктонных и бентосных сообществ выражается также в количественном их обеднении ("олиготрофизация") и, соответственно, на дно закисленных озер поступает незначительное количество детрита и другой пищи (Яковлев, 1999). Напротив, в донных сообществах эвтрофных озер наблюдаются минимальные значения индексов выравненности и видового богатства, что связано с массовым развитием 1-2 пелофильных видов, чаще всего олигохет Tubificidae или личинок рода *Chironomus*.

Средние значения индекса видового богатства также различаются достоверно ($p < 0.000$) между антропогенными процессами, за исключением между токсификацией и эвтрофированием (в оз.Имандра), а также между термофикацией и контролем. В экологически благополучных водных объектах (контроль) индекс видового богатства существенно выше, чем при эвтрофировании, ацидификации и токсификации. Причина тому - относительно бедный качественный состав зообентоса в токсической среде и, напротив, обильное развитие эврибионтных видов в эвтрофных водоемах. Однако имеются и отклонения, например, превышение значения индекса в условиях термофикации, ацидификации и токсификации над контрольными водотоками, что обусловлено тем, что при названных антропогенных воздействиях явного доминирования одного вида не происходит (в силу токсичности среды или действия лимитирующего фактора - высокой скорости воды в водоотводном канале Кольской АЭС), как это имеет место в пелофильных и фитофильных биоценозах северных водоемов, а также при их эвтрофировании.

Рассмотрим более подробно роль отдельных видов антропогенного воздействия на показатели разнообразия сообществ.

7.3.1. Токсификация

Величины индекса Шеннона закономерно возрастают по мере удаления от источников загрязнения ($p < 0.05$), т.е. по мере уменьшения концентрации токсичных ТМ в воде и донных отложениях (рис.7.6). Если для индекса

выравненности для глубоководных сообществ Монче-губы характерна та же тенденция, то в литоральных сообществах малых озер она не наблюдается.

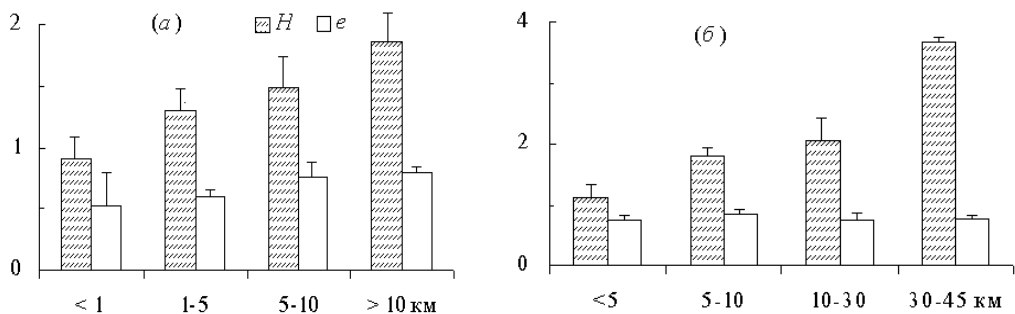


Рис.7.6. Распределение значений индексов разнообразия (H , бит/экз.), выравненности (e) сообществ в зависимости от расстояния от источника загрязнения: глубоководные участки Монче-губы оз.Имандра (а), литораль малых озер в Печенгском р-не (б)

Полученные результаты свидетельствуют о том, что токсичность среды обитания обуславливает однозначное сокращение разнообразия, выравненности и видового богатства сообществ донных животных.

7.3.2. Ацидификация

Средние значения индексов Шеннона, видового богатства, и в меньшей степени выравненности, закономерно уменьшаются по мере снижения уровня рН воды (рис.7.7).

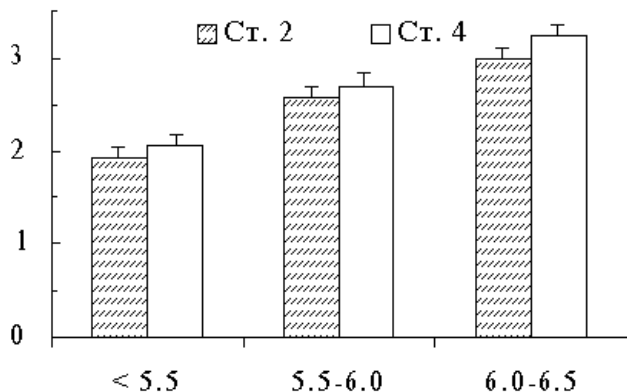


Рис.7.7. Распределение средних значений индексов Шеннона (H , бит/экз.) сообществ зообентоса в зависимости от уровня рН воды: литораль озер (а) и водотоки (б)

Однако разнообразие сообществ формируется там также под влиянием множества других абиотических факторов, в свою очередь, находящихся в зависимости от степени закисления. Так, высокие отрицательные коэффициенты

корреляции (r_s) обнаружены между показателями таксономической структуры и цветностью воды (ЦВ), Fe, а также РОВ. Концентрация Al (особенно его токсичная лабильная форма Al_{лаб}) также характеризуется отрицательной корреляционной связью с показателями разнообразия. Напротив, индексы обнаруживают положительные корреляционные связи ($p < 0.02$) с гидрохимическими показателями (рН, ЩЕЛ, Са, Mg), отражающими в комплексе степень закисленности и буферную способность водоемов по отношению к кислотообразующим веществам.

7.3.3. Эвтрофирование

Величины индекса разнообразия Шеннона и индекса выравненности максимальны при умеренном эвтрофировании - при содержании $P_{общ}$ 5-100 мкг/л (рис.7.8). Некоторое повышение разнообразия сообществ при умеренной нагрузке биогенных элементов - обычное явление в северных водоемах (Яковлев, 1999). В воде с концентрацией $P_{общ} > 100$ мкг/л разнообразие и, особенно выравненность сообществ, резко уменьшаются.

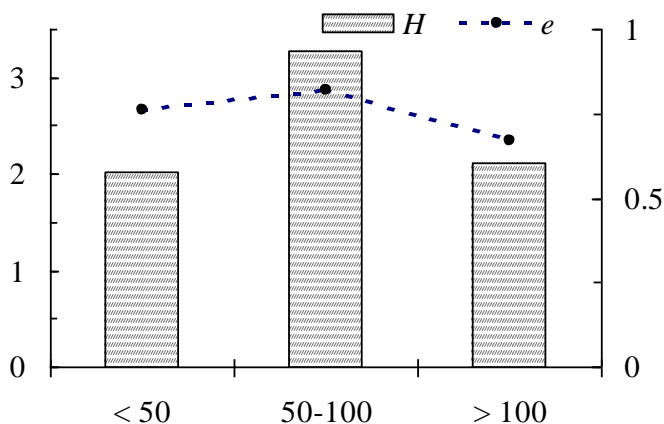


Рис.7.8. Распределение значений индексов Шеннона (H, бит/экз.) и выравненности (e) в глубоководных сообществах малых озер в зависимости от концентрации фосфора ($P_{общ}$, мкг/л) в воде

7.3.4. Термофикация

В отличие от других процессов, для термофикации характерно явное возрастание значений индексов разнообразия, как и выравненности донных сообществ, в зонах сильного и среднего подогрева сбросными водами Кольской АЭС (рис.7.9).

С удалением от водосбросного канала уменьшается температура, скорость течения воды, возрастает глубина, биоценозы становятся качественно обедненными. Однако следует подчеркнуть, что таксономическая структура сообществ в зоне теплового воздействия Кольской АЭС формируется под влиянием большого комплекса факторов; наряду с повышением температуры воды и донных отложений, резко возрастает динамическая активность водных

масс, меняются физико-химические свойства озерных отложений и т.д. Об этом свидетельствуют результаты факторного анализа (рис.7.10) матрицы данных, характеризующих разнообразие глубоководных сообществ, а также ряд гидрофизических и гидрохимических особенностей акватории Зоны I в период с мая по сентябрь.

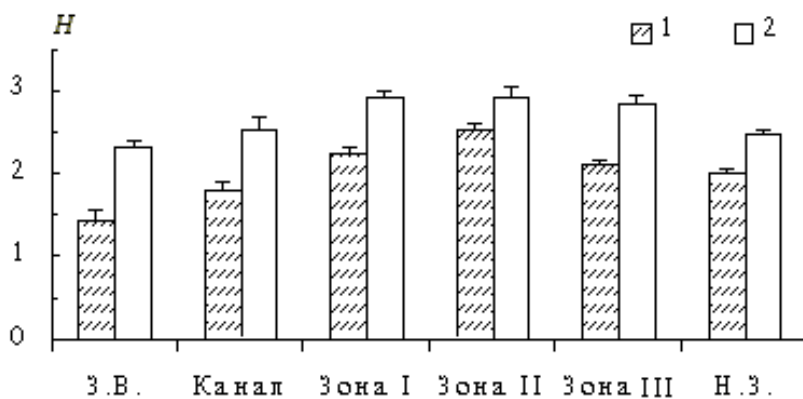


Рис.7.9. Распределение средних значений индекса Шеннона (H , бит/экз.) в различных зонах термофикации (оз.Имандра): глубоководные участки (1), литораль (2)

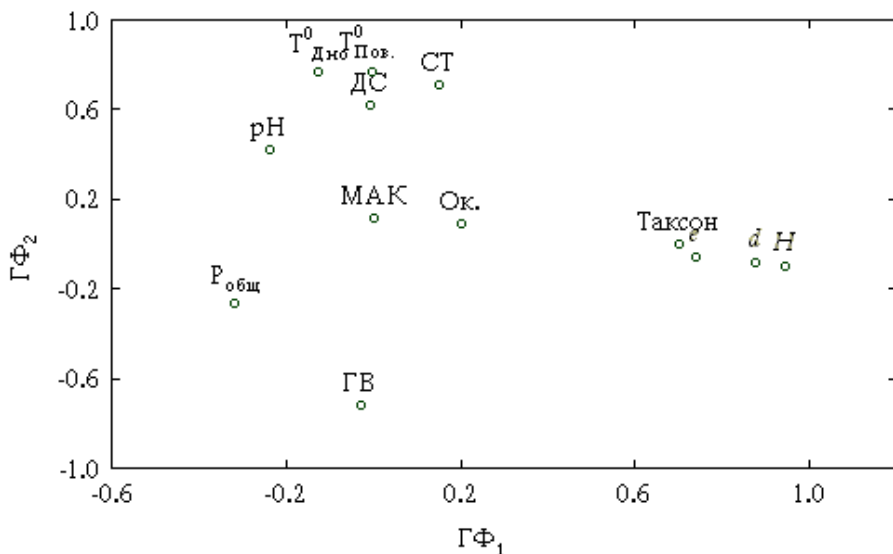


Рис.7.10. Координаты расположения центроид показателей таксономической структуры сообществ зообентоса глубоководных участков оз.Имандра в зоне влияния подогретых вод Кольской АЭС (Зона I) по отношению к двум главным факторам

Три главных фактора (ГФ) объясняют лишь 58.2% дисперсии всех признаков, что еще раз косвенно подтверждает влияние на показатели зообентоса большого числа неучтенных факторов. ГФ₁ (23.4%) отражает разнообразие и выравненность сообществ, поскольку объединяет эти взаимосвязанные показатели. Они отрицательно ($p > 0.05$) связаны лишь с концентрацией $P_{\text{общ}}$. ГФ₂ (19.8%) отражает в основном температурный режим. Видно, что температура воды и глубина водоема отрицательно связаны между собой ($p < 0.01$). ГФ₃ (15.0%) объясняет в основном повышение трофности в зоне подогрева, что характерно для всех водоемов-охладителей.

Таким образом, умеренное эвтрофирование и особенно термофикация способствуют усложнению таксономической структуры сообществ в исходно ультраолиготрофных и олиготрофных северных водоемах (несмотря на сокращение доли стенобионтных холодолюбивых видов). Токсификация и антропогенная ацидификация однозначно ведут к сокращению разнообразия биологических сообществ.

Глава 8

ДОЛЯ ПЕРВИЧНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ОБЩЕЙ БИОМАССЕ СООБЩЕСТВ

8.1. Состав группировки первичноводных организмов

Первичный океан - среда, откуда животные проникли в пресные воды и на сушу (Крепс, 1972; Виноградов, 1975). В настоящее время в пресной воде обитают простейшие, губки, кишечнорастворные, плоские черви, нематоды, аннелиды, моллюски, членистоногие и позвоночные. Ряд из них вторично проник с суши в водную среду или обитает определенный период онтогенеза на суше, или имеет морфологические или поведенческие приспособления к этому, как, например, насекомые и легочные моллюски *Limnaeidae*. Все они образуют группу вторичноводных беспозвоночных. Наиболее типичные вторичноводные организмы - насекомые, у многих из которых лишь личиночная стадия развития связана с водной средой. К вторичноводным также причисляют челюстных пиявок и паукообразных (Старобогатов, 1970). Они способны дышать атмосферным воздухом: в определенный период индивидуального развития или всю жизнь. Их главное преимущество, особенно у насекомых, - способность к вагиальности и, соответственно, меньшая зависимость от качества водной среды по сравнению с гомотопными гидробионтами.

Часть из последней группы не имеет даже дальних родственников среди наземной фауны и не проявляет в онтогенезе приспособлений к наземному образу жизни - комплекс первичноводной фауны (Старобогатов, 1970). По сравнению с вторичноводными первичноводные не способны преодолевать крупные зоогеографические барьеры, быстро переселяться в другие водоемы при ухудшении среды их обитания, например, в результате антропогенного воздействия. Огромное разнообразие вторичноводных, преимущественно насекомых, обеспечило им возможность широкого распространения в континентальных водоемах.

Доля первичноводных видов в общей биомассе бентосных и нектобентосных сообществ в ненарушенных антропогенным воздействием водоемах чаще всего находится в пределах 20-40%, т.е. уступает комплексу вторичноводных.

Среди первичноводных по времени проникновения в пресные воды выделяют три эколого-физиологические группы: палео-, мезо- и неолимнические таксоны (Мартинсон, 1958; Старобогатов, 1970). Палеолимнические виды внедрились в пресные воды первыми. Они известны с палеозоя-неогена. Мезолимнические организмы, вселившиеся в пресные воды позже, освоили преимущественно крупные озера. Неолимническая группа - наиболее "молодая", проникновение которой в пресные воды началось в кайнозой и продолжается в настоящее время (например, инвазия солоноватоводных видов).

Применительно к фауне макробеспозвоночных северо-восточной Фенноскандии огромную по составу группу палеолимнических таксонов представляют аннелиды (*Oligochaeta*, *Hirudinea*), моллюски (*Viviparidae*, *Valvatidae*, *Planorbidae* *Margaritiferidae*, *Pisididae*), ракообразные (*Conchostraca*,

Notostraca, Phyllopora, Isopoda (*Asellus aquaticus*)). Они на территории северной Фенноскандии не смогли заселить лишь высокогорные водоемы и водотоки. Ареал многих видов аннелид и моллюсков охватывает нескольких зоогеографических областей. Палеолимнические виды имели достаточно большой период обитания в пресных водоемах и соответственно смогли приспособиться "... ко всему разнообразию жизни в континентальных водоемах..." (Старобогатов, 1970). В составе пищи у палеолимнических организмов преобладает детрит животного и растительного происхождения, роль живых планктонных и высших водорослей в их рационе меньше (Монаков, 1998; Яковлев, 2000). По способу питания они - преимущественно облигатные и факультативные собиратели и фильтраторы (олигохеты и моллюски); из мезолимнических таксонов в фауне региона представлен лишь один вид - бокоплав *Gammarus lacustis*. Южная граница его ареала в восточной Европе проходит по южным окраинам Подольской, Приднепровской и Приазовской областей (Бирштейн, 1949; Дедю, 1980).

Вероятно, наиболее поздние вселенцы в субарктические водоемы, которых условно можно отнести к неолимническим таксонам - "ледниковые" реликты: бокоплавы *Monoporeia affinis*, *Relictacanthus lacustris*, *Pallasea quadrispinosa*, а также мизида *Mysis oculata*. В пользу этого свидетельствует их ограниченное распространение в пресных и солоноватых водах Арктического бассейна. Не успев приспособиться к разнообразию экологических условий, они освоили преимущественно глубокие части крупных озер северной тайги или более мелкие холодноводные тундровые озера (Väinölä, Rockas, 1990).

Палеолимнические виды, проникнувшие сначала в глубоководные озера с более или менее постоянными, т.е. благоприятными условиями среды обитания, постепенно широко распространились в разнотипных водоемах, включая мелкие водоемы и водотоки с нестабильным режимом. На примере ветвистоусых ракообразных показано (Макрушин, 1992; Калинкина, 2003), что они обладают более глубокими адаптациями по отношению к пересыханию, промерзанию водоемов, возрастанию минерализации воды и действию других неблагоприятных факторов, чем мезо- и неолимнические виды. Представители двух последних групп более чувствительны к ухудшению условий среды обитания и практически отсутствуют в малых пересыхающих озерах и водотоках. В связи с вышеизложенными фактами, становится вполне уместным вопрос: наблюдается ли такое явление в других жизненных формах, например, в зообентосе и нектобентосе.

Настоящая глава посвящена сравнительному анализу распространения бентосных первичноводных беспозвоночных, как и трех, составляющих этот комплекс, групп, в зависимости от различных природных условий и антропогенных факторов.

8.2. Роль природных условий

8.2.1. Высотная поясность и ландшафты

Как известно из предыдущих разделов монографии, ландшафтные условия - важные факторы формирования того или иного лимнического комплекса, включая долю первичноводных беспозвоночных в бентосных сообществах. Основными причинами подобного распределения показателей

рассматриваемых групп в отдельных ландшафтах являются, во-первых, принципиальные различия в физико-географических условиях водосборных бассейнов и самих водоемов, в гидрологическом режиме и характере поступления ОВ в водоемы (Драбкова, Сорокин, 1979). Относительная биомасса первичноводных находится в обратной зависимости от высоты над уровнем моря ($p < 0.04$). Доля первичноводных беспозвоночных выше в озерах и водотоках лесной зоны (рис.8.1). Доля как палеолимнических видов, так и мезолимнического бокоплава *Gammarus lacustris* существенно больше на ур.м. 200-300 м, в тундровых и лесных озерах (табл.8.1).

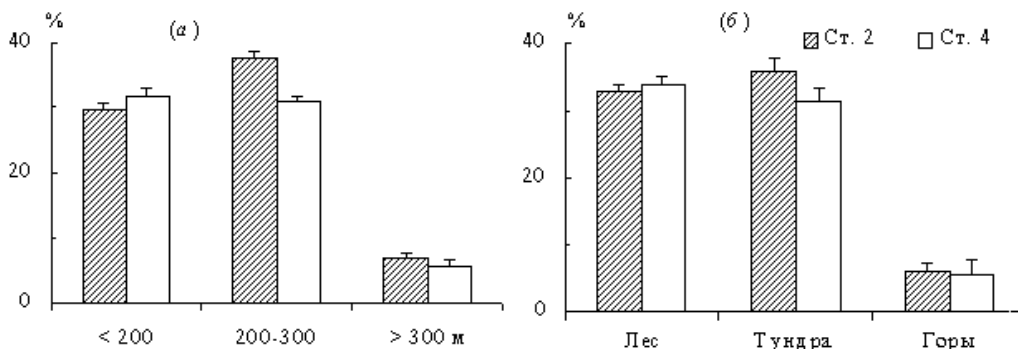


Рис.8.1. Распределение относительной биомассы первичноводных бентосных беспозвоночных (%) в сообществах литорали (Ст. 2) и водотоков (Ст.4) в зависимости от высоты над уровнем моря (а) и их ландшафтной принадлежности (б)

Таблица 8.1

Относительная биомасса ($M \pm m$, %; в скобках - медианы) палеолимнических (ПЛ) и мезолимнических (МЛ) первичноводных организмов в бентосных и нектобентосных сообществах литорали озер (Ст. 2) в зависимости от высоты над уровнем моря и ландшафтной принадлежности озера

Показатель	ПЛ	МЛ
Высота над уровнем моря, м		
>300	7.3±2.2 (1.6)	0
200-300	26.2±2.4 (22.4)	6.2±1.8 (0)
<200	22.1±2.8 (2.8)	4.0±1.6 (0)
Ландшафтные зоны		
Горы	6.2±2.6 (0)	0
Тундра	32.6±4.1 (27.6)	9.5±3.3(0)
Тайга	25.4±2.2 (20.8)	3.1±1.1 (0)

Изменение соотношения палеолимнических видов в общей биомассе сообществ, скорее всего, зависит от генезиса ОВ и интенсивности его поступления в водоем. В горных ландшафтах преобладает роль аллохтонного ОВ, которое утилизируется в основном в пастбищных цепях. Напротив, в водных объектах лесной зоны интенсивность поступления ОВ существенно выше в результате более интенсивного продуцирования его фитопланктоном и

высшей водной растительностью, а также более мощного потока аллохтонного ОВ с территории водосборного бассейна. Здесь, наряду с пастбищным, развито детритное направление и, наконец, в лесных озерах и водотоках условия среды для водных организмов более стабильны. Отсюда становится известной причина продольной зональности в распределении первичноводных в водотоках, а именно, повышения их роли от ритрала (верхняя часть) к потамали (низовье), часто находящейся в лесной зоне, что и характерно для лесных озер. Все эти факторы, по-видимому, определяют в совокупности различия между ландшафтами в степени развития группировки первичноводных организмов.

8.2.2. Тип водного объекта и биотопы

Глубокие части крупных озер выделяются среди всех типов пресноводных биотопов максимальными значениями относительной биомассы первичноводных организмов. Причем доля их закономерно сокращается от наиболее глубокого оз.Умбозеро (максимальная глубина >115 м) к более мелким: оз.Имандра (67 м) и Ловозеро (35 м) (рис.8.2). Оз.Имандра выделяется относительно высокой относительной биомассой неолиминического вида - бокоплава *Monoporeia affinis*. Среди биотопов малых озер наиболее богато заселены первичноводными беспозвоночными глубокие части, где их доля составляет >39% общей биомассы (табл.8.2).

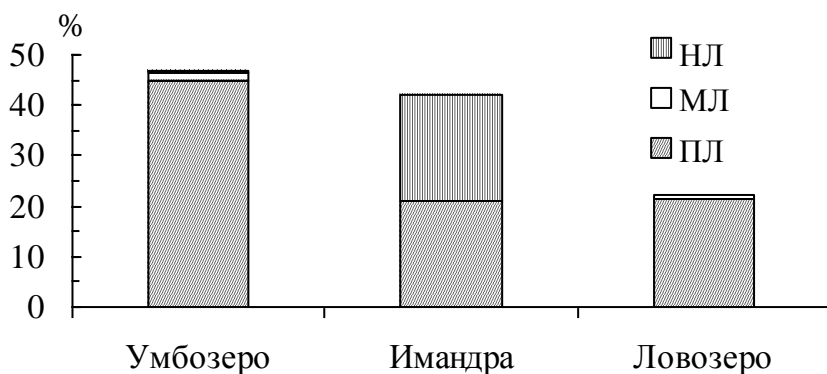


Рис.8.2. Средние значения относительной биомассы первичноводных беспозвоночных в глубоководных сообществах крупных озер Мурманской обл. (ПЛ, МЛ, НЛ - палеолиминические, мезолиминические и неолиминические виды)

Первичноводные, вероятно, находят благоприятные условия для себя в глубокой части водоема, где развит детритный поток утилизации ОВ, а внешняя среда более стабильная по сравнению с биотопами мелководных озер и особенно с водотоками. Однако доля мезолиминического бокоплава *Gammarus lacustris* выше на литорали (Ст.2) и в месте истока водотока из малого озера (Ст.3). Такая приуроченность обусловлена типом питания бокоплава, который, будучи собирателем-детритофагом (Яковлев, 2000), лучше обеспечен пищей именно в этих биотопах.

Относительная биомасса ($M \pm m$, %; в скобках - медианы) палеолимнических (ПЛ) и мезолимнических (МЛ) первичноводных организмов в бентосных и нектобентосных сообществах озер и водотоков (Ст. 1-5 - глубоководные участки малого озера, литораль, место начала водотока, вытекающий водоток и впадающий в озеро водоток; см. рис.2.2)

Станция	ПЛ	МЛ
1	37.2±6.0 (31.1)	1.5±0.4 (0.8)
2	22.6±1.7 (14.9)	4.6±1.2 (0)
3	29.9±2.6 (18.8)	2.8±0.7 (0)
4	25.4±2.3 (15.4)	0.9±0.4 (0)
5	17.7±3.1 (9.3)	0.6±0.3 (0)

Основу биомассы первичноводных организмов в водотоках составляют моллюски Sphaeridae и Gastropoda (без Lymnaeidae). Биомасса олигохет, формируемая в ручьях преимущественно с представителями Lumbriculidae и Naididae, характеризуется отрицательной связью с глубиной и шириной воды в ручье ($p < 0.05$). Водяной ослик и бокоплав, напротив, предпочитают глубокие ручьи с обильными зарослями высших водных растений. Доля личинок двукрылых насекомых в общей биомассе зообентоса возрастает от проточных озер к бессточным ($p < 0.03$).

Место истока ручья из озера (Ст.3) по относительно высокой биомассе первичноводных ненамного уступает глубоководным участкам озер, что еще раз может свидетельствовать об определенном сходстве двух биотопов. В обоих биотопах велика роль детритофагов. Если в первом детрит оседает на дно из водной толщи, то во втором - выносится из озера с водными массами. Природные условия более стабильны в обоих биотопах, чем на литорали и, особенно, в водотоках.

8.2.3. Гидрологический тип малых озер

Относительная численность и биомасса первичноводных животных возрастает от бессточных озер к проточным (табл.8.3). Заметное уменьшение доли первичноводных в сообществах бессточных озер, видимо, обусловлено изоляцией озера при снижении уровня воды, потерей прибрежной зоны с зарослями высших растений. Как результат, это приводит к резкому снижению интенсивности поступления автохтонного и аллохтонного ОВ и, соответственно, детрита для питания. Вероятно, все это - главные причины уменьшения доли первичноводных в литоральных сообществах бессточных озер.

Некоторое повышение роли мезолимнического вида *Gammarus lacustris* в озерах, ставших временно бессточными в летнюю межень, скорее всего, можно объяснить тем, что там резко уменьшается трофическая нагрузка со стороны рыб, а бокоплавы, как и другие крупные беспозвоночные, имеют относительно большие возможности для выживания. Однако число факторов, определяющих количественное развитие первичноводных организмов, по-видимому, достаточно велико.

Относительная биомасса ($M \pm m$, %; в скобках - медианы) палеолимнических (ПЛ) и мезолимнических (МЛ) первичноводных организмов в бентосных и нектобентосных сообществах литорали (Ст. 2) малых озер в зависимости от их гидрологического типа

Показатель	ПЛ	МЛ
Исходный гидрологический тип озер		
Б1	25.4±4.6 (17.5)	0
В1	21.0±4.0 (12.0)	5.4±1.9 (0)
П1	25.1±2.3 (22.8)	4.2±1.1 (0)
Гидрологический тип озер в период отбора проб		
Б2	18.6±3.6 (8.8)	7.1±2.5 (0)
В2	24.0±3.1 (23.6)	2.4±1.4 (0)
П2	26.7±1.8 (19.5)	4.4±1.9 (0)

8.2.4 Глубина и биоценозы в крупных озерах

В крупных озерах роль первичноводных организмов закономерно ($p < 0.05$) возрастает от прибрежной зоны к профундали (рис.8.3). Это связано главным образом с сосредоточением неолимнического бокоплава *Monoporeia affinis* на больших глубинах. В Умбозеро и Ловозеро с глубиной возрастает роль палеолимнических олигохет Tubificidae и моллюсков *Pisidium*.

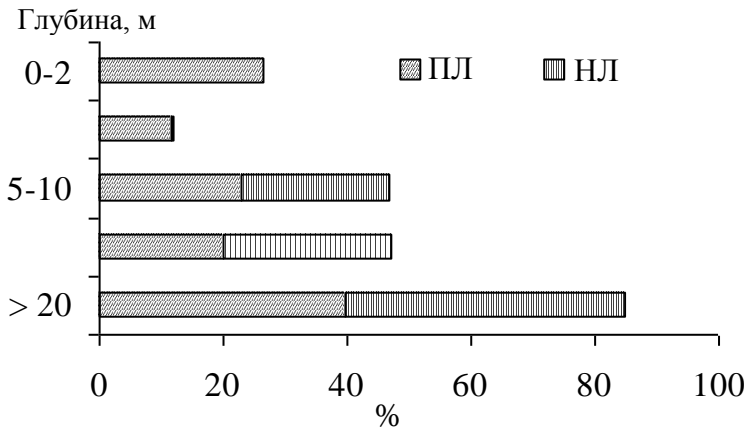


Рис.8.3. Распределение средних значений относительной биомассы (%) палеолимнических (ПЛ) и неолимнических видов (НЛ) в различных глубинных зонах оз.Имандра

Вертикальное распределение доли первичноводных в малых озерах региона (где глубины не превышали 16 м) характеризуется обратной зависимостью от глубины (табл.8.4), что обусловлено доминированием крупных брюхоногих моллюсков, олигохет, водяного ослика и других представителей первичноводных на мелководьях. Мезолимнический бокоплав *Gammarus lacustris* населяет мелководные участки озер.

Распределение доли (% , $M \pm m$) первичноводных в количественных показателях зообентоса на различных глубинах в малых озерах

Глубина, м	Первичноводные	
	численность	биомасса
1-5	29.0 \pm 2.9	39.7 \pm 4.0
5-10	24.9 \pm 4.2	33.4 \pm 4.6
>10	23.4 \pm 5.0	27.5 \pm 3.8

На примере оз.Имандра видно, что доля первичноводных достигает максимальных уровней (>40% общей численности и биомассы) в глубоководном пелофильном биоценозе (рис.8.4), что обусловлено доминированием в сообществах как палеолимнических видов (моллюски *Pisidium* и олигохеты), так и неолимнического вида *Monoporeia affinis*. Однако наибольшая доля палеолимнических видов наблюдается в фитофильном и литопсаммофильном биоценозах литорали. Псаммофильный и литофильный биоценозы отличаются минимальным развитием первичноводных (<20%). В целом, роль первичноводных выше там, где более стабильные условия, высокая обеспеченность пищевыми ресурсами в виде детрита. Они существенно уступают (как и двукрылые) более адаптированным литореофильным группам (веснянкам) в литофильных биоценозах литорали.

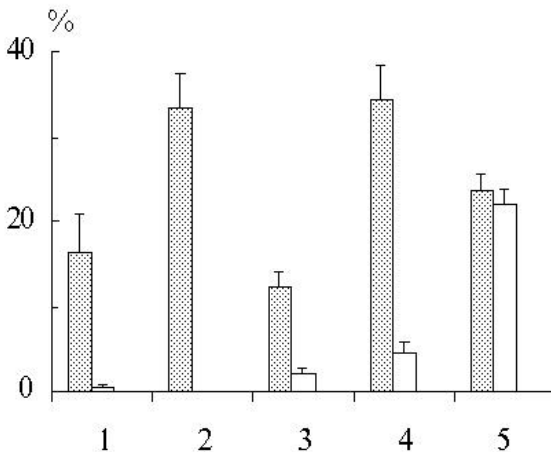


Рис.8.4. Средние значения ($M \pm m$) биомассы палеолимнических (ПЛ) и неолимнических видов (НЛ) беспозвоночных в основных биоценозах оз.Имандра:

1 - литофильный, 2 - литопсаммофильный, 3 - псаммофильный, 4 - фитофильный, 5 - пелофильный (глубоководный)

8.2.5. Степень трофности и гумификации

Доля первичноводных организмов, а также мезолимнического вида *Gammarus lacustris* в общей биомассе зообентоса достигает максимальных уровней в мезотрофных озерах (табл.8.5). Доля первичноводных организмов также

максимальна в полигуמוзной воде. Однако там не встречается мезолимнический вид *Gammarus lacustris*. Соответственно, обнаружена слабая прямая зависимость доли первичноводных от концентрации $P_{\text{общ}}$ в воде и Fe ($p < 0.05$). Неоднозначность реагирования представителей отдельных систематических групп, составляющих комплекс первичноводных, обусловила необходимость проведения факторного анализа. Выявились три главных фактора, объясняющие лишь 52.2% общей дисперсии признаков (рис.8.5).

Таблица 8.5

Относительная биомасса ($M \pm m$, %; в скобках - медианы) палеолимнических (ПЛ) и мезолимнических (МЛ) первичноводных в литоральных бентосных и нектобентосных сообществах (Ст. 2) малых озер в зависимости от их уровня трофности и гумификации

Показатель	ПЛ	МЛ
Трофический статус*		
УОТ (1.0-4.0)	23.2±3.4 (16.3)	3.8±2.1 (0)
ОТ (4.1-10.0)	23.1±1.7 (17.9)	3.2±1.7 (0)
МТ (11.0-3.0)	28.7±4.3 (19.5)	7.0±2.6 (0.5)
ЭВТ (> 35.0)	13.8±4.4 (8.0)	0
Степень гумификации*		
УОГ (2-12)	23.1±2.8 (16.3)	4.5±2.1 (0)
ОГ (15-34)	23.5±3.4 (18.5)	5.0±2.3 (0)
МГ (35-80)	24.8±4.2 (19.4)	2.4±1.2 (0)
ПГ (> 85)	37.0±6.4 (34.0)	0

*Степень трофности и гумификации выделены по концентрации $P_{\text{общ}}$ и ЦВ (см. главу 1).

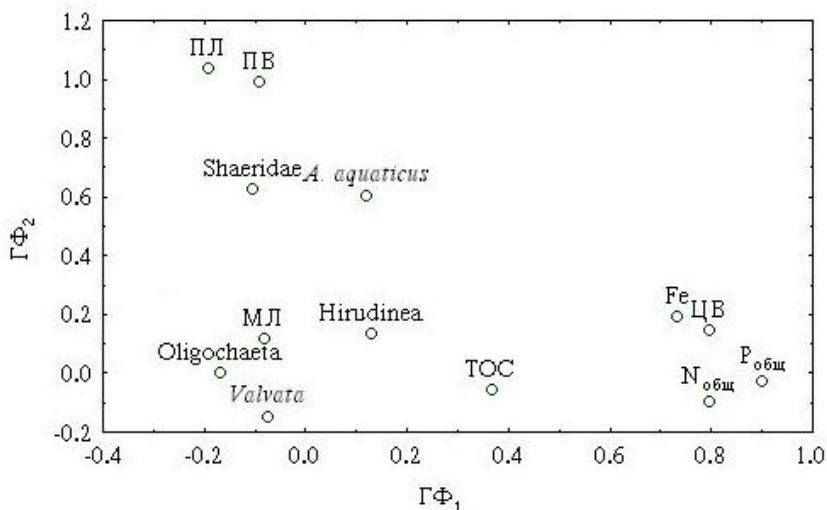


Рис.8.5. Координаты расположения центроид относительной биомасс первичноводных (ПВ), палео- (ПЛ) и мезолимнических (МЛ) видов и групп в литоральных сообществах, а также факторов внешней среды, характеризующих степень трофности и гумификации малых озер

ГФ₁ (20.5%) объясняет трофический статус и степень гумификации озер. ГФ₂ (17.5%) отражает распределение относительных биомасс первичноводных и палеолимнических видов. Видно, что координаты центроид ни одной из систематических групп, составляющих группировку первичноводных видов, не располагаются вблизи показателей трофности и гумификации. Причина - отсутствие на литорали эвтрофных озер многих групп моллюсков и бокоплава (мезолимнический вид), Палеолимнические виды вносят максимальный вклад в общую биомассу зообентоса в полигумозной воде в основном за счет *Asellus aquaticus*. Бокоплав *Gammarus lacustris*, как и пиявки и моллюски, предпочитает озера с меньшей степенью гумификации.

8.3. В условиях антропогенного воздействия

Относительная биомасса первичноводных максимальна в условиях эвтрофирования и термофикации и минимальна - при токсификации и ацидификации (табл.8.6).

Таблица 8.6

Относительная биомасса ($M \pm m$, %; в скобках - медианы) палеолимнических (ПЛ) и мезолимнических (МЛ) первичноводных организмов в литоральных бентосных и нектобентосных сообществах малых озер (Ст.2) в зависимости от вида антропогенного воздействия

Биотоп	ПЛ	МЛ
Токсификация (N_i в воде >10 мкг/л)		
Ст. 1	15.4±4.2 (5.6)	0
Ст. 2	22.8±3.9 (0)	0
Ст. 3	10.9±3.2 (1.4)	0
Ацидификация (рН воды < 6.5)		
Ст. 1	21.5±4.8 (5.0)	0
Ст. 2	15.3±1.4 (8.6)	0.1
Ст. 3	8.1±1.6 (0)	0
Эвтрофирование ($P_{общ}$ в воде >10 мкг/л)		
Ст. 1	46.9±11.4 (45.0)	0.2
Ст. 2	30.7±8.5 (28.6)	0
Ст. 3	42.1±10.7 (48.6)	0
Термофикация (зоны воздействия, Δt °C; Ст. 1)		
Водозабор КАЭС (0°)	8.2±4.5 (2.9)	54.9±9.8 (55.8)*
Водосбросной канал ($> 10^\circ$)	55.3±12.0 (58.6)	0
Зона I (8-10°)	47.7±4.4 (51.4)	0.2±0.1 (0)*
Зона II (3-8°)	31.3±4.9 (21.6)	1.3±0.8 (0)*
Зона III ($< 3^\circ$)	8.0±3.1 (0)	16.2±3.1 (6.1)*
Неотепляемая зона (0°)	23.2±4.8 (17.0)	23.4±5.3 (17.0)*

*Неолимнический вид *Monoporeia affinis*.

8.3.1. Токсификация

Первичноводные характеризуются обратной зависимостью их относительной биомассы от концентрации большинства ТМ и других, сопутствующих загрязняющих веществ. Например, уже при концентрации $Ni > 50$ мкг/л наблюдается резкое сокращение относительной биомассы первичноводных беспозвоночных, а мезолимнические и неолимнические виды в загрязненных озерах Печенгского р-на Мурманской обл. не обнаружены. С удалением от источников загрязнения ТМ вклад первичноводных в общую биомассу сообществ закономерно возрастает (рис.8.6).

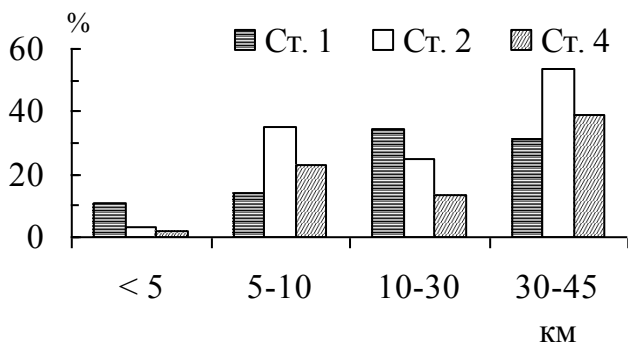


Рис.8.6. Распределение средней относительной биомассы первичноводных в бентосных сообществах глубоководных участков (Ст.1), на литорали малых озер (Ст.2) и в водотоках (Ст.4) на различном расстоянии от источников загрязнения ТМ

8.3.2. Ацидификация

Распределение относительной биомассы первичноводных относительно ключевого фактора в условиях ацидификации - уровня рН воды, характеризуется их ростом по мере возрастания значения рН воды (рис.8.7).

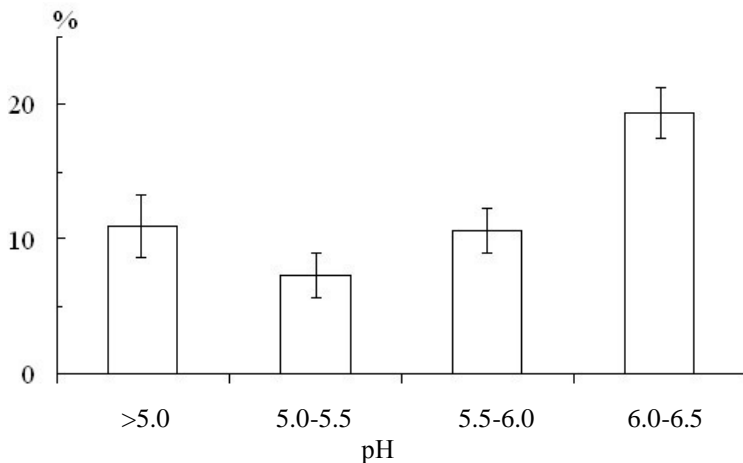


Рис.8.7. Зависимость относительной биомассы первичноводных беспозвоночных в водотоках при разных величинах рН воды

Однако вследствие неодинаковой чувствительности к снижению рН составляющих эту группировку систематических групп (брюхоногие моллюски, бокоплавцы - ацидофобные виды, а олигохеты и водяной ослик *Asellus aquaticus* не обнаруживают заметную зависимость от величины рН), закономерные зависимости не всегда выявляются.

8.3.3. Эвтрофирование

В губе Белой оз.Имандра (где, наряду с эвтрофированием, наблюдается значительная мутность воды и интенсивное осаждение тонких минеральных частиц на дно водоема), выявлено закономерное возрастание доли первичноводных (представленных в основном олигохетами Tubificidae и в меньшей степени моллюсками - горошинками) по мере роста концентрации $P_{общ}$ в воде (рис.8.8).

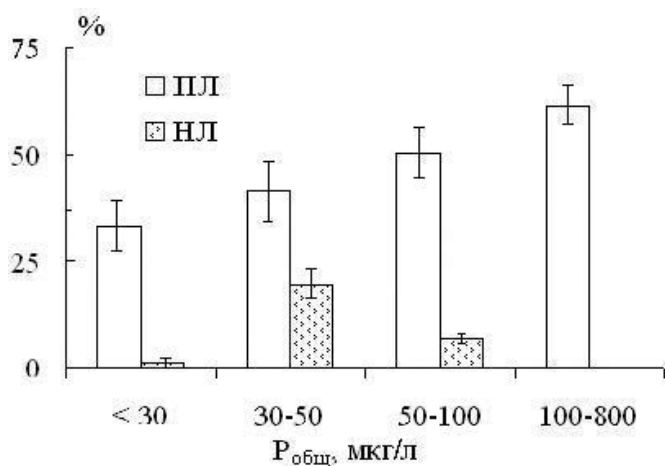


Рис.8.8. Средние значения относительной биомассы палеолимнических (ПЛ) и неолимнических (НЛ) беспозвоночных в бентосных и нектобентосных сообществах губы Белая оз. Имандра при различных концентрациях $P_{общ}$ в воде

С удалением от места поступления сточных вод содержание загрязняющих веществ снижается, соответственно, сокращается роль олигохет в количественных показателях пелофильных сообществ, а роль неолимнического вида *Monoporeia affinis* возрастает (Моисеенко, Яковлев, 1990; Yakovlev, 2002b).

Доля первичноводных в общей биомассе сообществ малых озер и водотоков также повышается по мере роста их трофического статуса. Однако здесь возрастает влияние других факторов, включая абиотических (в водотоках), а также влияние конкурентных отношений с личинками хирономид, легочными моллюсками и другими гидробионтами. Поэтому достоверные корреляционные связи ($p < 0.05$) рассматриваемых биологических показателей с концентрацией $P_{общ}$ выявились лишь для глубоких частей малых озер.

8.3.4. Термофикация

Максимальные значения относительной биомассы первичноводных в глубоководных сообществах наблюдаются в водоотводном канале Кольской АЭС и в Зоне I. Однако холодноводный неолимонический бокоплав *Monoporeia affinis* там фактически не встречается (за исключением наиболее глубоких частей Зоны I (см. главу 3; табл.8.6; Моисеенко, Яковлев, 1990). Доля первичноводных в общей биомассе глубоководных сообществ в зоне подогрева характеризуется положительной связью ($p < 0.02$) со скоростью течения, температурой воды в придонных и поверхностных слоях, обратной - с глубиной и расстоянием от устья водоотводного канала. Роль их также возрастает от мягких илистых грунтов к каменистому субстрату (преобладающий тип грунта на приустьевом участке водоотводного канала АЭС). В Зоне I высокая относительная численность и биомасса первичноводных обусловлена массовым развитием олигохет Tubificidae. С удалением от приустьевого участка канала доля их снижается. Для литоральных сообществ, сформировавшихся как в измененных, так и в естественных термических условиях, не отмечены достоверные различия в относительной биомассе первичноводных, что обусловлено повсеместной встречаемостью моллюсков и олигохет, не отличающихся чувствительностью к повышению температуры воды.

Таким образом, природные особенности биотопа, водного объекта, водосборного бассейна, природно-климатические условия региона, а также вид и интенсивность антропогенного воздействия - факторы, под влиянием которых складывается различное соотношение биомасс первичноводных и вторичноводных беспозвоночных в бентосных и нектобентосных сообществах. Доля первичноводных и, особенно неолимонических видов, в общей биомассе сообществ выше в глубоких частях крупных озер, где развит детритный поток утилизации ОВ и более благоприятные и стабильные условия среды. Роль их выше в лесных водоемах, которые отличаются от горных более мощным потоком поступления ОВ в их экосистемы в результате более интенсивного продуцирования его фитопланктоном и высшей водной растительностью, а также благодаря более интенсивному потоку аллохтонного ОВ с территории водосбора. Здесь, наряду с пастбищным, развито детритное направление утилизации ОВ, что способствует развитию сложной трофической сети. В горных водоемах - преимущественно ультраолиготрофных и олиготрофного статусов - преобладает роль аллохтонного ОВ, которое утилизируется в основном в пастбищных цепях, где основное место в утилизации ОВ принадлежит вторичноводным беспозвоночным.

Все первичноводные высокочувствительны к токсическому воздействию и антропогенному закислению. Лишь *Asellus aquaticus* способен обитать в воде с низкими значениями pH за счет выработки у него специфических морфофизиологических и других адаптаций в связи с обитанием преимущественно в стоячих малых водоемах и пищевой специализацией - потреблением разлагающихся остатков растений. Напротив, роль первичноводных возрастает при умеренном эвтрофировании и термофикации северных водоемов. Однако неолимоническая мизида *Mysis relicta* не выносит даже незначительного повышения уровня трофности, а также она, как и бокоплав *Monoporeia affinis*, не может обитать в водоемах с измененным термическим режимом, как это видно на примере акватории оз.Имандра в зоне влияния Кольской АЭС.

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ.....	5
Сокращения.....	8
Глава 1. ОСОБЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ И ИХ ИЗУЧЕННОСТЬ	9
1.1. Климат и физико-географическая характеристика.....	10
1.2. Характеристика водных объектов и их классификация.....	10
1.3. Ландшафтные условия	13
1.4. Генезис и гидрологические особенности малых озер.....	13
1.5. Трофический статус озер	14
1.6. Гумификация	15
1.7. Природные особенности водотоков	16
1.8. Гидробиологическая изученность и основные черты биологических сообществ	17
Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ	21
2.1. Объекты исследования	21
2.2. Рассматриваемые абиотические факторы и статистическая обработка данных	23
Глава 3. АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ	26
3.1. Классификация антропогенных воздействий и их экологические последствия	26
3.2. Токсификация	26
3.2.1. Экотоксикология тяжелых металлов	26
3.2.2. Зообентос малых озер и водотоков в токсической среде	30
3.2.3. Зообентос крупных озер в токсической среде.....	39
3.2.4. Бионакопление тяжелых металлов в организмах зообентоса	45
3.3. Антропогенная ацидификация	50
3.3.1. Эколого-физиологические аспекты влияния закисления на зообентос	51
3.3.2. Видовой состав и количественные показатели зообентоса в закисленной воде	60
3.3.3. Зависимости биологических последствий ацидификации от природных особенностей малых озер и ручьев	64
3.4. Антропогенное эвтрофирование	67
3.5. Термофикация	71
Глава 4. ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЗООБЕНТОСА	80
4.1. Зоогеографический очерк	80
4.2. Генезис и распространение бентосной фауны в регионе.....	81
4.3. Таксономический состав и разнообразие отдельных групп	83

	Стр.
Глава 5. ЗООБЕНТОС КРУПНЫХ ОЗЕР	95
5.1. Литоральный зообентос	95
5.2. Зообентос глубоководных участков	97
5.2.1. Распределение по глубине.....	99
5.3. Основные типы донных биоценозов в крупных озерах...	102
Глава 6. ЗООБЕНТОС МАЛЫХ ОЗЕР И ВОДОТОКОВ	109
6.1. Малые водотоки как специфические природные объекты и экосистемы	109
6.2. Зообентос различных биотопов	112
6.3. Зообентос водотоков	118
6.4. Состав и количественные показатели зообентоса малых озер и водотоков в зависимости от природных условий	121
6.4.1. Высота над уровнем моря и ландшафты	121
6.4.2. Размеры и гидрологический тип озера	124
6.4.3. Трофический статус	127
6.4.4. Степень гумификации	130
Глава 7. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ	132
7.1. Показатели разнообразия и выравненности	132
7.2. Роль природных условий	132
7.2.1. Высотная поясность и ландшафты	132
7.2.2. Тип водного объекта и биотопы	134
7.2.3. Размерные характеристики озер	134
7.2.4. Гидрологический тип малых озер	136
7.2.5. Глубина и биоценозы в крупных озерах	137
7.2.6. Степень трофности и гумификации	139
7.3. Разнообразие и выравненность сообществ в условиях антропогенного воздействия	140
7.3.1. Токсификация	141
7.3.2. Ацидификация	142
7.3.3. Эвтрофирование	143
7.3.4. Термофикация	143
Глава 8. ДОЛЯ ПЕРВИЧНОВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ОБЩЕЙ БИОМАССЕ СООБЩЕСТВ	146
8.1. Состав группировки первичноводных организмов.....	146
8.2. Роль природных условий	147
8.2.1. Высотная поясность и ландшафты	147
8.2.2. Тип водного объекта и биотопы	149
8.2.3. Гидрологический тип малых озер	150
8.2.4. Глубина и биоценозы в крупных озерах	151
8.2.5. Степень трофности и гумификации	152
8.3. В условиях антропогенного воздействия	154
8.3.1. Токсификация	155
8.3.2. Ацидификация	155
8.3.3. Эвтрофирование	156
8.3.4. Термофикация	157

	Page
INTRODUCTION.....	5
Abbreviations.....	8
Part 1. FEATURES OF FRESHWATER ECOSYSTEMS OF NORTHERN FENNOSCANDIA AND THEIR STUDY	9
1.1. Climate and physical and geographical characteristic	10
1.2. Characteristic of waters objects and their classification	10
1.3. Landscape conditions	13
1.4. Genesis and hydrological features of small lakes	13
1.5. Trophic status of lakes	14
1.6. Humification	15
1.7. Natural features of streams and rivers	16
1.8. History of hydrobiological studies and basic features of biological communities	17
Part 2. MATERIAL AND METHODS	21
2.1. Objects studied	21
2.2. Examined abiotic factors and statistical data processing	23
Part 3. ANTHROPOGENIC INFLUENCE ON WATER ECOSYSTEMS IN NORTHERN FENNOSCANDIA	26
3.1. Classification of anthropogenic influences and their ecological consequences	26
3.2. Toxicification	26
3.2.1. Ecotoxicology of heavy metals	26
3.2.2. Zoobenthos of small lakes and streams in toxic medium	30
3.2.3. Zoobenthos of large lakes in toxic medium	39
3.2.4. Bioaccumulation of heavy metals in benthic organisms....	45
3.3. Anthropogenic acidification	50
3.3.1. Ecological and physiological aspects of acidification influence on zoobenthos	51
3.3.2. Species composition and abundance of zoobenthos in acid water	60
3.3.3. Dependences of biological consequences of acidification from natural features of small lakes and streams	64
3.4. Anthropogenic eutrophication	67
3.5. Termophication	71
Part 4. BENTHIC FAUNA	80
4.1. Zoogeography	80
4.2. Genesis and distribution of fauna in region	81
4.3. Taxonomic composition and diversity of separate groups....	83
Part 5. ZOOBENTHOS OF LARGE LAKES	95
5.1. Littoral zoobenthos	95
5.2. Zoobenthos of deep-water sites	97
5.2.1. Vertical distribution	99
5.3. Types of benthic biocenoses in large lakes	102

	Page
Part 6. ZOOBENTHOS OF SMALL LAKES AND STREAMS	109
6.1. Streams as specific natural objects and ecosystems	109
6.2. Zoobenthos of various biotopes	112
6.3. Zoobenthos in streams	118
6.4. Composition and quantitative characteristics of zoobenthos in small lakes and streams depending on natural conditions	121
6.4.1. Height above sea level and landscapes	121
6.4.2. Size and hydrological type of a lake	124
6.4.3. Trophic status of a lake.....	127
6.4.4. Humification	130
Part 7. TAXONOMIC STRUCTURE OF COMMUNITIES	132
7.1. Indexes of diversity and evenness	132
7.2. Role of natural conditions	132
7.2.1. Height above sea level and landscapes	132
7.2.2. Type of a water object and biotopes	134
7.2.3. Lake size	134
7.2.4. Hydrological type of small lakes	136
7.2.5. Depth and biocenoses in large lakes	137
7.2.6. Trophy and humification	139
7.3. Diversity of communities in conditions of anthropogenic influence	140
7.3.1. Toxification	141
7.3.2. Acidification	142
7.3.3. Eutrophication	143
7.3.4. Termophication	143
Part 8. SHARE OF PRIMARY WATER ORGANISMS IN A TOTAL BIOMASS OF COMMUNITIES	146
8.1. Composition of primary water organisms	146
8.2. Role of natural conditions	147
8.2.1. Height above sea level and landscapes	147
8.2.2. Type of a water object and biotopes	149
8.2.3. Hydrological type of small lakes	150
8.2.4. Depth and biocenoses in large lakes	151
8.2.5. Trophy and humification	152
8.3. In conditions of anthropogenic influence	154
8.3.1. Toxification	155
8.3.2. Acidification	155
8.3.3. Eutrophication	156
8.3.4. Termophication	157

Российская Академия Наук



КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт проблем промышленной экологии Севера

В.А.Яковлев

**ПРЕСНОВОДНЫЙ ЗООБЕНТОС
СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ**

**разнообразие,
структура
и антропогенная динамика**

Часть 2

**Апатиты
2005**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
Институт проблем промышленной экологии Севера

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Казанский государственный университет

В.А.ЯКОВЛЕВ

ПРЕСНОВОДНЫЙ ЗООБЕНТОС СЕВЕРНОЙ ФЕННОСКАНДИИ
(РАЗНООБРАЗИЕ, СТРУКТУРА И АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА)

Часть 2

Апатиты
2005

УДК 377.472

Яковлев В.А. Пресноводный зообентос северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика) - Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2005, ч.2. - 145 с.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований фаунистического состава, экологии, закономерностей формирования структурной организации пресноводных бентосных и нектобентосных сообществ на территории северной Фенноскандии в зависимости от природных факторов и четырех типов антропогенного воздействия: токсификации, acidификации, эвтрофирования и термофикации. Представлены оригинальные классификации беспозвоночных организмов по способу питания (трофическая структура), поведению (этологическая структура), а также рассмотрены особенности формирования состава, количественных характеристик, размерной, пространственной и временной и других структур сообществ в зависимости от большого комплекса абиотических факторов, отражающих особенности внешней среды (зональные и ландшафтные условия), внутриводоемные условия (вид водного объекта, физико-химические характеристики водоема и биотопа). Дана токсикологическая оценка влияния и накопления тяжелых металлов и алюминия в беспозвоночных организмах. Рассмотрены неспецифические и специфические процессы в сообществах при четырех видах антропогенного воздействия, выявлены особенности современной динамики водных экосистем. В силу разной направленности эволюции экосистем при различных видах антропогенного воздействия целесообразно разработать дифференцированные подходы к оценке экологического состояния водоемов и нормированию антропогенных нагрузок. Рассчитана на экологов, гидробиологов, зоогеографов, аспирантов и специалистов в области охраны окружающей среды и смежных специальностей. Ил. - 110, табл. - 124, библиогр. - 444.

Ответственный редактор чл.-корр. РАН Т.И.Моисеенко

© В.А.Яковлев, 2005

© Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, 2005

© Кольский научный центр Российской академии наук, 2005

© Казанский государственный университет, 2005

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES

KOLA SCIENCE CENTRE

Institute of the North Industrial Problems

RUSSIAN MINISTRY OF EDUCATION

Kazan State University

V.A.YAKOVLEV

**FRESHWATER ZOOBENTHOS OF NORTHERN FENNOSCANDIA
(DIVERSITY, STRUCTURE AND ANTHROPOGENIC DYNAMIC)**

Part 2

Apatity
2005

UDK 377.472

V.A.Yakovlev. Freshwater zoobenthos of northern Fennoscandia (diversity, structure and anthropogenic dynamic) - Apatity: Print. Kola Science Centre RAS, 2005, part 2. - 145 p.

Ecology, fauna composition, and formation of structural organization of the freshwater benthos and nektobenthos communities in territory of northern Fennoscandia are generalized. The role of the natural factors and four types of anthropogenic influences (toxification, acidification, eutrophication and termophication) is revealed. The original classifications of invertebrates on a way of feeding (trophic structure), behaviour (ethological structure) are submitted. Dependencies of composition, quantitative characteristics, dimensional, temporary and other community structures from the large complex of abiotic factors reflecting features of geographical and landscape conditions, type of aquatic object, physical and chemical characteristics of reservoirs and biotopes are considered. The toxicology and accumulation of heavy metals and aluminium in invertebrate organisms are studied. The non-specific and specific processes in communities at four types of anthropogenic influences, the features of modern dynamic of water ecosystems are revealed. Shown necessities of the different approaches to an estimation of the ecological state and limitation of anthropogenic loads. Il. - 110, tables - 124, ref. - 444.

Editor-in-chief Russian RAS Corresponding member T.I.Moiseenko

© V.A.Yakovlev, 2005

© Institute of the North Industrial Ecology Problems KSC RAS, 2005

© Kola Science Centre Russian Academy of Sciences, 2005

© Kazan State University, 2005

Глава 9

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ

9.1. Классификация бентосных организмов по типу и способу питания

Трофическая структура сообщества формируется в зависимости от характера пищевых взаимоотношений между особями (Одум, 1986; Hildrew, Townsend, 1987; Алимов, 1989, 2001; Бигон и др., 1989 и др.). В соответствии с количеством и характером поступления ОВ в водную экосистему в нормально функционирующих сообществах насчитывается от двух до пяти трофических уровней, а трофическая структура включает группировки из видов с узким или с широким спектром состава потребляемой пищи. При этом ведущая трофическая группировка в сообществе определяется по доминирующему виду (Мирошниченко, 1984). Число группировок, как правило, выше в сообществах со сложноорганизованной трофической структурой (Алимов, 2001). В этом случае группировки включают в себя большой спектр видов животных из различных систематических групп. Они различаются между собой морфолого-экологическими приспособлениями к максимальному и эффективному использованию пищевых ресурсов. Следовательно, чтобы избежать пищевой конкуренции в одной и той же группировке, имеется определенная пищевая специализация (Бигон и др., 1989). Пространственное и временное расхождение и наличие определенных экологических ниш обеспечивают сосуществование консументов с близкими экологическими потребностями (Сергеева, 1995). Если на нижних трофических уровнях характеристики (размеры, поведение, систематическое положение) составляющих их групп не так сильно различаются, то представители высших уровней - хищники отличаются большим разнообразием поведения и способа добывания жертвы.

Считается (Константинов, 1986), что для северных водоемов характерно преобладание пастбищного направления утилизации ОВ при относительно простой трофической структуре. При увеличении потока ОВ она упрощается, возрастает роль детритной цепи, в которой доминирует группировка детритофагов. В наземных экосистемах плотность сапрофагов, как правило, лимитируется недостатком пищи, фитофагов - запасом пищи, и особенно прессом хищников и паразитов, а самих хищников - поведенческими механизмами регуляции, функционально связанными с их плотностью. Исходя из вышеотмеченного, можно предположить, что соотношение различных трофических групп в бентосных сообществах должно находиться в состоянии устойчивого равновесия и складываться в зависимости от косвенного или непосредственного действия множества биологических факторов, в том числе вида и запаса пищи, а также абиотических факторов.

В настоящее время сложилось двойственное понимание трофической структуры сообществ. Первый подход акцентирует внимание на продукционно-энергетических аспектах (Одум, 1986 и др.). Например, структура по «типу жизнедеятельности» видов предполагает их принадлежность к тому или иному уровню в трофической сети экосистемы. Преобладает функциональный подход,

акцентирующий внимание на вещественно-энергетических потоках по трофическим цепям, проблемам круговорота и трансформации веществ и энергии в экосистемах (Винберг, 1986; Алимов, 1982, 1989, 2001 и др.). Образ жизни, состав потребляемой пищи, пищевое поведение, пищевые взаимоотношения между конкретными особями в среде их обитания и другие проблемы трофической (пищевой) этологии бентосных животных получают при этом меньшее внимание.

Второй подход основан на рассмотрении трофической структуры как количественного соотношения животных с различными способами питания (Зимбалева, 1981; Зимбалева и др., 1987; Cummins, 1974, 1984; Монаков, 1974, 1998). Здесь большее внимание уделяется пищевому поведению, захвату и потреблению, а также качественному и количественному составу пищи.

Классификация бентосных животных по способу питания и составу потребляемой пищи затрудняется слабой изученностью, например, по сравнению с питанием зоопланктона (Гутельмахер и др., 1988) или рыб. Многие бентосные животные способны потреблять как живые организмы, так и разлагающееся ОВ (детрит), т.е. они одновременно могут находиться в составе цепи выедания и детритной цепи. Во-вторых, бентосные животные не отличаются строгой пищевой специализацией и чаще являются всеядными. Они могут принадлежать к различным трофическим группировкам и даже трофическим уровням (Драбкова и др., 1994, 1996). В зависимости от количества и качества пищи донные животные избирательно потребляют предпочтительную пищу, а при ее недостатке поедают менее предпочтительную, но доступную (Cummins, 1974, 1975, 1984; Монаков, 1998). Анализ немногочисленных литературных сведений показал, что в предложенных классификациях трофической структуры сообществ в разной степени учитываются способ питания или преобладающий в рационе состав пищи. Например, пресноводные и морские бентосные организмы по спектрам и способу питания подразделяются на группы детритофагов, фильтраторов, хватателей, собирателей и хищников (Яшнов, 1969; Извекова, 1972, 1975). М.П.Мирошниченко (1984), характеризуя трофическую структуру сообществ в Цимлянском водохранилище, рассматривает семь группировок: сестонофаги подвижные, сестонофаги неподвижные, сестодетритофаги, детритофаги, собирающие пищевые частицы с поверхности грунта, грунтоеды (детритофаги, заглатывающие грунт без выбора), плотоядные (активные хищники) и всеядные (факультативные хищники).

Т.Л.Поддубная (1988), основываясь на принадлежности животных к детритной или пастбищной цепи и способе питания, рассматривает шесть типов трофических группировок: фитодетритофаги-фильтраторы-собиратели, фитодетритофаги-фильтраторы, детритофаги-собиратели, детритофаги-глодатели, всеядные собиратели-хвататели, хищники - активные хвататели.

В.А.Абакумов (Руководство..., 1992) в основу классификации трофической структуры кладет состав пищи и выделяет зоофагов, зоодетритофагов, детритофагов, фитодетритофагов, фитофагов, зоофитофагов и всеядных.

Из последних, известных автору работ (Ильяшук, 1994), в зообентосе выделяется пять группировок: 1) безвыборочно заглатывающие детритофаги; 2) фильтраторы фитодетритофаги; 3) хвататели + собиратели всеядные; 4) фильтраторы + собиратели + соскребатели фитодетритофаги; 5) хищники.

Индекс трофической комплексности (Павлюк, 1998), основанный на учете принадлежности бентосных организмов к тому или иному трофическому уровню и передаче веществ и энергии по уровням, механизма питания, размера потребляемой пищи, использован для оценки качества воды рек Среднего Урала.

С учетом функциональной роли (механизма питания и состава пищи) бентосных насекомых водотоков Камминз (Cummins, 1974, 1984) и Ветцель (Wetzel, 2001) выделяют четыре основные группы:

1) размельчители, питающиеся размельченной живой и мертвой растительной пищей и минеры (потребляют относительно крупные частицы >1 мм);

2) собиратели, питание которых связано с подбиранием оседающих на дно ручьев мелких частиц растений и детрита, а также фильтрацией мелких взвешенных частиц, живых и мертвых организмов из потока воды размером <1мм;

3) соскребатели - потребители мелких водорослей и других компонентов перифитона, размером <1 мм;

4) хищники, активно и пассивно охотясь (с помощью ловчих сетей), потребляют целые животные или их ткани (размером >1 мм).

Эта классификация использована в работе, посвященной экологическим проблемам рек Дальнего Востока (Леванидова и др., 1989а), где бентосные организмы распределены в пять групп: размельчители, хищники, скребущие, коллекторы, фильтраторы.

Как уже указывалось, что многим видам бентосных беспозвоночных присущ широкий спектр состава пищи в зависимости от возраста, а также от качества и количества пищи. Поэтому автор полагает, что в классификации трофической структуры сообществ, видимо, должны учитываться в первую очередь способ питания, а затем состав пищи, который менее постоянен у особей в онтогенезе и изменяется адаптивно в зависимости от наличия той или иной пищи. Исходя из этого, предлагается классификация, которая существенно расширена (включены таксоны гомотопных беспозвоночных). Она применима как для лотических, так и лентических систем в субарктических регионах (табл.9.1).

Таблица 9.1

Основные трофические группы бентосных и нектобентосных беспозвоночных водоемов северной части Фенноскандии (Яковлев, 2000)

Трофическая группа	Способ питания	Состав пищи и их размер	Семейства беспозвоночных, виды которых в основном соответствуют выделенным трофическим группам
1	2	3	4
Грунтозаглатыватели	Заглатывают грунт из поверхностных или глубоких слоев	Мелкие разлагающиеся частицы ОБ, микроорганизмы (размер частиц пищи <10 ³ мкм)	Oligochaeta (Tubificidae, Lumbriculidae, Lumbicidae, Enchytraeidae)

1	2	3	4
Собиратели-детритофаги, факультативные фильтраторы	Поедают детрит на поверхности грунта	Детрит, живые и разлагающиеся мелкие организмы, ОБ (<10 ³ мкм)	Oligochaeta (Naididae), Gastropoda (Lymnaeidae (в т.ч. <i>Lymnaea</i>), Planorbidae, Valvatiidae), Bivalvia (Sphaeridae), Isopoda (Asellidae), Amphipoda (Haustoriidae, Gammaridae), Ephemeroptera (Caenidae, Ephemeridae, Leptophlebitidae, Baetidae, Ephemerellidae, Heptageniidae), Hemiptera (Gerridae), Coleoptera (Hydrophilidae), Diptera (Chironomidae, Ceratopogonidae)
Собиратели - облигатные фильтраторы	Активная и пассивная фильтрация, седиментация пищи (преимущественно детрит) из толщи воды	Живые простейшие, водоросли, ракообразные и мелкие разлагающиеся частицы ОБ (<10 ³ мкм)	Bivalvia (Margaritiferidae, Sphaeridae), Ephemeroptera (Siphonuridae), Trichoptera (Philopotamidae, Psychomyiidae, Hydropsychidae, Brachycentridae), Lepidoptera, Diptera (Simuliidae, Chironomidae, Culicidae)
Соскребатели	Соскабливают обрастания с твердых субстратов	Водоросли и микроорганизмы (<10 ³ мкм)	Ephemeroptera (Heptageniidae, Baetidae, Ephemerellidae, Caenidae, Leptophlebitidae), Hemiptera (Corixidae), Coleoptera (Haliplidae, Elmidae, Helodidae, Dryopidae), Trichoptera (Glossosomatidae, Leptoceridae, Molannidae, Odontoceridae), Lepidoptera, Diptera (Chironomidae)

1	2	3	4
Размельчители	Размельчение крупных кусков растений	Крупные части и ткани живых и разлагающихся растений ($>10^3$ мкм)	Gastropoda (<i>Lymnaea</i>), Isopoda (Asellidae), Amphipoda (Gammaridae), Plecoptera (Nemouridae, Leuctridae, Taeniopterygidae, Capniidae), Coleoptera (Chrysomelidae), Trichoptera (Limnephilidae, Phryganeidae, Glossosomatidae, Lepidostomatidae, Leptoceridae), Chironomidae (Endochironomus, Cricotopus), Tipulidae
Активные хищники	Глотание животных или отдельных частей, всасывание жидких и полупереваренных тканей	Живые животные организмы, их фрагменты и ткани ($>10^3$ мкм)	Turbellaria, Hirudinea, Plecoptera (Perlodidae, Perlidae), Odonata, Sialidae, Hemiptera (Notonectidae, Gerriidae, Veliidae), Coleoptera (Dytiscidae, Colymbetidae, Gyrinidae), Trichoptera (Rhyacophilidae, Polycentropodidae, Hydropsychidae), Diptera (Rhagionidae, Tanypodinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Cryptochironomus)

Грунтозаглатыватели - олигохеты заглатывают грунт вместе с мелкими разлагающимися частицами животных и растений, с мелкими водорослями и микроорганизмами. В группе **собирателей-детритофагов** можно выделить две подгруппы: **собиратели-глотатели**, собирающие на поверхности субстрата разлагающиеся тонкие частицы ОВ или одновременно принадлежавшие к факультативным фильтраторам. Собиратели-глотатели - наиболее сложная по составу и способу питания группа. Хирономиды *Orthocladiinae* - собиратели детрита и водорослей (ряд видов *Cricotopus* и *Psectrocladius* также могут активно поедать мелких беспозвоночных), личинки *Chironominae* потребляют водоросли и детрит (есть и паразитические формы и

минеры растений). В целом, хирономиды отличаются значительной пластичностью в выборе способа питания и пищи (Oliver, 1971; Монаков, 1974).

Основные представители группы **фильтраторов** - поденки (Siphonuridae), ручейники (Philopotamidae, Psychomiidae, Hydropsychidae), двукрылые (Simuliidae, Culicidae). Факультативные фильтраторы (*Chironomus plumosus*, личинки *Endochironomus*, *Glyptotendipes*, ряд других групп Chironomini), собирают пищу с поверхности субстрата (Oliver, 1971; Извекова и др., 1983). Личинки *Rheotanytarsus* - типичные сессильные фильтраторы в горных ручьях (Malmgvist, Otto, 1987; Malmgvist, Mäki, 1994). В условиях повышенной мутности в загрязненных водоемах ряд фильтраторов, скорее всего, переходит на питание путем собирания пищи с поверхности грунта. Например, личинки *Chironomus dorsalis* в условиях лабораторных опытов активно потребляют частички корма (сухие дрожжи и другой органический материал) путем собирания с поверхности ила или даже с поверхности воды в кюветах (Яковлев, 1986). С учетом всего этого, мы представителей Orthocladiinae и Chironominae (за исключением хищных форм) включили в группу собирателей-детритофагов.

Моллюски *Pisidium* - одновременно фитодетритофаги-собиратели и фильтраторы. Соответственно их биомассу распределили по 50% в группы фильтраторов и собирателей-глотателей. Всеядный бокоплав *Monoporeia affinis* по типу питания относится к собирателям - детритофагам (Гордеев, 1952) является основным потребителем бактерий в донных отложениях (Ankar, 1977; Johnson, 1987; Lopez, Elmgren, 1989) и планктонных водорослей (Moore, 1977). Бокоплав может также активно потреблять живые ракообразные зоопланктона и, следовательно, вести себя как факультативный хищник (Курашов, Слепухина, 1988; Слепухина, 1990). Поэтому мы биомассу *Monoporeia affinis* включили соответственно в состав собирателей-глотателей и хищников (по 50%). Спектр питания другого вида бокоплава - *Gammarus lacustris* почти совпадает с таковым у водяного ослика *Asellus aquaticus*. Будучи всеядным, водяной ослик в основном потребляет тонкоструктурный детрит (около 95% рациона), представляющий собой разлагающиеся высшие растения, а остальная часть приходится на водоросли и частицы мертвых животных (Moore, 1975; Салазкин, 1976). Мнение о принадлежности водяного ослика к группе соскребателей (Жемаева, 1988), скорее всего, требует уточнения, так как в изученных автором прудах с мягким полужидким грунтом вряд ли подобный способ питания мог быть основным (Монаков, 1999). Соскабливание предполагает наличие обширных площадей твердого субстрата или поверхности растений. Как известно, ослики предпочитают заиленные мелководные непроточные водоемы. В лесных ручьях и небольших озерах, где основной пищей является аллохтонный органический материал в виде листового опада и остатков растений, водяной ослик переключается на потребление детрита и полуразрушенной растительной ткани вместе с развивающимися на них бактериями, грибами и мелкими беспозвоночными (Wetzel, 2001). Исходя из этого биомасса *Asellus aquaticus* и *Gammarus lacustris* делилась пополам между собирателями-глотателями и размельчителями.

Пища соскребателей - водоросли, грибы, бактерии, простейшие, а также мертвое ОВ, собираемые с твердых субстратов или с поверхности растений. Размельчители дробят крупные фрагменты живых и мертвых растений на

мелкие частицы или являются минерами. В ручьях и в малых лесных озерах в их пище преобладает аллохтонный органический материал, в крупных озерах с обильными зарослями растений - водные растения.

Хищники активно заглатывают живых животных или их фрагменты (пиявки, турбеллярии, Odonata, веснянки Perlodidae, Perlidae, вислоккрылки *Sialis*, ручейники Polycentropodidae, Rhiacophilidae, частично Hydropsichidae, жуки Dytiscidae, Colymbetidae, Gyrimidae, хирономиды Tanypodinae, Prodiamesinae, *Cryptochironomus*, личинки ряда других родов). Они также высасывают жидкие и полупереваренные ткани (Hydracarina, полужесткокрылые Notonectidae, Gerridae, Veliidae, двукрылые Rhagionidae, Tabanidae). Способ добывания жертвы у них самый разнообразный - активная охота за ними или засада (турбеллярии, пиявки, водные жуки, стрекозы, ручейники Rhiacophilidae), а также лов с помощью сетей и трубок различной конструкции, совмещаемый с активным захватом жертвы (личинки ручейников Polycentropodidae и Hydropsichidae) (Wallace, Merritt, 1980; Edington, Hildrew, 1981).

Паразиты питаются соками и тканями живых организмов. Представителями этой группы являются личинки Hydracarina, пиявки *Acanthobdella pelledina*, *P. geometra*, членистоногие *Argulus foliaceus*, ряд групп Hymenoptera и Diptera. Исходя из специфичности этого вида питания, данная группировка в работе не рассматривается.

В соответствии с задачами настоящей работы, приступим к анализу трофической структуры бентосных сообществ в зависимости от различных природных условий и антропогенного воздействия.

9.2. Роль природных условий

9.2.1. Высотная поясность и ландшафты

Выявлена определенная высотная зональность в распределении состава доминирующих трофических группировок в литоральных сообществах озер (табл.9.2). Если на высоте >300 м над ур.м. на долю доминирующих собирателей-глотателей приходится >50% биомассы зообентоса, то ниже (200-300 м) к ним в качестве субдоминантной группировки присоединяются размельчители, и затем, еще ниже (<200 м), собиратели-глотатели становятся вторыми, существенно уступая хищникам. Грунтозаглатыватели характеризуются обратной зависимостью от высоты над уровнем моря ($p < 0.02$), что объясняется предпочтением олигохетами мягких илистых грунтов, представленных широко в низинных водоемах. Анализ материала также показывает, что имеются определенные различия в трофической структуре между ландшафтами (табл.9.3).

Собиратели-глотатели, представленные в основном личинками хирономид, преобладают в литоральных сообществах горных озер. В тундровых и лесных озерах доминируют хищники; этой группировке уступают собиратели-глотатели и размельчители (преимущественно ручейники Limnephilidae и Phryganeidae). Однако благодаря распространению указанных и других групп ручейников, а также растительноядных веснянок, размельчители - третья по значимости группировка и в горных озерах. Роль грунтозаглатывателей выше на литорали тундровых и лесных озер, где развиты мягкие илистые донные отложения.

Таблица 9.2

Трофическая структура ($M \pm m$, %) зообентоса литорали малых озер в зависимости от высоты над уровнем моря на территории северной Фенноскандии

Группа	Высота над уровнем моря, м		
	< 200	200-300	> 300
Грунтозаглатыватели	12.7±1.9	11.0±1.3	1.0±0.4
Собиратели-глотатели	22.0±1.3	30.3±1.6	55.2±4.7
Собиратели-фильтраторы	2.3±0.5	3.2±0.6	6.5±1.2
Соскребатели	3.1±0.4	3.0±0.4	4.7±0.9
Размельчители	19.5±3.9	27.6±1.7	7.9±2.1
Хищники	40.4±2.5	24.9±2.4	24.5±2.0

Таблица 9.3

Трофическая структура ($M \pm m$, %) зообентоса литорали малых озер в зависимости от ландшафтной принадлежности

Группа	Ландшафт		
	лес	тундра	горы
Грунтозаглатыватели	8.8±1.0	15.4±1.7	1.0±0.4
Собиратели-глотатели	26.8±1.3	26.7±1.9	53.2±1.8
Собиратели-фильтраторы	2.2±0.4	3.8±0.3	6.2±1.2
Соскребатели	3.1±0.4	2.9±0.4	4.7±0.9
Размельчители	25.2±3.5	21.4±2.2	9.3±2.3
Хищники	33.9±1.9	29.8±1.3	25.6±1.8

Роль фильтраторов повышается по мере роста высоты над уровнем моря. Соскребатели не проявляют заметную вертикальную зональность в распределении, так как представители этой группировки (поденки, ручейники Molannidae, Leptoceridae, клопы Corixidae и др.) потребляют мельчайшие водоросли с прикрепленными живыми и мертвыми микроорганизмами как с камней и валунов (>300 м), так и с поверхности высших растений (в низинных озерах).

Доля размельчителей, пищей которым служат крупные живые и разлагающиеся остатки водных и околоводных растений, листья деревьев, выше на промежуточной высоте (200-300 м). В низинных озерах доля размельчителей также существенна, но они там уступают хищникам, представленным преимущественно крупными личинками стрекоз, ручейников, вислокрылок и жуками. Доля хищников максимальна в низинных озерах и водотоках (рис.9.1). Подтверждает это и отрицательная корреляционная связь ($p < 0.006$) доли хищников со степенью развития обрастаний мхов, которые более обычны на литорали горных озер.

Известно, что доля собирателей-фильтраторов выше в верхней части водотоков (Vannote et al., 1980). Наши данные также показали закономерное ($p < 0.02$) возрастание их относительной биомассы по мере увеличения высоты над уровнем моря (табл.9.4).

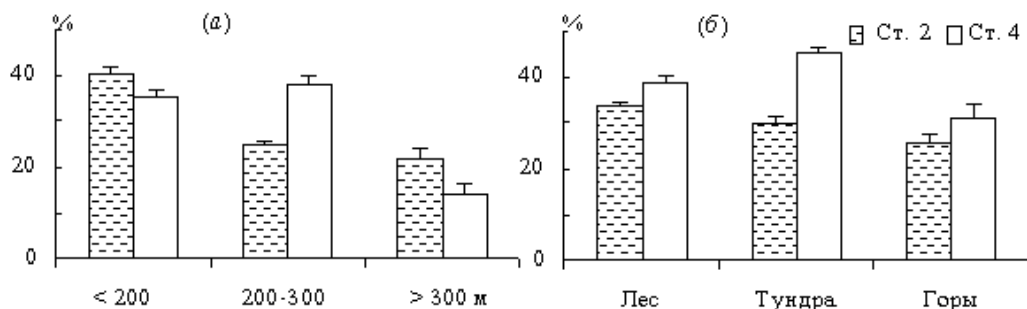


Рис.9.1. Распределение средних значений биомассы (%) хищных беспозвоночных в зообентосе литорали малых озер (Ст.2) и в водотоках (Ст.4) в зависимости от высоты над уровнем моря (а) и ландшафтной принадлежности (б)

Таблица 9.4

Трофическая структура ($M \pm m$, %) зообентоса водотоков (Ст.4) в зависимости от высоты над уровнем моря

Группа	Высота над уровнем моря, м		
	<200	200-300	>300
Грунтозаглатыватели	11.8±2.4	5.1±1.5	0.1±0.03
Собиратели-глотатели	23.0±1.8	22.8±1.9	18.0±3.2
Собиратели-фильтраторы	10.2±1.4	12.6±1.6	37.9±7.8
Соскребатели	4.5±0.7	4.9±0.6	0
Размельчители	13.1±1.7	14.0±3.3	11.1±4.4
Хищники	37.4±2.6	40.5±2.2	32.9±7.4

Проточность воды и меньшее содержание взвешенных неорганических частиц облегчает питание фильтраторам, основной способ питания которых заключается в захвате сносимых течением тонких частиц пищи (Wallace, Merritt, 1980). На высотах >300 м их суммарная доля вместе с доминирующими там хищниками превышает 70%. В то же время, в отличие от зоны литорали озер, распределение доли хищников в водотоках не обнаруживает существенной зависимости от географической высоты и находится в пределах 32.9-40.5% (рис.9.1). Однако, судя по величинам медианы, существует тенденция к снижению относительной биомассы хищников на высоте >300 м.

Роль собирателей-глотателей закономерно ($p < 0.002$) возрастает от верхней части к нижним участкам водотоков, где происходит интенсивная аккумуляция сносимой течением тонкой органической взвеси (Anderson, Sedell, 1979). Соответственно они становятся второстепенной группировкой на высоте <300 м. Как и для зоны литорали озер, доля грунтозаглатывателей выше в низинных водотоках.

Выявлена прямая зависимость доли соскребателей от высоты над уровнем моря ($p < 0.02$), а также со степенью развития обрастания мхов на каменистых грунтах ($p < 0.03$). Однако соскребатели не обнаружены на высоте >300 м, где суровые арктические условия (короткий период вегетационного сезона) и значительные колебания уровня воды, видимо, не способствуют

развитию перифитона на каменистых глыбах. Роль соскребателей выше на промежуточной высоте (200-300 м), где более благоприятные условия для формирования достаточных ресурсов пищи в виде обрастаний.

Несмотря на слабую зависимость ($p > 0.05$) доли размельчителей от высоты над уровнем моря, удельный вес их в биомассе зообентоса выше в низинных, относительно крупных водотоках, где обильно развиваются высшие водные растения ($p < 0.02$) на мягких грунтах ($p < 0.04$). Размельчители в горных ландшафтах специализируются на потреблении скудного (преимущественно аллохтонного) растительного материала, в лесных низинных водотоках - относительно обильного автохтонного и аллохтонного ОВ. Однако в юго-западной Скандинавии (где более благоприятные климатические условия) размельчители и соскребатели больше распространены в горных ручьях, чем в низинных водотоках (Brönmark et al., 1984). Их роль в водотоках очень велика как поставщиков детрита (ТОВ) для фильтраторов (Wallace et al., 1996). Однако количество размельчителей, как и других нехищных беспозвоночных, в сообществах регулируется хищниками. В целом, характер зависимости доли трофических группировок от типа ландшафта соответствует их вертикальному распределению относительно высоты над уровнем моря (табл.9.5).

Таблица 9.5

Трофическая структура ($M \pm m$, %) зообентоса водотоков (Ст.4) в зависимости от ландшафтной принадлежности малого озера

Группа	Ландшафт		
	лес	тундра	горы
Грунтозаглатыватели	12.3±2.8	5.9±1.3	0.1±0.03
Собиратели-глотатели	15.4±2.5	22.4±1.9	18.0±4.5
Собиратели-фильтраторы	8.6±1.8	11.2±1.6	37.9±7.8
Соскребатели	1.8±0.3	6.7±0.7	0
Размельчители	23.1±3.6	8.6±0.9	11.1±2.1
Хищники	38.8±3.9	45.2±2.3	32.9±4.9

Следует отметить то, что почти одинаковый удельный вес фильтраторов и хищников в сообществах на больших высотах свидетельствует о динамичности и неустойчивости экологических условий в горных ручьях (ограниченность ресурсов, суровая зима и короткое неустойчивое лето с большими амплитудами расхода воды). Наличие нескольких равнозначных доминирующих группировок в сообществах, как указывает М.П.Мирошниченко (1984), - признак нестабильности биоценозов.

9.2.2. Тип водного объекта и биотопы

В табл.9.6 показаны средние значения доли отдельных трофических групп в различных типах водоемов и водотоков. В глубоких частях озер преобладают детритофаги - собиратели-глотатели; им несколько уступают хищники (личинки хирономид Tanypodinae и Prodiamesinae и бокоплав *Monoporeia affinis* - в оз.Имандра) или грунтозаглатыватели. Суммарная их доля превышает 2/3 биомассы всех трофических группировок. Уменьшение доли хищников с глубиной установлено и для мейобентоса Ладожского озера (Курашов, 1994). Сообщества

на каменисто-галечниковой литорали оз.Имандра содержат минимальное количество собирателей-глотателей (<20%). Доля грунтозаглатывателей, потребляющих илистый грунт с разлагающейся органикой, выше в глубоководных зонах озер (Ст.1) и у истока ручья из малого озера (Ст.3; табл.9.7).

Таблица 9.6

Трофическая структура ($M \pm m$ % биомассы) зообентоса в крупных озерах (Ст.1 - глубоководные участки, Ст.2 - литораль)

Группа	Умбозеро		Имандра	
	Ст.1	Ст.2	Ст.1	Ст.2
Грунтозаглатыватели	29.4±5.5		15.5±3.9	18.0±4.3
Собиратели-глотатели	40.2±6.9		46.7±3.6	19.7±4.8
Собиратели-фильтраторы	3.6±1.5		2.6±1.0	6.0±2.6
Соскребатели	0		> 0.1	5.8±3.3
Размельчители	0		0.2±0.1	27.7±6.2
Хищники	26.8±5.8		34.9±3.5	22.8±5.8

Таблица 9.7

Трофическая структура ($M \pm m$ % биомассы) зообентоса в различных биотопах малых озер

Группа	Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.4	Ст.5
Грунтозаглатыватели	15.8±3.7	9.8±1.9	12.2±3.6	7.4±2.6	2.2±1.3
Собиратели-глотатели	42.4±4.7	31.9±2.6	30.0±4.3	22.3±2.5	27.8±6.0
Собиратели-фильтраторы	10.4±2.6	3.6±0.8	6.5±1.8	14.1±2.6	9.9±4.3
Соскребатели	3.5±1.7	3.3±0.6	2.9±0.9	4.4±0.9	3.2±1.6
Размельчители	1.8±0.8	20.8±2.4	17.5±4.0	12.9±2.3	17.6±7.2
Хищники	26.2±4.5	30.8±3.0	31.0±5.5	38.9±3.4	39.4±7.0

В этих биотопах преобладают процессы оседания детрита соответственно из толщи воды или в результате его выноса из озера, что способствует усилению детритного направления потока и утилизации ОВ. Напротив, эти группы слабо представлены в водотоках, что обусловлено ограниченным распространением там мягкого илистого грунта и преобладанием процессов переноса взвесей над оседанием. За некоторыми исключениями, группа детритофагов - собирателей-глотателей, потребляющих пищу (преимущественно мертвое разлагающееся ОВ) с поверхности грунта, обнаруживает сходное с грунтозаглатывателями распространение по типам водных объектов. Они также доминируют там, где преобладает оседание детрита на грунт - в глубоких частях крупных озер (>40%), на литорали малых озер (Ст.1) и у истока водотоков из последних (Ст.3). Там, как и в водотоках, затруднено оседание детрита на дно и, следовательно, эта группировка не может достигать массового развития.

Доля собирателей-фильтраторов во всех биотопах не превышает 14% (максимальна в вытекающих из озер ручьях). Минимальное развитие

наблюдается в глубоких частях крупных озер и на литорали малых озер. Роль соскребателей и размельчителей закономерно возрастает от глубоководных участков озер к литорали и водотокам. Это связано с появлением там твердых субстратов (камни) для соскребателей; водных растений - в качестве потенциальной пищи для размельчителей. В эти же биотопы поступают с суши целые листья деревьев или крупные фрагменты наземных растений, имеющих большую ценность в качестве пищи для размельчителей. Для них характерна четкая зависимость от типа субстрата; роль их возрастает от твердых грунтов илам с зарослями высших водных растений ($p < 0.002$).

На литорали озер присутствуют не менее трех, почти равнозначных группировок, с близкими значениями относительной биомассы. Этот факт может косвенно подтвердить динамичность экологических условий в этом биотопе. Место истока ручья из озера обнаруживает сходство по типу доминирующих группировок с глубоководными участками озер. Это еще раз свидетельствует об определенной схожести сообществ двух биотопов по «специализации» в потреблении поступающих тонких органических частиц, а также преобладанием детритной цепи при доминировании собирателей детритофагов и хищников.

Доминирующие в водотоках хищники совместно с собирателями-глотателями образуют комплекс ведущих трофических группировок. Детритофаги представлены в основном грунтозаглатывателями, частично собирателями-глотателями, размельчителями (потребители мертвых разлагающихся растений и листьев деревьев), фильтраторами и соскребателями. Горные ручьи отличаются по трофической структуре сообществ от крупных равнинных рек. В горных водотоках преобладает аллохтонное ОВ. Высшие водные растения образуют небольшое количество ОВ, определенную роль играют лишь обрастания мхов. Трофическая структура там «ориентирована» на максимальное использование скудных ресурсов ОВ. Это достигается узкой специализацией населения водотоков на потребление определенных пищевых ресурсов. Например, в утилизации крупных остатков аллохтонного органического растительного материала (КОВ) активно участвуют размельчители. Затем мелкие остатки (ТОВ) потребляются фильтраторами, собирателями-глотателями и соскребателями (Cummins, 1974, 1975, 1984; Anderson, Sedell, 1979; Wallace, Merritt, 1980; Vannote et al., 1980; Stream..., 1983; Бигон и др., 1989; Леванидов, 1981; Леванидова и др., 1989а,б). Выводы В.А.Абакумова (Руководство..., 1992) о сокращении роли фильтраторов в горных ручьях не совсем совпадают с вышеуказанными литературными и нашими данными. Продукты разложения КОВ (остатки растений и мхов) - тонкие частицы детрита (ТОВ), несутся течением вниз и активно потребляются фильтраторами: двукрылыми Simuliidae, Chironomidae, ручейниками Hydropsychidae, Philopotamidae, Brachycentridae, поденками Siphonuridae.

Согласно теории Р.Т.Пейна (Paine, 1980; Алимов, 1994), разнообразие сообществ и доля хищников (а также число их видов) находятся в прямой зависимости. Роль их велика не только как регуляторов "биологической продуктивности", но и как факторов устойчивости и стабильности экосистемы в целом (Алимов, 1982, 1989, 1994, 2001). Хищники, особенно специализированные, способствуют повышению разнообразия и, следовательно, структурной сложности сообществ (Бигон и др., 1989). Особенно это

свойственно для благоприятных, стабильных экосистем. Соотношение в биомассе между хищными и "мирными" животными, по-видимому, является информативным показателем структурной организации сообществ.

Как указывает А.В.Алимов (1989, 1994, 2001), в экологически благополучных водоемах (при отсутствии загрязнения или антропогенных воздействий) доля хищных животных в сообществах находится в пределах 10-30%. Этим значениям соответствуют высокие величины индекса Шеннона (~3.0 бит/экз). В небольшом финском озере доля хищников в биомассе зообентоса мягких грунтов составляла в среднем 11.7% (Särkkä, 1983). Исходя из предлагаемой классификации животных, доля хищников в глубоких частях оз.Имандра составляет в среднем 34.6% (вследствие массового развития собирателя-детритофага и факультативного хищника *Monoporeia affinis*), на литорали 22.8%, в водотоках - 38.4%, а в глубоких частях малых озер и на литорали находится в пределах 26.2 и - 31.1% соответственно. Таким образом, за некоторыми исключениями, доля хищников в сообществах малых озер и их придаточных водотоков находится в пределах 20-40%, достигая максимальных значений в текучей воде (рис.9.2).

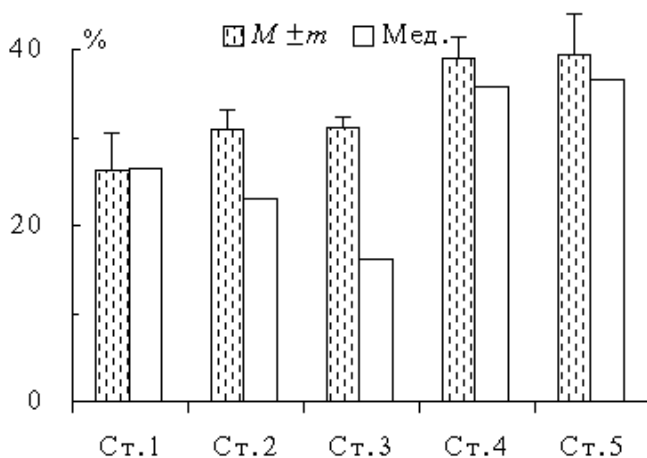


Рис.9.2. Средние значения ($M \pm m$) и медианы (Med.) доли хищников в сообществах зообентоса в различных биотопах малых озер

В глубоководных зонах стоячих водоемов основными представителями хищников являются, наряду с отмеченным бокоплавом *Monoporeia affinis* (в оз.Имандра), личинки хирономид Tanypodinae и Prodiamesinae. На литорали озер и в водотоках эта группировка качественно богаче и включает специализированных облигатных и факультативных хищников с различными способами поиска и захвата жертвы. Это разнообразие обусловлено гетерогенностью среды и разнообразием пищевых ресурсов. Там в группировке возрастает удельный вес стрекоз, жуков Dytiscidae, вислокрылок *Sialis*, ручейников Polycentropodidae, пиявок, турбеллярии, а в водотоках - хищных нимф веснянок (крупных нимф Perlodidae и др.), ручейников Polycentropodidae, Rhyacophilidae и Hydropsichidae, жуков и двукрылых.

9.2.3. Глубина и биоценозы в крупных озерах

В крупных озерах доля доминирующих собирателей-глотателей и хищников сохраняется примерно на одном уровне от нижней литорали до глубины 20 м и затем резко уменьшается, где в глубокой части озера возрастает роль главных участников утилизации ОВ - грунтозаглатывателей. Соскребатели и размельчители практически отсутствуют в глубинных зонах крупных озер (табл.9.8).

Таблица 9.8

Трофическая структура ($M \pm m$ % биомассы) сообществ зообентоса на глубоководных участках крупных озер Кольского Севера

Группа	2-5 м	5-10 м	10-20 м	> 20 м
Грунтозаглатыватели	14.4±3.0	16.1±2.7	15.6±3.4	35.2±7.6
Собиратели-глотатели	43.3±4.6	49.4±2.2	47.0±2.7	35.3±4.9
Собиратели-фильтраторы	0.1±0.1	3.7±1.0	1.8±0.5	2.4±1.0
Соскребатели	0.1±0.1	0.1±0.1	0	0
Размельчители	< 0.1	< 0.1	0	0
Хищники	42.2±7.2	30.7±2.3	35.6±2.2	27.1±1.8

Доля хищников уменьшается до глубин 5-10 м, глубже она стабилизируется на уровне около 30% (рис.9.3). Наибольшая доля хищников характерна для литофильного, псаммопелофильного и пелофильного биоценозов, а минимальная - псаммофильного.

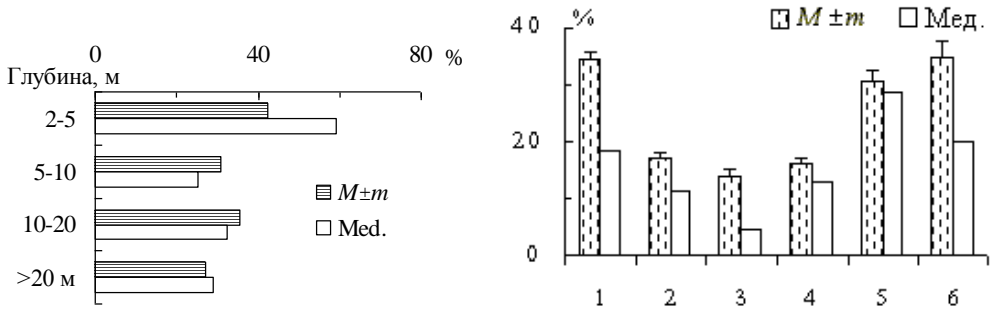


Рис.9.3. Распределение средних значений ($M \pm m$) и медианы (Мед.) доли хищников в общей биомассе бентосных сообществ (%) в зависимости от глубины водоема (слева), в основных типах биоценозов крупных озер (справа):

1 - литофильный, 2 - литопсаммофильный, 3 - псаммофильный, 4 - фитофильный, 5 - пелофильный, 6 - псаммопелофильный

За исключением литофильного и литопсаммофильного биоценозов, в основных типах биоценозов преобладает группировка собирателей-глотателей. Если в глубинных биоценозах второстепенными являются хищники, то в литоральных литофильном и псаммофильном биоценозах - размельчители, в фитофильном биоценозе - фильтраторы. В литофильном и литопсаммофильном

биоценозах доли доминирующей и второстепенной группировки почти сопоставимы, что еще раз свидетельствует о динамичности условий в этих биоценозах. Наименее благоприятный биотоп - песчаная литораль, отличается явным доминированием собирателей-глотателей, доля которых (около 54%) превышает в 2 раза биомассу второстепенной группы - размельчителей. Для этого биоценоза также характерно крайне слабое развитие хищников - 6%.

Имеющиеся сведения о малочисленности и незначительной роли хищников в сообществах скалистой прибойной литорали (Menge, Sutherland, 1976: по Бигон и др., 1989) не подтверждаются нашими данными, видимо, вследствие исключительной суровости этого биотопа в условиях крупных водоемов Крайнего Севера. Несмотря на относительно низкую долю хищников на литорали оз.Имандра (по сравнению с относительно защищенной литоралью малых озер), литофильный биоценоз выделяется наибольшим распространением хищников (34.5%) в основном за счет хищных нимф веснянок. Факультативный собиратель-детритофаг и хищник - бокоплав *Monoporeia affinis*, а также хирономиды Tanyrodinae и Prodiamesinae обычны в глубинных пелофильных и псаммопелофильных биоценозах.

Таким образом, в биоценозах глубоководных участков развит детритный путь утилизации ОВ, широко представлены собиратели-глотатели, грунтозаглатыватели и поедающие их хищники. На литорали повышается роль пастбищной цепи, трофическая структура становится сложнее, там представлены и другие пищевые группировки: соскребатели и размельчители.

9.2.4. Размерные характеристики озер

Если в озерах с площадью $<0.2 \text{ км}^2$ по максимальному вкладу в общую биомассу выделяются собиратели-глотатели и хищники, то в более крупных озерах ($0.2-0.5 \text{ км}^2$) последние становятся основными элементами трофической структуры. Однако в более крупных озерах вклад двух групп в общую биомассу сообществ снова почти выравнивается (табл.9.9).

Таблица 9.9

Трофическая структура ($M \pm m$ % биомассы) литоральных сообществ в зависимости от площади малых озер (км^2)

Группа	< 0.1	0.1-0.2	0.2-0.5	> 0.5
Грунтозаглатыватели	7.4±1.1	4.8±0.4	15.7±1.6	10.9±0.8
Собиратели-глотатели	33.0±2.5	32.7±2.4	23.4±1.0	24.2±0.9
Собиратели-фильтраторы	1.4±0.2	1.4±0.2	1.5±0.3	0.3±0.1
Соскребатели	3.0±0.4	1.5±0.6	5.5±0.2	1.4±0.5
Размельчители	19.9±1.5	29.6±1.1	11.2±0.7	36.6±2.7
Хищники	35.4±1.5	30.0±1.8	42.8±2.3	26.6±2.0

Доля грунтозаглатывателей в сообществах закономерно повышается по мере увеличения площади озер, а собирателей-фильтраторов - уменьшается, что согласуется с тесной ($p < 0.01$) отрицательной корреляционной зависимостью доли этой группировки с длиной береговой линии озер. Для хищников, напротив, характерна положительная корреляционная связь ($p < 0.02$).

Полученные данные свидетельствуют, что трофическая структура сообществ формируется под влиянием многих абиотических факторов, характеризующих условия как в водоеме, так и в его водосборном бассейне. Вероятнее всего, к ним относятся степень открытости (прибойности) берега, характер грунта, пути и интенсивность поступления аллохтонного ОВ и т.д. Например, возрастание доли илестых фракций на литорали в относительно крупных озерах ведет к возрастанию роли грунтозаглатывателей, а более стабильный уровень воды в них обуславливает развитие высшей водной растительности - пищи для размельчителей.

9.2.5. Гидрологический тип малых озер

Хищники - доминирующая группировка во всех типах озер, особенно в бессточных. Доля остальных групп в общей биомассе сообществ выше в проточных озерах (табл.9.10, рис.9.4).

Таблица 9.10

Трофическая структура ($M \pm m$, %) зообентоса литорали малых озер в зависимости от их гидрологического типа (см. табл.2.2)

Группа	Б1	Б2	В1	В2	П1	П2
Грунтозаглатыватели	9.4±2.0	9.4±1.7	3.4±0.8	8.4±1.4	13.8±1.9	15.5±3.2
Собиратели-глотатели	24.4±1.1	24.1±1.0	28.8±1.8	25.5±1.5	28.0±2.3	29.2±3.1
Собиратели-фильтраторы	0.8±0.2	0.6±0.2	1.2±0.3	1.7±0.2	1.5±0.3	1.4±0.4
Соскребаты	2.8±0.9	2.3±0.7	3.0±0.7	3.3±0.5	3.0±0.5	3.3±1.8
Размельчители	7.1±1.6	7.7±1.3	25.0±2.3	29.6±2.2	24.5±2.5	16.2±3.0
Хищники	55.5±4.1	55.9±2.9	38.6±3.6	31.5±2.5	29.2±2.4	34.4±4.0

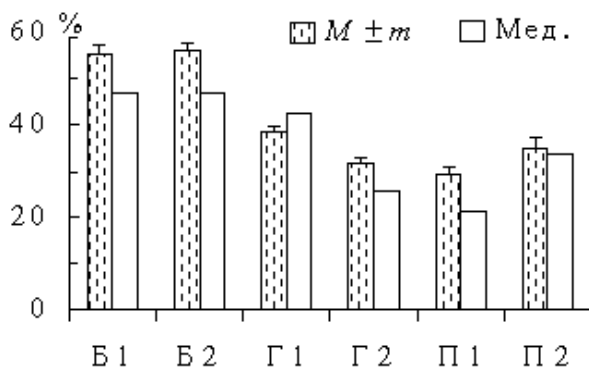


Рис.9.4. Распределение средних значений ($M \pm m$) и медианы (Med.) доли хищников в общей биомассе бентосных сообществ в литоральных сообществах малых озер:

Б1, Б2 - бессточные, Г1, Г2 - головные, П1, П2 - проточные (1 - исходный гидрологический тип, 2 - по состоянию в период обследования)

Бессточные озера (Б1 и Б2) выделяются среди других типов водоемов скудостью высшей водной растительности в результате высыхания литорали. Как отмечалась выше, вследствие отсутствия придаточных водотоков поступление остатков наземных растений и листьев деревьев в озеро резко сокращается. Закономерное возрастание ($p < 0.009$) доли хищных беспозвоночных, по-видимому, также связано с уменьшением нагрузки со стороны бентосоядных рыб при резком обмелении озер и в исходно бессточных озерах. Известно (Stenson et al., 1993), что при элиминации рыб резко повышается роль крупных хищных беспозвоночных в бентосе и планктоне. Для бессточных озер на территории северной Фенноскандии характерно массовое развитие вислокрылок *Sialis*, других крупных хищников (Dytiscidae, Tanypodinae). Крупные проточные озера представляют собой более стабильные и благоприятные водоемы для обитания рыб, и, соответственно, там пищевая нагрузка выше, а хищники в основном представлены более мелкими личинками Tanypodinae и нимфами веснянок. Собиратели-глотатели, соскребатели и фильтраторы не проявляют заметной зависимости от принадлежности озер к тому или иному гидрологическому типу. Доля грунтозаглатывателей минимальна в исходно верховых (В1) озерах.

9.2.6. Степень трофности и гумификации

Хищники доминируют на литорали олиготрофных озер, а при повышении трофического статуса доля их уменьшается (табл.9.11; рис.9.4), значительно уступая размельчителям. Доля последней группировки закономерно возрастает по мере роста степени трофности и гумифицированности озер (табл.9.12), что подтверждается положительной корреляционной (r_s) связью между относительной биомассой размельчителей и содержанием в воде $P_{\text{общ}}$ ($p < 0.008$). Для грунтозаглатывателей, напротив, характерно закономерное сокращение удельного веса по мере роста уровня трофности. Причина тому - исчезновение относительно крупных олигохет Lumbriculidae по мере возрастания трофности и гумификации (повышается роль более мелких тубифицид). Собиратели-глотатели являются ведущей группировкой лишь в мезотрофных озерах, а в эвтрофных, так же как и в полигумозных озерах, доля их резко уменьшается, значительно уступая размельчителям.

Таблица 9.11

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) зообентоса литорали малых озер различной степени трофности

Группа	УОТ	ОТ	МТ	Эвт.
Грунтозаглатыватели	14.5±4.7	11.0±3.8	4.8±1.4	0.8±0.6
Собиратели-глотатели	25.8±5.2	24.1±2.7	32.6±4.5	13.3±1.6
Собиратели- фильтраторы	0.5±0.2	2.3±0.8	1.0±0.3	0.6±0.4
Соскребатели	2.3±0.9	3.7±1.1	2.6±0.8	3.1±1.1
Размельчители	26.4±6.9	19.5±3.2	35.0±7.5	63.2±7.0
Хищники	30.5±7.2	39.4±4.6	24.0±4.2	19.0±2.2

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) зообентоса литорали малых озер различной степени гумификации

Группа	УОГ	ОГ	МГ	ПГ
Грунтозаглатыватели	14.2±4.5	8.5±2.8	12.4±6.8	2.9±0.7
Собиратели-глотатели	26.9±4.6	23.1±3.0	23.2±4.8	10.2±3.3
Собиратели-фильтраторы	0.4±0.2	2.2±0.8	2.5±1.0	2.0±0.3
Соскребатели	2.8±0.9	3.1±1.2	3.7±1.4	3.8±0.4
Размельчители	29.7±6.4	17.2±2.9	38.4±10.4	37.8±10.2
Хищники	26.0±5.7	45.9±4.1	19.8±2.7	43.3±11.3

Определенной зависимости состава доминирующих группировок от степени гумификации не обнаружено, - попеременно преобладают размельчители или хищники. Собиратели-глотатели являются чаще всего второстепенными группировками. Доля собирателей-фильтраторов также возрастает по мере повышения уровня трофности ($p < 0.002$) и цветности воды ($p < 0.0003$). Преобладание детритофагов - собирателей-глотателей и фильтраторов характерно для трофической структуры зообентоса эвтрофных озер. Эти группировки также характеризуются прямой зависимостью от гидрохимических показателей гумификации.

Таким образом, полученные данные подтверждают сведения о преобладании в экосистемах ультраолиготрофных и ультраолигогумозных озер пастбищного направления утилизации ОВ, где в донных сообществах доминируют размельчители, собиратели-глотатели и хищники. Они образуют сложную трофическую структуру, характеризующуюся почти равнозначными величинами относительной биомассы, что (как подчеркивалось ранее) свидетельствует о динамичности биоценозов. В литоральных сообществах эвтрофных озер преобладает лишь одна группировка - размельчители (63%). Доля второстепенной группировки хищников составляет лишь 19%. Сокращение доли хищников на фоне роста удельного веса детритофагов - один из специфических признаков роста уровня трофности.

В полигогумозных малых озерах крупные хищные беспозвоночные (личинки стрекоз) формируют основу доминирующей группировки - хищников (43%), ручейники и водяные ослики, соответственно, второстепенной группы - размельчителей (38%). Видимо, развитие крупных беспозвоночных в полигогумозных и чаще всего в бессточных озерах обеспечивается выработкой у них специфических, морфолого-экологических, а также поведенческих реакций, а также ослаблением пресса рыб.

9.3. В условиях антропогенного воздействия

Сведений об особенностях формировании трофической структуры бентосных сообществ в зависимости от вида антропогенного воздействия мало (Константинов, 1986; Руководство..., 1992; Ильяшук, 1994; Лосовская, 1996). Как видно из табл.9.13-9.15, доля одной из обычно доминирующих в

сообществах группировки собирателей-глотателей, минимальна при токсификации (26.6%) по сравнению с контрольными показателями (в ненарушенных условиях) и с другими антропогенными процессами во всех типах биотопов (28.3-55.6%). Исключение представляют литоральные сообщества при термофикации (21.0%) и закисленные водотоки (22.0%).

Таблица 9.13

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) глубоководных сообществ зообентоса в малых озерах при различных антропогенных процессах

Группа	Токсификация	Ацидификация	Эвтрофирование	Контроль
Грунтозаглатыватели	5.9±0.3	8.6±3.1	12.8±0.7	15.8±4.7
Собиратели-глотатели	26.6±4.7	55.6±3.5	68.8±6.1	42.4±4.7
Собиратели-фильтраторы	0.8±0.3	4.0±1.1	6.8±0.7	10.2±2.7
Соскребатели	0.8±0.6	0	1.4±0.3	3.5±1.7
Размельчители	0.2±0.1	1.6±1.4	3.3±0.6	1.8±0.8
Хищники	65.7±8.1	30.2±3.0	6.9±1.1	26.2±4.5

Таблица 9.14

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) литоральных сообществ зообентоса в малых озерах при различных антропогенных процессах

Группа	Токсификация	Ацидификация	Эвтрофирование	Термофикация	Контроль
Грунтозаглатыватели	12.7±6.2	8.8±1.5	6.5±2.7	25.7±11.2	9.9±2.0
Собиратели-глотатели	30.8±4.9	28.3±3.1	52.2±9.2	21.0±4.5	32.2±2.6
Собиратели-фильтраторы	1.9±1.3	1.0±0.3	0.5±0.2	4.4±1.9	3.6±0.8
Соскребатели	14.2±5.0	9.7±1.9	0	14.0±5.8	3.3±0.6
Размельчители	0.1±0.03	10.3±2.1	17.9±7.0	30.4±7.5	19.9±2.4
Хищники	40.3±6.2	42.0±3.1	22.9±3.0	4.5±0.5	31.1±3.0

Вторая по значимости в сообществах группа - хищники преобладают над собирателями-глотателями при токсификации (40.3-65.7%) и ацидификации (за исключением глубоких частей закисленных озер, где сообщества испытывают меньшее влияние низких pH по сравнению с литоральными). Грунтозаглатыватели - второстепенная группировка в глубоководных сообществах озер при эвтрофировании и термофикации, а размельчители - на литорали в зоне подогрева (30.4%). Они являются второстепенными (32.8%) в водоотводном канале Кольской АЭС.

Максимальное упрощение структуры в глубоководных сообществах наблюдается при токсификации и ацидификации: суммарная доля доминирующих группировок - хищников и собирателей-глотателей, соответственно, составляет 92.3 и 85.8%. Отметим, что в малых озерах эта сумма равна 68.6%.

Трофическая структура ($M \pm m$, % биомассы) сообществ зообентоса
в водотоках при различных антропогенных процессах

Группа	Токсификация	Ацидификация	Эвтрофирование	Термофикация	Контроль
Грунтозаглатыватели	8.5±3.1	4.0±1.2	27.8±5.0	11.2±2.7	7.3±2.6
Собиратели-глотатели	17.3±3.3	22.0±3.8	50.0±5.7	43.5±4.3	22.3±2.5
Собиратели-фильтраторы	6.2±1.9	7.8±2.4	10.4±1.6	0	14.4±2.6
Соскребатели	4.3±1.4	0.7±0.4	0.2±0.7	1.4±0.4	4.3±0.9
Размельчители	7.1±2.9	13.7±3.7	0.5±0.2	32.8±5.6	13.3±2.3
Хищники	56.6±5.1	51.8±5.5	11.1±1.7	11.1±1.8	38.4±3.4

Таким образом, имеется определенное сходство между процессами токсификации и ацидификации, для которых характерно доминирование хищников (соответственно, по 40.3 и 42.0%), второстепенные - собиратели-глотатели. При эвтрофировании и термофикации в глубоководных сообществах доминируют собиратели-глотатели и грунтозаглатыватели, на литорали и в водотоках - дополнительно размельчители.

В основе формирования той или иной трофической структуры, по-видимому, лежат как различная чувствительность водных организмов к неблагоприятным факторам среды обитания при различных антропогенных процессах, так и коренные изменения трофических цепей и пищевых взаимоотношений в экосистеме. Например, в эвтрофных водоемах усиливается детритный путь утилизации избыточного ОВ, возрастает роль собирателей-глотателей и грунтозаглатывателей. Роль хищников резко снижается. Однако при токсификации и ацидификации хищники становятся доминирующей группировкой, обуславливающей подавление как детритной, так и пастбищной цепи. Разложение ОВ замедляется в токсической среде по причине низкой функциональной активности микрофлоры (Евдокимова, 1988), а также подавления группировок размельчителей и грунтозаглатывателей. Доминирование хищников, скорее всего, связано со сравнительно высокой устойчивостью хирономид *Tanypodinae*, *Prodiamesinae*, ручейников *Polycentropodidae* и *Rhyacophila*, жуков *Dytiscidae*, вислоккрылок *Sialis* к действию ТМ и к снижению уровня рН воды. Например, наряду с морфолого-анатомическими и экологическими особенностями (толстый слой кутикулы, хитиновый покров, периодическая линька, позволяющая периодически частично избавляться от токсикантов, сравнительно малая чувствительность к недостатку Са, отсутствие наружных жабр и т.п.), их выживанию способствует резкое снижение нагрузки со стороны бентосоядных рыб (более чувствительных к ухудшению среды обитания). Относительная биомасса указанных групп хищников в наиболее токсической среде (оз.Монче, малые озера вблизи предприятий АО "Печенганикель") достигает 90-100% (Яковлев, 2002б).

Не проводя целенаправленного изучения состава пищи, единичные исследования у вскрытых ручейников *Polycentropodidae* показали, что пищевой комок представлен преимущественно органическим детритом (>70%),

фрагментами перифитона, единичными экземплярами ветвистоусых рачков. Примерно такой же состав пищи был обнаружен у личинок *Tanypodinae*, за исключением того, что вместо рачков были мелкие личинки хирономид, включая личинок из этого же подсемейства. Для окончательных выводов о составе пищи хищников требуются специальные полевые и экспериментальные исследования. Мы можем лишь предположить, что существование сообщества, представленного практически одними хищниками, видимо, обеспечивается благодаря широкому спектру питания у них, способных при недостатке животной пищи переключаться на потребление второстепенной пищи растительного происхождения, разлагающегося детрита, или возможно переходить к каннибализму. Известно (Монаков, 1974, 1998), что хищники могут длительное время голодать. Видимо, недостаток пищи ограничивает рост плотности популяции и, возможно, это основной лимитирующий фактор (после токсичности среды) для особей на ранних стадиях развития. Приступим к более детальному рассмотрению особенностей трофической структуры сообществ при различных антропогенных процессах.

9.3.1. Токсификация

Как видно на рис.9.5, доля хищников (*Polycentropodidae*) и соскребателей (*Corixidae*) закономерно ($p < 0.02$) возрастает по мере повышения концентрации в воде Cu , а грунтозаглатывателей (*Lumbriculidae*) уменьшается. Размельчители практически не представлены в токсической среде.

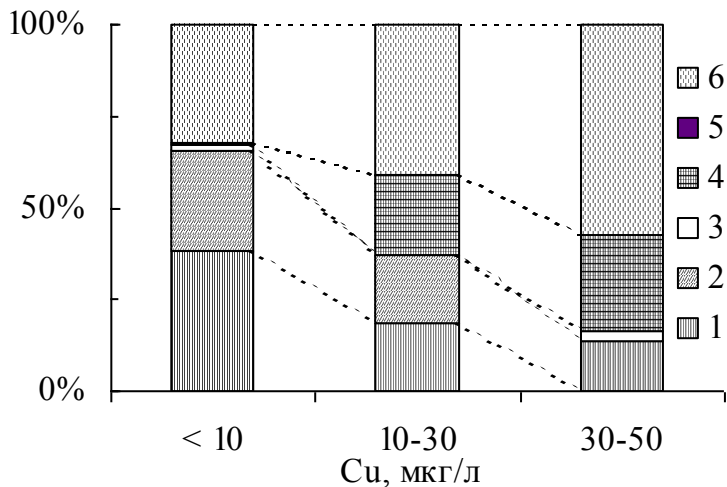


Рис.9.5. Трофическая структура (% биомассы) сообществ литорального зообентоса в зависимости от концентрации меди (Cu , мкг/л) в воде малых озер Печенгского р-на:

1 - грунтозаглатыватели, 2 - собиратели-глотатели, 3 - собиратели-фильтраторы, 4 - соскребатели, 5 - измельчители, 6 - хищники

Таким образом, в токсической среде трофическая структура экосистемы существенно упрощается; подавляются как цепи разложения, так и пастбищное направление утилизации ОВ. Вследствие слабого развития автотрофного и

сапрофитного компонентов экосистемы снижается скорость новообразования ОВ и его утилизации. Как уже указывалось, в Монче-губе, несмотря на поступление ОВ в составе сточных вод, содержащих большое количество ТМ, сапрофитная микрофлора представлена крайне слабо, а ее активность ничтожна (Евдокимова и др., 1978). В бентосных сообществах доминируют группировки хищников (личинки *Tanypodinae*) и собирателей-глотателей (личинки *Chironomus*). Эти направления несколько совпадают с характером формирования трофической структуры в зоопланктоне, где в наиболее токсических условиях также возрастает роль хищных веслоногих *Cyclopoidea* (Деньгина, 1980; Брагинский и др., 1987; Яковлев, 1995а,б, 2000, 2002б). В менее загрязненной среде доминируют устойчивые к ТМ коловратки и мелкие ветвистоусые рачки *Bosmina*, которые, фильтруя пищу (взвешенный мелкий детрит), практически выполняют ту же функциональную роль, что и собиратели-глотатели в бентосных сообществах.

9.3.2. Ацидификация

Как показано в исследованиях (Eriksson et al., 1980; Appelberg et al., 1993; Herrmann et al., 1993), а также в главе 3 в основе формирования специфической трофической структуры зообентоса в закисленной воде лежат четыре принципиальные причины:

1) токсичность и другие факторы, оказывающие непосредственное действие (на организменном уровне) на ацидофобные животные;

2) исходно низкое содержание фосфора и других биогенных элементов на водосборной территории (Olsson, Pettersson, 1993);

3) эффект "дно-верх", выражающийся в сокращении запасов биогенных элементов особенно фосфора в воде (олиготрофизация) из-за снижения интенсивности процессов восстановления и поступления в водную среду фосфора по причине подавления детритной цепи (замедление разложения листьев деревьев, растений и другого органического материала с участием гидробионтов) (Stenson et al., 1993);

4) эффект "верх-дно", т.е. ослабление пищевой нагрузки со стороны более чувствительных к снижению рН бентосоядных рыб (4-й уровень консументов), что приводит к повышению роли крупных беспозвоночных в пелагических (*Corixidae*, *Chaoborus*) и бентосных сообществах (*Odonata*, *Dytiscidae*, *Limnephilidae*, *Phryganeidae*, *Diptera*, *Asellus aquaticus* и др.).

Для водоемов и водотоков региона с рН воды <5.5 характерно доминирование хищников, на долю которых приходится >44% биомассы в сообществах (рис.9.6). Хищники, преобладая при всех уровнях низких рН, уступают лидерство собирателям-глотателям в литоральных сообществах лишь при рН>6.5. Наряду с личинками хирономид в закисленной среде распространены другие представители собирателей-глотателей: устойчивые к закислению виды поденок *Leptophlebidae*, водяной ослик *Asellus aquaticus* (одновременно факультативный размельчитель) и другие собиратели-детритофаги. Суммарный удельный вес их и хищников обычно >60%.

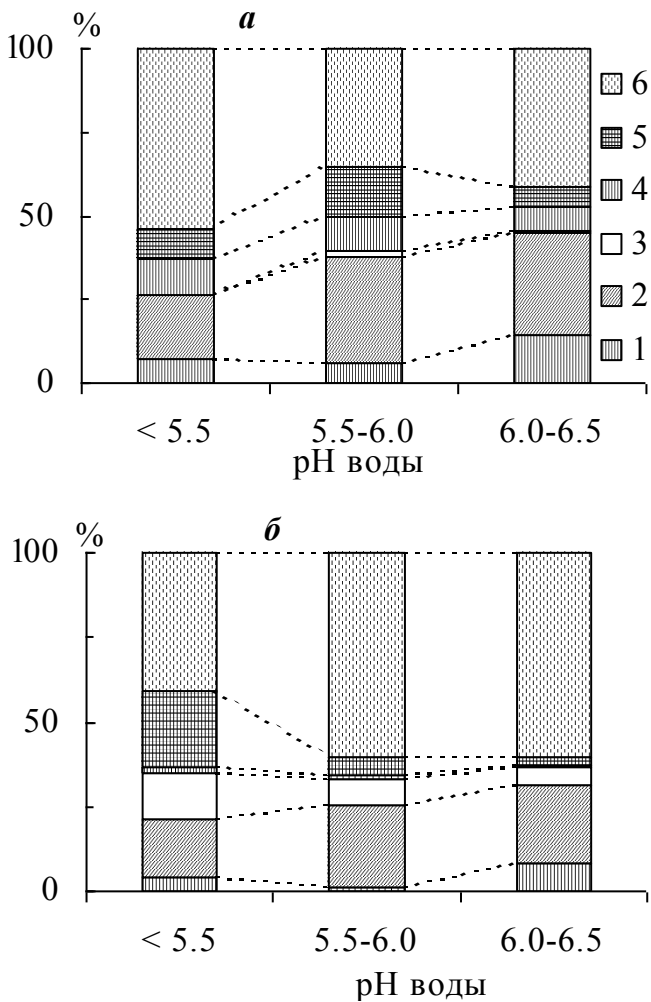


Рис.9.6. Трофическая структура (% биомассы, $M \pm m$) сообществ зообентоса литорали (а) и водотоков (б) в зависимости от уровня рН воды: 1 - грунтозаглатыватели, 2 - собиратели-глотатели, 3 - собиратели-фильтраторы, 4 - соскребаатели, 5 - размельчители, 6 - хищники

Относительная биомасса соскребаателей, представленных в закисленной среде преимущественно клопами Corixidae, уменьшается по мере повышения уровня рН (от 10.5 при рН<5.5 до 3.3% в контрольных озерах с рН>6.5). Однако доля соскребаателей в водотоках с низким рН существенно ниже, чем в контроле по причине меньшего распространения клопов Corixidae, а также повышенной чувствительностью других представителей группировки к снижению рН воды. Сокращение роли соскребаателей, как и фильтраторов, по-видимому, закономерно для закисленных водотоков (Rueddenklau, 1989: по Matschullat et al., 1992). Общее для сообществ закисленных ручьев - доминирование пастбищной цепи, сокращение роли соскребаателей и возрастание роли размельчителей (Herrmann et al., 1993). Возрастание роли ручейников

(размельчителей) в умеренно закисленных ручьях и положительную связь доли размельчителей (как и соскребателей) с рН воды отмечает Кульберг (Kullberg, 1992).

Фильтраторы при низких уровнях рН воды представлены единичными видами. Наряду с ростом их доли в общей биомассе сообществ при рН>6.0, закономерно возрастет их таксономическое разнообразие. Сокращение роли фильтраторов в закисленных водоемах обусловлено как их чувствительностью к снижению рН, так и резким уменьшением содержания тонких частиц детрита в толще воды (Townsend et al., 1983; Ormerod, Edwards, 1987; Appelberg et al., 1993; Herrmann et al., 1993). Причина последнего фактора, как уже указывалось, заложена в замедлении разложения микроорганизмами и бентосными беспозвоночными поступающих в водоемы остатков наземных растений (КОВ) в тонкий детрит (ТОВ) и быстрое их оседание на дно водоема.

Собиратели-глотатели (большинство видов хирономид, поденки Leptophlebidae, Siphonuridae, Ephemerellidae и др.), потребляющие разнообразный детрит из придонных горизонтов воды и с поверхности субстрата, более индифферентны к изменению уровня рН по причине их относительно высокой устойчивости к закислению среды и широкой экологической пластичности, в том числе факультативности и вариабельности в составе потребляемой пищи.

Противоречивость отношения соскребателей к закислению среды обусловлена различием состава группировки в зависимости от типа биотопа. В водотоках они преимущественно представлены чувствительными к низким уровням рН поденками *Baetis*, *Heptagenia* и др. (Brittain, 1982). Поэтому они редки в закисленной водной среде и их доля там, соответственно, ниже, чем в контроле. В литоральных сообществах озер распространены факультативные соскребатели - клопы *Coixidae* - устойчивые к низким уровням рН. Поэтому их доля выше при рН<5.5. Способствует этому также поступление на дно водоема медленно разлагающихся в закисленной среде частиц детрита. Показано (Otto, Svensson, 1983), что основной причиной сокращения доли соскребателей в водотоках - чувствительность многих видов из этой группировки к снижению рН, а также низкая продуктивность перифитона. Имеются данные (Herrmann et al., 1993) об уязвимости соскребателей по отношению к закислению и о положительной связи их обилия с цветностью воды по причине зависимости первичной продуктивности перифитона и обрастаний мхов от указанных факторов.

Группировка размельчителей образована относительно устойчивыми к снижению рН ручейниками Limnephilidae, Phryganeidae, веснянками Nemouridae и поденками. Они не обнаруживают особые закономерности в распределении их доли в зависимости от рН. Однако имеются сведения (Otto, Svensson, 1983) о возрастании их разнообразия и плотности по мере повышения уровня рН.

Развитию популяций факультативного размельчителя и собирателя-глотателя - водяного ослика *Asellus aquaticus* в закисленной среде способствует исчезновение конкурента с близкими требованиями к пище - ацидофобного бокоплава *Gammarus lacustris*. Относительная биомасса размельчителей обнаруживает отрицательные коэффициенты корреляции с $Al_{\text{лаб}}$ в воде ($p<0.004$) и слабую положительную связь с рН и Са ($p<0.05$). Способствует развитию этой группировки также снижение нагрузки со стороны бентосоядных рыб. Однако активность их (как и микробиологическая) по разложению КОВ в кислой среде уменьшается (Herrmann et al., 1993; Stenson et al., 1993).

В целом, доля хищников выше в закисленной воде, чем в нейтральной среде ($pH > 6.5$). Это подтверждают и данные (Stenson et al., 1993 и др.) о доминировании крупных хищников в закисленных водоемах. Хищные беспозвоночные при отсутствии рыб становятся представителями самого верхнего - 3-го уровня трофического звена. Их относительная биомасса находится в обратной зависимости от величины pH , щелочности, но они слабые ($p > 0.05$). Связь с концентрацией $Al_{\text{общ}}$ и со всеми его формами - положительная ($p < 0.01$). Для относительно устойчивых грунтозаглатывателей (за исключением Naididae), по-видимому, более важны косвенные факторы, связанные с поступлением ОВ на дно водоема (состав детрита, а также нагрузка со стороны хищников).

Таким образом, при ацидификации, как и при токсификации, происходит подавление детритной цепи, сокращение и упрощение трофических цепей. Это подтверждается сокращением доли фитофильных организмов в количественных показателях зоопланктона и угнетением сапрофитной микрофлоры. Преобладающими трофическими группировками в закисленной среде становятся хищники (как и в зоопланктоне), собиратели-глотатели и размельчители. Доля остальных группировок и особенно фильтраторов закономерно снижается. Развитие грунтозаглатывателей менее всего определяется степенью закисления. Роль группировки соскребателей зависит от состава доминирующего компонента: при преобладании водяного ослика (на литорали) - возрастает, поденок (в водотоках) - сокращается. Существенное значение для формирования трофической структуры имеют косвенные факторы, связанные с природными условиями (в том числе тип водного объекта, степень гумифицированности вод и т.п.), а также, по-видимому, наличие бентосоядных рыб.

9.3.3. Эвтрофирование

Особенности формирования трофической структуры бентосных сообществ при эвтрофировании изучены лучше, по сравнению с другими видами антропогенных нагрузок. Показано (Абакумов, 1991; Беляков, 1983; Слепухина, 1986, 1990; Беляков, Скворцов, 1994; Драбкова и др., 1994, 1996 и др.), что наряду с повышением общей биомассы, в сообществах эвтрофных водоемов усиливается детритная цепь с доминированием детритофагов (глотателей и фильтраторов) и, напротив, группировка хищников подавляется.

В губе Белой оз.Имандра, где наряду с эвтрофированием, наблюдается мутность воды и интенсивное осаждение тонких частиц на дно водоема, роль автотрофного компонента ничтожна, доминирует цепь разложения (Евдокимова, 1988). В донных сообществах преобладают детритофаги - грунтозаглатыватели, доля которых в общей биомассе сообществ закономерно возрастает с повышением концентрации $P_{\text{общ}}$ в воде (как и концентрации взвешенных частиц). Другие группы обнаруживают обратную зависимость от концентрации загрязняющих веществ (рис.9.7).

Основной причиной формирования такой трофической структуры является как обогащение среды биогенными элементами, так и загрязнение другими веществами, включая чрезвычайную мутность воды и непрерывное осаждение минеральных частиц на дно водоема.

При отсутствии мутности в эвтрофной воде развиваются как автотрофный, так и гетеротрофный компоненты экосистемы. Этому способствует обильное развитие водных растений в мелководных, защищенных от ветра зонах, а также цветение фитопланктона - в открытой части озер. Усиление пастбищной цепи выражается в возрастании доли размельчителей на литорали эвтрофных озер ($p < 0.02$). Это соответствует, например, прямой зависимости (r_s) относительной биомассы собирателей-глотателей и фильтраторов в сообществах р. Вирмы от концентрации в воде $P_{\text{общ}}$ и обратной - у грунтозаглатывателей.

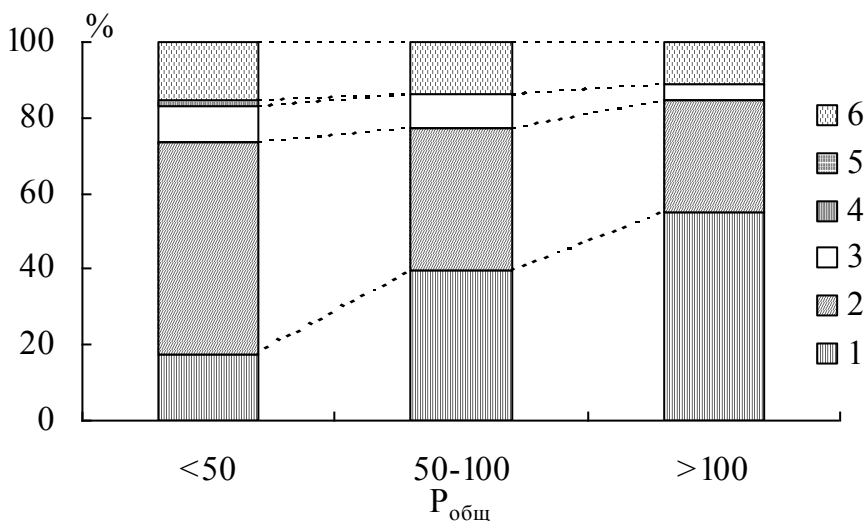


Рис.9.7. Трофическая структура (% биомассы, $M \pm m$) сообществ зообентоса в зависимости от концентрации фосфора ($P_{\text{общ}}$, мг/л) в воде (губа Белая и прилегающий участок плеса Большая Имандра): 1 - грунтозаглатыватели, 2 - собиратели-глотатели, 3 - собиратели-фильтраторы, 4 - соскребаатели, 5 - размельчители, 6 - хищники

Следующее специфическое последствие эвтрофирования - слабое развитие группировки хищников в бентосных сообществах, как и в зоопланктонных. Это свидетельствует об универсальности данного явления. Переход от копеподного зоопланктона к ротаторному (*Asplanchna*, *Synchaeta*, *Notholca*) и кладоцерному (при доминировании мелких *Bosmina*) по мере роста уровня трофности многократно отмечался в литературе (Андроникова, 1989, 1990; Крючкова, 1987; Яковлев, 1998б, 1999; Yakovlev, 2000a).

Таким образом, общим для эвтрофных водоемов региона является возрастание роли детритного направления утилизации ОВ при активизации функционирования сапрофитной микрофлоры (Евдокимова, 1988), седиментаторов и фильтраторов - в зоопланктоне (Яковлев, 1998б), собирателей-глотателей и грунтозаглатывателей - в донных сообществах глубоководных биоценозов, собирателей-глотателей, размельчителей и фильтраторов - на литорали.

9.3.4. Термофикация

Несмотря на слабую представленность мягких илистых грунтов в сбросном канале Кольской АЭС и в Зоне I, доминируют грунтозаглатыватели при низком удельном весе хищников (рис.9.8).

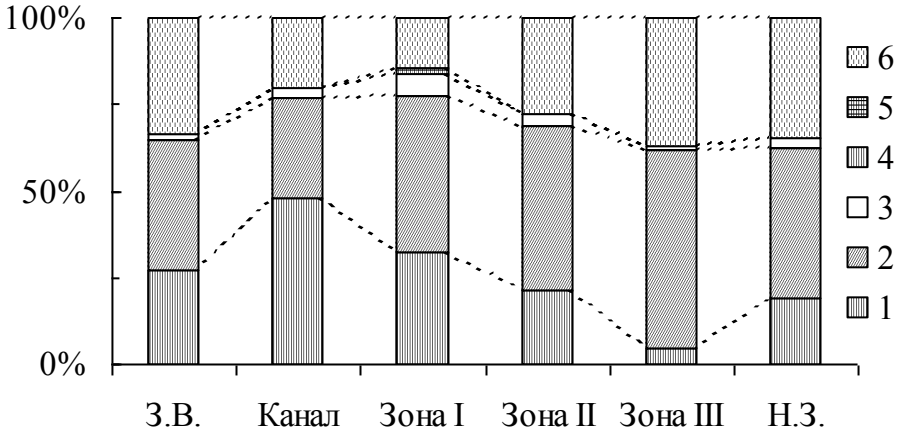


Рис.9.8. Трофическая структура (% биомассы, $M \pm m$) сообществ зообентоса глубоководных участков в различных зонах подогрева Кольской АЭС: 1 - грунтозаглатыватели, 2 - собиратели-глотатели, 3 - собиратели-фильтраторы, 4 - соскребаатели, 5 - размельчители, 6 - хищники

Относительная биомасса грунтозаглатывателей характеризуется отрицательной связью (r_s) с расстоянием от устья водоотводного канала ($p < 0.0001$) и глубиной водоема ($p < 0.015$). Доля группировки собирателей-глотателей в зоне подогрева повсеместно почти одинакова (за исключением водоотводного канала). Там, где влияние теплового воздействия ослаблено, роль грунтозаглатывателей сокращается, а хищников возрастает до уровней, близких к участкам с естественным термическим режимом. Хищники обнаруживают положительную связь с расстоянием и глубиной ($p < 0.002$), отрицательную - со скоростью течения воды ($p < 0.0002$). Удельный вес фильтраторов повышается на участках с максимально высокой температурой воды и донных отложений.

Трофическая структура литоральных сообществ в зоне подогрева несколько соответствует таковой в глубоководных зонах. Доля фильтраторов повышается с удалением от сбросного канала, роль размельчителей повсеместно в зоне подогрева высока. Это связано с благоприятными условиями в отепляемой зоне для литоральной флоры и фауны, а именно, с отсутствием подледного периода, относительно высокой температурой воды, развитием водных мхов (на прибойных участках) и высших растений (на затишных участках). Относительная биомасса хищников минимальна в водосбросном канале Кольской АЭС и в зонах I и II, соответственно, величины отношения биомасс хищников и "мирных" беспозвоночных там минимальны (рис.9.9).

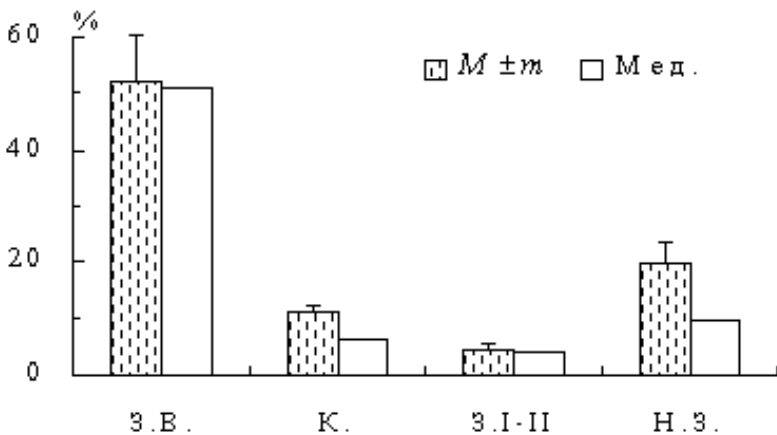


Рис.9.10. Распределение средних значений ($M \pm m$) и медианы (Мед.) относительной биомассы хищников в сообществах литорали в различных зонах теплового воздействия КАЭС: забор воды (З.В), водоотводный канал (К.), зоны подогрева (З. I-II), контроль (Н.З.)

Из вышеизложенного материала видно, что в нормально функционирующих сообществах высокое разнообразие сообществ соответствует сложной трофической структуре и доле хищников в пределах 20-40%, что в целом согласуется с литературными данными (Paine, 1980; Алимов, 1999, 2001). Относительная биомасса хищников в зообентосе ненарушенным антропогенным воздействием водоемов и водотоков закономерно растет от горных водоемов к лесным низинным озерам, от каменистых грунтов к заиленным, с зарослями высших растений биотопам. Однако доля хищников, представленных крупными пелагическими, нектобентосными и бентосными формами (*Odonata*, *Chaoborus*, *Sialis*, *Dytiscidae*, *Polycentropodidae*, *Tanytopodinae*), также растет при ослаблении пресса бентосоядных рыб, например, в малых изолированных бессточных, преимущественно в полигуменных озерах.

Хищники (особенно специализированные и облигатные) играют существенную роль в поддержании высокого разнообразия в экосистемах, а значит, и в стабильности экосистем (Бигон и др., 1989; Алимов, 2001). Однако специфической реакцией сообществ на возрастание токсичности среды (при токсификации и в меньшей степени ацидификации) является рост доли хищников, а при эвтрофировании - ее сокращение.

В благоприятных условиях внешней среды хищники играют важную регулирующую роль в сообществах. При появлении лимитирующего фактора - токсичности среды (при токсификации и ацидификации), хищники (даже будучи доминирующей группировкой) перестают быть одним из стабилизирующих факторов в экосистеме, поскольку она существенно деградирована и зависит большей частью от концентрации и химических форм токсикантов. Из этого следует, что выводы о большей уязвимости хищников нестабильностью и ухудшением условий среды обитания, а также о сокращении их относительной биомассы в менее разнообразных и слабоструктурированных сообществах, по-видимому, справедливы лишь для экологически благополучных условий, а также для процессов эвтрофирования и термофикации водоемов.

Глава 10

РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА

10.1. Размер и масса организма, их экологическая сущность

Размеры и масса тела - индивидуальные свойства живого организма. Интенсивность метаболизма, скорость роста, темп размножения и продолжительность жизни организма находятся в функциональной взаимосвязи с размером тела животных (Константинов, 1986; Алимов, 1989, 2001; Структура..., 1988 и др.). Освоение пространства в биотопе происходит путем реализации ниш разноразмерными организмами (Одум, 1986).

Согласно двум термодинамическим принципам - наименьшей диссипации энергии и наискорейшего спуска - общим направлением эволюции является возникновение высокоупорядоченных и организованных живых систем (Зотин, Зотин, 1999). Биоэнергетический прогресс в направлении возрастания стандартного обмена организмов сопровождается возрастанием продолжительности жизни животных, а также увеличением их размеров. Однако встречаются и обратные процессы, также обеспечивающие усиление энергетического обмена, необходимого условия для биологического процветания вида или таксономической группы организмов. Например, для преодоления неблагоприятных ситуаций, сложившихся в биоценозе, у организмов есть несколько стратегических направлений выживания: пространственная миграция, уменьшение размеров тела или неотения. Мелкие виды имеют шанс уцелеть в результате расширения кормовой базы, снижения нагрузки со стороны потребляющих их животных, заинтересованных в более крупной жертве, или возможности спрятаться от них. Высокая численность, короткие периоды генерации и продолжительности жизни обеспечивают им, в отличие от крупных видов, большую эволюционную пластичность и приспособляемость к изменяющимся условиям среды.

Индивидуальные размеры водного организма одного и того же вида могут существенно различаться в зависимости от множества биологических факторов, среди которых наиболее значимы межвидовые взаимоотношения, особенно трофические - конкуренция за ресурсы и пресс хищников (Голубков, 2000, 2001). Имеются данные, свидетельствующие, что существует связь размеров организма со свойствами среды и площадью обитаемой территории (Гиляров, 1944; Численко, 1981). В этой связи фундаментальное значение приобретает проблема адаптивного формирования размерной структуры популяций и сообществ в зависимости от комплекса абиотических и биотических факторов.

Линейные размеры тела не всегда могут адекватно отражать весь комплекс биоценологических и особенно трофических взаимоотношений в сообществах. Наличие всевозможных выростов, конечностей и других внешних морфологических структур, и главное, - сложность использования длины или ширины тела при сравнении животных из разных систематических групп,

(например, малощетинковых червей и насекомых) делает необходимым применение универсального показателя - индивидуальную массу тела.

Данные о структурных характеристиках сообществ, которые прошли к осени последовательные стадии сезонной динамики, отражая условия года, считаются наиболее показательными (Зимбалевская, 1981). Поэтому в настоящей главе использованы материалы за относительно короткий период года: с 25 августа по 10 октября. Рассматриваются зависимости средних величин сырой массы тела особей в сообществе (W_{cp}), в отдельных трофических группировках, в том числе хищных беспозвоночных организмов (W_X), "мирного" зообентоса (W_M) и соотношение между ними (W_X/W_M) от разнообразных абиотических факторов и вида антропогенного воздействия (Яковлев, 2003).

10.2. Роль природных условий

10.2.1. Высота над уровнем моря и ландшафты

Несмотря на некоторое уменьшение средней массы (W_{cp}) особей в литоральных сообществах на высоте >300 м, достоверные зависимости показателя от высоты озера над уровнем моря не выявились (рис.10.1). Однако в водотоках (Ст.3) она существенно меньше на высоте >300 м ($p<0.01$).

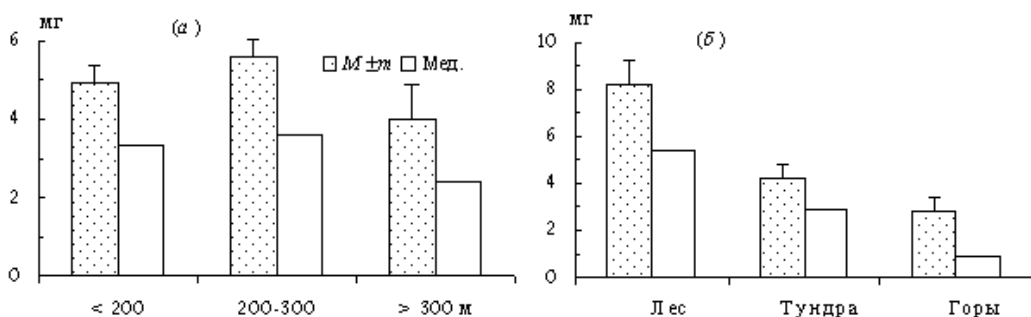


Рис.10.1. Средние величины ($M \pm t$) и медианы ($Med.$) W_{cp} в бентосных сообществах литорали в зависимости от высоты над уровнем моря (а) и в вытекающих из них водотоках в зависимости от ландшафтной принадлежности малого озера (б) (здесь и далее вертикальные линии - t)

Сравнение величин W_{cp} особей из различных трофических группировок показывает (табл.10.1), что с высотой увеличиваются размеры фильтраторов, представленных в литоральных сообществах малых озер преимущественно факультативными фильтраторами-моллюсками Sphaeriidae и ручейниками Hydropsyche и соскребателями (поденками и веснянками).

Это вполне соответствует максимальному развитию этих трофических группировок в озерах, расположенных в более высоких вертикальных зонах. Однако в водотоках наблюдается обратная тенденция: индивидуальные массы фильтраторов, как и у собирателей-глотателей и грунтозаглатывателей, повышаются по мере уменьшения высоты над уровнем моря, т.е. они максимальны в зоне леса (табл.10.2). Средние массы особей в других

группировках, выше так же как и их относительная биомасса в сообществах на высоте < 300 м, в лесных и тундровых ландшафтах. Значительное варьирование величины W_{cp} наблюдается в водоемах всех ландшафтов, и особенно в лесной зоне, где в сообществах наряду с мелкими животными, представлены крупные стрекозы, брюхоногие моллюски, жуки, ручейники и вислокрылки.

Таблица 10.1

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в различных трофических группах в литоральных сообществах малых озер, расположенных на различной высоте над уровнем моря

Группа	Высота над уровнем моря, м		
	< 200	200-300	> 300
Грунтозаглатыватели	5.6±0.5	5.1±0.4	0.8±0.2
Собиратели-глотатели	2.5±0.4	3.3±0.4	2.9±0.8
Собиратели-фильтраторы	6.5±0.8	3.6±0.8	8.6±1.5
Соскребатели	5.3±1.1	5.4±1.5	10.0±2.1
Размельчители	28.2±11.9	32.0±9.4	9.1±1.9
Хищники	11.4±3.0	8.6±2.2	9.6±2.3

Таблица 10.2

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в различных трофических группах сообществ водотоков в зависимости от их ландшафтной принадлежности

Группа	Ландшафт		
	лес	тундра	горы
Грунтозаглатыватели	17.5±5.6	25.1±8.5	6.2±0.7
Собиратели-глотатели	2.6±0.6	2.5±0.8	0.6±0.1
Собиратели-фильтраторы	11.5±4.0	2.6±0.7	4.8±0.4
Соскребатели	2.8±0.8	2.1±0.4	-
Размельчители	36.4±8.4	2.6±0.6	11.2±1.4
Хищники	19.8±9.0	4.7±0.9	9.6±2.6

Максимальные величины W_X/W_M характерны для равнинных лесных и тундровых озер и водотоков, где хищные беспозвоночные в среднем примерно в 1.5-2.5 раза крупнее жертвы (рис.10.2). Лишь в горных озерах и водотоках хищники мельче "мирных" организмов.

В основе приведенных величин W_X/W_M лежат главным образом существенные различия в размерных характеристиках в трофических группировках "мирного" зообентоса (особенно в группировках размельчителей и фильтраторов) и в меньшей степени в группировке хищников. Однако изменение величин W_X/W_M связано главным образом большой вариабельностью индивидуальной массы у "мирных" организмов и, прежде всего, у размельчителей, слабопредставленных в сообществах горных водоемов. Во-вторых, значительная вариабельность отношения присуща сообществам водотоков, что отражает большую гетерогенность среды, разнообразие жизненных форм и многообразие биологических связей в лотических сообществах.

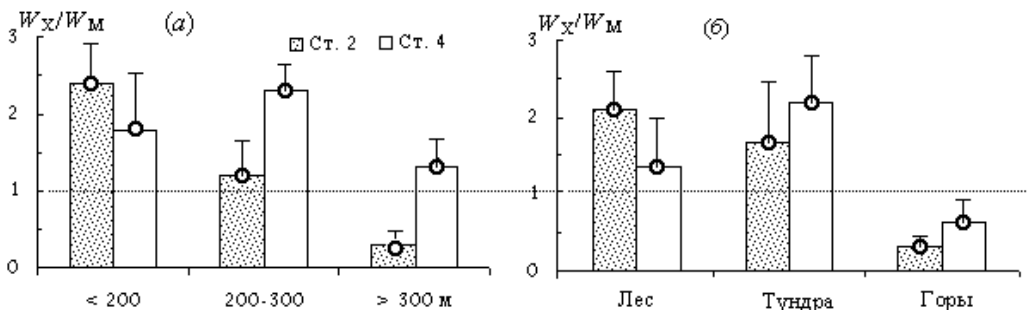


Рис.10.2. Средние величины W_X/W_M (отн. ед.) в сообществах литорали (Ст. 2) малых озер и водотоков (Ст. 4) в зависимости от высоты над уровнем моря (а) и ландшафтной принадлежности (б)

10.2.2. Тип водного объекта и биотопы

Величины W_{cp} в глубоких частях малых озер существенно ниже по сравнению с другими биотопами ($p < 0.0001$; рис.10.3).

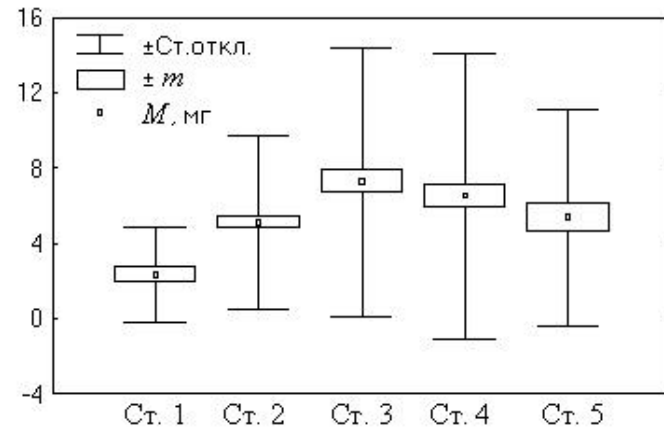


Рис.10.3. Величины W_{cp} ($M \pm t$, мг; Ст. откл. - стандартное отклонение) в сообществах различных биотопов в малых озерах и в их придаточных водотоках: Ст.1 глубоководные участки, Ст.2 - литораль, Ст.3 - место начала водотока из озера, Ст.4 - ниже на 100-250 м по течению, Ст.5 - впадающий в озеро водоток

В глубоких частях малых озер величины W_{cp} существенно меньше по сравнению с мелководными участками озер и с водотоками и, особенно с местом начала ручья из озера ($p < 0.001$). В сообществах глубоководных участков крупных озер наибольшие величины W_{cp} наблюдаются у фильтраторов (табл.10.3). В малых озерах по этому показателю выделяются соскребаатели и размельчители. Выявились существенные различия в величинах W_{cp} между отдельными биотопами (табл.10.4).

В глубоких частях малых озер обитают сравнительно крупные виды брюхоногих моллюсков Lymnaeidae (размельчители) и олигохеты *Spirosperma ferox*, Lumbricidae, *Lumbriculus variegatus* (грунтозаглатыватели). Относительно высокая прозрачность воды и распространение макрофитов и мхов на

сравнительно большие глубины водоема способствует развитию и других размельчителей (*Limnephilidae*, *Phryganeidae*). Образующиеся в процессе размельчения тонкие частицы детрита становятся доступной пищей для грунтозаглатывателей (олигохеты), факультативных собирателей-детритофагов и фильтраторов, представленных на глубинных участках озер мелкими личинками хирономид и моллюсками *Pisidium*.

Таблица 10.3

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в различных трофических группах зообентос крупных (оз.Имандра) и малых озер

Группа	Глубоководные участки		Литораль	
	Имандра	Малые озера	Имандра	Малые озера
Грунтозаглатыватели	1.1±0.4	4.7±1.3	6.0±0.8	5.0±0.6
Собиратели-глотатели	1.8±0.2	1.8±0.3	2.0±0.3	3.0±0.6
Собиратели-фильтраторы	9.1±1.6	3.9±0.6	7.8±1.6	5.5±1.2
Соскребатели	1.8±0.2	11.2±3.4	6.2±0.6	6.0±0.9
Размельчители	0.7±0.3	11.0±2.0	21.6±2.4	28.0±6.6
Хищники	1.5±0.3	4.4±0.6	5.2±1.3	9.8±1.7

Таблица 10.4

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в различных трофических группах в сообществах различных биотопов малых озер и их придаточных водотоков

Группа	Ст.3	Ст.4	Ст.5
Грунтозаглатыватели	15.6±2.4	22.5±6.7	3.0±0.5
Собиратели-глотатели	3.7±1.0	2.8±0.6	3.3±1.3
Собиратели-фильтраторы	8.5±1.4	6.3±1.2	4.6±0.9
Соскребатели	4.8±0.9	2.9±0.4	3.5±0.7
Размельчители	24.6±6.5	17.6±6.9	6.5±1.7
Хищники	8.0±0.8	9.1±2.0	6.2±1.5

Основу литоральной фауны оз.Имандра составляют приспособленные к условиям прибойной каменисто-песчаной литорали более мелкие поденки, ручейники, веснянки, хирономиды, олигохеты. На мелководьях к указанным группам добавляются нимфы *Ephemeroptera*, личинки *Diptera* и *Asellus aquaticus*. Средняя масса особей размельчителей, соскребателей и хищников больше в литорали озер. Это связано с преобладанием там (в более защищенных от ветровой деятельности и богатых зарослями макрофитов заливах) крупных личинок ручейников *Phryganeidae* и *Limnephilidae*, моллюсков, стрекоз, вислокрылок. Прибойная каменисто-песчаная литораль заселена более мелкими особями *Ephemeroptera*, *Trichoptera*, *Chironomidae* и *Oligochaeta*, в псаммофильных биоценозах обычны мелкие личинки хирономид и олигохеты.

Максимальные величины W_x характерны для поступающих в озера водотоков и участка, где берет начало вытекающий из озера водоток (Ст.3). В первом виде биотопа хищники представлены преимущественно крупными нимфами веснянок *Perlodidae* и личинками ручейников *Polycentropodidae* и *Rhacophilidae*, а во втором - крупными личинками *Odonata*, *Sialis* и

вышеназванными группами ручейников. Последний биотоп отличается минимальными величинами W_X/W_M , что обусловлено обитанием там крупных "мирных" организмов, особенно размельчителей и фильтраторов (рис.10.4).

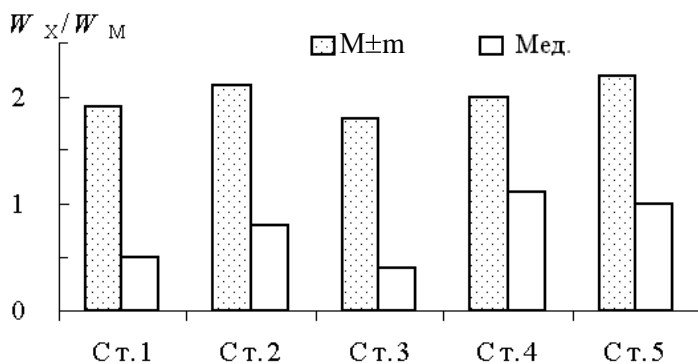


Рис.10.4. Средние величины ($M \pm m$) и медианы (Мед.) W_X/W_M в различных биотопах малых озер

Тип субстрата и степень развития водной растительности имеют большое значение для бентосных и нектобентосных организмов. Это косвенно проявляется в различиях их величинах W_{cp} (рис.10.5). В целом, беспозвоночные организмы крупнее в зарослях высшей водной растительности, тогда как зависимостей от типа субстрата обнаружить не удалось. Лишь илистые грунты в водотоках заселены более крупными беспозвоночными.

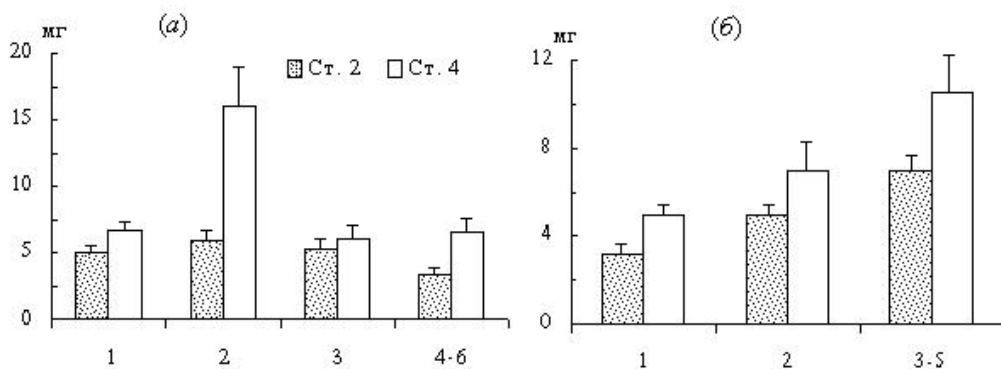


Рис.10.5 Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в сообществах литорали (Ст.2) и водотоков (Ст.4) в зависимости от типа грунта (а) и степени зарастания высшей водной растительностью (б)

Величины W_X обнаруживают достоверную ($p < 0.02$) положительную корреляционную связь лишь со степенью количественного развития высших водных растений, отрицательную - с рядом факторов, отражающих переход от низинных, частично изолированных озер с мягким грунтом к горным озерам с каменистым побережьем. По причине скудости зарослей высшей водной растительности и недостаточности аллохтонного ОВ в малых верховых озерах, а также в водотоках (главным образом листья деревьев и крупные фрагменты травянистой наземной растительности) сообщества характеризуются слабым

развитием группировки размельчителей, представители которой (Lymnephilidae и Phryganeidae) в лесных водоемах могут достичь крупных размеров. Последние, как и наиболее крупные хищники (Odonata, *Sialis* и Polycentropodidae), чаще встречаются в пробах, собранных среди зарослей, представляющих собой микробиотоп с богатой кормовой базой и убежище от рыб.

В водотоках наиболее значимые корреляционные связи обнаружены для факторов, характеризующих условия в водотоке или в выше находящемся озере (отрицательные подчеркнуты; см. табл.2.2): W_{cp} : ДС>ШВ>Мак; W_x : Гл>ПО>ШВ>T2; W_x/W_M : Гл>Мак>Мох. Величины W_{cp} и W_x в сообществах уменьшаются от развитых и широких водотоков с дном, сложенным мягким илом с зарослями макрофитов, к небольшим (преимущественно горным) ручьям с каменистым грунтом. Реофильные организмы в водотоках представлены наряду с животными, имеющими небольшие размеры тела (личинки хирономид Orthoclaadiinae, Diamesinae, Tanytarsini), относительно крупными нимфами веснянок (Perlodidae) и поденок (Baetidae), жуками (Elmidae), личинками двукрылых (Limoniidae, Simuliidae), ручейников (Hydropsychidae и Polycentropodidae) и моллюсками (Sphaeridae, *Maragaritana margaritifera*). Все они приспособлены к обитанию на сильном течении, и главное - к эффективной добыче пищи в северных водотоках. Крупные реофильные организмы относятся по способу питания преимущественно к всеядным собирателям и фильтраторам, облигатным и факультативным хищникам. Однако сильное течение - это фактор, ограничивающий увеличение массы тела организма, что видно на рис.10.6. Величины W_x также закономерно уменьшаются по мере повышения скорости течения воды, и они существенно уступают по средней массе представителям других трофических групп.

Величина W_x обнаруживает достоверную ($p<0.02$) положительную зависимость лишь со степенью количественного развития высших водных растений, отрицательную - с рядом факторов, отражающих переход от низинных, частично изолированных озер с мягкими грунтами к горным озерам с каменистым побережьем. Их размеры в определенной мере отражают напряженность пищевых взаимоотношений и степень пищевой специализации хищников. Крупные, преимущественно облигатные хищники (личинки стрекоз, вислокрылок, ручейников Rhyacophilidae, нимфы веснянок Perlodidae, жуки) используют активный поиск или засаду для поимки жертвы. Стратегия добывания пищи у более мелких хищников более разнообразна и она менее специализирована. Наряду с активным поиском жертвы, они строят ловчие сети (ручейники Polycentropodidae и особенно Hydropsychidae) для фильтрации водных масс. Их способ питания более изменчив в онтогенезе, имеет факультативный характер и зависит от плотности животных в популяции жертвы и напряженности конкурентных отношений между самими хищниками (включая пресс рыб).

Таким образом, величина W_{cp} уменьшается от крупных (широких) водотоков с дном, сложенным мягким илом и с зарослями высших водных растений к небольшим (преимущественно горным) водотокам с каменистым грунтом. Крупные водотоки в системе больших проточных озер не совсем благоприятны для формирования богатого перифитона: они глубокие, грунты мягкие, течение слабое. Там, по-видимому, происходит интенсивное осаждение на дно грубого органического растительного материала, что способствует развитию размельчителей (крупных личинок ручейников Limnephilidae и

Phryganeidae). В таких же биотопах достигаются максимальные размеры как "мирных" беспозвоночных, так и крупных хищников - стрекоз и вислокрылок. Однако размеры последних больше в крупных, но в то же время относительно изолированных водотоках, входящих в систему озер со слабо развитой гидрологической сетью. Следует еще раз подчеркнуть ключевое значение водных растений в качестве источника пищевых ресурсов, благоприятной среды для обитания, в том числе как укрытие от хищников.

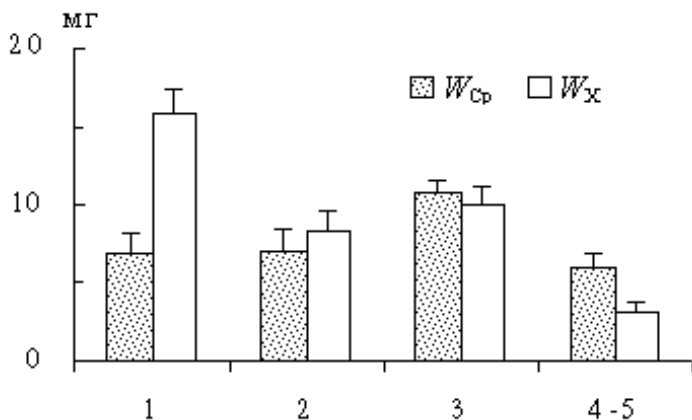


Рис.10.6. Величины W_{cp} и W_x (мг) в водотоках с разной скоростью течения воды (см. табл.2.2)

10.2.3. Размерные характеристики озер

Поскольку размерные показатели организмов в сообществах находятся в зависимости от огромного количества биотических и абиотических факторов, наверное, не следует ожидать каких-либо зависимостей от площади озер. На примере литоральных сообществ малых озер (от 0.01-1.5 км²) рассмотрим роль размерных характеристик озер (S , ДБЛ) для величин W_{cp} , W_x и W_x/W_M . Корреляционный анализ не выявил достоверные коэффициенты величин W_{cp} , как и средних величин, для отдельных трофических групп, величину W_x/W_M с площадью малых озер. Однако при разделении изученных озер по их площади на три группы: 0.01-0.09, 0.10-0.49 и 0.50-1.50 км² обнаружилось, что максимальные величины W_{cp} в целом характерны для наиболее крупных озер ($M=4.6\pm 0.6$, мед. = 4.2 мг). Добавим, что эти же показатели для литоральных сообществ оз.Имандра равны 6.9 ± 1.5 и 4.5 мг. В то же время высокие величины W_{cp} можно наблюдать и в очень малых озерах (ламбинах), где часто в сообществах представлены крупные личинки стрекоз, вислокрылки и другие беспозвоночные. Характер распределения величин W_{cp} в зависимости от размерных характеристик малых озер можно увидеть на рис.10.7.

Примерно такое же распределение выявлено для величины W_x/W_M (рис.10.8). Наибольшие величины характерны для очень малых озер ($M=3.1\pm 1.3$, мед.=1.8 мг), минимальные - для относительно крупных (1.3 ± 0.6 , мед.=0.7) Соотношение средних масс хищников и "мирных" беспозвоночных в литоральных сообществах оз.Имандра составляет в среднем 2.4 ± 0.9 (мед.=1.2).

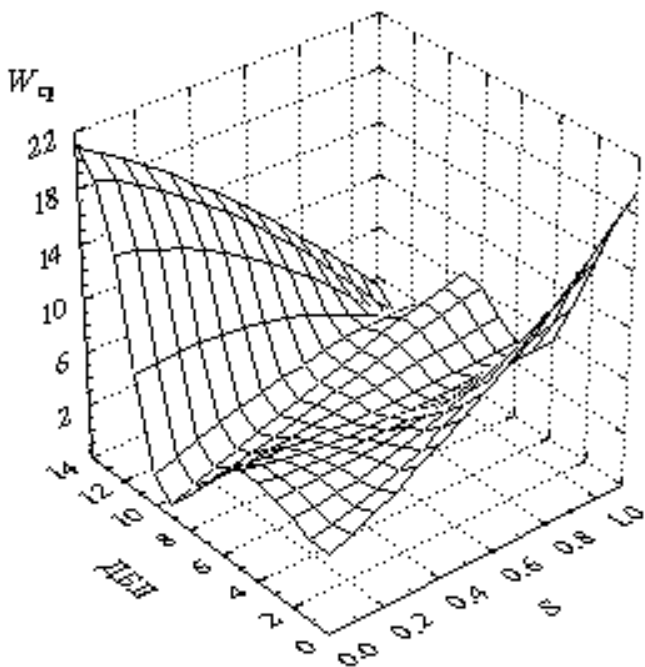


Рис.10.7. Зависимость величины W_{cp} (мг) от площади (S , км²) и длины береговой линии (ДБЛ, км) малых озер (здесь и на рис.10.8 поверхность получена методом наименьших квадратов)

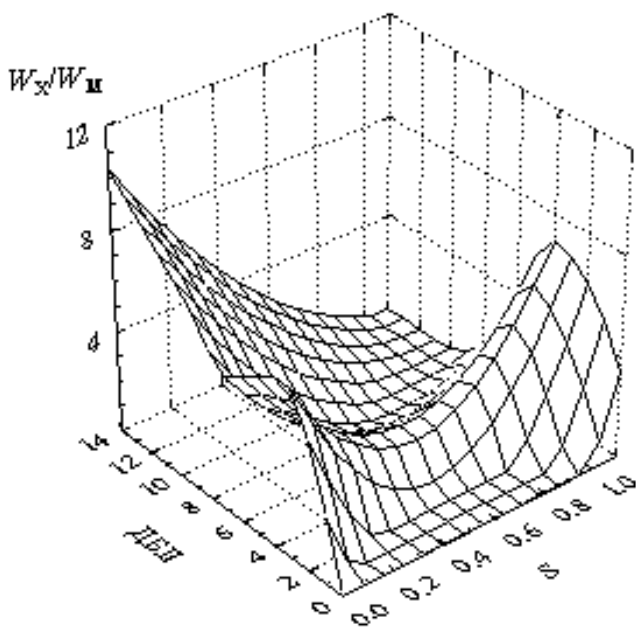


Рис.10.8. Зависимость величины W_x/W_m (отн. ед.) от площади (S , км²) и длины береговой линии (ДБЛ, км) малых озер

Таким образом, нами не обнаружены существенные зависимости размерных показателей бентосных организмов от размерных характеристик озер, что вполне согласуется с тем, что эти биологические свойства сообществ формируются под влиянием огромного числа факторов, оказывающих непосредственное и опосредованное влияние.

10.2.4. Глубина и биоценозы крупных озер

На примере оз.Имандра максимальные величины W_{cp} обнаружены на глубине 10-20 м, а также в литоральных литопсаммофильных и литофильных биоценозах. Псаммофильный биоценоз выделяется относительно небольшими величинами W_{cp} (рис.10.9; табл.10.5). Соответственно выявлена положительная корреляционная связь ($p<0.005$) между величинами W_{cp} и глубиной. Достоверные различия в величинах W_{cp} выявлены между глубинными зонами 2-5 и 10-20 м; среди литоральных биоценозов между псаммолитофильным и псаммофильным ($p<0.04$); глубинными - пелофильным и псаммопелофильным биоценозами ($p<0.013$) соответственно.

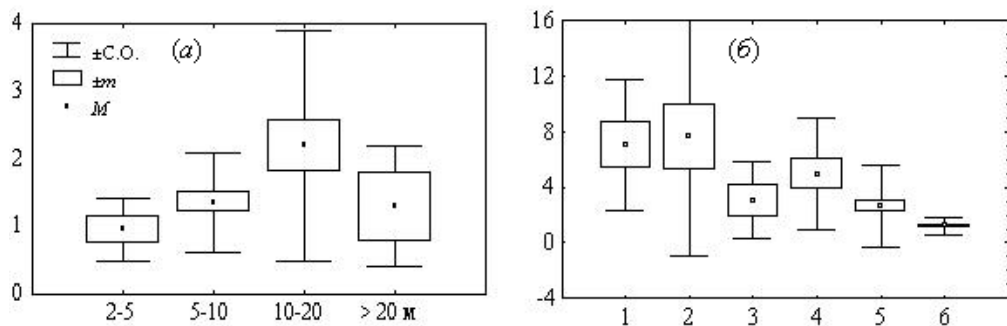


Рис.10.9. Величины W_{cp} (мг) в различных глубинных зонах (а) и в основных типах биоценозов (б) крупных озер: 1 - литофильный, 2 - литопсаммофильный, 3 - псаммофильный, 4 - фитофильный, 5 - глубоководный пелофильный, 6 - псаммопелофильный

Таблица 10.5

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в различных трофических группах в различных глубинных зонах крупных озер (Имандра)

Группа	Глубина, м			
	2-5	5-10	10-20	> 20
Грунтозаглатыватели	1.0±0.3	1.2±0.1	2.4±0.4	1.9±0.5
Собиратели-глотатели	0.8±0.1	1.4±0.2	1.8±0.3	1.2±0.4
Собиратели-фильтраторы	7.5±1.5	16.4±3.2	2.6±1.5	0.3±0.1
Хищники	0.8±0.2	1.6±0.2	2.4±0.4	1.23±0.4

Средние величины W_x выше в глубинной зоне 10-20 м, что обусловлено преобладанием там факультативного хищника - бокоплава *Monoporeia affinis*.

В более глубоких зонах профундали хищники представлены более мелкими личинками хирономид Tanypodinae и Prodiamesinae. Хищники существенно меньше, чем "мирные" беспозвоночные в литоральных биоценозах, особенно в псаммофильных и фитофильных (рис.10.10). Если в первом биоценозе подвижные пески ограничивают развитие крупных организмов, то во втором преобладают крупные размельчители и фильтраторы.

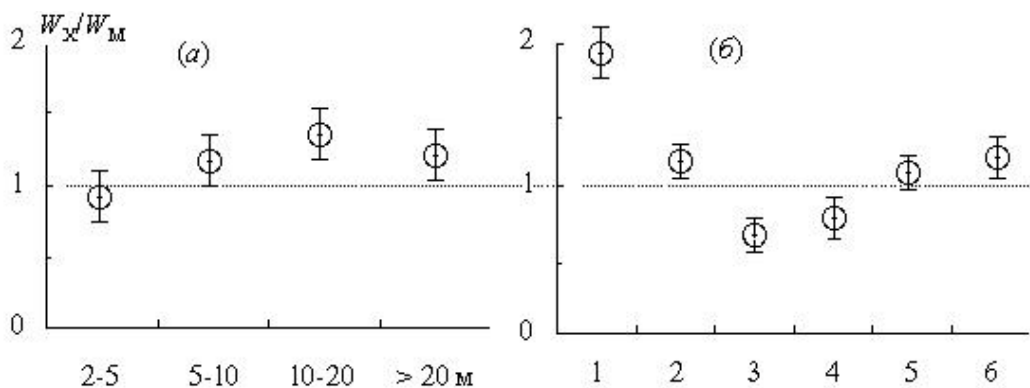


Рис.10.10. Средние величины W_X/W_M ($M \pm t$, отн. ед.) в различных глубинных зонах (а) и биоценозах (б) оз.Имандра и Умбозеро: 1 - литофильный, 2 - литопсаммофильный, 3 - псаммофильный, 4 - фитофильный, 5 - глубоководный пелофильный, 6 - псаммопелофильный

Собиратели-фильтраторы (преимущественно моллюски Sphaeriidae и поденки Siphonuridae), хищники (веснянки Perlodidae, хирономиды Prodiamesinae) обнаруживают максимальные массы в литофильном биоценозе. В литопсаммофильном биоценозе таким же образом выделяются грунтозаглатыватели (крупные черви Lumbriculidae) и размельчители (факультативные размельчители и собиратели-детритофаги - ручейники Halesus). С преобладанием крупных личинок хирономид (Chironomini и др.) связано возрастание средней массы у собирателей-глотателей в фитофильных биоценозах.

10.2.5. Гидрологический тип малых озер

Минимальные величины W_{cp} в литоральных сообществах обнаружены ($p < 0.03$) в исходно бессточных озерах (Б1; рис.10.11). Бессточные на момент отбора пробы озера (Б2) также отличаются ($p < 0.02$) минимальной величиной W_{cp} от проточных озер (П1, П2), характеризующихся, в свою очередь, относительной близостью с верховыми озерами (В1, В2).

Несмотря на большой разброс, выявлены достоверные ($p < 0.05$) корреляционные связи между средней массой особей в трофических группировках и принадлежностью озера к тому или иному гидрологическому типу. Например, размельчители выделяются среди всех трофических группировок наибольшей средней массой в озерах различных гидрологических типов, за исключением изначально верховых (В1) и вторично проточных (П2),

где они уступают по рассматриваемому параметру соответственно хищникам и собирателям-фильтраторам (табл.10.6). Собиратели-глодатели и хищники крупнее в верховых озерах, а фильтраторы - в проточных. Другие трофические группировки не обнаруживают заметные зависимости величин их индивидуальной массы от принадлежности озера к тому или иному гидрологическому типу. Однако выявлена прямая зависимость ($p < 0.01$) величины W_{cp} от гидрологического типа озера, установленного по карте (Т1).

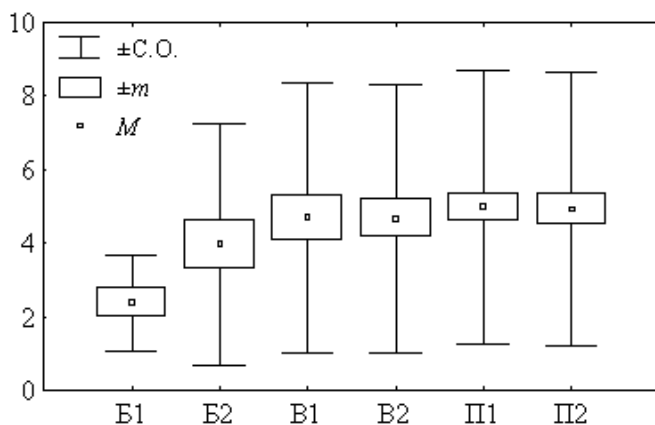


Рис.10.11. Величины W_{cp} (мг) в литоральных сообществах малых озер различных гидрологических типов: Б1 и Б2 - бессточные по карте и на время отбора проб, В1 и В2 - верховые, П1 и П2 - проточные

Таблица 10.6

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в различных трофических группах в зависимости от гидрологического типа малых озер

Группа	Б1	Б2	В1	В2	П1	П2
Грунтозаглатыватели	5.1±0.7	0.1±0.1	4.8±0.5	6.3±0.5	6.4±0.5	5.0±0.6
Собиратели-глодатели	0.8±0.1	0.7±0.1	2.4±0.3	2.6±0.2	1.9±0.2	1.6±0.4
Собиратели-фильтраторы	2.9±0.4	0.1±0.1	5.1±1.3	4.6±1.0	8.6±2.5	17.9±6.6
Соскребатели	6.7±1.5	5.1±1.3	2.9±0.4	5.8±1.0	5.8±1.1	3.6±0.7
Размельчители	30.1±9.2	18.6±6.9	11.4±2.5	34.9±7.8	34.8±7.0	14.9±5.2
Хищники	4.1±0.4	3.7±0.4	16.0±3.0	11.7±2.0	4.9±0.5	4.5±0.6

В целом, хищники в сообществах литорали крупнее представителей "мирного" зообентоса в верховых и бессточных озерах. Об этом также свидетельствует отрицательная корреляционная (r_s) связь ($p < 0.04$) между массой хищников и показателем Т1.

10.2.6. Степень трофности и гумификации

Несмотря на отсутствие достоверных различий в величинах W_{cp} между озерами различного трофического статуса, все же прослеживается тенденция ее роста от олиготрофных к эвтрофным водоемам (рис.10.12). Это согласуется с известной закономерностью возрастания размеров животных, включая группировку хищников, по мере повышения трофического статуса озер (табл.10.7).

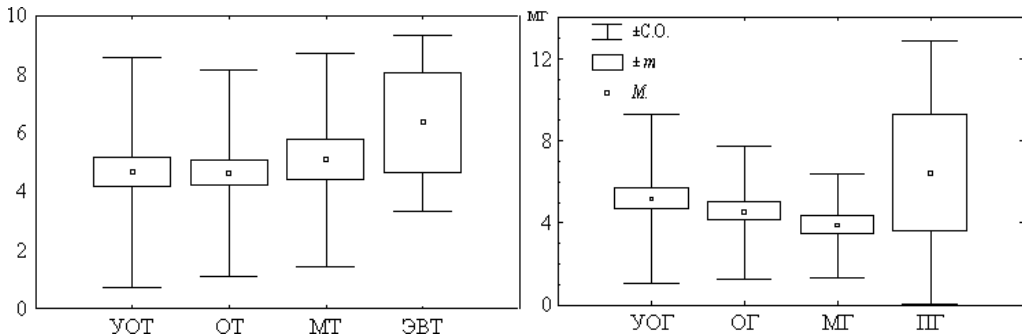


Рис.10.12. Величины W_{cp} (мг) в литоральных сообществах зообентоса малых озер в зависимости от степени их трофности и гумификации (см. табл.2.2)

Таблица 10.7

Величины W_{cp} ($M \pm m$) массы организмов (мг) в основных трофических группировках литорального зообентоса в малых озерах в зависимости от степени их трофности

Группа	УОТ	ОТ	МТ	ЭВТ
Грунтозаглатыватели	4.8±0.9	7.2±3.4	2.9±0.3	2.7±1.0
Собиратели-глотатели	2.2±0.8	2.1±0.6	2.0±0.3	3.2±1.4
Собиратели-фильтраторы	2.6±0.7	4.4±2.1	4.3±1.5	1.6±0.6
Соскребатели	4.3±1.1	5.8±2.0	2.8±1.1	1.2±0.5
Размельчители	44.5±9.9	12.8±4.8	19.0±5.7	17.9±8.5
Хищники	6.0±1.6	9.1±3.3	12.3±3.5	10.3±2.1

Этот показатель у хищников характеризуется прямой зависимостью ($p > 0.01$) от концентрации биогенных элементов, РОВ и перманганатной окисляемости (ПО). Однако факторный анализ позволил несколько глубже изучить характер зависимостей между анализируемыми параметрами (рис.10.13).

Центроиды величин W_x и W_{cp} находятся в одной группе с показателями трофности водоемов. Трофические группировки "мирного" зообентоса не обнаруживают четкую зависимость. Средние массы фильтраторов, грунтозаглатывателей выше на промежуточных уровнях трофности. Несмотря на очень высокую среднюю массу размельчителей (из-за личинок Phryganeidae и Limnephilidae) в эвтрофных озерах, четкие зависимости от трофического статуса не выявились, что, по-видимому, обусловлено сложным компонентным составом этой группировки и большим разбросом массы особей.

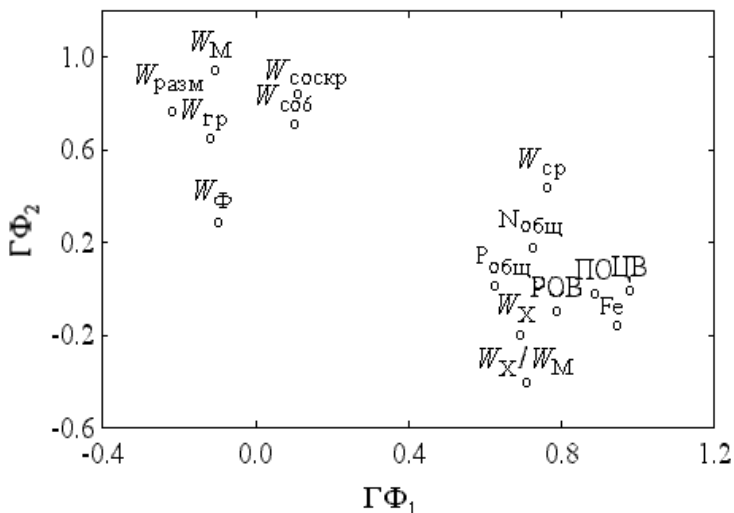


Рис.10.13. Расположение координат центроид величины $W_{ср}$, средней массы организмов различных трофических группировок, показателей условий среды на литорали малых озер (Ст.2) по отношению к двум главным факторам ($W_{ср}$ - грунтозаглатыватели, $W_{собр}$ - собиратели-глотатели, $W_{ф}$ - фильтраторы, $W_{разм}$ - размельчители; обозначения см. табл.2.2)

Величины $W_{ср}$ ниже на промежуточных уровнях гумификации. Достоверное ($p < 0.02$) различие в величинах $W_{ср}$ выявлено лишь между ультраолигогумозными и мезогумозными озерами. Повышение величины $W_{ср}$ в крайних статусах гумификации связано с повышением удельного веса крупных олигохет - грунтофагов (*Lumbriculidae* и *Lumbricidae*) и собирателей-детритофагов (хируномид) - в ультраолигогумозных озерах; крупных размельчителей (растительоядных ручейников *Phryganeidae* и *Limnephilidae*) и хищников (*Odonata*) - в полигумозных водоемах.

На данном материале трудно сделать выводы о зависимости величин W_X/W_M в сообществах от уровня трофности и гумификации (рис.10.14). Однако обнаружена прямая зависимость W_M от цветности воды (ЦВ) и концентрации Fe ($p < 0.04$). Хищники, в целом, крупнее особей "мирного" зообентоса в олигогумозных и полигумозных озерах.

Большой разброс значений массы особей в трофических группировках, обусловленный разнообразием состава организмов с различными морфолого-экологическими приспособлениями, затрудняет выявление зависимостей между размерами особей в различных трофических группировках от факторов среды обитания. В этой связи будет более показательным анализ зависимостей величин индивидуальной массы тела у конкретных видов. Ниже приведен ряд абиотических факторов, расположенных по мере убывания величины коэффициентов корреляции с массой тела шести видов беспозвоночных (факторы с отрицательным знаком - подчеркнуты, приведены лишь достоверные коэффициенты, $P < 0.05$): ручейник *Phryganea bipunctata* (размельчитель): $T2 > \underline{\text{Мак}} > T1 > \underline{\text{В}} > \underline{\text{Цв}} > \underline{\text{P}_{общ}} > \underline{\text{ООУ}}$; водяной ослик *Asellus aquaticus* (факультативный размельчитель и собиратель-детритофаг): $\underline{\text{ДБЛ}} > \underline{\text{Fe}} > \underline{\text{P}_{общ}} > \underline{\text{ДС}} > \text{pH}$; пиявка *Glossiphonia complanata* (хищник):

$T_2 > PO > B > T_1 > P_{\text{общ}} > Gr$; вислокрылка *Sialis morio* (хищник): $S > ДБЛ > ДС > B > Цв$; ручейник *Cyprinus flavidus* (факультативный фильтратор и хищник): $ДС > Fe > Мак > P_{\text{общ}} > Цв$; ручейник *Polycentropus flavomaculatus* (факультативный фильтратор и хищник): $B > Мох > ДБЛ$ (см. табл.2.2).

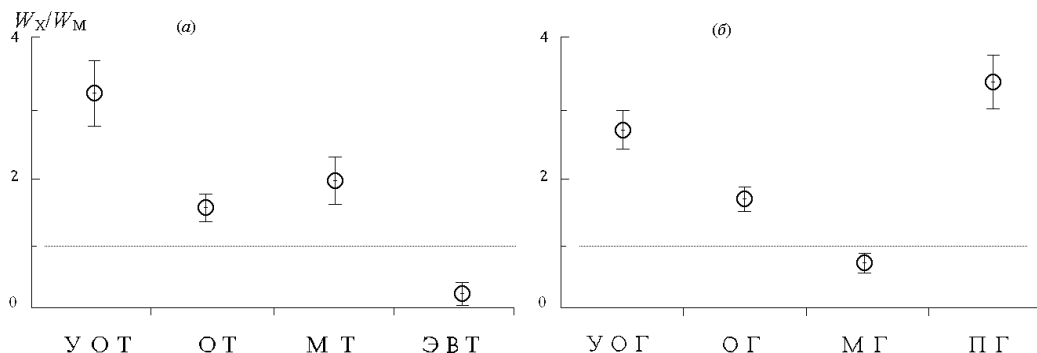


Рис.10.14. Средние величины W_x/W_M (отн. ед.) в литоральных сообществах малых озер в зависимости от их трофического статуса (а) и степени гумификации (б)

Для всех шести видов характерна отрицательная корреляционная связь массы их тела с высотой над уровнем моря. Корреляционные связи индивидуальной массы тела с другими абиотическими факторами существенно различаются у разных видов. Например, личинки ручейников *Phryganea bipunctata* крупнее в бессточных озерах (с относительно высокими уровнями трофности и гумификации) среди неплотных зарослей водной растительности. За исключением *P. flavomaculatus*, массы тела у других хищников больше в гумифицированной воде.

Таким образом, выявлено закономерное повышение величины W_{cp} от горных ландшафтов к лесным, от глубоких частей малых озер и поступающих в озера ручьев к истоку ручья из озера, от крупных озер к малым, от бессточных к проточным и верховым озерам, от ультраолиготрофного статуса к эвтрофному. Средняя масса особей в сообществах литорали больше на крайних уровнях гумификации. В водотоках она уменьшается от крупных (широких) водотоков с мягким илистым грунтом (и с зарослями высших водных растений) к небольшим (преимущественно верховым) водотокам с каменистым грунтом.

Величина W_x/W_M формируется адаптивно к трофической структуре в экосистеме, напряженности пищевых отношений и степени пищевой специализации хищников. Облигатные хищники, как правило, крупнее жертвы и используют активный поиск или засаду для поимки жертвы, а способ питания у мелких хищников более факультативен, разнообразен и изменчив. Однако величины W_x/W_M определяются колебаниями размерных характеристик главным образом "мирных" беспозвоночных и особенно представителей размельчителей и фильтраторов. В целом, величины W_x и W_M , а также W_x/W_M максимальны в лесных ландшафтах. Последний параметр возрастает от глубоководных участков к литорали озер. В целом, относительные размеры хищников выше там, где более благоприятные условия среды (мягкие грунты с зарослями высших водных растений). Однако в неблагоприятных или динамичных условиях среды (например, в бессточных и верховых озерах) в сообществах

преобладают крупные хищные беспозвоночные (чему также способствует снижение пресса бентосоядных рыб), которые могут стать представителями высшего трофического уровня в экосистеме.

10.3. В условиях антропогенного воздействия

Роль антропогенных воздействий для формирования размерных характеристик особей в бентосных сообществах практически не изучена. Ранее показано, что уменьшение размеров тела гидробионтов наблюдается в условиях антропогенной ацидификации (Yakovlev, 1999). Наиболее высокие величины W_{cp} характерны при термофикации и эвтрофировании, а при токсификации и ацидификации, напротив, особи мелкие (рис.10.15).

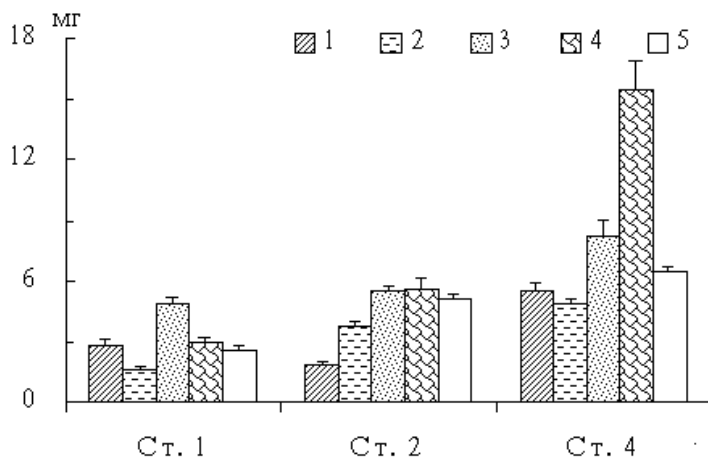


Рис.10.15. Величины W_{cp} (мг) в бентосных сообществах глубоководных участков озер (Ст.1), литорали (Ст.2) и водотоков (Ст.4) при токсификации - 1, ацидификации - 2, эвтрофировании - 3, термофикации - 4, в контроле - 5

В глубоководных сообществах достоверные различия величин W_{cp} выявились при сравнении влияния термофикации и эвтрофирования с контролем, а также токсификации и ацидификации ($p < 0.05$). В литоральных сообществах озер особи с большей массой тела характерны для экосистем, подвергающихся термофикации (5.6 мг) и эвтрофированию (5.5 мг), по сравнению с контролем (5.1 мг), с меньшей массой - для экосистем, подвергающихся токсификации (1.8 мг) и ацидификации (3.7 мг). Однако величина W_{cp} , полученная для литоральных сообществ контрольных озер, достоверно отличается лишь от W_{cp} в литоральных сообществах озер, испытывающих влияние токсификации ($p < 0.002$) и ацидификации ($p < 0.001$).

Примерно такие же различия в величинах W_{cp} обнаружены для сообществ в водотоках. Минимальные величины W_{cp} отмечены для животных в закисленных и загрязняемых ТМ водотоках (4.9 и 5.5 мг), максимальные - для термофикации (15.4 мг) и эвтрофирования (8.2 мг). Однако вследствие высокой вариабельности индивидуальной массы тела у обитателей водотоков достоверные изменения величин W_{cp} во всех четырех случаях при сравнении их с контролем не выявлены.

За кислeние и токсификация в водотоках не сопровождаются существенным уменьшением величины W_{cp} , как это происходит в озерах. Причиной тому является развитие в водотоках личинок относительно крупных ручейников Polycetropodidae, вислокрылок *Sialis* и других беспозвоночных. В условиях эвтрофирования из сообществ выпадают типично реофильные виды поденок и веснянок, а в местах аккумуляции детрита развиваются мелкие пелофильные и фитофильные формы олигохет и хирономид.

Как видно из табл.10.8, в глубокой части экологически благополучных малых озер наиболее крупные особи обнаружены у соскребателей и размельчителей. Средняя масса особей в последней группировке минимальна в токсической среде. Развитие более мелких олигохет Tubificidae и крупных личинок хирономид Chironomini, моллюсков *Pisidium* в эвтрофных озерах обуславливает уменьшение средней индивидуальной массы грунтозаглатывателей и, напротив, возрастание таковой у собирателей-глотателей, фильтраторов и хищников.

Таблица 10.8

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в основных трофических группировках сообществ бентосных и нектобентосных организмов в глубоководных сообществах малых озер при различных антропогенных процессах

Группа	Токси- фикация	Ациди- фикация	Эвтро- фирование	Контроль
Грунтозаглатыватели	7.1±1.6	2.3±0.9	3.0±0.8	4.7±1.3
Собиратели-глотатели	1.2±0.3	1.2±0.2	8.4±1.9	1.8±0.3
Собиратели- фильтраторы	1.4±0.3	13.0±3.0	2.8±0.6	3.9±0.6
Соскребатели	17.2±4.3	-	9.7±3.9	11.2±2.2
Размельчители	2.1±0.1	-	5.4±1.8	11.0±4.0
Хищники	4.0±1.0	6.1±1.6	2.6±0.4	4.4±1.0

За исключением токсификации (при которой развитие крупных устойчивых к ТМ водяных клопов Corixidae обуславливает относительно большую среднюю массу соскребателей), наиболее крупные бентосные особи в прибрежной зоне озер характерны для размельчителей (табл.10.9).

В связи с распространением в эвтрофных озерах относительно крупных личинок хирономид трибы Chironomini и брюхоногих моллюсков масса собирателей-глотателей существенно выше, чем при других антропогенных процессах ($p < 0.03$). Широко представленные в закисленных и экологически благополучных озерах олигохеты *Lumbriculus variegatus* при повышенной чувствительности к ТМ и, по-видимому, также к росту температуры, слабо реагируют на умеренное снижение рН воды. Группировки размельчителей и фильтраторов характеризуются низкими величинами средней массы их представителей.

Как и в литорали озер, в закисленных и в контрольных водотоках средняя масса особей грунтозаглатывателей (по причине частой встречаемости крупных *Lumbriculus variegatus*) значительно больше ($p < 0.01$) по сравнению с другими антропогенными процессами. Размельчители выделяются наибольшими индивидуальными массами среди других групп при всех

процессах, за исключением эвтрофирования и контроля. Наиболее крупные особи характерны для водосбросного канала Кольской АЭС (обычны моллюски *Lymnaea*, ручейники *Limnephilidae*). Минимальная средняя масса у фильтраторов и собирателей-глотателей также отмечена для acidификации.

Таблица 10.9

Величины W_{cp} ($M \pm m$) (мг) в основных трофических группировках сообществ бентосных и нектобентосных организмов в глубоководных сообществах при различных антропогенных процессах

Группа	Токсификация	Ацидификация	Эвтрофирование	Термофикация	Контроль
Грунтозаглатыватели	4.2±1.1	5.2±0.8	4.6±0.9	2.0±0.7	5.2±0.9
Собиратели-глотатели	1.3±0.4	1.4±0.4	4.6±2.4	1.0±0.5	5.2±0.9
Собиратели-фильтраторы	3.1±1.8	3.8±0.8	7.0±1.6	19.0±6.0	5.8±1.1
Соскребатели	14.5±8.9	9.5±1.0	-	10.4±4.0	6.0±0.8
Размельчители	0.1±0.07	11.1±3.0	16.8±5.1	24.8±11.3	26.5±5.2
Хищники	3.5±1.6	6.8±1.3	4.8±0.5	1.4±0.5	8.8±1.4

Из-за того, что в водотоках соскребателей представляют чувствительные к ухудшению качества среды поденки, средняя масса особей в этой группировке существенно ниже по сравнению с антропогенно нарушенными водотоками ($p < 0.02$). Величины W_X/W_M заметно выше при токсификации и ацидификации, а минимальны в условиях эвтрофирования и термофикации (рис.10.16).

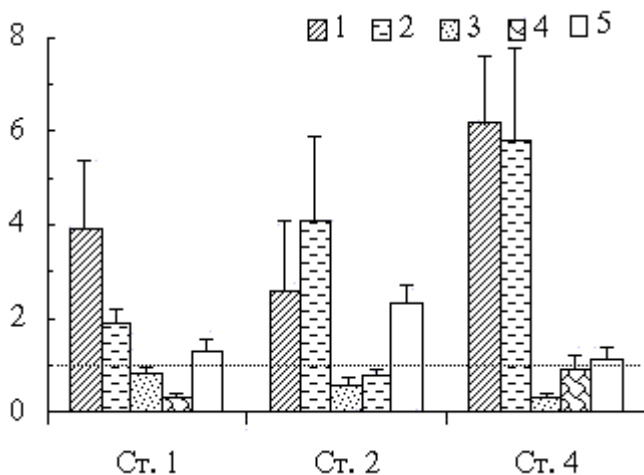


Рис.10.16. Средние величины W_X/W_M (отн. ед.) в сообществах глубоководных участков (Ст.1), литорали (Ст.2) озер и в водотоках (Ст. 4) при различных антропогенных процессах: токсификация - 1, ацидификация - 2, эвтрофирование - 3, термофикация - 4, контроль - 5

Это обусловлено развитием в закисленных озерах крупных хищников (стрекозы, водяные клопы, жуки, вислокрылки и др.), а среди "мирного" зообентоса преимущественно мелких собирателей-глотателей (личинки хирономид). Крупные хищники (личинки ручейников Polycentropodidae, хирономид Tanurpodinae и вислокрылок) распространены также в загрязненных ТМ озерах Печенгского р-на.

10.3.1. Токсификация

Во-первых, отметим, что при этом антропогенном процессе характерно резкое упрощение трофической структуры и доминирование наиболее устойчивых к действию ТМ представителей хищников и собирателей-глотателей (Яковлев, 2000). Выявлены положительные корреляционные связи между величинами W_{cp} и удаленностью озер и водотоков от предприятий медно-никелевого производства, отрицательные - с концентрацией большинства ТМ в воде и донных отложениях, как это видно на примере Ni (рис.10.17).

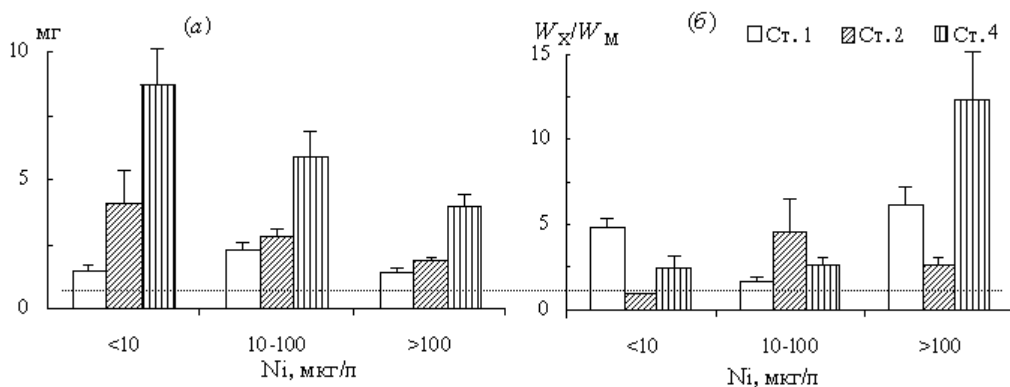


Рис.10.17. Величины W_{cp} (а, мг) и W_x/W_M (б, отн. ед.) в сообществах в зависимости от концентрации Ni (мкг/л) в воде малых озер (Печенгский р-н): глубокие части (Ст.1), литораль малых озер (Ст.2) и водотоки (Ст.4)

В глубоких участках и на литорали малых озер токсификация не сопровождается существенным уменьшением величины W_{cp} , как это происходит в водотоках. За исключением хищников и соскребателей у представителей большей части трофических групп величины средних индивидуальных масс уменьшаются по мере роста концентрации Ni в воде. Причина тому - доминирование в сообществах относительно крупных хищных личинок ручейников Polycentropodidae, вислокрылок *Sialis*, клопов Corixidae и других беспозвоночных. Группировки размельчителей и фильтраторов слабо представлены в условиях токсификации. Соответствуют этому их небольшие индивидуальные массы в токсической среде. В водотоках течение ограничивает развитие указанных гидробионтов, за исключением хищных ручейников, которые вместе с мелкими личинками хирономид Orthoclaadiinae доминируют в ручьях и реках вблизи источников загрязнения.

В наиболее токсической среде (на расстоянии до 5 км от металлургических предприятий, пос.Никель Мурманской обл.) удельный вес крупных клопов *Corixidae* в группировке "мирных" животных в литоральных сообществах малых озер значителен. По мере удаления от источника загрязнения возрастает доля более мелких форм: хирономид, прочих двукрылых и поденок. Величины W_X/W_M фактически при всех концентрациях $Ni > 1$, причем наиболее крупные хищники отмечены в сильно загрязненных водоемах. Вблизи источника доминируют крупные ручейники *Polyscentropodidae*, на значительном удалении в водотоках возрастает роль хищных веснянок *Perlodidae*, в озерах *Tanypodinae*, *Sialis* и других хищников.

В целом, при токсификации наблюдается уменьшение величины W_{cp} по мере повышения концентрации ТМ, что обусловлено обратной зависимостью величин индивидуальной массы у особей практически во всех трофических группировках "мирного" зообентоса (за исключением соскребателей) с содержанием загрязняющих веществ. Напротив, индивидуальные массы хищников, обнаруживают прямую зависимость.

10.3.2. Ацидификация

С ростом значений pH воды величины W_X/W_M закономерно уменьшаются (рис.10.18). Коэффициент корреляции между ними составляет 0.53 ($p < 0.01$). В сообществах литорали и водотоков такие зависимости не обнаружены, что обусловлено различием изменения индивидуальных масс организмов в различных трофических группах при уменьшении pH. Например, заметное уменьшение средней массы при понижении уровня pH наблюдается у собирателей-глотателей, тогда как у грунтозаглатывателей, размельчителей она увеличивается (табл.10.10).

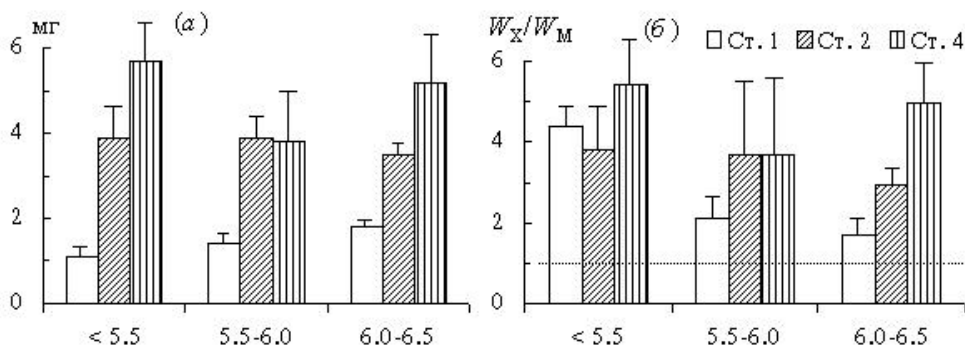


Рис.10.18. Величины W_{cp} (мг) (а) W_X/W_M (отн. ед.) в сообществах глубоководных участков малых озер (Ст.1), литорали (Ст.2) и водотоков (Ст.4) при различных уровнях pH воды

Примерно такие же тенденции наблюдаются и в сообществах водотоков. Однако вследствие влияния большого числа факторов и гетерогенности экологических условий в литорали и водотоках, направление формирования

размерной структуры сообществ в этих биотопах менее определено. Крупные хищники (стрекозы, жуки, вислокрылки) замещаются более мелкими хищниками (личинками хирономид и нимфами веснянок) по мере повышения уровня рН, что особенно заметно на примере сообществ водотоков (табл.10.11). Такая же тенденция обнаружена в остальных группах. Например, относительно крупные клопы Corixidae (соскребатели), а также водяной ослик *Asellus aquaticus* (факультативные размельчители) - обычные обитатели закисленных вод. В нейтральной среде возрастает значение более мелких организмов. Лишь у собирателей-глотателей средние величины массы тела выше в воде с рН 6.0-6.5.

Таблица 10.10

Величины W_{cp} ($M \pm m$, мг) в основных трофических группировках сообществ бентосных и нектобентосных организмов в литоральных сообществах малых озер при различных уровнях рН воды

Группа	<5.5	5.5-6.0	6.0-6.5
Грунтозаглатыватели	7.0±2.0	6.1±1.5	3.4±0.6
Собиратели-глотатели	0.9±0.2	0.9±0.1	2.4±0.9
Собиратели-фильтраторы	0.9±0.2	6.8±1.2	7.8±0.4
Соскребатели	10.8±1.7	12.0±1.4	5.2±1.3
Размельчители	21.2±9.4	7.5±2.1	8.2±3.8
Хищники	7.9±1.2	5.8±1.2	7.1±6.3

Таблица 10.11

Величины W_{cp} ($M \pm m$) массы (мг) в основных трофических группировках сообществ бентосных и нектобентосных организмов в сообществах водотоков (Ст.4) при различных уровнях рН воды

Группа	<5.5	5.5-6.0	6.0-6.5
Грунтозаглатыватели	22.2±2.0	6.8±0.8	9.0±2.2
Собиратели-глотатели	0.9±0.1	1.1±0.3	3.3±1.7
Собиратели-фильтраторы	3.2±1.4	2.6±0.9	3.0±0.6
Соскребатели	10.9±6.2	8.9±2.1	1.4±0.1
Размельчители	21.4±5.3	7.1±3.8	10.1±2.2
Хищники	9.2±2.0	5.6±1.6	5.3±1.1

На примере водяного ослика *Asellus aquaticus* и личинок *Sialis* показано, что максимальные средние массы водяного ослика наблюдаются в слабозакисленной воде с рН 6.5-7.0, то для личинок *Sialis* характерно закономерное уменьшение этой величины по мере возрастания значения рН (Яковлев, 2004).

Таким образом, наблюдается значительное сходство в формировании размерной структуры в закисленных водоемах с таковыми в условиях токсификации, а именно, возрастание средней величины массы хищников относительно "мирных" организмов.

10.3.3. Эвтрофирование

При низком содержании $P_{\text{общ}}$ в воде (< 35 мкг/л) бентосные сообщества представлены относительно мелкими организмами. Причинами этого могут быть региональные особенности водоемов (изначально олиготрофные условия водоемов, высокая насыщенность воды растворенным кислородом и низкая температура воды). Все они, в той или иной мере, затрудняют развитие типичного эвтрофирования, наблюдаемого при таких концентрациях $P_{\text{общ}}$ в более умеренных водоемах. На глубоководных участках эвтрофных озер развиваются крупные формы личинок хирономид Chironomini и Tanypodinae, а также моллюски Sphaeriidae. В местах повышенного накопления тонких илистых фракций к ним добавляются 2-3 вида олигохет Tubificidae. В диапазоне концентраций $P_{\text{общ}}$ в воде от 15 до 70 мкг/л в воде обнаруживается тенденция к возрастанию величины $W_{\text{ср}}$ в сообществах (рис.10.19). Например, для глубоководных участков малых озер коэффициент корреляции составил 0.66 ($p < 0.01$).

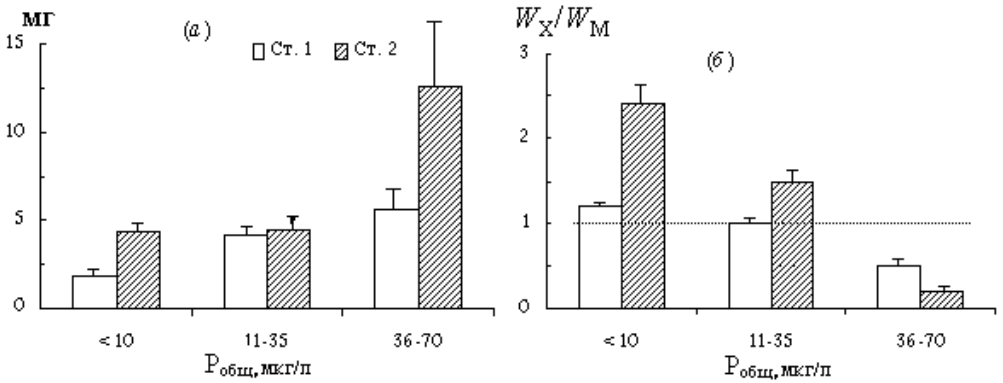


Рис.10.19. Величины $W_{\text{ср}}$ (а, мг) и $W_{\text{х}}/W_{\text{м}}$ (б, отн. ед.) при различных концентрациях $P_{\text{общ}}$ в воде озер. Ст.1 - глубокие части, Ст.2 - литораль

Напротив, величина $W_{\text{х}}/W_{\text{м}}$ в глубоководных сообществах закономерно уменьшается по мере повышения концентрации $P_{\text{общ}}$ в воде ($r = -0.68$, $p < 0.001$). Из этого следует, что по мере повышения трофического статуса северных водоемов в бентосных сообществах сокращается не только доля хищников (Яковлев, 2000), но и закономерно уменьшается величина $W_{\text{х}}/W_{\text{м}}$. Из бентосных сообществ водотоков выпадают реофильные и оксифильные виды поденок и веснянок, а в местах аккумуляции детрита развиваются пелофильные и фитофильные формы олигохет, моллюски и личинки двукрылых насекомых.

Таким образом, характерный признак бентосных сообществ в эвтрофных северных водоемах, - повышение величины $W_{\text{ср}}$ и, напротив, уменьшения индивидуальной массы хищников относительно "мирного" зообентоса.

10.3.4. Термофикация

В зоне влияния деятельности КАЭС величины $W_{\text{ср}}$ максимальны в водоотводном канале, что связано с распространением там брюхоногих

моллюсков *Lymnaea peregra*, личинок ручейников Limnephilidae и других крупных организмов (рис.10.20).

В глубоководных сообществах более высокие величины средней массы особей (около 3.0 мг) отмечены в районе водозабора (вследствие развития там популяции бокоплава *Monoporeia affinis*) и в пределах Зоны I (сильного теплового воздействия), где доминируют олигохеты Tubificidae и личинки Chironomini. С удалением от устья канала в открытый плес величина W_{cp} уменьшается по причине роста удельного веса более мелких личинок Orthoclaadiinae и других групп хирономид (Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1999). Величина W_X/W_M в глубоководных и литоральных сообществах минимальна в Зоне I и II.

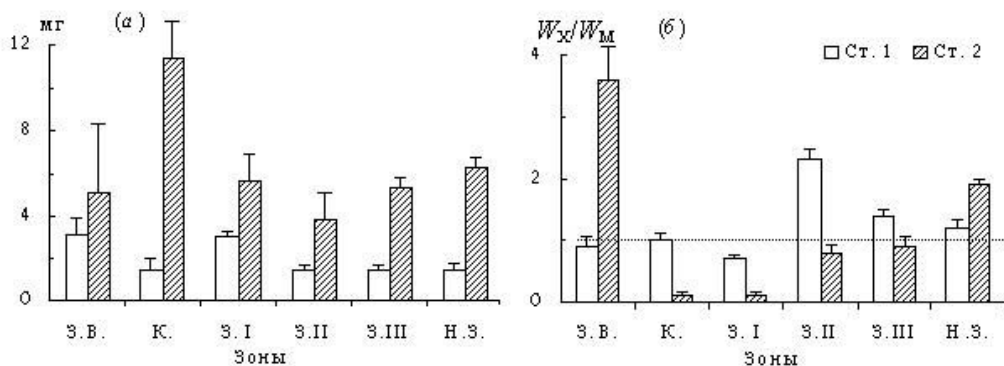


Рис.10.20. Величины W_{cp} и W_X/W_M (отн. ед.) в бентосных сообществах различных зон воздействия Кольской АЭС: З.В. - водозабор, К. - водосбросный канал, З. I - З. III - зоны теплового воздействия, Н.З. - неподогреваемая зона (контроль)

Факторный анализ выявил, что центроиды индивидуальной массы фильтраторов и собирателей-глотателей на подогреваемой акватории располагаются рядом с центроидами температуры воды в поверхностном и придонном слоях воды (рис.10.21). Напротив, центроиды величин W_X и W_X/W_M расположены рядом с центроидами глубины воды и расстояния от устья водоотводного канала КАЭС.

В литоральных сообществах отепляемого участка наиболее крупные особи наблюдаются у размельчителей. С удалением от устья сбросного канала средние массы особей уменьшаются в группировках хищников и в "мирном" зообентосе, особенно среди размельчителей и грунтозаглатывателей. Величины W_X/W_M возрастают вследствие роста удельного веса крупных хищных веснянок Perlodidae вне зоны теплового воздействия.

Таким образом, в условиях термофикации северного водоема на фоне возрастания средней массы особей в сообществах относительные размеры хищников уменьшаются. Завершая анализ зависимостей размерных показателей организмов в сообществах зообентоса, отметим, что развитие процессов токсификации и ацидификации в водоемах ведет к преобладанию в сообществах

зообентоса более мелких особей. Тенденция к преобладанию более мелких форм в токсической и закисленной среде наблюдается и в зоопланктоне (Acidification..., 1990; Яковлев, 1995б и др.). В основе формирования таких размерных характеристик лежат определенные специфические реакции слагающих сообщество видов на токсическое воздействие и закисление водоемов. Реакция на эвтрофирование проявляется через увеличение размерных характеристик особей. Однако в отличие от зообентоса в зоопланктоне наблюдается замещение крупных форм более мелкими особями (Крючкова, 1987; Андроникова, 1989, 1990). Также отметим, что бентосные сообщества по сравнению с зоопланктоном (средой которого является относительно однородная водная толща) более разнообразны по таксономическому составу и эколого-морфологическим характеристикам особей. Следовательно, направления изменений в размерной структуре донных сообществ менее определены.

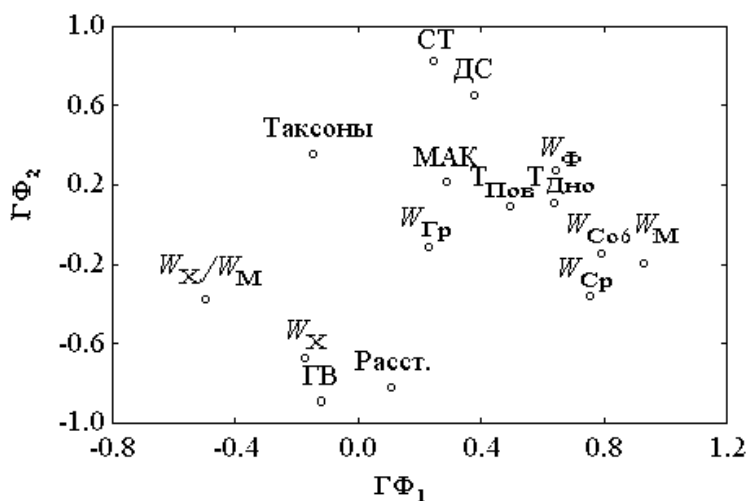


Рис.10.21. Координаты расположения центроид величины $W_{\text{ср}}$, средней массы особей в различных трофических группировках глубоководного зообентоса и ряда характеристик внешней среды в условиях термофикации (Зоны I-II) по отношению к двум главным факторам (Таксоны - число таксонов в пробе, $W_{\text{ср}}$ - грунтозаглатыватели, $W_{\text{соб}}$ - собиратели-детритофаги, W_{Φ} - собиратели-фильтраторы, Раст. - расстояние от устья водоотводного канала, $T_{\text{пов}}$ и $T_{\text{дно}}$ - температура воды в поверхностных и придонных слоях воды)

11.1. Структурированность бентосных и нектобентосных сообществ по образу жизни и ее классификация

Наряду с морфологическими, генетическими и многими другими индивидуальными свойствами каждый вид водных макробеспозвоночных организмов, и зачастую отдельные возрастные группы в популяции отличаются друг от друга приуроченностью к тому или иному субстрату, способами движения и питания, укрытия от хищников, половым и другими видами поведения и т.п. (Яшнов, 1969; Константинов, 1986; Cummins, 1974, 1984; Wallace, Merritt, 1980; Алимов, 1981; Edington, Hildrew, 1981; Гладышев, Мальшевский, 1982; Монаков, 1998). Следовательно, этот вид неоднородности сообществ можно обозначить как этологическую структуру. Для описания указанных биологических аспектов в отечественной литературе обычно используют термины "образ жизни", "поведение", "жизненная форма" или "отношение к субстрату", а в англоязычной - "behavior", "habit" или "mode of existence". Несмотря на обширную литературу по биологии бентосных и нектобентосных беспозвоночных животных, особенности формирования этологической структуры беспозвоночных сообществ и тем более подходы к ее количественной оценке остаются наименее разработанными (Извекова, 1972; Структура экологических ..., 1980; Структура и функционирование..., 1988).

Если по этологии позвоночных и, особенно млекопитающих животных, имеется большое число публикаций, то эти вопросы и тем более подходы к количественной оценке этологической структуры сообществ пресноводных беспозвоночных организмов остаются наименее разработанными. Обычно уделяется большое внимание изучению образу жизни и поведению отдельных видов водных беспозвоночных или просто характеру пространственного распределения животных. Это направление развивалось в водной токсикологии в связи с возможностью использования поведенческих реакций беспозвоночных при биотестировании воды (Поведение..., 1972; Алексеев, 1983; Брагинский и др., 1987).

В целом, как терминологические вопросы, так и значимость этологической структуры пресноводных беспозвоночных организмов в диагностике состояния водных экосистем остаются наименее разработанными (Извекова, 1972). Ранее показано, что в бентосных и нектобентосных сообществах складывается определенный состав организмов, характеризующихся теми или иными способами движения, предпочтением определенных местообитаний и субстратов, способом укрытия от хищников и потребления пищи (Яковлев, 2002).

Основываясь на анализе литературных данных (Яшнов, 1969; Cummins, 1974, 1984; Wallace, Merritt, 1980; Edington, Hildrew, 1981; Brittain, 1982; Константинов, 1986; Lillehammer, 1988 и др.) и собственных исследований, автором составлена следующая классификация (табл.11.1).

Классификация пресноводных бентосных и нектобентосных
беспозвоночных животных по их образу жизни

Образ жизни	Отношение к субстрату	Представители
1	2	3
Сидячие-прикрепленные (Sesille)	Эпифауна, перифитон (камни, макрофиты)	Spongia, Hydroida, Bryozoa, Simuliidae
Червеобразно-двигающиеся (Wormy)	Инфауна, эпифауна (ил)	Nematoda, Oligochaeta
Роющие закапывающиеся (Burrowers)	Инфауна (глина, ил)	Ephemeroptera (<i>Ephemera</i> , <i>Baetis muticus</i> , <i>Paraleptophlebia</i>), Odonata (Gomphidae, Libellulidae)
Минеры (Miners)	Макрофиты, губки	Chironomidae (<i>Endochironomus</i> , <i>Glyptotendipes</i> , <i>Cricotopus</i>)
Ползающие (Sprawlers)	Эпифауна, инфауна (растения, камни, ил)	Turbellaria, Hirudinea, Gastropoda, Bivalvia, Ceratopogonidae, Empididae, Stratiomyiidae, Limoniidae, Muscidae, Tabanidae, Tipulidae)
Ходячие-ползающие (Sprawlers-walkers)	Эпифауна, инфауна (растения, камни, ил)	<i>Asellus aquaticus</i> , Ephemeroptera (Caenidae, <i>Leptophlebia</i> , <i>Heptagenia fuscogrisea</i> , <i>Habrophlebia</i>), Plecoptera, (<i>Nemoura</i>), Sialidae, Trichoptera, Chironomidae (<i>Endochironomus</i> , <i>Glyptotendipes</i> , <i>Cricotopus</i>)
Цепляющиеся (Clingers)	Камни, растения	Ephemeroptera (Heptageniidae, <i>Ephemerella</i>), Plecoptera (в. т.ч. <i>Nemoura</i>), Coleoptera (Dryopidae, Elmidae, Cyllindrotomidae, Helophoridae, Hydraenidae, Helodidae), Trichoptera (Hydropsychidae), Chironomidae (<i>Heptagenia</i>)
Лазящие (Climbers)	Макрофиты, ил, камни, гравий	<i>Asellus aquaticus</i> , Ephemeroptera (<i>Leptophlebia</i> , <i>Habrophlebia</i> , <i>Centroptilum</i> , <i>Cloen</i> , <i>Baetis fuscatus</i> , <i>Baetis scambus</i> , <i>Leptophlebia</i>), Odonata (Aeshnidae, Coenagrionidae)
Периодически плавающие у дна (Swimmers)	Водная толща, камни, растения, ил, гравий, песок	Trichoptera (Annulipalpia) Hydracarina, Ephemeroptera (Siphonuridae, Baetidae (<i>Centroptilum</i> , <i>Cloen</i> , <i>Baetis</i> , <i>B. fuscatus</i> , <i>B. scambus</i>), <i>Heptagenia</i>), Coleoptera (Dytiscidae, Haliplidae, Hydrophilidae), Diptera (Ceratopogonidae)

1	2	3
Нырляльщики (Divers)	Водная толща, камни, растения, ил, гравий, песок	Hemiptera (Corixidae), Coleoptera (имаго Dytiscidae)
Нектон, некто- бентос (Nekton, nektobenthos)	Придонные слои и толща воды	<i>Mysis relicta</i> , Amphipoda, Diptera (Chaoboridae)
Нейстон (Neuston)	Поверхность воды	Hemiptera (Gerridae), Coleoptera (Gyrinidae)

Данная классификация не может охватить все аспекты этологии вида, она в основном применима для "старших" стадий личинок насекомых и взрослых гомотопных форм. В отличие от известных этологических классификаций лотических бентосных сообществ (Cummins, 1974, 1984; Wallace, Merritt, 1980) в нее включены наряду с бентосными насекомыми и другие систематические группы беспозвоночных, в том числе представители зоофитоса, нектобентоса и нейстона озер.

Группировка **сидячих-прикрепленных** организмов включает мейо- и макробентосные организмы, основная часть которых использует фильтрационный способ питания, а также активно осаждаёт пищевые частицы из окружающей водной среды.

Роющие-закапывающиеся животные строят туннели или трубки различной конструкции в мягких грунтах, в глинистых отложениях или песке. **Минеры** выгрызают мягкие ткани и делают ходы в мягких тканях растений.

Ползающие - обитатели имеют приспособления для нахождения в иле или на поверхности субстрата (включая поверхность воды). У них развит специфический жаберный аппарат, защищающий жаберную поверхность от частиц детрита или обеспечивающий удаление последних.

Способы передвижения у **ходячих-ползающих** животных наиболее разнообразны - от частичного ползания до хождения с помощью конечностей. Цепляясь передними конечностями, передвигаются личинки ручейников и других групп насекомых. Личинки хирономид коготками передних конечностей зацепляются за субстрат, упираются задними подталкивателями и, подтягиваясь, выбрасывают тело вперед.

Цепляющиеся животные характерны для реофильной фауны быстрых рек ручьев, прибойной литорали озер. Они имеют развитые органы (сильные присоски, коготки на конечностях), предназначенные для прикрепления к поверхности камней, растений, мхов.

Лазящие беспозвоночные характерны для твердой поверхности живых и мертвых растений, остатков деревьев и крупноструктурных илистых грунтов.

Периодически плавающие животные представлены в стоячих и текучих водах. Они долго сидят у дна или медленно передвигаются на всех типах грунтов, т.е. плавают лишь непродолжительное время.

Нырляльщики активно двигаются с помощью задних плавательных ног, совершают вертикальные миграции для забора воздуха или в случае опасности.

Нектобентосные животные обитают в водной толще или в придонных слоях воды, совершая ежедневные вертикальные миграции. Представители **нейстона** - обитатели поверхности водного зеркала.

11.2. Роль природных условий

В зависимости от типа водного объекта, биотопа, характера субстрата, развития растительности, скорости течения, мутности воды, конкуренции за ресурсы, влияния хищников и многих других факторов, в сообществах формируется население, характеризующееся определенным образом жизни, приуроченностью к тому или иному субстрату, способом передвижения и т.п. А это значит, что в водоемах и водотоках, не испытывающих непосредственного влияния антропогенного фактора (контроль), адаптивно к условиям конкретного биотопа или местообитания формируется определенная этологическая структура сформировавшихся в них сообществ (табл.11.2).

Таблица 11.2

Этологическая структура сообществ бентосных, нектобентосных и нейстонных организмов ($M \pm m$, % общей биомассы) в различных биотопах малых озер и в водотоках

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
Сидячие-прикрепленные	0	< 0.1	< 0.1	2.5±0.9	0.4±0.2
Червеобразно-двигающиеся	17.6±2.5	7.4±0.9	6.1±1.3	4.4±1.0	5.2±1.5
Роющие-закапывающиеся	0.4±0.2	0.8±0.3	2.1±0.9	2.9±0.8	1.1±0.5
Минеры	0	0.1±0.03	< 0.1	0.1±0.05	0.1±0.05
Ползающие	23.6±2.8	16.3±1.8	26.6±2.7	29.2±1.2	21.7±1.9
Ходячие-ползающие	56.3±3.4	54.3±2.2	49.9±2.8	42.1±2.1	43.6±2.3
Цепляющиеся	< 0.1	0.7±0.3	2.5±0.6	8.8±1.0	10.7±1.2
Лазяющие	0	4.5±1.1	2.7±0.8	3.4±0.4	4.3±0.8
Периодически плавающие	0.4±0.1	3.0±0.6	2.2±0.7	4.0±0.7	4.9±0.6
Ныряльщики	1.2±0.4	8.2±1.1	4.6±1.0	1.6±0.3	5.3±0.8
Нектобентосные	0.5±0.1	4.6±1.2	2.9±1.0	0.9±0.4	0.6±0.3
Нейстонные	0	0.3±0.2	0.1±0.04	0.1±0.05	0

ПРИМЕЧАНИЕ. Обозначение станций см. рис.2.2.

Повсеместно доминируют ходячие-ползающие организмы, доля которых сокращается от биотопов озер (>50%) к водотокам (<44%). Существенно уступает им группировка ползающих организмов - вторая по удельному весу в сообществах. Если червеобразно-двигающиеся являются третьей группировкой в глубокой части озер (17.6%) и на участке выхода водотока из озера (6.1%), то на литорали озер они уступают ныряльщикам (8.2%). Сидячие-прикрепленные, цепляющиеся и периодически плавающие организмы более обычны в водотоках.

Обитатели глубоководных участков приспособлены к обитанию на илистых полужидких или плотных грунтах. Соответственно, доля ходячих-ползающих (56.3%) и червеобразно-двигающихся выше в глубоководных зонах по сравнению с побережьем и водотоками (17.6%). Многие из них входят в

состав инфауны. На глубине также обитают нектобентосные формы (бокоплавы, хаоборины и мизиды), которые способны совершать суточные и сезонные миграции, связанные с их питанием, размножением или избеганием контакта с рыбами. Для сравнения отметим, что в зоне сублиторали и профундали крупных экологически благополучных озер широко распространены беспозвоночные, относящиеся по их образу жизни к группировкам ходячих-ползающих, ползающих, червеобразно-двигающихся и нектобентосных.

Состав и соотношение этологических группировок в литоральных сообществах формируются адаптивно к морфологическим особенностям и степени "прибойности" берега (она, как и сила волновой и ветровой активности, более выражена в больших северных озерах), типу и механическому составу грунта, степени развития водной растительности, содержанию биогенных элементов, pH и цветности воды. Этологическая структура в прибрежной зоне озер намного разнообразнее и динамичнее. Наряду с инфауной, там представлен нейстон и особенно обильна эпифауна. Доля цепляющихся организмов, большая часть которых предпочитает олиготрофные водоемы с прозрачной водой и с каменистым прибойным берегом, характеризуется отрицательной корреляционной связью с концентрацией $P_{\text{общ}}$ и цветностью воды ($p < 0.05$). Однако веснянки рода *Nemoura* обычны в умеренно гумифицированных озерах на илистых грунтах и среди зарослей макрофитов. За исключением реофильных нимф поденок семейства Baetidae, лазающие беспозвоночные, а именно водяной ослик *Asellus aquaticus*, нимфы поденок семейства Leptophlebitidae, личинки стрекоз семейства Aeshnidae и Coenagrionidae, - типичные обитатели малопроточных озер с обильным содержанием ОБ. Коэффициенты корреляции между относительной биомассой этой группировки со степенью развития водной растительности, концентрацией биогенных элементов ($N_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$), POB , а также с цветностью воды имеют положительный знак ($p < 0.01$), отрицательный - с размерными характеристиками озер ($p < 0.05$). Многие из представителей этой группировки, не имея особых морфологических структур, способствующих противостоянию сносу на прибойной литорали, предпочитают защищенные участки или более спокойные мелководные озера с зарослями высших водных растений, грунты в виде тонких или крупноструктурных илов.

Ныряльщики более обычны в малых озерах, на заросших высшими водными растениями участках, защищенных от влияния ветра и волн. Периодически плавающие животные предпочитают более крупные, преимущественно проточные озера. Доля их в сообществах возрастает от мягких заиленных грунтов к каменистому субстрату ($p < 0.01$). Организмы нектона и нектобентоса обнаруживают еще меньшую связь с характеристиками дна водоема. Доля нейстона сокращается в литоральных сообществах от мезотрофных озер, а также от заросших водной растительностью мягких заиленных грунтов к олиготрофным озерам с каменистым прибойным побережьем ($p < 0.05$).

В водотоках первостепенное значение имеет скорость течения воды как фактор сноса и дрифта организмов, переносчика пищи, продуктов обмена и т.д. (Cummins, 1974; Townsend, Hildrew, 1980; Vannote et al., 1980; Stream ..., 1983; Галетин, Будаева, 1993). Например, в горных ручьях инфауна практически отсутствует, развита эпифауна, многие элементы которой ведут сидяче-прикрепленный образ жизни). Приспособления подвижных животных против

сноса течением воды многообразны. Цепляющиеся животные обычно ими располагают. Доля этой группировки в реофильных сообществах прямо зависит от скорости течения воды ($p=0.0000$); она максимальна на камнях, обросших мхом. Лазающие животные, как и ходячие-ползающие, чаще всего приурочены к зарослям макрофитов или мхов. Корреляционные связи их обилия с вышеуказанными абиотическими факторами отрицательные ($p<0.02$). Ныряльщики предпочитают более спокойное течение, а нектобентосные, кроме того, более глубоководные ручьи. Необходимым условием для минеров является наличие высших водных растений, а для роющих-закапывающихся - субстрат в виде глины или ила.

В водотоках первостепенное значение для их обитателей имеет скорость течения воды, как фактор сноса и дрефта организмов, переносчика пищи, продуктов обмена и т.д. В горных водотоках инфауна практически отсутствует, развита эпифауна, многие реофильные элементы которой ведут сидяче-прикрепленный образ жизни (губки, гидры, симулиды) или относятся к группировкам ползающих и цепляющихся организмов, способных противостоять сносу течением воды благодаря морфологическим приспособлениям (развитые конечности и коготки, уплощенное тело как у поденок, веснянок, мелких жуков, ручейников Hydropsichidae, присосок о плоских червей и другие приспособления). Наиболее приспособлены к высокой скорости течения воды нимфы веснянок. Доля их в сообществах обнаруживает отрицательную корреляционную связь со степенью развития водных растений ($p=0.000$), содержанием в воде биогенных элементов ($N_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$) и Fe. Лазающие и ходячие-ползающие организмы предпочитают заросшие макрофитами слабопроточные, преимущественно лесные водотоки с илистым дном. Там повышается роль представителей инфауны. Нектобентосные и нейстонные организмы, а также ныряльщики более обычны на участках с более спокойным течением, а нектобентосные, кроме того, в глубоководных и широких реках.

Таким образом, этологическая структура бентосных сообществ в рассматриваемом регионе формируется под влиянием природных условий и прежде всего от особенностей биотопа.

11.3. В условиях антропогенного воздействия

На примере водотоков - биотопа, отличающегося исходно наиболее разнообразной и динамичной структурной организацией сообществ, видно, что общая реакция сообществ на антропогенное воздействие - сокращение этологического разнообразия, особенно в условиях эвтрофирования и термофикации (табл.11.3).

При всех антропогенных воздействиях в сообществах доминируют ходячие-ползающие. Личинки хирономид, ручейников, поденок (*Caenidae*, *Leptophlebia*), веснянок (*Nemoura*) и вислокрылок (*Sialis*) в наибольшей степени приспособлены по образу жизни к неблагоприятным условиям среды.

Обнаружилось существенное сходство этологических структур при эвтрофировании и термофикации, с одной стороны, и токсификации и ацидификации - с другой. Для первых двух видов нарушений характерно максимальное развитие червеобразно-двигающихся и минеров (наиболее

приспособлены к мутности воды, полужидким грунтам и разрастанию макрофитов в эвтрофных водоемах), подавление сидячих-прикрепленных, роющих-закапывающихся, лазающих и нектона, что обусловлено повышенной чувствительностью последних к мутности воды и заваливанию необходимых для них твердых субстратов и водных растений детритом, а также ухудшением качества воды. Ползающие (довольно разнообразные по составу) - вторая по удельному весу группировка при эвтрофировании и в контрольных водотоках, а в водосборном канале Кольской АЭС они даже доминируют (за счет брюхоногих моллюсков).

Таблица 11.3

Этологическая структура (% биомассы, $M \pm m$) беспозвоночных животных водотоков (Ст. 4) при различных антропогенных процессах

Группы	Токсификация	Эвтрофирование	Ацидификация	Термофикация	Контроль
Сидячие-прикрепленные	4.7±1.0	0	4.9±0.9	0	2.5±0.9
Червеобразно-двигающиеся	6.4±1.5	22.4±5.1	3.6±0.9	12.1±3.0	4.4±1.0
Роющие-закапывающиеся	0.2±0.1	0	0.4±0.2	0.1±0.04	2.9±0.8
Минеры	1.0±0.4	2.2±1.0	1.0±0.4	3.5±0.6	0.1±0.05
Ползающие	12.4±2.9	23.9±4.2	5.9±1.2	37.3±6.7	29.2±1.2
Ходячие-ползающие	61.2±5.4	51.2±6.4	63.5±3.8	34.2±4.3	42.1±2.1
Цепляющиеся	6.1±1.8	0	3.7±0.3	2.2±0.9	8.8±1.0
Лазающие	0.2±0.1	0	5.7±2.0	0	3.4±0.4
Периодически плавающие	4.6±1.8	0.1±0	3.8±1.2	8.1±3.1	4.0±0.7
Ныряльщики	2.2±1.2	0	6.5±1.0	2.5±1.2	1.6±0.3
Нектобентосные	1.0±0.5	0	0.5±0.1	0	0.9±0.4
Нейстонные	0	0.2±0.1	0.3±0.1	0	0.1±0.05

Для токсификации и ацидификации характерно доминирование группировки ходячих-ползающих, объединяющей как эврибионтных, так и относительно устойчивых к тяжелым металлам и низким рН воды животных. Доля ныряльщиков также велика, что обусловлено устойчивостью представителей *Dytiscidae* и *Corixidae* к последним видам воздействий. Подавление группировок минеров, лазающих, цепляющихся, роющих-закапывающихся и ползающих животных обусловлено как повышенной их чувствительностью к тяжелым металлам и низкой рН воды, так и относительно слабым развитием высших водных растений при токсификации и ацидификации. Поэтому доля их выше в экологически благополучных водотоках.

Таким образом, этологическая структура сообществ формируется под влиянием как природных условий (вид водного объекта, тип и особенности внешней среды в биотопах), так и в зависимости от вида и интенсивности антропогенных процессов. Для всех видов антропогенных процессов характерно существенное сокращение числа этологических группировок (особенно при эвтрофикации и термофикации), а также доминирование одной или двух этологических группировок (прежде всего ходячих-ползающих животных). Группировки цепляющихся, роющих-закапывающихся и лазающих животных преимущественно включают чувствительных к ухудшению внешней среды видов, которые получают большее развитие в экологически благополучных водотоках.

Глава 12

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ

Хронологические исследования в гидробиологии охватывают направления, раскрывающие: а) закономерности географического, ландшафтного и высотного распределения гидробионтов; б) особенности распределения в водосборной системе или в конкретном водном объекте (приуроченность к биотопам и глубинным зонам); в) характер влияния антропогенного фактора на пространственное распределение организмов; г) степень агрегированности (вариабельности) распределения организмов и факторы ее определяющие.

Градиентный анализ широко используется в экологии для изучения пространственного распределения биологических показателей относительно ключевого фактора, например, концентрации загрязняющих веществ в водоеме или пункта сброса на реке, расстояния от источника загрязнения, глубины, высоты над уровнем моря и т.п. (Нунес, 1970; Кренева, 1976; Hellawell, 1986; Бигон и др., 1989; Экосистемы..., 1989; Гидробиология..., 1991). Особенности пространственного распределения видового богатства, состава и количественных показателей бентосных сообществ относительно градиентов абиотических факторов, а также концентрации загрязняющих веществ, расстояния от источников загрязнения подробно рассмотрены в предыдущих главах.

Настоящий раздел посвящен оценке вариабельности численности и биомассы зообентоса в зависимости от природных условий и типа антропогенного процесса в водных экосистемах. Обычно в этих случаях применяют индексы агрегированности Ллойда (Вайнштейн, 1969), Романовского-Смурова (1975) и другие (Песенко, 1982). Автор выбрал коэффициент вариации (KB), который тесно связан с индексами агрегированности и, в отличие от стандартного отклонения (δ), позволяет сравнивать изменчивость различных признаков между собой и она широко используется в статистических биологических исследованиях (Зимбалева, 1981; Песенко, 1982 и др.).

Показано, что увеличение плотности водных животных обуславливает их более равномерное распределение в пространстве (Зимбалева, 1981; Структура..., 1988). Однородные экологические условия и отсутствие "стрессовых" факторов определяют равномерное (нормальное) распределение количественных показателей сообществ, что выражается в более низкой вариабельности их характеристик по отношению к средней арифметической величине (Одум, 1986; Бигон и др., 1989). В динамичных и разнородных по природным условиям биотопах (мелководные зоны и водотоки), а также при росте напряженности биотических связей в сообществах, следует ожидать высокой вариабельности обилия животных (Hairston, 1959; по Зимбалева, 1981; Баканов, 1989, 1991).

12.1. Роль природных условий

При сравнении величины KB численности и биомассы литоральных сообществ в малых лесных озерах видно, что она максимальна на высоте 200-300 м над ур. м. Это вполне согласуется с тем, что лесные озера

разнообразны по своим морфометрическим, гидрологическим и, соответственно, характеризуются большей биотопической неоднородностью. Однако низинные озера, располагающиеся в заболоченной тундре, не отличаются разнообразием условий, что обуславливает низкую вариабельность количественных показателей зообентоса (рис.12.1).

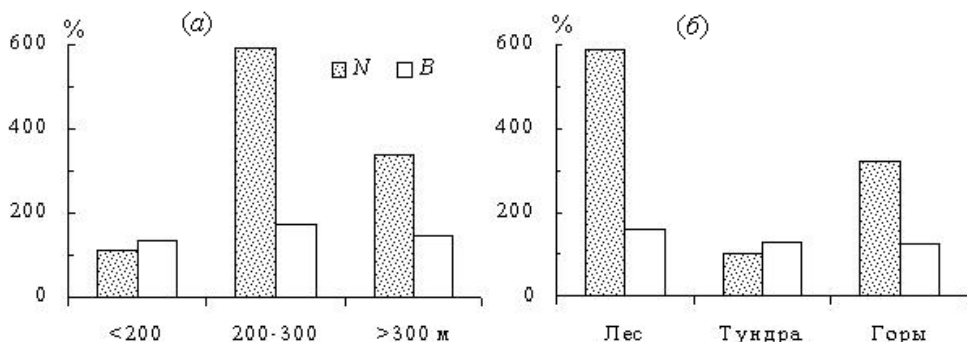


Рис.12.1. Величины коэффициента вариации (%) численности (N) и биомассы (B) в литоральных сообществах малых озер, расположенных на различной высоте над уровнем моря и в разных ландшафтах

Среди различных биотопов малых озер и их придаточных водотоков наиболее высокие величины KB характерны для водотока, вытекающего из малого озера (рис.12.2). Величины численности и биомассы там более изменчивы, что объясняется развитием в этих биотопах, наряду с мейобентосом (мелкие хирономиды, нематоды, олигохеты), очень крупных беспозвоночных (ручейников, веснянок, стрекоз, жуков). Напротив, поступающие в озера водотоки менее полноводны, характеризуются более однообразными условиями среды в них, меньшим видовым богатством их обитателей. Преимущественно аллохтонное поступление ОВ и его скудость ограничивают обильное развитие отдельного вида. Соответственно, плотность и размеры относительно мелких особей (там редки крупные стрекозы, растительноядные ручейники) распределены более равномерно.

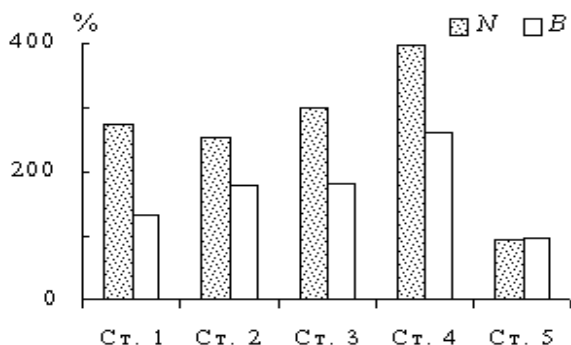


Рис.12.2. Величины коэффициента вариации (%) численности (N) и биомассы (B) зообентоса в отдельных биотопах малых озер и их придаточных водотоков: Ст.1 - глубоководный участок, Ст.2 - литораль, Ст.3 - место начала водотока, Ст.4 - вытекающий водоток, Ст.5 - поступающий в озеро водоток (см. рис.2.2.)

Величины KB относительно невысоки в сообществах глубоких частей и в литорали крупных озер (Имандра и Умбозеро) (рис.12.3). Основная причина этого - также относительно однородный характер среды в крупных озерах.

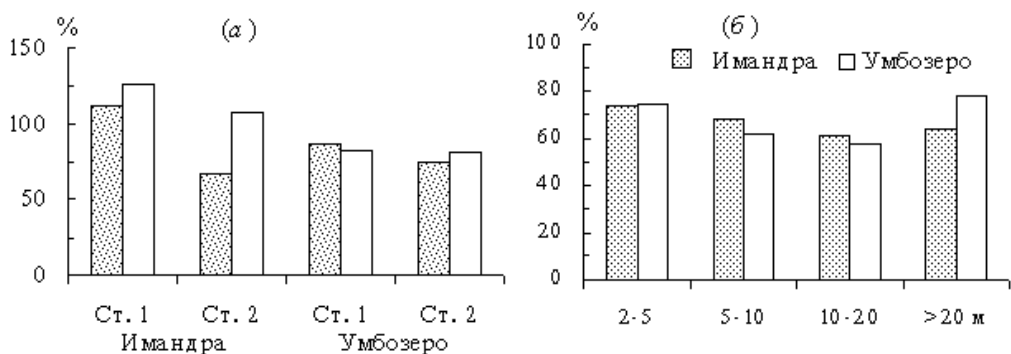


Рис.12.3. Зависимость величины коэффициента вариации (%) численности и биомассы зообентоса крупных озер от вида биотопа (глубоководные участки (Ст.1) и литораль (Ст.2) (а)); величины коэффициента вариации (%) биомассы от глубины (б)

Таким образом, сообщества в экологически благополучных крупных озерах, особенно в однородных по природным условиям глубоких частях озер, характеризуются более равномерным пространственным распределением численности и биомассы.

12.2. В условиях антропогенного воздействия

В отсутствии антропогенного воздействия, т.е. в нормально функционирующих северных водных экосистемах, вариабельность значений численности и биомассы относительно высока (рис.12.4). Минимальная вариабельность наблюдается чаще всего в нарушенных экосистемах, особенно в условиях эвтрофирования.

В глубоких частях эвтрофных озер обычно формируются относительно однородные "техногенные" пелофильные биоценозы, которые переходят на мелководьях в пелофитофильные. Основными факторами, определяющими характер пространственного распределения донных организмов, представленных в эвтрофных водоемах личинками Chironomini и олигохетами Tubificidae, являются пути поступления загрязняющих веществ в водоем, особенности распространения их по акватории, а также глубина озера и другие особенности биотопа.

В условиях преимущественного поступления ТМ или оксида серы из атмосферы, на дне озер не происходит накопления донных осадков, как это наблюдается при эвтрофировании. Соответственно, при токсификации и в закисленных озерах сохраняется разнообразие типов грунта. Токсичность среды, низкие величины рН, формирование однородных пелофильных биоценозов, и другие сопутствующие им неблагоприятные изменения, становятся факторами, лимитирующими биотопическое и биологическое разнообразие. Поэтому

наибольшая гетерогенность среды, и соответствующее ей высокое видовое богатство и вариабельность численности и биомассы возможна лишь в водоемах, ненарушенных антропогенным воздействием.

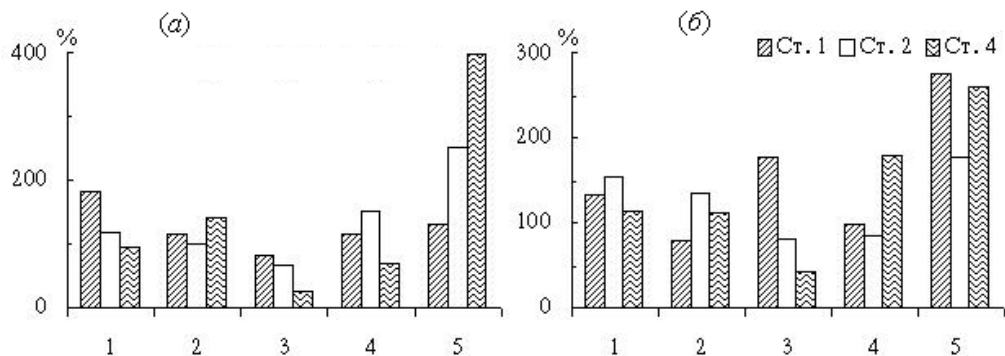


Рис.12.4. Величины коэффициента вариации (%) показателей обилия: численности (а) и биомассы (б), в глубоководных зонах (Ст.1), на литорали (Ст.2) озер, в вытекающих ручьях (Ст.4) при различных антропогенных процессах: токсификации - 1, ацидификации - 2, эвтрофировании - 3, термофикации - 4 и в контроле - 5

Наши результаты также показывают, что биомасса, как более стабильный показатель сообщества, характеризуется меньшей изменчивостью по сравнению с численностью.

Структурные и другие характеристики сообществ подвержены изменениям во времени, среди которых выделяют периодические (сезонные и многолетние) колебания, обусловленные циклическими процессами в биосфере (Абакумов, 1985, 1991), а также сукцессии. В последнее время все более значимым для динамики сообществ становится антропогенный фактор.

По амплитуде сезонных и многолетних колебаний количественных показателей водных сообществ делаются выводы об их устойчивости. Полагают, что обычно в условиях эвтрофирования (загрязнения) сезонные флюктуации возрастают (Алимов, 1982, 1989, 1994, 1995, 2001; Андроникова, 1989, 1990 и др.). Для изучения временных изменений сообществ часто используют вариабельность динамики биомассы, используя среднеквадратичные отклонения, коэффициенты вариации или соотношение максимальных и минимальных величин биомассы (Алимов, 2001).

Настоящая глава посвящена анализу особенностей сезонной динамики ряда основных показателей сообществ, в том числе структурных характеристик, в зависимости от вида антропогенного воздействия. Наряду с динамикой показателей использовали соотношение средних значений биомасс за зимний и вегетационный периоды ($B_{\text{зимн}}/B_{\text{вегет}}$), а также коэффициент вариации (KB).

13.1. Общая численность и биомасса

Несмотря на то, что общую численность и биомассу сообществ не следует считать структурными, все же без анализа их сезонной динамики невозможно получить цельную информацию об изменении сообществ. Они характеризуют основные свойства сообществ, косвенно их функциональные особенности (Алимов, 2001). Основными факторами, регулирующими сезонную динамику сообществ в водоемах, ненарушенных антропогенным воздействием, являются сезонные изменения условий среды обитания, особенности индивидуального развития массовых видов организмов, сезонная изменчивость пресса бентосоядных рыб и др. (Алимов, 2001)

На примере глубоководных сообществ видно, что максимальные значения численности в отсутствии антропогенного воздействия наблюдаются обычно в мае-июне, затем в августе, а биомасса заметно увеличивается к осени, тогда как в эвтрофных водоемах в этот период происходит резкое их уменьшение как численности, так и биомассы (рис.13.1).

Величины $B_{\text{зимн}}/B_{\text{вегет}}$ для глубоководных сообществ ненарушенных антропогенным воздействием водоемов (контроль) находятся в пределах 0.34-0.38, т.е. зимой биомасса зообентоса в среднем в 3 раза меньше, чем в вегетационный период. Величины KB составляют 126.0 и 135.96%, соответственно. Максимальная вариабельность биомассы характерна для эвтрофирования (табл.13.1).

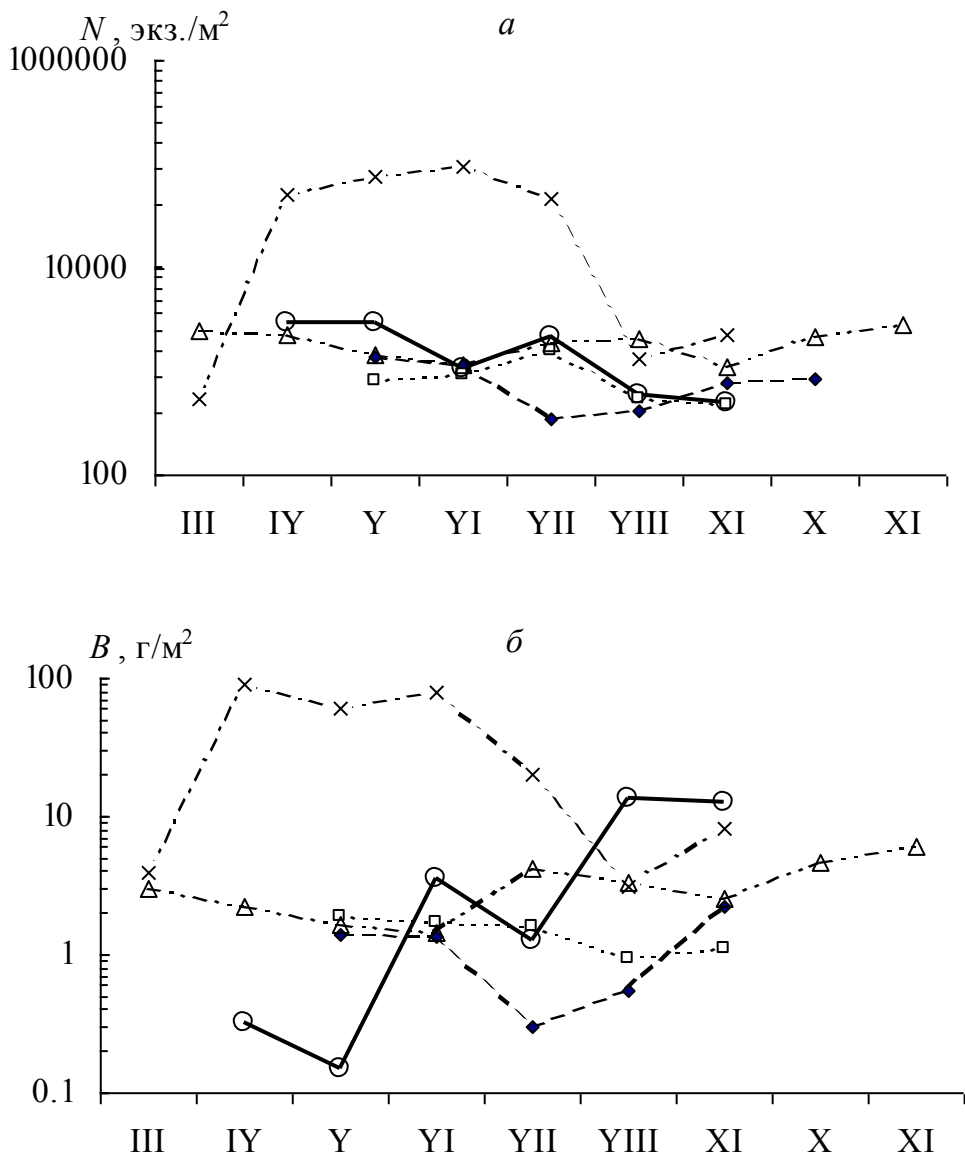


Рис.13.1. Сезонная динамика среднемесячной численности (а) и биомассы (б) глубоководного зообентоса при различных антропогенных процессах: токсификации - 1, ацидификации - 2, эвтрофировании - 3, термофикации - 4 и в контроле - 5 (на оси ординат логарифмированные величины)

Токсификация и, особенно ацидификация, отличаются тем, что сезонная вариабельность биомассы незначительна. Однако из-за нередкой массовой гибели организмов макрозообентоса в наиболее загрязненной отходами цветной металлургии части Монче-губы, величины KB относительно высоки. Пелофильные биоценозы в малых закисленных озерах качественно и

количественно обеднены и, соответственно, величины KB там минимальны. Однако сезонные колебания количественных показателей сообществ в литорали малых озер и водотоках закисленных водоемах и водотоках более значительны (Яковлев, 1999). Они обусловлены, наряду с биологическими циклами развития доминирующих видов, главным образом, резким уменьшением обилия организмов во время "рН-шоков" (весной и осенью). При токсификации влияние бентосоядных рыб, которые в наиболее загрязненных озерах (Nøst et al., 1991; 1997; Кашулин, 2004) практически отсутствуют, на сезонную динамику количественных показателей зообентоса минимально, однако возрастает значимость изменения концентрации токсикантов (и их токсичности) в водной среде и донных отложениях.

Таблица 13.1

Вариабельность динамики биомассы ($B_{зимн}/B_{вегет}$) бентосных сообществ глубоководных участков озер

Антропогенное воздействие	$B_{зимн}/B_{вегет}$	KB , %
Токсификация:		
Монче-губа	0.89	152.6
малые озера	0.59	111.6
Ацидификация	0.74	79.2
Эвтрофирование:		
губа Белая	0.17	215.4
малые озера	0.13	151.1
Термофикация (Зона I)	1.30	97.8
Контроль:		
Бабинская Имандра	0.38	126.0
малые озера	0.34	135.9

Увеличение variability показателей обилия при повышении трофического статуса водоемов, по-видимому, имеет всеобщий характер, так как увеличение соотношения между летней и зимней биомассой зоопланктона в эвтрофных водоемах отмечено во многих работах (например, Андроникова, 1989). Большой размах межгодовых колебаний биомассы зообентоса обнаружен ранее в эвтрофных и высокопродуктивных озерах (Беляков, 1983; Алимов, 2001). Такая же высокая variability наблюдалась при исследовании сообществ в губе Белой оз.Имандра (глава 1; Яковлев, 1998 б, 1999). Динамика численности и биомассы в условиях эвтрофирования определяется, прежде всего, жизненным циклом доминирующих в сообществах олигохет Tubificidae и хирономид. Концентрация огромного количества бентосоядной рыбы - сига (*Coregonus lavaretus*) в губе Белой оз.Имандра также является существенным фактором уменьшения количественных показателей бентосных организмов (Моисеенко, Яковлев, 1990).

Интересно, что в зоне подогрева Кольской АЭС биомасса зимнего зообентоса, в целом, выше летнего ($B_{зимн}/B_{вегет} = 1.30$). Эта аномальная величина объясняется тем, что с удлинением вегетационного периода и более ранним размножением и появлением молоди у хирономид и олигохет в зоне подогрева оз.Имандра (Зона I), минимальные значения рассматриваемых показателей

обнаруживаются в мае-июне и в августе-сентябре (глава 1). Зимой в зоне I создаются более благоприятные условия. Продолжительный вегетационный период, раннее созревание и размножение, а также появление дополнительных циклов размножения бентосных организмов в отепляемой акватории обуславливает специфичность сезонной динамики сообществ в условиях термофикации северного водоема (Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев, 1999).

13.2. Разнообразие

В ненарушенных антропогенным воздействием озерах сезонная динамика индекса разнообразия Шеннона (H , бит/экз) характеризуется незначительным уменьшением его величины весной и достижением минимальных значений в июне по причине вылета имаго насекомых и массовым появлением молоди у ряда видов (рис.13.2). В июле-августе разнообразие повышается и затем в сентябре уменьшается.

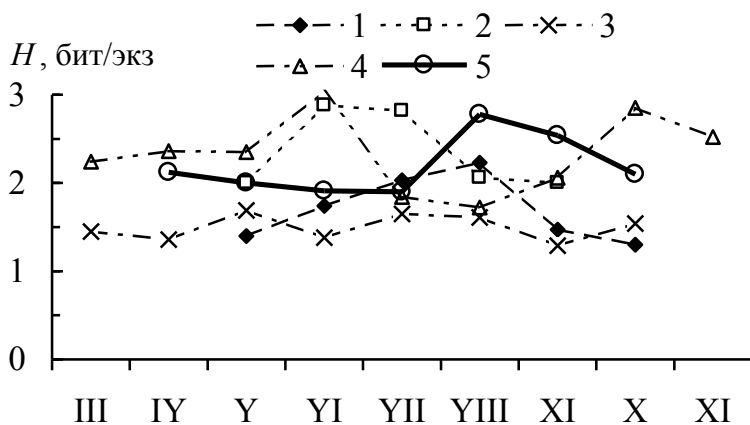


Рис.13.2. Сезонная динамика индекса разнообразия (H , бит/экз) глубоководного зообентоса при различных антропогенных процессах: токсификации - 1, ацидификации - 2, эвтрофировании -3, термофикации - 4 и в контроле - 5

В условиях токсификации (малые озера Печенгского р-на) минимальные значения индекса разнообразия наблюдаются в подледный период (во второй половине зимы), когда наблюдается наибольшая токсичность среды. В этот период создаются условия для формирования вертикального градиента концентраций ТМ; в результате содержание их в придонных слоях воды резко повышается (Моисеенко и др., 1997а).

Для ацидификации характерно резкое сокращение разнообразия в весенний период - после "рН-шока", обусловленного резким повышением кислотности воды и концентрации токсических металлов в результате поступления талых вод в малые озера (Моисеенко, 1991). Лишь с июля начинается некоторое увеличение этого показателя.

Максимальные значения индекса разнообразия в условиях эвтрофирования наблюдаются в июле-августе. В северных водоемах в период максимального прогрева водных масс создаются все условия для максимальной утилизации биогенных элементов, а кислородный дефицит не так актуален по сравнению с водоемами более умеренных широт. Почти сходная сезонная динамика показателей наблюдается и в губе Белой, где наряду с эвтрофированием происходит интенсивное осаждение тонких частиц грунта на дно водоема. Однако там наблюдаются и летние минимумы индексов разнообразия и выравненности во время размножения олигохет и вылета имаго насекомых.

Сокращение разнообразия сообществ в зоне подогрева КАЭС в июле-августе обусловлено, скорее всего, исчезновением ряда видов из подогреваемой акватории во время максимально высоких температур воды (Крючков и др., 1985).

13.3. Доля хищников в общей биомассе зообентоса

Сезонные колебания доли хищников в общей биомассе зообентоса зависят главным образом от особенностей жизненного цикла хищников и "мирных" организмов, находящихся в трофических взаимоотношениях. Вариабельность показателя максимальна в экологически благополучных озерах, где максимальные величины характерны для периода, когда существует лишь пресс со стороны хищников, а пополнения популяций "мирных" организмов не происходит (рис.13.3). В период наибольшего прогрева воды (июль-август) наблюдается интенсивное пополнение популяций "мирного" зообентоса молодью.

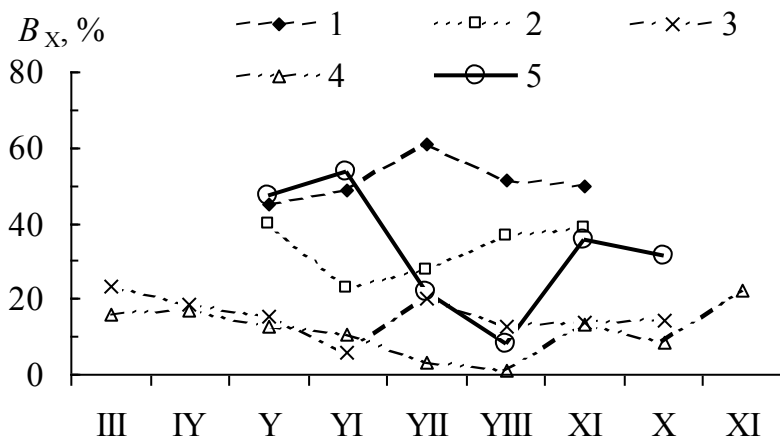


Рис.13.3. Сезонная динамика среднемесячных значений доли хищников в общей биомассе глубоководного зообентоса озера при различных антропогенных процессах: токсификации - 1, ацидификации - 2, эвтрофировании - 3, термификации - 4 и в контроле - 5

В условиях токсификации доля хищников в общей биомассе зообентоса практически все время находится почти на одном уровне. Однако в закисленной воде минимальные величины наблюдаются в июне, как следствие рН-шока. Видно, что имеется некоторое сходство в динамике рассматриваемого

показателя между эвтрофированием и термофикацией. Лишь в самый неблагоприятный период для биоты, а именно максимального прогрева воды выше 25°C в июле-августе в Зоне I отепляемого сбросными водами Кольской АЭС, наблюдаются минимальные величины доли хищников в биомассе, тогда как в эвтрофных водоемах они повышаются.

13.4. Средняя индивидуальная масса особей

Как показано в главе 10, максимальные величины средней массы организмов ($W_{\text{ср}}$) наблюдаются при эвтрофировании и термофикации. Для этих же процессов особенно для термофикации, характерны высокие амплитуды колебания этого показателя. При токсификации и ацидификации сезонная вариабельность существенно меньше, по сравнению с двумя вышеназванными процессами (рис.13.4).

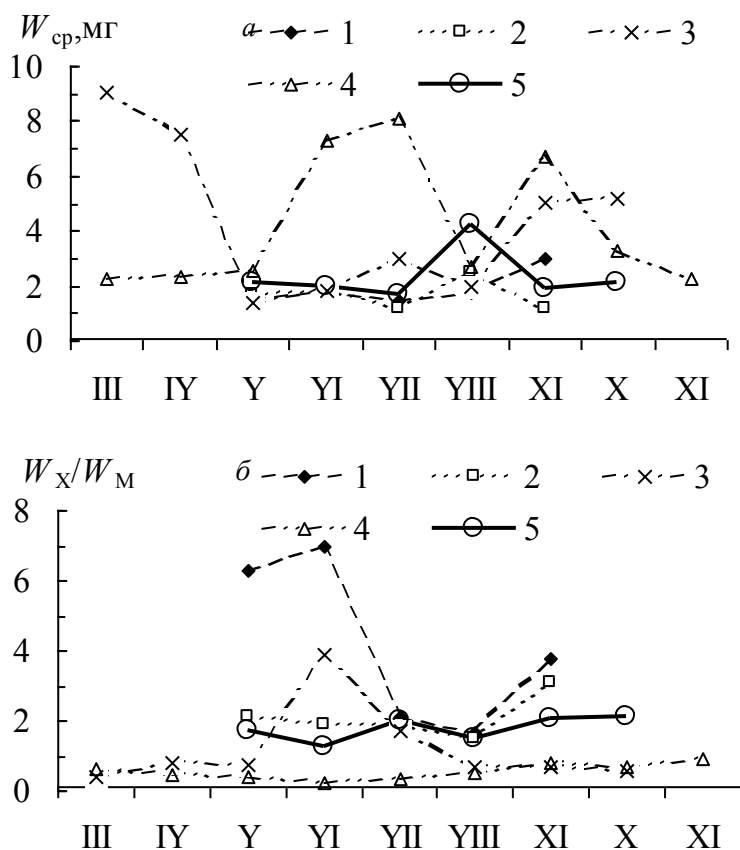


Рис.13.4. Сезонная динамика среднемесячных значений массы организмов ($W_{\text{ср}}$; а) и соотношения средней массы хищников к средней массе "мирного" зообентоса ($W_{\text{X}}/W_{\text{M}}$; б) в глубоководных сообществах при различных антропогенных процессах: токсификации - 1, ацидификации - 2, эвтрофировании - 3, термофикации - 4, в контроле - 5

Минимальные среднемесячные величины $W_{\text{ср}}$ в сообществах в губе Белой характерны для начала и конца лета (Моисеенко, Яковлев, 1990). Выход молоди обычно происходит с июля по сентябрь. В связи с удлинением вегетационного периода и более ранним размножением и появлением молоди у хирономид и олигохет в зоне подогрева Кольской АЭС минимальные значения рассматриваемых показателей обнаруживаются в мае и в августе.

Динамика соотношения средних масс хищников и "мирных" организмов зообентоса ($W_{\text{X}}/W_{\text{M}}$) в контроле, в условиях эвтрофирования и термофикации, характеризуется минимальными значениями показателя в подледный период, а при токсификации и ацидификации - в мае и до середины лета. Отметим, что в августе для двух последних процессов характерны очень низкие величины $W_{\text{X}}/W_{\text{M}}$, что, по-видимому, обусловлены сроками размножения и появления молоди у доминирующих видов - в основном хищников.

Таким образом, изменения видового состава, количественных и структурных и других показателей зообентоса в условиях антропогенного воздействия отражаются и на сезонной динамике показателей, рассмотренных в настоящей главе. Однако следует отметить, что вариабельность динамики показателей сообществ находится в зависимости от многих абиотических и биотических факторов. Характер сезонной динамики зависит, прежде всего, от особенностей индивидуального развития особей доминирующих в сообществе видов. В нормально функционирующих экосистемах озер сезонная динамика величин индексов разнообразия и выравненности донных сообществ характеризуются их снижением в первой половине лета по причине вылета имаго насекомых и массовым появлением молоди. Соотношение $B_{\text{зимн}}/B_{\text{вегет}}$, в целом, отражает амплитуду сезонной флуктуации сообществ. Если максимальные величины в глубоководном зообентосе характерны для эвтрофирования и термофикации, то минимальные - для токсификации (контрольные участки занимают по этим показателям промежуточное положение). В условиях токсификации и ацидификации выявлены минимальное разнообразие и максимальные величины доли хищников.

Глава 14

ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ РАЗНООБРАЗИЕМ И СТРУКТУРНЫМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ СООБЩЕСТВ

За исключением эвтрофирования, взаимосвязи структурных показателей сообществ между собой при токсификации, термофикации и ацидификации, как и роль природных условий (в том виде, как это рассматривается в настоящей работе), в литературе фактически не освещены (Зимбалева, 1981; Алимов, 1989, 1994, 1995, 2001; Андроникова, 1989, 1990).

Индекс Шеннона - общепризнанный показатель сложности и структурированности биологических сообществ. Ранее показано (Алимов, 1989, 2001), что разнообразие сообществ зависит от количества ОВ в воде, площади водоема и его водосборного бассейна, скорости течения, температуры, величины рН воды. Разнообразие уменьшается при снижении доли хищников в сообществах менее 10%, возрастает - с увеличением доли фильтраторов. Разнообразие и биомасса различных групп гидробионтов находятся в обратной зависимости. В условиях эвтрофирования формируются донные сообщества с низким разнообразием и высокими значениями биомассы. Эти показатели чаще всего характеризуются обратной взаимосвязью (Федоров, 1973; по Константинов, 1986; Алимов, 1989, 1994, 1995, 2001; Андроникова, 1989, 1990).

Т.Д.Слепухина (1990). не преследовала цели - поиск отдельных статистически достоверных корреляционных связей, а ставила перед собой задачу выявить их характер (положительная или отрицательная связь). Следует отметить, что они получены для северных водоемов, где специфические природно-климатические условия, структурно-функциональные организации водных экосистем отличаются от таковых в умеренных зонах.

14.1. Разнообразие и биомасса

На примере озер и водотоков (см. главу 7) показано, что разнообразие бентосных сообществ в малых озерах и их придаточных водотоках закономерно выше там, где условия внешней среды более благоприятны, разнородны и динамичны. Оно уменьшается от лесных ландшафтов к горным, по мере увеличения высоты над уровнем моря, от водотоков и мелководий к глубоким участкам водоемов, от проточных к бессточным озерам. Напротив, максимальные индексы разнообразия сообществ характерны для промежуточных уровней трофности и гумификации. С увеличением площади озера разнообразие в сообществах литорали и у истока ручья из озера повышается. В то же время на примере литоральных сообществ выявлена обратная зависимость индекса Шеннона от длины береговой линии озер. Все это свидетельствует о том, что наряду с размерными характеристиками озер важными факторами для разнообразия сообществ являются морфологические и другие особенности озера, водосбора, гетерогенность биотопов, характер грунта в береговой зоне, ветровая и волновая активность, термический режим и т.д.

14.1.1. Роль природных условий

На примере литоральных сообществ видно, что, в целом, для северных водоемов характерна положительная корреляционная связь (r_s) между индексом разнообразия Шеннона и общей биомассой бентосных сообществ (табл. 14.1).

Таблица 14.1

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия (H, бит/экз) и биомассой литорального зообентоса в малых озерах, различающихся географическим, ландшафтным положением и гидрологическим типом (здесь и далее: * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.01$)

Высота над уровнем моря, м		
> 300	200-300	< 200
0.19	0.15	0.34**
Ландшафты		
Горы	Тундра	Лес
0.11	0.40**	0.13
Гидрологический тип		
Б2	В2	П2
0.54***	0.33**	0.10

Положительная корреляционная связь также наблюдается в крупных и малых озерах, независимо от типа биотопа (табл. 14.2). Однако связь достоверно ($p < 0.05$) отрицательна в мезо- и эвтрофных озерах (табл. 14.3).

Таблица 14.2

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и биомассой зообентоса в разнотипных водоемах, водотоках и биотопах (см. табл. 2.2)

Крупное озеро (Имандра)		Малые озера и их водотоки				
Ст.1	Ст.2	Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.4	Ст.5
0.16	0.55**	0.19	0.28**	0.26**	0.22*	0.09

Таблица 14.3

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и биомассой литорального зообентоса в малых озерах с различным уровнем трофности и гумификации

Трофность			
УОТ	ОТ	МТ	ЭвТ
0.52***	0.24*	-0.31**	-0.39**
Гумификация			
УОГ	ОГ	МГ	ПГ
0.45***	0.46**	-0.57***	-0.19

Отсюда можно заключить, что при достижении определенного трофического уровня биомасса зообентоса продолжает возрастать, а разнообразие уменьшается. Аналогичные зависимости обнаружены в зоопланктоне Кольского Севера (Yakovlev, 2000a). Такое же изменение характера зависимостей наблюдается при переходе от олигогумозных к мезогумозным озерам. Частая встречаемость крупных хищных и "мирных" беспозвоночных в малых озерах с коричневатой водой также обуславливает отрицательный знак корреляционной связи между разнообразием и биомассой.

Отрицательный коэффициент корреляции в мезо- и в эвтрофных озерах свидетельствует, что прямая зависимость присуща лишь озерам с более низким трофическим статусом. Для более тщательного анализа характера зависимостей, основываясь на величинах биомассы литорального зообентоса 132 озер (Финская Лапландия), мы выделили две группы. К первой (*I*) - отнесены отобранные ручным сачком пробы с биомассой <1500 мг, ко второй (*II*) - с биомассой >1500 мг. В группе *I* наблюдается прямая зависимость индекса разнообразия от биомассы, которая может быть выражена степенным уравнением (рис.14.1):

$$H = 1.49 \cdot \lg B^{0.10} \text{ бит/экз.} \quad (1)$$

При превышении величины биомассы ~1000-1200 мг, т.е. в группе *II*, зависимость становится обратной. Она может быть описана экспоненциальным уравнением:

$$H = 4.11 e^{-8E-05B} \text{ бит/экз.} \quad (2)$$

Таким образом, зависимость разнообразия от биомассы в литоральных сообществах имеет вид куполообразной кривой с максимумом при величинах биомассы ~ 1000-1200 мг.

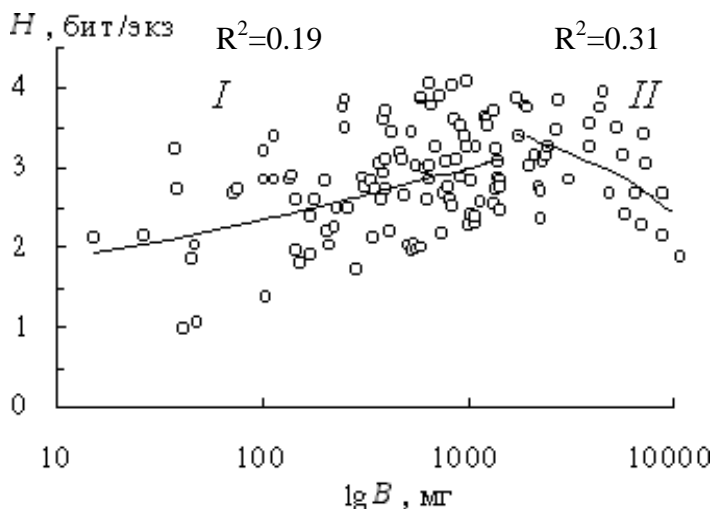


Рис.14.1. Зависимость индекса разнообразия (*H*) от логарифма биомассы литоральных сообществ малых озер Финской Лапландии (*I* - пробы с биомассой < 1500 мг, *II* - > 1500 мг)

По-видимому, аналогичные зависимости можно наблюдать и в бентосных сообществах других биотопов и, возможно, в других жизненных формах гидробионтов. Об этом убеждают нас результаты, полученные при изучении зависимостей рассматриваемых показателей на примере глубоководных бентосных сообществ (рис.14.2). Пороговые значения, при достижении которого прямая зависимость индекса разнообразия от биомассы переходит в обратную, находятся в этом случае в пределах 4.0-4.8 г/м².

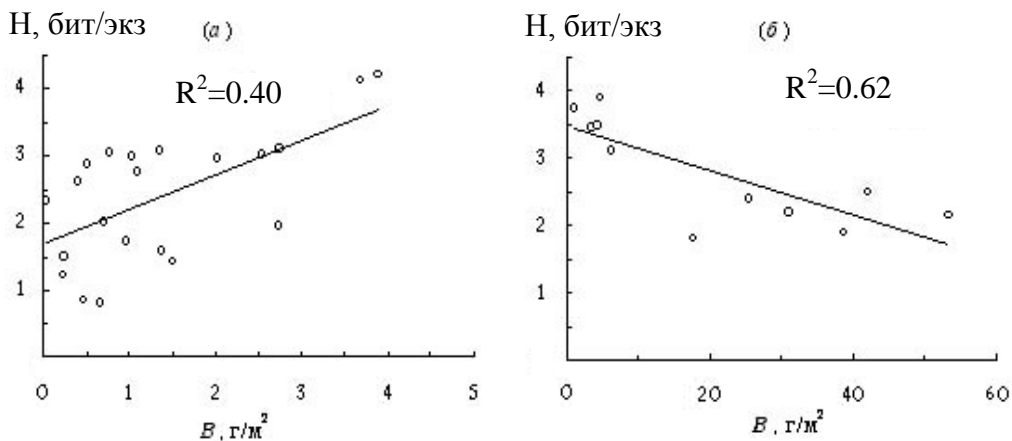


Рис.14.2. Зависимость индекса разнообразия (H) от биомассы зообентоса в глубоководных участках малых озер (а) и в оз.Ловозеро (б)

Приведем для сравнения уравнения для малых озер (3) и Ловозера (4) в виде прямолинейной функции:

$$H = 0.51 B (\text{г/м}^2) + 1.70 \text{ бит/экз.} \quad (3)$$

$$H = -0.033 B (\text{г/м}^2) + 3.47 \text{ бит/экз.} \quad (4)$$

В основе подобного характера связей может лежать региональная специфика структурно-функциональной организации субарктических водных экосистем, обусловленная наличием сильных лимитирующих факторов. Например, в зоне профундали озер это - низкая температура, недостаток пищи, слабая освещенность, благоприятный кислородный режим. Для литорали, вероятно, немаловажен комплекс лимитирующих условий: продолжительное промерзание, колебания уровня воды и периодическое осушение берега, разрушительное действие ветра и волн, а также слабое развитие макрофитов. Показано (Константинов, 1986), что увеличение информации на одну особь происходит при ослаблении неблагоприятного влияния со стороны лимитирующего фактора (низкой температуры и слабой освещенности) на фитопланктон ранней весной.

Можно полагать, что с умеренным повышением уровня трофности северного водоема структура сообществ усложняется, наряду с пастбищной развивается детритный путь утилизации ОВ. Однако при значительной нагрузке биогенных элементов в мезо- и эвтрофных водоемах зависимость становится обратной, что соответствует многочисленным литературным данным (Алимов, 2001), полученным преимущественно на примере водоемов умеренной зоны России.

Следует отметить, что когда изучение зависимостей индекса разнообразия производится в пределах большого диапазона возможных сочетаний с другими биологическими показателями, присущими конкретным сообществам, то обнаруживается, что зависимость может иметь вид куполообразной кривой. Такой же вывод сделан в работах А.Ф.Алимова (1994, 2001) и М.Б.Ивановой (1997) по результатам исследования зависимостей разнообразия бентосных и планктонных сообществ от ряда абиотических факторов. Мы можем добавить, что такие формы кривой, по-видимому, можно наблюдать и во взаимосвязях многих других биологических показателей между собой и с абиотическими факторами.

14.1.2. Влияние антропогенного воздействия

В глубоких частях экологически благополучных северных озер бентосные сообщества характеризуются исходно низким разнообразием и количественной бедностью, а более разнообразные сообщества - относительно высокой биомассой. Как видно из табл.14.4, корреляционная связь между двумя рассматриваемыми показателями не всегда имеет отрицательный знак; оба показателя могут пропорционально возрастать или уменьшаться.

Таблица 14.4

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия (H) и общей биомассой (B) бентосных сообществ: на глубоководных участках (Ст.1), литорали (Ст.2) и в водотоках (Ст.4) при различных антропогенных воздействиях

Антропогенное воздействие	Ст.1	Ст.2	Ст.4
Токсификация	0.11	0.51**	0.46**
Ацидификация	0.25	0.46***	0.27*
Эвтрофирование	-0.33*	-0.20	-
Термофикация	-0.04	-0.22*	-0.52*
Контроль	0.19	0.28**	0.22*

Такие же по характеру, как и в экологически благополучных озерах, прямые зависимости между общей биомассой и индексом разнообразия наблюдаются при ацидификации и токсификации озер и водотоков. Подобный характер связи мы также объясняем действием лимитирующего фактора - токсичности среды из-за высоких концентраций ТМ или низкого уровня рН и возрастания токсичности ТМ и АІ в закисленной воде (Яковлев, 1999). Они однозначно приводят к сокращению разнообразия сообществ фито-, зоопланктона и зообентоса на фоне их количественного обеднения (Яковлев, 1982; 1986, 1998, 1999; Моисеенко, Яковлев, 1990). Соответственно, при уменьшении влияния этих факторов величины биомассы и разнообразия повышаются одновременно.

В условиях антропогенного эвтрофирования возрастание нагрузки биогенных элементов приводит к сокращению разнообразия и возрастанию биомассы сообществ. Ограниченное число доминирующих форм формирует

количественные показатели сообществ, и это сопровождается сокращением разнообразия, что определяет обратную зависимость биомассы от индекса разнообразия. Подобный характер связи частично наблюдается и при термофикации.

Выявленные противоположные зависимости, скорее всего, объясняются принципиальным различием между антропогенными процессами: эвтрофированием и термофикацией, с одной стороны; токсификацией и ацидификацией (токсичность среды при последних процессах является доминирующим фактором), с другой. Наличие сильных лимитирующих факторов (естественных) также обуславливает положительный характер связи между разнообразием и биомассой сообществ в ненарушенных антропогенным воздействием водоемов.

Таким образом, в отличие от водоемов умеренной зоны, в северных озерах биомасса обычно повышается (до определенного уровня), видимо, параллельно с увеличением разнообразия сообществ, что выражается в прямой зависимости между этими показателями. Качественному богатству сообществ при умеренном эвтрофировании может способствовать и достаточное содержание кислорода в относительно холодной воде. Однако при сильной нагрузке биогенных элементов лишь биомасса продолжает возрастать, а разнообразие уменьшается.

14.2. Разнообразие и биомасса хищников

14.2.1. Роль природных условий

В ненарушенных антропогенным воздействием экосистемах высокое разнообразие соответствует сложной трофической структуре и значительной доле хищников в сообществе. Как видно из табл.14.5 и 14.6, в целом, разнообразие в сообществах повышается с возрастанием доли хищников в общей биомассе зообентоса, что соответствует литературным данным (Алимов, 2001). Лишь в низинных небольших пересыхающих озерах, ставших временно бессточными (Б2), зависимость становится обратной. Как указывали ранее, там доминируют крупные хищные беспозвоночные, а разнообразие там низкое. Потеря высокопродуктивной зоны литорали с зарослями растительности в летнюю межень резко сокращает поток ОВ в экосистему, что приводит к ее катастрофической деградации и упрощению структуры.

Таблица 14.5

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и долей хищников в общей биомассе литорального зообентоса (B_x , %) в малых озерах, различающихся географическим, ландшафтным положением и гидрологическим типом

Высота над уровнем моря, м		
> 300	200-300	< 200
0.35*	0.18	-0.02
Ландшафты		
Горы	Тундра	Лес
0.21	0.08	0.13
Гидрологический тип		
Б2	В2	П2
-0.42**	0.19	0.49**

За исключением литорали оз.Имандра и места истока водотоков из озер (Ст.3), в целом, наблюдается положительная корреляционная связь (табл.14.6). Однако она достоверна ($p<0.01$) лишь для глубоководных сообществ малых озер. Прямая зависимость характерна и для озер с повышенными уровнями трофности и гумификации (табл.14.7).

Таблица 14.6

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и долей хищников в общей биомассе зообентоса (B_x , %) в разнотипных водоемах, водотоках и биотопах (см. табл.2.2)

Крупное озеро (Имандра)		Малые озера и их водотоки				
Ст. 1	Ст. 2	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
0.14	-0.14	0.50**	0.20	-0.11	0.24	0.08

Таблица 14.7

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и долей хищников в общей биомассе литорального зообентоса малых озер с разным уровнем трофности и гумификации

Трофность			
УОГ	ОГ	МГ	ЭвГ
0.06	0.05	0.69**	0.80***
Гумификация			
УОГ	ОГ	МГ	ПГ
0.12	0.29	-0.10	0.71***

Из этого факта следует вывод о том, что снижение нагрузки биогенных элементов в эвтрофные северные водоемы приводит к увеличению как разнообразия, так и доли хищников в сообществе.

14.2.2. Влияние антропогенного воздействия

Прямая зависимость между разнообразием и долей хищников в общей биомассе зообентоса наблюдается при антропогенном эвтрофировании и термофикации, т.е. уменьшение доли хищников сопровождается снижением разнообразия сообществ (табл.14.8).

Таблица 14.8

Коэффициенты ранговой корреляции (r_s) между индексом разнообразия Шеннона (H) с относительной биомассой (%) хищников в сообществах биотопов озер и водотоков при различных антропогенных процессах

Антропогенное воздействие	Ст.1	Ст.2	Ст.4
Токсификация	-0.31*	-0.10	-0.46**
Ацидификация	0.57**	0.16	-0.21
Эвтрофирование	0.66***	0.54**	-
Термофикация	0.49***	0.43*	0.68*
Контроль	0.50***	0.20**	0.24**

В токсической среде разнообразие и доля хищников в сообществах находятся в обратной зависимости. В меньшей степени эта связь выражена при ацидификации в водотоках, а на глубоководных участках озер, где инфауна по сравнению с мелководными участками меньше подвержена влиянию низких значений рН, она даже положительная. Это можно объяснить тем, что комплекс типичных литоральных видов закисленных озер включает хищников и "мирных" беспозвоночных (водяной ослик, хирономиды, личинки ручейников Limnephilidae и Phryganeidae, веснянок Nouridae, поенок Leptophlebidae и др.). Резкое возрастание роли клопов Corixidae в литоральных сообществах озер, испытывающих интенсивное загрязнение ТМ, также обуславливает слабую положительную связь между разнообразием и относительной биомассой хищников. Наиболее яркие изменения в сообществах при антропогенном закислении наблюдаются в малых водотоках - ручьях по сравнению с биотопами озера. Этот биотоп отличается большим удельным весом ацидофобных видов по сравнению с другими типами биотопов. Поэтому в наиболее токсической среде и при минимальных уровнях рН воды в водотоках высокой относительной биомассе хищников соответствует низкое разнообразие в сообществах. Как было показано ранее, специфической реакцией в сообществах при токсификации и ацидификации является рост доли хищников - личинок хирономид (Tanypodinae), а также личинок ручейников Polycentropodidae и Rhyacophilidae (Яковлев, 1999, 2002 а).

Таким образом, как и в случае с общей биомассой, здесь наблюдаются расхождения между антропогенными воздействиями. Если при токсификации и ацидификации, в целом, характерна обратная зависимость разнообразия от относительной биомассы хищников, то при эвтрофикации, термофикации и в контроле - прямая.

14.3. Разнообразие и средняя индивидуальная масса организмов

14.3.1. Роль природных условий

Зависимости между разнообразием и размерными характеристиками слагающих сообщество особей зоопланктона и зообентоса обсуждались ранее (Gliwicz, 1969; Зимбалева, 1981; Одум, 1986; Крючкова, 1987; Алимов, 1989, 1995, 2001; Андроникова, 1989, 1990 и др.). В них отмечается, что размерная характеристика особей в водных сообществах может иметь большое значение при оценке состояния структурно-функциональной организации сообществ и экосистемы в целом. Сделан вывод о положительном характере связи между разнообразием сообществ и величиной W_{cp} . Наши данные также соответствуют высказанным авторами выводам. Независимо от природных условий разнообразие и значения средней массой организмов зообентоса связаны между собой прямой зависимостью (табл.14.9). Однако можно заметить, что по мере повышения степени трофности и гумификации озер величины коэффициента корреляции уменьшаются (табл.14.10). Прямая зависимость наблюдается во всех типах биотопов, начиная от глубоководных участков малых озер до их придаточных водотоков (табл.14.11).

Таблица 14.9

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и средней массой организмов в литоральных сообществах (W_{cp}) малых озер, различающихся географическим, ландшафтным положением и гидрологическим типом

Высота над уровнем моря, м		
> 300	200-300	< 200
0.45*	0.33**	0.47***
Ландшафты		
Горы	Тундра	Лес
0.39*	0.49**	0.32***
Гидрологический тип		
Б2	В2	П2
0.60***	0.51***	0.34**

Таблица 14.10

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и средней массой организмов (W_{cp}) в литоральных сообществах малых озер с различным уровнем трофности и гумификации

Трофность			
УОГ	ОГ	МТ	ЭвТ
0.65***	0.47***	0.18	0.25
Гумификация			
УОГ	ОГ	МГ	ПГ
0.58***	0.52***	0.09	0.23

Таблица 14.11

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и средней массой организмов зообентоса (W_{cp}) в различных биотопах малых озер и их придаточных водотоков

Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
0.09	0.45***	0.42***	0.31**	0.32*

14.3.2. Влияние антропогенного воздействия

Наши результаты также показывают, что прямые зависимости характерны для контроля и нарушенных антропогенным воздействием водоемов и водотоков, за исключением термофикации в водотоках (табл.14.12). Слабая отрицательная связь между разнообразием и средней массой особей в литоральных сообществах при токсификации связана (как уже указывалось выше) с развитием в наиболее токсической среде относительно крупных клопов Corixidae.

Коэффициенты ранговой корреляции (r_s) между индексом разнообразия Шеннона (H) и средней массой особей (W_{cp}) в бентосных сообществах при различных антропогенных процессах

Антропогенное воздействие	Ст.1	Ст.2	Ст.4
Токсификация	0.38**	-0.07	0.24*
Ацидификация	0.60***	0.40***	0.11
Эвтрофирование	0.09	-0.14	-
Термофикация	-0.20	-0.03	-0.33*
Контроль	0.09	0.45***	0.31***

14.4. Разнообразие и соотношение средних масс хищников и "мирного" зообентоса

14.4.1. Роль природных условий

Как было уже показано в главе 10, величины соотношения средней массы хищных и "мирных" организмов (W_X/W_M) в сообществах находятся в тесной зависимости от большого числа абиотических факторов. Однако за небольшим исключением коэффициенты корреляции недостоверны. Отсюда можно лишь подчеркнуть, что (за исключением горных ультраолиготрофных озер) разнообразие в сообществах увеличивается по мере возрастания величины W_X/W_M (табл.14.13).

Таблица 14.13

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и величиной W_X/W_M в литоральных сообществах малых озер, различающихся географическим, ландшафтным положением и гидрологическим типом

Высота над уровнем моря, м		
>300	200-300	<200
-0.30*	0.20	0.10
Ландшафты		
Горы	Тундра	Лес
-0.25	0.08	0.23
Гидрологический тип		
Б2	В2	П2
0.10	0.60***	0.17

Положительная корреляция наблюдается фактически во всех биотопах, за исключением вытекающих из озер водотоков (табл.14.14). Однако достоверная положительная корреляционная связь обнаружена лишь для поступающих в озера водотоков и литорали озер ($p < 0.01$). Коэффициенты корреляции между величиной W_X/W_M и индексом Шеннона, имеющие большей частью положительный знак, максимальны в олиготрофных и мезотрофных озерах, а также в олигогумозной воде (табл.14.15).

Таблица 14.14

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и величиной W_X/W_M в различных биотопах малых озер и их придаточных водотоков

Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
0.21	0.32**	0.09	-0.04	0.40**

Таблица 14.15

Коэффициенты ранговой корреляции между индексом разнообразия и величиной W_X/W_M в литоральных сообществах малых озер с различным уровнем трофности и гумификации

Трофность			
УОГ	ОГ	МГ	ЭвГ
-0.16	0.48***	0.43**	0.21
Гумификация			
УОГ	ОГ	МГ	ПГ
0.12	0.40**	0.09	0.23

Несмотря на то, что корреляционные связи между разнообразием и величиной W_X/W_M не так значимы по сравнению с взаимосвязью разнообразия с общей биомассой (B), средней массой организмов (W_{cp}) или с долей хищников (B_X) в сообществах, все же можно заключить, что с возрастанием разнообразия величина W_X/W_M повышается. Это видно на примере литоральных сообществ малых озер (табл.14.16).

Таблица 14.16

Величины средней биомассы (B_{cp}), доли хищников (B_X), средней массы организмов (W_{cp}) и соотношения их между хищниками и "мирным" зообентосом (W_X/W_M) при различных значениях индекса разнообразия

Показатель	H , бит/экз		
	< 2.00	2.00-3.00	> 3.00
B_{cp}	793.6±75.2	1250.5±231.0	1349.1±161.3
B_X	18.7±6.6	37.9±6.2	40.1±5.1
W_{cp}	2.5±0.5	3.6±0.3	5.9±0.5
W_X/W_M	1.5±0.3	1.7±0.8	2.2±0.6

14.4.2. Влияние антропогенного воздействия

Мы уже отмечали, что для ненарушенных антропогенным воздействием экосистем характерна слабая прямая зависимость разнообразия от величины W_X/W_M . Аналогичные зависимости наблюдаются и при термофикации и эвтрофировании (табл.14.17).

При термофикации и эвтрофировании повышается интенсивность поступления ОБ и водная экосистема адаптивно реагирует путем упрощения трофической структуры и усилением детритного направления утилизации ОБ

через грунтозаглатывателей, собирателей-глотателей, а на литорали и водотоках, дополнительно, размельчителей и фильтраторов. При этом повышается общая биомасса, уменьшается доля хищников, разнообразие сокращается.

Уменьшение концентрации биогенных элементов и снижение уровня трофности в водоемах сопровождается снижением величин средней массы "мирных" организмов, связанным с сокращением роли в сообществах крупных личинок хирономид *Chironomini* и, соответственно, возрастом относительной массы хищников.

Таблица 14.17

Коэффициенты ранговой корреляции (r_s) между индексом разнообразия Шеннона (H , бит/экз) и величины W_X/W_M в бентосных сообществах при различных антропогенных процессах

Антропогенное воздействие	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 4
Токсификация	-0.27*	-0.02	-0.33*
Ацидификация	-0.16	-0.03	-0.32**
Эвтрофирование	0.32	0.12	-
Термофикация	0.09	0.86***	0.43**
Контроль	0.10	0.09	0.01

Напротив, слабые обратные связи между разнообразием и отношением биомассы хищников к биомассе "мирного" зообентоса характерны при ацидификации и при токсификации (в глубоководных участках озер и водотоках). Как мы выяснили ранее, в токсической среде или при снижении pH воды сокращается разнообразие и при отсутствии пресса со стороны бентосоядных рыб возрастает роль крупных хищников. Однако в наиболее токсической среде также возрастает роль крупных клопов *Corixidae*, что обуславливает положительную связь между разнообразием и соотношением массы хищных и "мирных" беспозвоночных в литоральных сообществах. Более слабая связь показателей сообществ в глубокой части закисленных озер (по сравнению с сообществами литорали и водотоков), видимо, определяется меньшим реагированием глубоководных пелофильных биоценозов на антропогенное закисление.

Обратная связь между разнообразием и величиной W_X/W_M при токсификации и ацидификации показывает, что по мере повышения разнообразия сообществ повышаются размерные характеристики "мирного" зообентоса и, соответственно, уменьшается средняя масса тела у хищников.

Таким образом, полученные нами зависимости, во-первых, не всегда совпадают с данными, приведенными в литературе. Этот факт объясняется тем, что в настоящей работе рассматриваются северные водоемы. Во-вторых, становится очевидным необходимость установления причинно-следственных связей между биологическими показателями и с конкретным типом загрязняющих веществ, т.е. учитывать вид антропогенного воздействия. Из представленных в настоящей главе результатов видно, что трансформация структуры и, скорее всего, функции сообществ при различных видах антропогенного воздействия происходят неодинаково. Особенности динамики и направления этих изменений в условиях различных антропогенных воздействий рассмотрим в главе 15.

Глава 15

АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ И ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРА И ЕЕ ДИАГНОСТИКА

Одна из актуальных экологических проблем современности - оценка состояния, прогнозирование возможных изменений водных пресноводных экосистем в условиях их антропогенного нарушения, становящегося все более определяющим направлением и скоростью динамики экосистем. В этих условиях возрастает необходимость разработки научных основ нормирования антропогенных нагрузок, которые должны быть дифференцированы с учетом их последствия для водных экосистем и здоровья человека. В этой связи немаловажным становится исследование последствий отдельных видов антропогенного воздействия, а также выявление роли природных условий, под которым мы понимаем весь комплекс абиотических факторов, влияющих со своей стороны на характер развития антропогенных процессов в водных экосистемах.

В отличие от умеренных зон России на территории северо-восточной части Фенноскандии заметно разнообразнее представлены ландшафты или биомы, гидрологические, трофические и другие типы водоемов и водотоков. Здесь также имеется возможность раздельного изучения последствий четырех основных видов антропогенного влияния: токсификации, ацидификации, эвтрофирования и термофикации.

Основываясь на разработанной В.А.Абакумовым (1985, 1987, 1991) теории временных структур экологических систем, обсуждается возможность использования экологических модификаций (*по-видимому, применимых лишь к процессам эвтрофирования и термофикации: В.А.Яковлев*) для оценки протекающих в биоценозах изменений (Михайловский, Ловягин, 1988). Умеренное воздействие антропогенного фактора может способствовать увеличению интенсивности метаболизма биоценозов - метаболический прогресс, ведущий к усложнению их структурной организации (Абакумов, 1987). При дальнейшем увеличении нагрузки развивается обратный процесс - экологический регресс. Умеренный подогрев воды и эвтрофирование северного водоема на начальных этапах обуславливают также метаболический прогресс, а токсическое воздействие и ацидификация, скорее всего, ведут однозначно к экологическому регрессу, поскольку у преобладающей части видов живых организмов отсутствуют эффективные механизмы к утилизации токсикантов или адаптации к ним. Лишь ограниченное число видов из числа эврибионтных или специализированных форм способно до определенной степени нейтрализовать действие токсикантов (Яковлев, 2002б).

15.1. Основные направления формирования структуры сообществ при различных антропогенных воздействиях

Реакция сообществ на одно и то же антропогенное воздействие может несколько различаться в зависимости от типа биотопа, что обусловлено

определенной структурно-функциональной организацией, сложившейся в сообществах адаптивно к условиям среды. Однако на основе материалов, приведенных в предыдущих главах настоящей книги, можно заключить, что, несмотря на сложность изменений структурной организации сообществ при различных антропогенных воздействиях, очевидны общие, характерные для всех видов нарушений, следующие неспецифические процессы (рис.15.1): а) сокращение видового разнообразия сообществ; б) элиминация и сокращение роли в экосистеме стенобионтных видов; в) перестройка состава и структуры группы доминирующих форм; г) упрощение трофической и этологической структур (Яковлев, 1999, 2002); д) возрастание роли группировки беспозвоночных, образ жизни которых связан с ползанием или хождением.

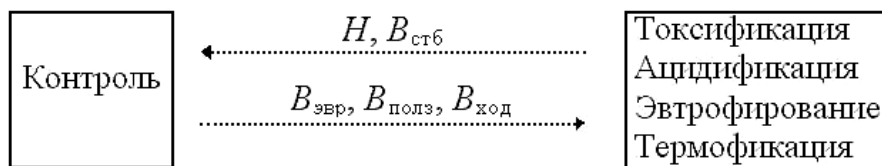


Рис.15.1. Обобщенная блок-схема, показывающая направленность неспецифических изменений основных структурных показателей бентосных и нектобентосных сообществ: H - разнообразие, $B_{стб}$, $B_{звр}$, $B_{полз}$, $B_{ход}$ - доля представителей стенобионтных, эврибионтных, ползающих и ходячих беспозвоночных организмов в общей биомассе зообентоса в зависимости от вида антропогенного воздействия на северные пресноводные экосистемы

Следует отметить, что сообщества в ненарушенных антропогенным воздействием водоемах также обнаруживают черты сходства по ряду структурных характеристик с сообществами, формируемыми в условиях эвтрофирования, что отражает наличие сукцессионного ряда в эволюционном развитии экосистем от ультраолиготрофного статуса к эвтрофному (природному или антропогенно обусловленному), где главным движущим фактором является интенсивность поступления биогенных элементов в водные экосистемы. Подобная близость в структурной организации отмечена между сообществами глубинных участков ненарушенных антропогенным воздействием озер и с сообществами этого же биотопа в условиях токсификации. Это сходство, скорее всего, в данном случае обусловлено действием мощных неблагоприятных лимитирующих факторов в обоих случаях.

В целом, обнаружено существенное сходство в реагировании сообществ на токсификацию и ацидификацию, с одной стороны, на эвтрофирование и термофикацию, - с другой. Специфические изменения, наблюдаемые лишь при токсификации и ацидификации, преимущественно во всех типах биотопов (рис.15.2):

- а) уменьшение численности и особенно биомассы;
- б) сокращение доли первичноводных беспозвоночных;
- в) уменьшение величин отношения биомассы олигохет и хирономид;

- з) упрощение трофической структуры при сокращении роли размельчителей и фильтраторов и, напротив, возрастание доли хищников;
- д) уменьшение средней массы особей в сообществах;
- е) увеличение соотношения между средними массами тела у особей хищников и "мирного" зообентоса;
- ж) прямая зависимость разнообразия сообществ от общей биомассы, а также от индивидуальной массы особей;
- з) обратная зависимость разнообразия сообществ от доли хищников в сообществах, от соотношения индивидуальных масс хищников и "мирных" беспозвоночных.

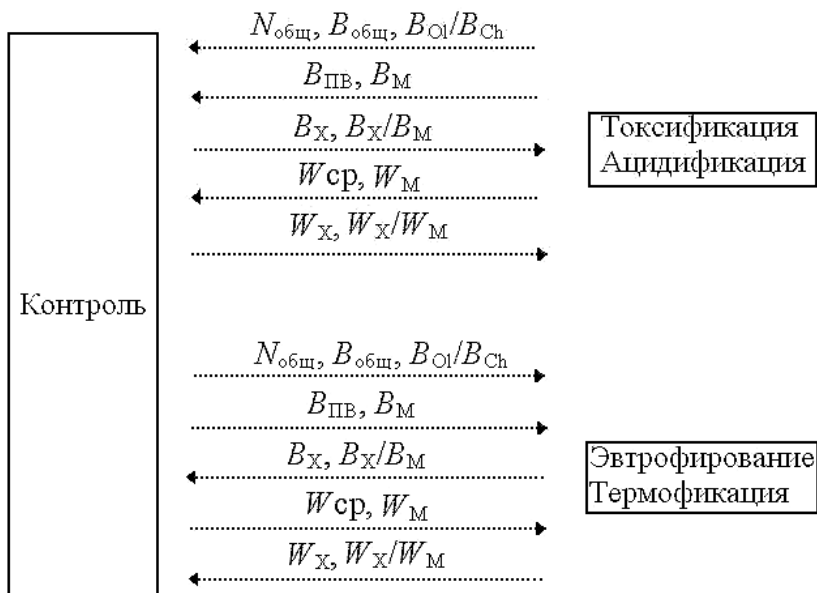


Рис.15.2. Обобщенная блок-схема, показывающая направленность специфических изменений основных структурных показателей бентосных и нектобентосных сообществ: B - доля в общей биомассе зообентоса, W - средняя масса тела особей в сообществе в целом (ср), представителей первичноводных (ПВ), хищных (X) и "мирных" (M) беспозвоночных организмов и их соотношения ($N_{общ}$, $B_{общ}$ - общая численность и биомасса зообентоса) в зависимости от вида антропогенного воздействия на северные пресноводные экосистемы

При эвтрофировании и термофикации в сообществах происходят следующие структурные и другие изменения:

- а) увеличение биомассы;
- б) возрастание вариабельности сезонной флюктуации биомассы в глубоководных сообществах;
- в) рост доли первичноводных форм;
- з) упрощение трофической структуры и возрастание роли собирателей-глотателей, грунтозаглатывателей при существенном снижении доли хищников;
- д) уменьшение средней массы особей в сообществах глубоководных участков и, напротив, повышение - в литорали озер и в водотоках;

е) уменьшение средней массы особей хищников и соответственно соотношения между средней массой особей хищников и "мирного" зообентоса;

ж) обратная зависимость разнообразия сообществ от общей биомассы и индивидуальной массы особей;

з) прямая зависимость разнообразия сообществ от доли хищников, от величин соотношения индивидуальных масс хищных и "мирных" беспозвоночных.

В целом, можно заключить, что токсификация и ацидификация - это, относительно эволюционно "новые" виды антропогенного воздействия, эффективные механизмы противостояния по отношению к которым, по-видимому, у водных экосистем отсутствуют или они сильно ограничены.

Преимущественно вторичноводные организмы (Nematoda, Dytiscidae, Corixidae, Chironomidae, Polycentropodidae и др.) способны частично обитать в токсической среде. Из первичноводных беспозвоночных лишь водяной ослик *Asellus aquaticus*, малощетинковые черви и ряд других гидробионтов способны обитать в воде с низким уровнем рН за счет выработки у них специфических морфофизиологических и других адаптаций. В последние несколько тысячелетий водоемы европейского Севера вряд ли подвергались разрушительным действиям выбросов вулканов и других катаклизмов, связанных с повышением концентрации токсических веществ и минеральных кислот. Токсификация и ацидификация ведут однозначно к деградации сообществ, которые возвращаются как бы на ранние стадии развития, для которых характерны более мелкие особи, как и возрастание значения и размеров хищных бентосных животных (Голубков, 2000). Однако вряд ли последние могут оказывать существенное влияние на сообщество в качестве "биологических регуляторов"; скорее всего, токсическое воздействие и обусловленные с понижением уровня рН воды факторы - ключевые, определяющие структурно-функциональную организацию сообщества.

Напротив, эвтрофирование и термофикация не приводят однозначно к деградации водных экосистем, особенно при их умеренном проявлении. Особенностью эвтрофирования и термофикации северных водоемов также является некоторое усложнение структуры и повышение разнообразия сообществ на начальных этапах развития процессов. Поскольку существование водных экосистем возможно лишь при постоянной утилизации ОВ, соответственно, они вполне "готовы" противостоять периодическому избыточному поступлению биогенных элементов и летнему прогреву воды на мелководьях (до 25°C в северных водоемах). В ходе исторического развития водоемов выработались механизмы утилизации избыточного ОВ путем усиления детритного и пастбищного направлений, скорее всего, при соответствующем ослаблении нагрузки со стороны хищников. Отсюда умеренное повышение трофности водоема не приводит к катастрофической деградации экосистемы и она "...приспосабливается за счет возрастания численности организмов, обеспечивающих экосистеме более полное использование энергии..." (Левченко, Старобогатов, 1990, с.622), т.е. биомассы "переработчиков" биогенных элементов и ОВ. Это достигается вспышкой развития автотрофов, их потребителей, включая детритофагов, а на примере бентосных сообществ - более интенсивным возрастанием биомассы и индивидуальных масс особей "мирного" зообентоса.

15.2. Структурные характеристики сообществ как критерии индикации качества поверхностных вод

Показатели бентосных сообществ представляют большой интерес в качестве критериев для сравнения состояния сообществ и экосистем при различных антропогенных воздействиях, а также для оценки качества воды (Макрушин, 1984; Балушкина, 1987; Методы ..., 1989; Руководство ..., 1992; Шитиков и др., 2003 и др.). Результаты апробирования ряда известных методов оценки на примере рассматриваемого региона представлены в табл.15.1.

Таблица 15.1

Средние значения ($M \pm m$) гидробиологических показателей качества воды озер и водотоков в северной Фенноскандии

Индексы	Токсификация	Ацидификация	Эвтрофирование	Термификация	Контроль
Глубоководные участки озер					
Гуднайта-Уитли	4.7±1.6	8.2±2.9	30.9±4.0	36.8±4.2	19.4±2.0
Е.А.Балушкиной	4.6±0.3	1.8±0.2	3.5±0.2	1.6±0.1	2.2±0.3
Литораль озер					
Гуднайта-Уитли	10.4±2.8	6.4±0.9	12.5±6.5	25.0±6.6	13.9±0.8
Вудивисса	4.6±0.3	5.8±0.1	4.7±0.5	5.8±1.3	7.3±0.1
Шкала закисления*	-	0.35±0.02	-	-	0.7±0.1
КолБИ*	3.1±0.3	3.2±0.1	4.8±0.4	6.5±1.0	9.9±0.1
Водотоки					
Гуднайта-Уитли	5.6±1.7	2.1±0.5	15.5±5.0	37.0±7.1	2.4±0.4
Вудивисса	6.8±0.2	6.4±0.2	4.6±0.3	4.1±0.5	8.2±0.1
Шкала закисления*	-	0.4±0.03	-	-	0.8±0.1
КолБИ*	3.6±0.3	3.1±0.2	4.3±0.3	5.8±0.6	7.9±0.1

ПРИМЕЧАНИЕ. Прочерк - отсутствие данных. *Методы, предложенные автором, см. ниже.

Используемые Общегосударственной службой наблюдений и контроля поверхностных вод России методы оценки по показателям зообентоса едины для всей России и представляют собой индексы, основанные на системе индикаторных организмов сапробности и разнообразия, а также на учете численности (или биомассы) отдельных таксономических групп (Макрушин, 1984; Методы ..., 1989, Руководство ..., 1992; Шитиков и др., 2003 и др.). Система показательных организмов сапробности предназначена для оценки загрязнения органическими веществами, разлагающимися в водной среде. Однако состав поступающего в водоемы загрязнения становится более качественно разнообразным. Наряду с эвтрофированием во многих промышленно развитых регионах обозначилась проблема токсификации, а в северо-западной части России - антропогенная ацидификация малых озер и водотоков. В качестве приемников подогретых вод атомных и тепловых электростанций используются многие озера, в которых развиваются процессы

термофикации (Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990). Региональные особенности состава фауны, структурно-функциональной организации водных экосистем также ограничивают использование сапробного анализа.

В последние десятилетия резко обострилась проблема вселенцев: проникновение и расселение в пресных водоемах новых видов, данные по чувствительности которых к загрязнению водоемов отсутствуют.

По-видимому, вышеприведенные факты обусловили неоднозначность результатов гидробиологического анализа с помощью рассматриваемых методов. Например, метод Гуднайта и Уитли, основанный на учете отношения численности олигохет ко всем донным организмам, мало показателен при оценке загрязнения поверхностных вод региона. Качество воды при всех антропогенных процессах соответствует "хорошему" состоянию, поскольку повсеместно численность олигохет $< 37\%$. Токсикологические опыты также выявили высокую чувствительность олигохет *Tubifex tubifex* и *Spirosperma ferox* к сточным водам предприятий медно-никелевого производства АО "Североникель" (Яковлев, 1986; Моисеенко, Яковлев, 1990). В глубоких частях озер широко представлены личинки хирономид, а в прибрежье и водотоках к ним присоединяются водные клопы, нематоды и хищные личинки ручейников Polycentropodidae. Олигохеты доминируют в сообществах в условиях высокой мутности воды и непрерывного оседания тонких частиц на дно, как, например, в Белой губе оз.Имандра. Соответственно, экологически благополучные водоемы по индексу могут характеризоваться как "загрязненные".

Индекс Е.В.Балушкиной (1987), основанный на учете соотношения численности личинок хирономид из отдельных подсемейств, может рассматриваться как один из перспективных методов оценки качества вод глубоководных зон озер и водохранилищ. Однако, судя по величинам коэффициента, полученным по этому индексу, водные объекты в рассматриваемом регионе в основном характеризуются как "чистые" или "умеренно загрязненные", что не соответствует действительности.

Причин этому несколько. Во-первых, личинки Chironomini слабо представлены в литорали озер и в водотоках северных регионов, особенно в горных и тундровых ландшафтах (Яковлев, 1999, 2004б). В экологически благополучных условиях (контроль) наибольший вклад этой группы в общую биомассу хирономид наблюдается в глубоких частях озер, где доля ее, как и представителей Orthoclaadiinae и Tanypodinae, составляет 25-27%. Явное преобладание Chironomini в общей биомассе хирономид в этом биотопе отмечено для термофикации, Tanypodinae - для эвтрофирования и токсификации, а Orthoclaadiinae - для ацидификации. Во-вторых, соотношение групп хирономид зависит от типа биотопа, что видно на примере литорали озер и водотоков. В-третьих, придание личинкам Tanypodinae роли индикаторов "загрязненных" вод, а Orthoclaadiinae - "чистых" вод - это второе ограничение для использования индекса в регионе. Эти группы включают в себя как обычных обитателей загрязненных озер (*Procladius*, *Ablabesmyia*, *Psectrocladius*, *Cricotopus*), так и стенобионтные виды (*Arctopelopia*, *Conchapelopia*, *Zavreliomyia*, *Corynoneura*, *Eukiefferiella*, *Heterotrissocladius*, *Metriocnemus* и др.), обнаруживаемые лишь в ультраолиготрофных горных озерах и в ручьях. Таким образом, метод Е.В.Балушкиной, привлекательный своей простотой и обоснованностью, требует региональной адаптации.

Основные достоинства индекса Вудивисса следующие: его легкая адаптация к фауне в том или ином регионе, достаточная надежность и оперативность оценки. Применение его возможно лишь для водотоков и, по-видимому, прибрежных мелководий озер. Однако этот метод широко используется как в системе Общегосударственной службы наблюдений и контроля за уровнем загрязнения объектов природной среды России, так и в отдельных исследованиях, нередко даже при оценке качества вод глубоких частей озер и водохранилищ. Метод, несомненно, требует адаптации к региональной специфике фауны. Многие обычные в регионах Крайнего Севера и юга России группы видов или виды в шкале отсутствуют. Даже среди веснянок и поденок (индикаторов наиболее чистых вод), наряду с *Baetis rhodani*, имеются относительно эврибионтные формы из родов *Leptophlebia* и *Nemoura*.

Все вышеизложенное определило необходимость разработки других, регионально адаптированных применительно к северным регионам методов оценки качества вод.

На основе индекса Вудивисса разработан Кольский биотический индекс - КолБИ (табл.15.2). Его применение ограничено водотоками и прибрежной зоной озер и водохранилищ, расположенных на территории северо-запада России. Для других регионов следует подобрать другие таксоны.

Таблица 15.2

КолБИ для оценки качества вод в водотоках
и в литорали водоемов Кольского Севера

Группа*	Число групп		
	0-1	2-5	≥6
Acanthobdellidae Mysidacea Ephemerellidae Ephemeridae	8	9	10
Heptageniidae Potamanthidae Siphonuridae Capniidae			
Chloroperlidae Perlidae Perlodidae Beraeidae			
Brachycentridae Goeridae Lepidostomatidae Molannidae			
Odontoceridae Sericostomatidae			
Lymnaeidae Margaritiferidae Physidae Planorbidae	6	7	8
Valvatidae Piscicolidae Gammaridae Haustoriidae Baetidae			
Caenidae Leptophlebiidae Leuctridae Taeniopterygidae			
Aeshnidae Corduliidae Gomphidae Lestidae Libellulidae			
Leptoceridae Philopotamidae Psychomyiidae			
Sphaeridae Erpobdellidae Glossiphonidae Nemouridae	4	5	6
Coenagrionidae Gerridae Chrysomelidae Dryopidae			
Elminthidae Gyrinidae Haliplidae Helodidae Hydrobiidae			
Hydrophilidae Hydropsychidae Hydroptilidae Limnephilidae			
Phryganeidae Polycentropodidae Rhyacophilidae			
Ceratopogonidae Limoniidae Simuliidae Tipulidae			
Lumbriculidae Asellidae Corixidae Dytiscidae Sialidae	2	3	4
Tubificidae Chironomidae	1	2	-

*В понятие "группа" входят отдельные виды и более крупные таксоны: все известные виды плоских червей, каждое семейство олигохет (кроме Tubificidae), пиявок, моллюсков, ракообразных и насекомых (кроме рода *Chironomus*).

Автором был предложен метод (Яковлев, 1988), сочетающий в себе известные подходы в системах сапробности и токсобности (Жадин, 1961) - индекс сапротоксобности (ST):

$$ST = \frac{\sum (ST_i \cdot n_i)}{n_i},$$

где $\sum (ST_i \cdot n_i)$ - сумма произведений значений индексов сапротоксобности отдельных видов на соответствующее им число особей; n_i - число особей всех индикаторных видов. Индекс в олигосапротоксобной зоне равен 1.0-1.5, β -мезосапротоксобной - 1.5-2,5, α -мезосапротоксобной - 2.5-3.5, полисапротоксобной - 3.5-4.0. Таблица индикаторных значений организмов (145 видов и форм), а также методика расчета были подробно изложены ранее (Яковлев, 1988). Он позволяет ее применять при оценке смешанного, сложного по составу загрязнения. Как показала практика, апробация системы сапротоксобности в условиях различных антропогенных воздействий, в целом, позволяет получить вполне надежную информацию о сложном по составу загрязнении вод в северных районах России. Однако из-за изменения таксономии и синонимии видов к настоящему времени необходимо внести изменения в список видов-индикаторов. Для адаптации метода к другим регионам требуется переработать список индикаторов с учетом фауны поверхностных вод.

В связи с нарастанием проблемы антропогенного закисления была предложена шкала оценки закисления поверхностных вод северо-восточной Фенноскандии (табл.15.3).

Таблица 15.3

Биологическая шкала оценки степени закисления поверхностных вод северной Фенноскандии

Вид, таксон	Шкала	Закисление
Gastropoda, <i>Margaritana margaritifera</i> , <i>Gammarus lacustris</i> , Baetidae (за исключением <i>B. rhodani</i>), <i>Ephemera</i> , <i>Metretopus</i> , <i>Arctopsyche</i> <i>ladogensis</i> , <i>Bereodes minutus</i> , <i>Notidobia ciliaris</i> , <i>Philopotamus montanus</i> , <i>Tinoedes waeneri</i> , <i>Wormaldia subnigra</i>	1	Нет или слабое, pH >6.0 (во время половодья может снижаться кратковременно до 5.5)
Hirudinea, <i>Ameletus inopinatus</i> , <i>Baetis rhodani</i> , <i>Caenis horaria</i> , <i>Centroptilum luteolum</i> , <i>Heptagenia</i> (за исключением <i>H. fuscogrisea</i>), <i>Siphonurus</i> , <i>Capnia</i> , <i>Diura</i> (за исключением <i>D.</i> <i>nanseni</i>), <i>Isoperla</i> , <i>Leuctra fusca</i> , <i>Leuctra</i> <i>hippopus</i> , <i>Limnius wolckmari</i> , <i>Apatania</i> , <i>Hydropsyche</i> , <i>Lepidostoma hirtum</i> , <i>Oxyethira</i>	0.5	Среднее, pH 6.0 - 5.5 (до 5.0 во время половодья или дождя)
<i>Pisidium</i> , <i>Heptagenia fuscogrisea</i> , <i>D. nanseni</i> , <i>Nemoura</i> , <i>Elmidae</i> , <i>Limnephilidae</i> , Polycentropodidae, Phryganeidae, <i>Rhyacophila</i> <i>nubila</i>	0.25	Значительное pH 5.5 - 4.8 (до 4.5 во время половодья или дождя)

В табл.15.4 представлена классификация качества поверхностных вод, где объединены все предложенные методы оценки. Она адаптирована к используемой классификации качества вод суши в системе государственного мониторинга качества вод суши в России.

Таблица 15.4

Классификация качества поверхностных вод северной Фенноскандии по показателям зообентоса и данным биотестирования

Класс вод	Качество вод	Сапротоксобность		КолБИ	Шкала закисления*	Токсичность**
		зона	шкала			
I	Очень чистые	Ультраолигосапротоксобная	1.0-1.5	10-8	1	–
II	Чистые	Олигосапротоксобная	1.0-1.5	10-5	1	Отсутствует
III	Умеренно загрязненные	β -мезосапротоксобная	1.5-2.5	5-3	0.5	Слабая
IV	Загрязненные	α -мезосапротоксобная	2.5-3.5	3-1	0.25	Средняя
V	Грязные				0	Сильная
VI	Очень грязные	Полисапротоксобная			-	Очень сильная

*Шкалу оценки степени закисления можно сопоставлять лишь с классом качества вод.

**Устанавливается по результатам лабораторной оценки токсичности вод с использованием тест-организмов (процедуру опытов и показатели токсичности - см. Яковлев, 1988).

В заключение подчеркнем, что гидробиологические методы не могут быть универсальными и общими для всех регионов и климатических зон в силу различий природно-климатических условий, специфики загрязнения и, главное, фаунистических особенностей и структурно-функциональной организации экосистем. В биоиндикации, как и в нормировании антропогенных нагрузок, видимо, должен присутствовать зональный подход. Использование тех или иных структурных характеристик сообществ при оценке качества поверхностных вод - сложная научно-прикладная проблема. Разработанные применительно к территории северной Фенноскандии методы биоиндикации и биотестирования могут быть адаптированы для других регионов страны. Однако важно при оценке качества вод придерживаться единых подходов и процедур, которые могут обеспечить сопоставимость результатов, полученных в различных регионах.

Одно из свойств биологических сообществ - наличие внутренней структуры или морфологической, компонентной, конституционной, хронологической и функциональной неоднородности, имеющей определенную многокритериальную размерность (Мазинг, 1973; Миркин и др., 1989). Все многообразие жизни в сообществах, а именно, их видовое и численное богатство, упорядоченность, выравненность или степень доминирования, трофические, конкурентные и многие другие виды взаимоотношений, изменчивы во времени и пространстве. Сложность структуры сообществ может быть оценена их разнообразием (Алимов, 1994, 2001). Применительно к водным сообществам чаще всего различают видовую, пространственную, трофическую, размерную и другие структуры (Зимбалева, 1981; Константинов, 1986; Алимов, 1982, 1989 и др.). Структура является динамичной, характер и направление изменения которой в сторону равновесного состояния зависит от влияния многочисленных эндогенных и экзогенных факторов (Страшкраба, Гнаук, 1989; Голубков, 2000, 2001).

Оценка роли природных условий, а также отдельных видов антропогенных воздействий для формирования фаунистического состава и структурной организации биологических сообществ, качества воды и биопродукционного потенциала водоемов стали одними из определяющих условий для стабильного развития экономики во многих регионах России, включая субарктические и арктические.

Водные экосистемы северной Фенноскандии, куда входят северные районы Финляндии и Норвегии, Мурманская обл., претерпевают негативные изменения. Особенно они заметны вблизи горнорудных предприятий, обогатительных фабрик и населенных пунктов. Наиболее заметны повышение минерализации, концентрации загрязняющих веществ, уменьшение величины рН и щелочности воды, деградация биологических сообществ, снижение биопродукционного потенциала. Общеизвестно, что северные экосистемы более уязвимы по отношению к антропогенным воздействиям. Негативные процессы в них развиваются при гораздо меньших антропогенных нагрузках, чем в более южных широтах.

К настоящему времени сложилось так, что многие исследователи зачастую антропогенные воздействия изучают недифференцированно, объединяя их в общее понятие "загрязнение". Реже раздельно рассматривают процессы эвтрофирования и антропогенной acidификации. Это и понятно, во многих регионах России водоемы испытывают многокомпонентное антропогенное воздействие, а именно, совместно с токсикантами в водоемы поступают органические и другие вещества, способные резко изменять токсичность водной среды. В этих условиях сложно выявить причинно-следственные связи между отдельным видом антропогенного воздействия и их биологическими последствиями.

Территория северной Фенноскандии, изобилующая разнотипными водными объектами, расположенными в трех ландшафтных зонах (арктические горы, тундра, северотаежные леса), несомненно, представляет большой интерес для оценки роли природных условий для формирования структурной и

функциональной организации водных экосистем. Исторически сложилось так, что там можно изучать экологические последствия всех четырех типов антропогенных воздействий: токсификации, ацидификации, эвтрофирования и термофикации (Константинов, 1986). Все это позволяет выявить основные черты структуры, эколого-фаунистические особенности пресноводного зообентоса, оценить роль природных условий для развития вышеназванных антропогенных процессов в водных экосистемах.

Дефицит тепла, слабое развитие почвенного покрова и растительности, гумидность и другие природные особенности Крайнего Севера обуславливают низкую минерализацию воды и олиготрофный характер поверхностных вод, развитие качественно и количественно обедненных сообществ, организация и функционирование которых подчинены специфическим для регионов условиям среды, что выражается в доминировании единичных видов, в развитии комплекса стенобионтных форм, низкой биопродуктивности, пониженного самоочищающего потенциала экосистем, простой трофической сети, позволяющей токсикантам быстро аккумулироваться в организмах из высших трофических уровней.

Вышеотмеченные особенности, а также последствия оледенения, ландшафтные особенности и характеристики самих водных объектов на территории северной Фенноскандии определили современный облик бентосной фауны и ее региональное распределение. По неполным данным, бентосная и нектобентосная фауна насчитывает около 500 видов беспозвоночных организмов; основу составляют европейские, европейско-сибирские и палеарктические виды. Граница между таежным лесом и тундрой является северным пределом распространения ряда видов и даже крупных систематических групп. Для современного этапа характерны сокращение биоразнообразия и роли аборигенных видов, внедрение и расселение эврибионтных видов из умеренных широт. Многие реофильные виды - типичные обитатели водотоков горных районов в умеренной зоне Европы - проникают в прибрежные зоны северных озер.

Результаты многолетних исследований бентосных и нектобентосных сообществ в полной мере подтвердили известную концепцию единства и взаимосвязи сообществ организмов с факторами среды обитания. Водные организмы достигают большей плотности при тех условиях, к которым они эволюционно более приспособлены. Влияние условий среды проявляется в неравномерном пространственном распределении структурных характеристик сообществ. Структурная организация (скорее всего, и функционирование) сообществ в наибольшей степени соответствует взаимодействующему (суммарному) прямому и опосредованному влиянию изменяющихся во времени и пространстве абиотических факторов.

В настоящей монографии они рассмотрены или как отдельные типы природных условий или в виде градиентных показателей: а) зональные природно-климатические условия субарктического региона; б) ландшафтная и высотная неоднородность; в) вид водного объекта и тип биотопа; г) гидрологический тип озера; д) природные условия биотопа (морфометрические характеристики водного объекта, физико-химические свойства водной среды и грунта, тип и обилие водных растений и т.п.); е) природная трофность и гумификация вод.

Все они оказывают существенное влияние на степень уязвимости водных экосистем, реагирования и экологических последствий антропогенных воздействий.

Основные последствия токсификации - сокращение биоразнообразия, уменьшение общей численности и биомассы сообществ в результате элиминации чувствительных к ТМ видов, бионакопление ТМ, морфологические нарушения органов.

Реакция сообществ на антропогенную ацидификацию - качественное и количественное обеднение сообществ (в результате элиминации ацидофобных видов). На последствия закисления, а также на бионакопление металлов влияет, наряду с комплексом прямых и опосредованных факторов закисления (рН, Са, Al), множество факторов внешней среды, в том числе содержание гумусовых и других органических веществ в воде, а также биологические особенности самих водных организмов.

Наиболее характерные последствия эвтрофирования - качественное обеднение сообществ, рост количественных показателей и амплитуды сезонной флюктуации, доминирование ограниченного числа видов, вытеснение аборигенных видов. Термофикация северного водоема связана с поступлением дополнительного тепла, косвенно - с усилением гидродинамической активности и эвтрофированием. Реакция сообществ на термофикацию выражается в повышении таксономического разнообразия (несмотря на выбытие stenotherмных аборигенных видов), росте численности и биомассы, доли олигохет в них, а также в увеличении продолжительности вегетационного сезона и появлении генераций раньше на 1-2 мес. и 1 мес. позже обычных сроков. Однако умеренное эвтрофирование и особенно термофикация способствуют усложнению таксономической структуры сообществ в исходно ультраолиготрофных и олиготрофных северных водоемах.

Среди чрезвычайно многообразных направлений нарушений структурной организации бентосных сообществ имеются неспецифические изменения, характерные для всех четырех видов антропогенных процессов: а) сокращение видового разнообразия сообществ; б) элиминация или сокращение роли в экосистеме стенобионтных видов; в) перестройка состава и структуры группы доминирующих форм; г) упрощение трофической и этологической структур; д) возрастание роли группировки беспозвоночных, образ жизни которых связан с ползанием или хождением.

Специфические изменения в сообществах наблюдаются лишь при отдельных антропогенных процессах или проявляются в отдельных биотопах. Судя по характеру структурных изменений, наибольшее сходство обнаруживается между токсификацией и ацидификацией, а также между эвтрофированием и термофикацией.

Для токсификации и ацидификации характерны: а) уменьшение разнообразия, сложности структуры сообществ, численности биомассы, а также амплитуды их сезонной флюктуации; б) упрощение трофической структуры при сокращении роли размельчителей и фильтраторов и, напротив, возрастание доли хищников; в) уменьшение величины средней индивидуальной массы особей в сообществах, а также возрастание соотношения массы хищников к массе "мирных" беспозвоночных; г) снижение удельного веса первичноводных элементов, особенно мезо- и неолимнических видов, и, напротив, повышение

роли двукрылых, полужесткокрылых (Corixidae) насекомых, водяного ослика (*Asellus aquaticus*) - в литорали малых закисленных озер и ряда других относительно устойчивых к токсическому воздействию или низким величинам рН воды.

Для эвтрофирования и термофикации характерны: а) уменьшение разнообразия (при умеренном воздействии увеличение); б) рост биомассы и амплитуды ее сезонной флюктуации; в) упрощение трофической структуры и возрастание роли собирателей-глотателей, грунтозаглатывателей при существенном снижении доли хищников; г) возрастание средней индивидуальной массы особей в сообществах, уменьшение величин средней массы особей хищников и соответственно соотношения между величинами средней массы хищников и "мирного" зообентоса в сообществах; д) рост доли первичноводных форм.

В силу природно-климатических условий и специфики структурно-функциональной организации субарктических пресноводных экосистем разнообразное сообщество чаще всего характеризуется высокими значениями общей биомассы. Причиной подобного явления может быть, наряду с исходно низкими значениями разнообразия и биомассы сообществ, влияние комплекса неблагоприятных лимитирующих факторов внешней среды в северных водоемах (низкая температура в зоне профундали, продолжительный ледостав, ветровое и волновое действие в литорали, недостаток биогенных элементов и т.д.).

Антропогенные процессы, наряду с неблагоприятными изменениями структуры сообществ, обуславливают нарушение эволюционно сложившихся взаимосвязей между разнообразием (индексом Шеннона) и биомассой.

Для токсификации и ацидификации характерны: а) прямая зависимость разнообразия сообществ от общей биомассы, а также от средней индивидуальной массы особей; б) обратная зависимость разнообразия сообществ от доли хищников в сообществах, от соотношения индивидуальных масс хищников и "мирных" беспозвоночных. Все это, видимо, обусловлено влиянием лимитирующих факторов - токсичности среды или комплекса негативных факторов при низких значениях рН воды.

При эвтрофировании и термофикации зависимости другие: а) обратная зависимость разнообразия сообществ от общей биомассы и индивидуальной массы особей; б) прямая зависимость разнообразия сообществ от доли хищников, от величин соотношения индивидуальных масс хищных и "мирных" беспозвоночных.

Влияние ТМ и других токсикантов, антропогенная ацидификация в результате поступления в водоемы сильных кислотообразующих веществ - новые факторы, к влиянию которых, видимо, экосистемы эволюционно не подготовлены. Вследствие подавления автотрофного и сапрофитного компонентов в токсической и закисленной среде снижаются темпы как новообразования ОВ, так и его утилизации. Эти два вида воздействия (даже слабые) однозначно ведут к деградации экосистем, которые возвращаются как бы на ранние стадии развития, для которых характерны более мелкие особи, возрастание значения и размеров хищных бентосных животных. Однако вряд ли последние могут оказывать существенное влияние на сообщество в качестве "биологических регуляторов"; скорее всего, токсическое воздействие и

обусловленные с понижением уровня рН воды факторы - ключевые, определяющие структурно-функциональную организацию сообщества.

Напротив, эвтрофирование и термофикация северных водоемов не приводят однозначно к деградации водных экосистем, особенно при их умеренном проявлении. Наблюдается некоторое усложнение структуры и повышение разнообразия сообществ на начальных этапах развития процессов. На всех этапах сукцессии водоемов от олиготрофного до эвтрофного статуса (в последнее столетие все большее значение приобретает антропогенный фактор) водная экосистема до определенного предела способна адаптироваться, изменяя свою структурно-функциональную организацию, в том числе перестраивая эволюционно сложившиеся механизмы утилизации ОВ. В ходе исторического развития водных экосистем выработались механизмы утилизации избыточного ОВ и биогенов (до определенного предела). Основные из них - вспышка развития автотрофов, усиление детритного и пастбищного направлений, возрастание общей биомассы сообществ, индивидуальных масс особей "мирного" зообентоса при соответствующем ослаблении нагрузки со стороны хищников.

Автор вполне осознает, что современный уровень знаний еще недостаточен для выявления всех аспектов взаимодействия между абиотическими и биотическими факторами в водных экосистемах. Не все рассмотренные в работе зависимости и их трактовка равноценны по глубине анализа и обоснованности. В стороне остались вопросы о роли биотических взаимодействий, которые, несомненно, имеют огромное значение для формирования структурной организации сообществ. Выявление причинно-следственных связей, количественная оценка роли природных условий для развития антропогенных процессов в водных экосистемах представляет собой сложную научную задачу, которая развивается в настоящее время как один из аспектов факторной экологии. Огромное многообразие структурных характеристик невозможно подогнать под определенные схемы. Вряд ли возможно количественно и точно оценить влияние изолированного фактора в экосистеме на биологические сообщества.

Рассмотренные в работе зависимости между факторами среды и структурными характеристиками сообществ нуждаются в дальнейшем изучении, а сформулированные выводы требуют их уточнения или подтверждения с привлечением данных по функциональным показателям. Однако автор позволит себе надеяться, что использованные подходы и полученные результаты внесут определенный вклад в углубление наших знаний о структурной организации и динамике пресноводных биологических сообществ в современных условиях.

SUMMARY

One of properties of the biological communities - presence of the internal structure or morphological, component, constitutional, chronological and function heterogeneity; having certain multicriterial dimension (Mazing, 1973; Mirkin et al., 1989). All variety of life in communities, namely, their species diversity and abundance, ordering, evenness or degree of dominance, trophic, competitive and many other kinds of mutual relation, changeable in time and in space. The complexity of the communities structure can be estimated by their variety (Alimov, 1994, 2001). With reference to aquatic communities often distinguish species, dimensional, trophic, size and other structures (Zimbalevskaya, 1981; Konstantinov, 1986; Alimov, 1982, 1989, et al.). The structure is dynamical, the character and direction of which change to the equilibrium condition depends on influence of the numerous endogenous and exogenous factors (Strashkraba, Gnauk, 1989).

The estimation of a role of natural conditions, and also separate kinds of anthropogenic influences for formation of fauna composition and structural organization of biological communities, quality of water and bioproduction potential of water bodies became one of determining factor for stable development of economy in many regions of Russia, including Sub-Arctic and Arctic areas. Northern Fennoscandia, where the northeast districts of Finland and Norway enter, Murmansk region are characteristic among other northern territories by bright negative changes in aquatic ecosystems, which are found out even in the districts, remote from pollution sources.

There are increasing of a water mineralization, concentration of contaminants, steady drop of a pH level, decrease of a biodiversity and complexity of ecosystem's structure. It is well-known, that northern ecosystems are more vulnerable in relation to anthropogenic influences. The negative processes in them develop at much smaller anthropogenic loads, than in more southern latitudes.

To the present time has developed, so, that many researches anthropogenic influences frequently study not differentiate, combining them in concept "pollution". More often evolve follow-up eutrophication and acidification. It is clear, that in many regions of Russia the reservoirs test diverse complex anthropogenic influence, namely, together with toxic substances enter organic and other substances capable sharply change of a toxicity an aquatic environment. In these conditions it is difficult to reveal relationships between a separate kind of anthropogenic impacts and their biological consequences.

The territory northern Fennoscandia with luxury various water objects posed in three landscape zones (the Arctic mountains, tundra, northern taiga) undoubtedly represents the greater interest for a study of a role of natural conditions for formation of structural and function organization of aquatic ecosystems. It has historically developed, so, that there it is possible to study ecological consequences of all four types of anthropogenic influences: toxification, acidification, eutrophication and thermophication (Konstantinov, 1986). All this circumstances have allowed the author to try to reveal the basic features of structure, ecological and faunistic peculiarities of freshwater benthic communities, to estimate a role of northern natural conditions for the above named anthropogenic processes in ecosystems.

Deficiency of heat in northern ecosystems, weak development of a soil integument and vegetation, high humidity and other natural features in the northern regions have caused a low water mineralization and oligotrophic character of surface

waters, formation of qualitatively and quantitatively pure communities, which organization and functioning are subordinated to conditions of environment. That is expressed in dominance of single species, in formation of a complex stenobiotic forms, low biological productivity and selfpurification potential, to a simple trophic net allowing toxic substances to be accumulated fast in organisms of highest trophic levels.

The above marked peculiarities, as well as consequence of ice-age, landscape features and the characteristics of aquatic objects in territory of northern Fennoscandia defined modern appearance of benthic fauna and its regional distribution. On the incomplete data, benthos and nektobenthos totals about 500 invertebrate species; a basis make European, European-Siberian and palaeartic species. The border between taiga and tundra is a northern limit of distribution of many species and even of taxonomic groups. Reduction of a biodiversity and role of aboriginal species, introduction and moving of eurotopic species from moderate latitudes are characteristic for a present time. Many reophilous species- typical inhabitants of current waters in mountain areas in a moderate zone of Europe occupy coastal zones of northern lakes.

The results of long-term study of benthos and nektobenthos communities fully have confirmed the known concept of unity and interrelation of biological communities with the factors of ambient environment. The aquatic organisms achieve greater abundance under those conditions, by which they evolutionarily more adapted. The influence of environment conditions is shown in irregular spatial distribution of the structural characteristics of communities. The structural organization (and probably functioning) of communities corresponds in the greatest degree the interrelating factors influencing directly or indirectly.

In the present book they are considered or as separate types of natural conditions or as gradient parameters: *a)* zonal natural-climatic conditions of the sub-Arctic region; *b)* landscape and high-altitude heterogeneity; *c)* type of a aquatic object and a biotope; *d)* hydrological type of a lake; *e)* natural conditions of a biotope (morphometry of water object, physical and -chemical properties of water and bottom sediment, type and abundance of aquatic plants etc.); *f)* natural trophy and humification level of waters.

All of them render essential influence on a degree of vulnerability aquatic ecosystems, reacting and ecological consequences of anthropogenic influences.

The basic consequences of the toxification are reduction of a biodiversity, decrease of an total number and biomass of communities in result elimination of species sensitive to heavy metals, as well as bioaccumulation of heavy metals, morphological infringements of some organs.

Reaction of communities on anthropogenic acidification is qualitative and quantitative impoverishment of communities in result elimination of species sensitive to low pH. Alongside with a complex of the direct and indirect influencing chemical factors in acidified waters (pH, Ca, Al) the factors of catchment's areas, including properties of water objects, contents of humic and other organic matters in water, as well as biological features of aquatic organisms influence.

Most typical consequences of eutrophication are qualitatively impoverishment of communities, increase of individual number and biomass, amplitudes of their seasonal fluctuations, dominance of circumscribed number of species, and replacement of aboriginal species. Thermophication of northern reservoir is connected with influence of additional heat, as well as with intensifying of hydrodynamical activity and eutrophication. Reaction of communities on termophication are rising of a

taxonomical diversity despite of elimination of stenothermic species, increase of number and biomass, of a oligochaeta worm's share, duration of a vegetative season, occurrence of generations earlier on 1-2 months and 1 months after usual terms. However moderate eutrophication and, especially thermophication, promote a complicating of taxonomic structure of communities in initially ultra oligotrophic and oligotrophic northern reservoirs.

Among extremely diverse directions of infringements of structural organization of benthic communities there are nonspecific changes, characteristic for all four types of anthropogenic processes: a) reduction of a specific diversity of communities; b) elimination or reduction of a role of stenobiotic species; c) reorganization of composition and structure of dominant species group; d) simplification of trophic and ethological structures; e) increase of a role of invertebrates, moving by means of crawling or walking.

The specific changes in communities are observed only in condition of separate anthropogenic processes or in separate biotopes. By character of structural changes, the greatest similarity was found out between toxification and acidification, and also between eutrophication and thermophication.

For toxification and acidification are characteristic: a) decrease of a species diversity, complexity of communities structure, number and biomass, and also amplitude of their seasonal fluctuation; b) simplification of trophic structure and reduction of a role shredders and filtrators and, on the contrary, decrease of a share of predators; c) decrease of average individual mass in communities, and also of a ratio of mass of predators to mass of nonpredators; d) decrease of share of primeaquatic invertebrates, especial meso- and neolimnetic species, and, on the contrary, increase of a role of Diptera and Hemiptera (Corixidae) insects, *Asellus aquaticus* - in littoral of small acidic lakes and other respectively tolerant to low pH species.

For eutrophication and and thermophication are characteristic: a) decrease of a species diversity, complexity of communities structure (at moderate influence), increase of number and biomass, and also amplitude of their seasonal fluctuation; b) simplification of trophic structure and increase of a role of the collectors-swallowers, sediment-swallowers and essential decrease of a share of predators; c) increase of average individual mass in communities, decrease of sizes of average mass of predators and accordingly a ratio between average mass of predators and nonpredator invertebrates in communities; d) increase of a share primeaquatic species.

Due to natural-climatic conditions, specificity of structural and functional organization of sub-Arctic freshwater ecosystems the species rich communities are characterized by high biomass. The reason of this phenomenon can be, alongside with initially low species diversity and biomass of communities, influence of a complex of the negative limiting factors of environment in northern reservoirs (low temperature in profundal area, long ice-covering period, wind and wave action in littoral, disadvantage of nutrients etc.).

The anthropogenic processes, alongside with negative changes of communities structure, cause infringement of evolutionary formed interrelations between a biodiversity (Shannon index) and biomass.

For toxification and acidification are characteristic: a) direct dependence of a diversity from total biomass, and also from average individual mass in communities; b) inverse dependence of a diversity on a share of predators in communities, from a ratio of individual masses of predators and nonpredators. All this, probably, is caused

by influence of the limiting factors - toxicity of environment or complex of the negative factors at low water pH.

At eutrophication and thermophication of dependence have other character: a) inverse dependence a diversity from total biomass, and also from average individual mass in communities; b) direct dependence of a diversity on a share of predators in communities, from a ratio of individual masses of predators and nonpredators.

Influence of heavy metals and others toxic substances, as well as anthropogenic acidification as a result of entering in water reservoirs strong minerogenic acid compounds are the new factors, to which influence, probably, ecosystems evolutionarily do not ready.

Owing to suppression autotrophic and saprophytic components the rates both new formation of organic substances, and their utilization are reduced in toxic and acidified waters. These two types of anthropogenic influences (even weak) unequivocally conduct to a ecosystem degradation, as they are reverted as though on early stages of evolution. More fine individuals and increase of a predators share, as well as their mean individual sizes are characteristic for these communities. However hardly predators can render essential influence on community as "biological regulators". Most likely, toxic influence and the factors caused by low water pH are key factors, determining structural and functional organization of communities.

On the contrary, eutrophication and thermophication of northern waters do not result unequivocally in a degradation aquatic ecosystems, and it is especial at their moderate influence. Some complicating of structure and increase of a biodiversity of communities on the initial stages of processes are characteristic. Aquatic ecosystems are capable to adapt up to the certain limit, changing the structurally functional organization at all stages of a succession of ecosystems from oligotrophic up to eutrophic statuses. The main mechanisms are reconstruction of evolutionarily formed mechanisms of organic substances and nutrients utilization, namely, sharp increase of autotrophic complex, intensification of detritus and pasturable directions, increase of a total biomass of communities at the appropriate weakening of a load from predators.

The author quite realizes, that the modern level of knowledge is still insufficient for revealing all aspects of interactions between the abiotic and biotic factors in aquatic ecosystems. Not all dependences, considered in his study, and treatment are equal on depth of the analysis and validity. Problems of a role biotic interactions, which, undoubtedly, have huge importance for formation of structural organization of communities, are left out study

Revealing of relationships, the quantitative estimation of a role of natural conditions for anthropogenic processes in aquatic ecosystems represents a difficult scientific task, which develops now as one of aspects of a factorial ecology. The high variety of the structural characteristics of communities cannot be adjusted under the certain schemes. Influence of the isolated factor in ecosystem on biological communities hardly possible quantitatively and precisely estimate.

The dependences between the factors of environment and structural characteristics of communities considered in our study require the further study, and the formulated conclusions demand in their specification or confirmation with attraction of the data concerning communities function. However author will afford to hope, that the utilized approaches and the obtained results will bring in the certain contribution to our knowledge about structural organization and dynamics of freshwater biological communities in present time.

- Абакумов В.А.* Закономерности изменения водных биоценозов под воздействием антропогенных факторов // Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Л., 1985. - С. 273-283.
- Абакумов В.А.* Антропогенные изменения природной среды и некоторые вопросы эволюции // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1987. - С. 22-36.
- Абакумов В.А.* Экологические модификации и развитие биоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Л., 1991. - С. 18-41.
- Алексеев В.А.* О понятиях "чувствительности" и "устойчивости" гидробионтов токсическому воздействию // Гидробиол. журн., 1983, вып. 19, № 3. - С. 77-81.
- Алимов А.Ф.* Структурно-функциональный подход изучению сообществ водных животных // Экология, 1982. - Т. 28, № 2. - С. 7-17.
- Алимов А.Ф.* Введение в продукционную гидробиологию. - Л.: Гидрометеиздат, 1989. - 151 с.
- Алимов А.Ф.* Разнообразие в сообществах животных и его сохранение // Успехи соврем. биол., 1993, № 113, вып. 6. - С. 652-658.
- Алимов А.Ф.* Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биол., 1994. - Т. 55, № 3. - С. 285-302.
- Алимов А.Ф.* Закономерности изменений структурных и функциональных характеристик сообществ гидробионтов // Гидробиол. журн., 1995. - Т. 31, № 5. - С. 3-11.
- Алимов А.Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. - СПб.: Наука, 2001. - 147 с.
- Андреанов В.А., Андреев В.В., Кириллов В.Н.* Влияние величины водородного показателя на концентрацию тяжелых металлов в экосистеме "грунт-вода" // I-я Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии: Тез. докл., Рига, 1988. - С. 13-14.
- Андроникова И.Н.* Использование показателей структурно-функциональной организации зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л., 1988. - С. 47-107.
- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических уровней: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Л., 1989. - 18 с.
- Андроникова И.Н.* Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1990. - С. 78-99.
- Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. - Л.: Наука, 1982. - 304 с.
- Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра / Отв. ред. Т.И.Моисеенко. - М.: Наука, 2002. - 403 с.
- Арнольди В., Алексеенко М.* Материалы к флоре водорослей России // Тр. Общ-ва испыт. природы при Харьк. ун-те: Озера Лапландии. Харьков, 1915. - Т. 43, вып. 2. - 83 с.
- Атлас Мурманской области. Мурманск, Б.и., 1971. - 33 с.
- Баканов А.И.* Бентос // Экосистема оз.Плещеево. - Л., 1989. - С. 173-181.
- Баканов А.И.* Бентос оз.Неро // Современное состояние экосистемы оз.Неро. Рыбинск, 1991. - С. 108-130.

- Балушкина Е.В.* Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах. - Л.: Наука, 1987. - 179 с.
- Баранов И.В.* Лимнологические типы озер СССР. - Л.: Гидрометеоздат, 1962. - 276 с.
- Беляков В.И.* Видовой состав, численность и биомасса зообентоса // Реакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосборов. - Л., 1983. - С. 116-129.
- Беляков В.И., Скворцов В.В.* Макро- и мейобентос, их продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. СПб., 1994. - С. 183-202.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Экология. Особи, популяции и сообщества. - М.: Мир, 1989. - Т. 1. - 667 с.; - Т. 2. - 447 с.
- Биологическая продуктивность северных озер. Т.2. Озера Зеленецкое и Акулькино// Тр.ЗИН АН СССР, Л.: Наука, 1975. - 182 с.
- Биологические ресурсы водоемов бассейна реки Каменной. - Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1986. - 183 с.
- Биргер Т.И.* Метаболизм водных беспозвоночных в токсической среде. - Киев: Наукова Думка, 1979. - 190 с.
- Бириштейн Я.А.* Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны // Успехи. соврем. биол., 1949. - Т. 27. - № 1.
- Богатов В.В.* Комбинированная концепция функционирования речных систем // Вестн. ДВО РАН, 1995, № 3. - С. 51-61.
- Богатов В.В.* Структурно-функциональная организация речных сообществ // Материалы гидробиол. съезда. Казань, 1996. - Т.1. - С. 5-9.
- Большие озера Кольского полуострова. - Л.: Наука, 1976. - 349 с.
- Брагинский Л.П.* Понятие нормы и патологии на надорганизменном уровне организации живого (в условиях водной среды) // Норма и патология в водной токсикологии. Байкальск, 1977. - С. 11-13.
- Брагинский Л.П.* Теоретические аспекты "Нормы и патологии" // Теоретические вопросы водной токсикологии. Л., 1981. - С. 29-40.
- Брагинский Л.П.* Биопродукционные аспекты водной токсикологии // Гидробиол. журн., 1988. - Т. 24, № 3. - С. 74-82.
- Брагинский Л.П., Величко И.М., Щербань Е.П.* Пресноводный планктон в токсичной среде. - Киев: Наукова Думка, 1987. - 180 с.
- Бурковский И.В., Азовский А.И., Столяров А.П., Обридко С.В.* Структура макрозообентоса Беломорской литорали при выраженном градиенте факторов среды // Журн. общ. биол., 1995. - Т. 56, № 1. - С. 59-70.
- Вайнштейн Б.А.* О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных в водоемах и методы их обилия // Биол. внутр. вод, 1969, № 3. - С. 44-53.
- Вандыш О.И.* Особенности структурно-функциональных показателей зоопланктона водоемов Кольского региона в условиях разнофакторного антропогенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - СПб., 1998. - 27 с.
- Величко И.М., Бескаравайная В.Д., Линник П.Н., Калениченко К.П.* Чувствительность одноклеточных водорослей к тяжелым металлам. М., 1985. - 22 с. Рукопись деп. в ВИНТИ, № 1839-85.
- Вехов Н.В.* Распространение и биотопическое распределение веслоногих ракообразных семейства Diaptomidae в водоемах субарктического региона Европы // Вестн. зоол., 1989, № 5. - С. 52-56.

- Винберг Г.Г. Сравнительно-биологические исследования, их возможности и ограничения // Продукционно-биологические исследования на внутренних водоемах. Л., 1986. - С.4-30.
- Виноградов В.И. Сколько лет океану? // Природа, 1975, № 12. - С. 50-57.
- Виноградов Г.А. Процессы ионной регуляции у рыб и беспозвоночных // Физиология биохимия и токсикология пресноводных животных. - Л., 1986. - С. 3-28.
- Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). - Екатеринбург: Наука, 1994. - 287 с.
- Воробьева Д.Г. Натурные исследования водохранилища-охладителя Кольской АЭС // Развитие энергетического хозяйства Мурманской области. Апатиты, 1976. - С. 63-69.
- Воронихин Н.Н. Водоросли и их группировки в озерах Имандра и Нотозеро (Кольский полуостров) // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2, 1935, вып. 2. - С. 107-150.
- Гагарин В.Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. - Л.: Наука, 1981. - 249 с.
- Галетин Ю.В. Будаева Л.М. Структурные особенности литореофильных биоценозов высокогорных потоков Центрального Кавказа и их мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. СПб., 1993. - С. 96-107.
- Гапочка Л.Д., Веселаго И.А., Левина М.З. Фенотипическая и генотипическая адаптация гидробионтов к токсическим воздействиям // I Всесоюз. конф. по рыбохоз. токсикологии: Тез. докл., Рига: Б.и., 1988. - С. 90-92.
- Герд С.В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии. Петрозаводск: Б.и., 1949. 198 с.
- Герд С.В. Растения и животные пресных вод СССР // Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1961. - С. 36-120.
- Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. - Киев: Наукова думка, 1991. - 191 с.
- Гиляров М.С. Соотношения размеров и численности почвенных животных // ДАН СССР, 1944. - Т. 43, № 6. - С. 1668-1684.
- Гладышев М.И., Малышевский К.Г. О понятии "нейстон" // Гидробиол. журн., 1982, вып.18, № 3. - С.19-23.
- Голубков С.М. Функциональная экология личинок амфибиотических насекомых // Тр. ЗИН РАН. СПб.: Наука, 2000. - Т.284. - 295 с.
- Голубков С.М. Изменение пространственной и структурно-функциональной организации экологических систем водоемов разного типа под влиянием естественных и антропогенных факторов внешней среды // Тезисы докл. VIII Гидробиол. съезда. Калининград, 2001. - С. 5-6
- Гордеев О.Н. Биология и экология реликтового рачка *Pontoporeia affinis* Lindstr. // Учен. зап. Карело-Финск. ун-та, 1952. - Т. IV, вып. 3. - С. 98-108.
- Горкин И.Н. Рыбы и бентос как индикаторы загрязнений речных и эстуарных экосистем лососевых рек тяжелыми металлами // Экологические аспекты химического и радиоактивного загрязнения водной среды. М., 1983. - С. 68-79.
- ГОСТ 19179-73. Гидрология суши. Термины и определения. - М.: Изд-во стандартов, 1973. - 34 с.

- Гусев А.Г. Охрана рыбохозяйственных водоемов от загрязнения. - М.: Пищевая промышленность, 1975. - 367 с.
- Гусев А.Г., Подоба З.П. Влияние сточных вод, содержащих тяжелые металлы, на водоемы и водные организмы // 16-я конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики: Тез. докл. Петрозаводск, 1979, ч. 1. - С. 294-295.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т. Г. Питание зоопланктона. Итоги науки и техники ВИНТИ. Сер. Общая экология. Биоценология, Гидробиология, 1988. - Т. 6. - 156 с.
- Даувальтер В.А. Закономерности распределения концентраций тяжелых металлов в донных отложениях в условиях загрязнения и закисления озер (на примере Кольского Севера): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - СПб., 1994. - 24 с.
- Даувальтер В.А. Закономерности осадконакопления в водных объектах Европейской Субарктики (природоохранные аспекты проблемы): Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. - М., 1999. - 52 с.
- Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР. - Кишинев: Штиинца, 1980. - 224 с.
- Деньгина Р.С. Зоопланктон и зообентос оз. Имандра // Экосистема оз. Имандра под влиянием техногенного загрязнения. Апатиты, 1980. - С. 78-116.
- Джеффферс Дж. Введение в системный анализ: применение в экологии. - М.: Мир, 1981. - 252 с.
- Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. - Л.: Наука, 1981. - 212 с.
- Драбкова В.Г., Беляков В.П., Денисова И.А., Лаврентьев П.Я., Макарецва Е.С., Трифонова И.С. Закономерности формирования экосистем тундровых озер и их изменение под влиянием антропогенного воздействия // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. - СПб., 1994. - С. 242-248.
- Драбкова В.Г., Беляков В.П., Макарецва Е.С., Скворцов В.В., Трифонова И.С. Изменение биотических связей в планктонных и бентосных сообществах при антропогенном воздействии на озера // Русский Гидробиол. журн., 1996. - С. 35-51.
- Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. Озеро и его водосбор - единая природная система. - Л.: Наука, 1979. - 195 с.
- Евдокимова Г.А. Изменение интенсивности микробиологических процессов в озере Имандра в связи с его загрязнением // Природа и хозяйство Севера, 1988, вып. 16. - С. 59-66.
- Ежегодники качества поверхностных вод на территории деятельности Мурманского УГКС Госкомгидромета. 32 тома за период 1960-1992 гг. Мурманск, 1961-1992.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН РАН, 1940. - Т. 5, вып. 3-4. - С. 519-992.
- Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР: их фауна и флора. - М., Учпедгиз, 1961. - 581 с.
- Жемаева Н.П. Питание водяного ослика *Asellus aquaticus* L. (Crustacea, Isopoda) в связи с интродукцией его в выростные пруды // Гидробиол. журн., 1988. - Т.24, № 1. - С. 34-35.
- Жизнь пресных вод СССР / Под ред. В.И.Жадиной. Т.1. - Л.: Изд-во АН СССР, 1940. - 460 с.
- Жильцова Л.А. Отряд Plecoptera - веснянки // Определитель отрядов насекомых по имаго. - Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1964. - С. 177-200.

- Жулидов А.Ф.* Физико-химические и химическое состояние металлов в природных водах: токсичность для пресноводных организмов // Экологическое нормирование и моделирование антропогенного воздействия на водные экосистемы. Л., 1988. - С. 78-82.
- Зверева О.С.* Бентос и общие вопросы гидробиологии Вашуткиных озер // Гидробиологическое изучение и рыбохозяйственное освоение озер Крайнего Севера СССР, М., 1966. - С. 112-136.
- Зимбалева Л.Н.* Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. - Киев: Наукова Думка, 1981. - 216 с.
- Зимбалева Л.Н., Плигин Ю.В., Хороших Л.А.* Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. - Киев: Наукова Думка, 1987. - 204 с.
- Зинова А.Д., Нагель А.А.* Сравнительная характеристика исследованных озерно-речных систем Монче- и Волчьей тундр // Тр. Отдел. гидрол. Ленингр. обл. гидрометеорол. управления, 1935. - Т. 1. - С. 113-132.
- Зотин А.И., Зотин А.А.* Направление, скорость и механизмы прогрессивной эволюции. - М.: Наука, 1999. - 320 с.
- Иванова М.Б.* Изучение воздействия абиотических факторов среды на развитие гидробионтов в озерах и значение сравнительно-лимнологических исследований // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. - Л., 1987. - С. 35-44.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь.* - Л.: Наука, 1978. - 304 с.
- Иголкина Е.Д.* Эколого-токсикологические аспекты закисления природных вод // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л., 1991. - С. 99-111.
- Извекова Э.И.* Способы добывания пищи личинками хирономид // Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972. - С. 60-66.
- Извекова Э.И.* Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М.. 1975. - 24 с.
- Извекова Э.И., Набережный А.Н., Тодераш И.К.* Питание и пищевые потребности личинок // Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М., 1983. - С. 148-155.
- Ильяшук Е.А.* Закономерности изменения структуры палеокомплексов хирономид (Diptera; Chironomidae) при долговременных изменениях природной среды и климата (на примере Кольского полуострова): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - СПб., 2001. - 26 с.
- Ильяшук Б.П.* Структурно-функциональные характеристики сообществ макрозообентоса малых разнотипных озер юго-запада Карелии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - СПб., 1994. - 18 с.
- Ильяшук Б.П.* Реликтовые ракообразные в условиях длительного загрязнения субарктического оз.Имандра // Экология, 2002, № 6. - С. 125-129.
- Калабин В.И.* Экодинамика техногенных провинций Севера. - Апатиты, изд. КНЦ РАН, 2000. - 292 с.
- Калинкина Н.М.* Экологические факторы формирования толерантности планктонных ракообразных к минеральному загрязнению (на примере водоемов Северной Карелии): Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. - Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. - 47 с.

- Каменев А.Г. Биопродуктивность и биоиндикация малых водотоков междуречья Суры и Мокши. Макрозообентос. - Саранск: изд-во Мордовск. ун-та, 2002. - 120 с.
- Камшилов М.М. Экологические аспекты загрязнения водных объектов и принципиальные пути борьбы с ними // Гидробиол. журн., 1979. - Т. 15. - С. 3-11.
- Камшилов М.М. Норма и патология в функционировании водных экосистем // Теоретические проблемы водной токсикологии. Норма и патология. - М., 1983. - С. 22-25.
- Кауфман Б.З. Некоторые особенности фотоповедения *Mysis oculata* Fabricius (Mysidacea: Crustacea) // Докл. АН СССР, 1979. - Т. 248, № 4. - С. 1007-1009.
- Кашулин Н.А. Реакция сиговых рыб на загрязнение субарктических водоемов тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - М., 1994. - 26 с.
- Кашулин Н.А. Состояние популяций рыб в небольших водоемах лесной зоны Кольского Севера в условиях аэротехногенного загрязнения // Проблемы химического и биологического мониторинга водных объектов Кольского Севера. Апатиты, 1995. - С. 120-143.
- Кашулин Н.А. Рыбы малых озер Северной Фенноскандии в условиях аэротехногенного загрязнения. - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 2004. - 130 с.
- Кашулин Н.А., Лукин А.А. Принципы организации регионального ихтиологического мониторинга поверхностных вод // Эколого-географические проблемы Кольского Севера. Апатиты, 1992. - С. 74-84.
- Кашулин Н.А., Лукин А.А., Амундсен П.-А. Рыбы пресных вод Субарктики как биоиндикаторы техногенного загрязнения. - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1999. - С. 142 с.
- Кашулин Н.А., Решетников Ю.С. Накопление и распределение никеля, меди и цинка в органах и тканях рыб в субарктических водоемах // Вопр. ихтиол., 1995. - Т. 35, № 5. - С. 687-697.
- Китаев С.П. Продукция реликтовых ракообразных озер Среднее и Нижнее Куйто // Отчетная сессия Ученого совета СевНИОРХ по итогам работ 1973-1974 гг. Петрозаводск, 1975. - С. 81-83.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер различных природных зон. - М.: Наука, 1984. - 309 с.
- Колбовский Е.Ю., Жихарев А.М. Полевая экология: изучаем малые реки. - Ярославль, 2000. - 100 с.
- Константинов А.С. О критериях оценки состояния пресноводных экосистем в условиях комплексного использования водоемов // Гидробиол. журн., 1983. - Т. 19, № 1. - С. 3-13.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. - М.: Высш. шк., 1986. - 472 с.
- Королева И.М. Влияние загрязнения на морфологические показатели сига (*Coregonus lavaretus*) в водоемах Кольского Севера: : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Петрозаводск, 2001. - 28 с.
- Косинская Е. К. Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2, 1935, вып. 2. - С. 57-106.
- Кренева С.В. Количественный анализ сапробных индикаторов микропланктона в олиготрофных озерах. II. Выявление зонального распределения популяций в загрязняемом районе // Гидрохим. матер., 1976. - Т. 5. - С. 96-108.
- Крепс Е.М. История Земли и биохимическая эволюция // Журн. эвол. биохим. и физиол., 1972. - Т. 8. - С. 222-232.

- Крогиус Ф.В.* Предварительный отчет о работе экспедиции на Умбозере и Имандре летом 1930 г. // Изв. Ленингр. научн.-исслед. ихтиол. ин-та., 1931. - Т.13, вып. 1. - С.45-61.
- Крохин Е.М., Семенович Н.И.* Материалы к познанию озера Умбозера (гидрохимическая характеристика, прозрачность, планктон и бентос) // Материалы к изучению вод Кольского полуострова. Апатиты, 1940. - С. 151-191. (Сб. № 1. Фонды КНЦ РАН).
- Круглова А.Н.* Зоопланктон малых рек Кольского полуострова // Гидробиол. журн., 1983, № 5. - С. 56-58.
- Круглова А.Н.* Зоопланктон озерно-речной системы р.Умбы (бассейн Белого моря) // Гидробиол. журн., 1991, № 4. - С. 18-24.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек в изменяющихся условиях среды: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. - СПб., 2003. - 41 с.
- Крючков В.В., Моисеенко Т.И., Яковлев В.А.* Экология водоемов-охладителей в условиях Заполярья. - Апатиты: изд. Кольского филиала АН СССР, 1985. - 132 с.
- Крючкова Н.М.* Структура сообщества зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. - Л., 1987. - С. 184-198.
- Кудерский Л.А.* Происхождение реликтовой фауны в Северо-западных водоемах Европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ, 1971. - Т. 76. - С. 113-123.
- Кудерский Л.А.* Распространение реликтовых ракообразных в водоемах фауны в Северо-Запада Европейской части РСФСР, Белоруссии, Прибалтики // Изв. ГосНИОРХ, 1972. - Т. 71.
- Кузьменко К.Н.* Жизненный цикл и продукция *Pontoporeia affinis* в оз. Красном (Карельский перешеек) // Гидробиол. журн., 1969. - Т. 5, № 4. - С. 97-103.
- Купецкая К.Н.* Климатическая характеристика отдельных районов Кольского полуострова // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Л., 1974. - Ч. 1. - С. 111-125.
- Курашов Е.А.* Мейобентос как компонент озерной экосистемы. - СПб.: "Алга-Фонд", 1994. - 224 с.
- Курашов Е.А., Слепухина Т.Д.* Использование методов системного и энергетического подходов для изучения связей в бентосных сообществах Ладожского озера // Гидрологические исследования морских и пресных вод. - Л., 1988. - С. 60-66.
- Курашов Е.А., Кирицели Е.Ю.* Закономерности пространственного распределения мейобентосных олигохет в Ладожском озере // Русский Гидробиол. журн., 1996. - С. 61-80.
- Ласточкин Д.А.* Значение палеогеографии для современного распространения пресноводной фауны // Зоол. журн., 1947. - Т. 27, вып. 2. - С. 186-187.
- Леванидов В.Я.* Воспроизводство амурских лососей и кормовая база их молоди в притоках Амура // Изв. ТИНРО, 1969, вып. 67. - С. 1-242.
- Леванидов В.Я.* Биомасса и структура донных биоценозов малых водотоков Чукотского полуострова // Пресноводная фауна водотоков Чукотского полуострова, Владивосток, 1976. - С. 104-122.
- Леванидов В.Я.* Экосистемы лососевых рек Дальнего Востока // Беспозвоночные животные в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток, 1981. - С. 3-21.

- Леванидова И.М., Лукьянченко Т.И., Тесленко В.А., Макарченко М.А., Семенченко А.Ю. Экологические исследования лососевых рек Дальнего Востока СССР // Систематика и экология речных организмов. Владивосток, 1989а. - С. 74-111.
- Леванидова И.М., Тесленко В.А., Лукьянченко Т.И., Макарченко М.А., Семенченко А.Ю. Структура сообществ донных беспозвоночных как основа биомониторинга горных рек Сихотэ-Алиня // Систематика и экология речных организмов. Владивосток, 1989б. - С. 69-73.
- Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общей биол., 1990. - Т. 51, № 5. - С. 619-631.
- Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia). Т. 2, вып. 1. Фауна СССР. Ручейники. Сер.88. М.-Л.: Наука, 1964. - 560 с.
- Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Intedripalpia). Т. 2, вып. 2. Фауна СССР. Ручейники. Сер.95. М.-Л.: Наука, 1966. - 562 с.
- Лесников Л.А. Методика оценки влияния воды из природных водоемов на *Daphnia magna* // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М., 1971. - С. 157-166.
- Лесников Л.А. Система исследований для разработки рыбохозяйственных нормативов качества воды с учетом особенностей перенесения экспериментальных данных на природные водоемы // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л., 1979. - С. 301-309.
- Лешко Ю.В. Пресноводные моллюски бассейна Печоры. - Л.: Наука, 1983. - 128 с.
- Линник Л.П., Набиванец Б.И. Формы миграции металлов в пресных поверхностных водах. - Л.: Гидрометеиздат, 1986. - 270 с.
- Ломакина Н.Б. Происхождение реликтовых ледниковых амфипод по отношению к вопросу послеледникового соединения между Белым и Балтийским морями // Учен. зап. Карел.-Финск. универ. (Биол. науки), 1952, 4 (3). - С. 110-127.
- Лосовская Г.В. О стабильности трофической структуры Черноморской донной фауны // Гидробиол. журн., 1996. - Т. 32, №3. - С. 44-49.
- Лукин А.А. Эколого-токсикологическая характеристика рыб-аборигенов и интродуцентов в условиях Субарктики (на примере Кольского Севера): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - СПб., 1992. - 26 с.
- Лукин А.А. Приспособительные реакции и патогенез рыб Европейского Севера России при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - СПб., 2001. - 46 с.
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Фауна СССР. Пиявки. - Л.: Наука, 1976. - 484 с.
- Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. - М.: Наука, 1973. - С. 148-157.
- Макрушин А.В. Биоиндикация загрязнения внутренних водоемов // Биологические методы оценки природных вод. - М.: Наука, 1984. - С. 123-137.
- Макрушин В.А. Эволюция воспроизводительной системы ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. - СПб.: Гидрометеиздат, 1992. - С. 46-64.
- Мартинсон Г.Г. Происхождение фауны Байкала в свете палеонтологических исследований // Докл. АН СССР, 1958. - Т. 120, № 5. - С. 1155-1158.

- Материалы к изучению поверхностных вод Кольского полуострова. Апатиты, 1940. Сб. № 1. Рукопись, Фонды КНЦ РАН. - 406 с.
- Мезенцев В.С.* Метод гидроклиматических расчетов и опыт его применения для районирования Западно-Сибирской равнины по признакам увлажнения и теплообеспеченности // Тр. Омского сельхоз. ин-та, 1957. - Т. 27.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. - М.: Наука, 1975. - 242 с.
- Методические рекомендации по изучению гидробиологического режима малых рек / Сост. Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Хренников В.В., Широков В.А. Петрозаводск: Б.и., 1989. - 42 с.
- Методы биоиндикации и биотестирования природных вод. - Л.: Гидрометеиздат, 1989. - 277 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г.* Словарь понятий и терминов в современной фитоценологии. - М.: Наука, 1989. - 223 с.
- Мирошниченко М.П.* Трофическая структура биоценозов бентоса Цимлянского водохранилища // Гидробиол. журн., 1984. - Т. 20, № 2. - С. 28-36.
- Михайловский Г.Э., Ловягин С.Н.* Временная структура планктонного сообщества, ее графовое представление и мониторинг // Научные основы биомониторинга пресноводных экосистем. Л., 1988. - С. 51-61.
- Моисеенко Т.И.* Закисление и загрязнение тяжелыми металлами поверхностных вод Кольского Севера. - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1991. - 47 с.
- Моисеенко Т.И.* Эколого-токсикологические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики (на примере Кольского Севера): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - СПб., 1992. - 42 с.
- Моисеенко Т.И., Даувальтер В.А., Родюшкин И.В.* Геохимическая миграция элементов в субарктическом водоеме (на примере оз.Имандра). - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1997а. - 128 с.
- Моисеенко Т.И., Родюшкин И.В., Даувальтер В.А., Кудрявцева Л.П.* Формирование качества поверхностных вод и донных отложений в условиях антропогенных нагрузок на водосборы Арктического бассейна. - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1996а. - 263 с.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А.* Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. - Л.: Наука, 1990. 220 с.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А.* Антропогенное закисление поверхностных вод восточной Фенноскандии и биологические критерии оценки // УП съезд Гидробиол. общ-ва РАН: Материалы съезда. Т. 3, Казань, 1996. - С. 52-54.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А., Лукин А.А., Даувальтер В.А., Вандыш О.И., Шаров А.Н.* Преобразование структуры и функций пресноводных экосистем Субарктики под воздействием антропогенных факторов // УП съезд Гидробиол. общ-ва РАН: Материалы съезда. Т. 1, Казань, 1996б. - С. 69-72.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А., Лукин А.А., Даувальтер В.А., Кудрявцева Л.П.* Загрязнение поверхностных вод в приграничных районах Норвегии и России. Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1994. - 47 с.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А., Лукин А.А., Шаров А.Н., Вандыш О.И.* Формирование биоразнообразия пресноводных экосистем индустриально развитого региона Субарктики (на примере Кольского Севера) // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997б. - С. 294-300.
- Монаков А.В.* Основные результаты исследований ИБВВ АН СССР по питанию водных беспозвоночных. - Л., 1974. - С. 3-36.

- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. - М.: Б.и., 1998. - 321 с.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). - М.: Наука, 1983. - 310 с.
- Мур Дж.В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. - М.: Мир, 1987. - 288 с.
- Насонов Н.В. К фауне Turbellaria Кольского полуострова в окрестностях Кандалакши // Докл. Российск. АН. - 1923а.
- Насонов Н.В. К фауне Turbellaria тундры Кольского полуострова в окрестностях г. Александровска // Докл. Российск. АН, 1923б. - С. 70-71.
- Насонов Н.В. Фауна Turbellaria Кольского полуострова // Изв. Российск. АН, 1925. - С. 53-74.
- Нахишина Е.П. Тяжелые металлы в системе "вода-донные отложения" водоемов (обзор) // Гидробиол. журн., 1980. - Т. 21, № 2. - С. 80-90.
- Никаноров А.М., Жулидов А.В., Покаржевский А.Д. Биомониторинг металлов в пресноводных экосистемах. - Л.: Гидрометеиздат, 1985. - 144 с.
- Никаноров А.М., Жулидов А.В. Биомониторинг металлов в пресноводных экосистемах. - Л.: Гидрометеиздат, 1991. - 312 с.
- Николаев И.И. Определение качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981. - С. 43-58.
- Николаев И.И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ, 1985. - Вып. 232. - С. 81-89.
- Одум Ю. Экология. - М.: Мир, 1986. - Т. 1. - 328 с.
- Озера различных ландшафтов Кольского полуострова / Отв. ред. В.Г.Драбкова, Т.Д.Слепухина. Ч. 1. - Л.: Наука, 1974. - 235 с.
- Остроумов С.А. Модернизация представлений об экосистеме и биогеоценозе // Изв. Самарского Научного центра РАН. Вып. 1. - 2003. - С. 25-33.
- Павлюк Т.Е. Использование трофической структуры сообществ донных беспозвоночных для оценки экологического состояния водотоков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Екатеринбург, 1998. - 24 с.
- Патин С.А. Эколого-токсикологические аспекты изучения и контроля качества водной среды // Гидробиол. журн., 1991. - Т. 27, № 3. - С.75-77.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. - М.: Наука, 1982. - 288 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. - М.: Наука, 1984. - 208 с.
- Поведение водных беспозвоночных: Материалы I-го Всесоюзн. симпозиума, Борок, 1972.
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л., 1988. - С. 112-141.
- Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). - М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. - 235 с.
- Попченко В.И. Водные малоцетинковые черви Севера Европы. - Л.: Наука, 1988. - 287 с.
- Попченко В.И., Александров Б.М. Донная фауна Онежского озера и ее биоценозы // Пресноводные гидробионты и их биология. - Л.: Наука, 1983. - С. 102-126.

- Порецкий В.С., Жузе А.П., Шешукова В.С.* Диатомовые отложения Кольского полуострова в связи с микроскопическим составом кольских диатомитов // Тр. Геоморфол. ин-та АН СССР. Л., 1934. - С. 96-210.
- Приемы прогнозирования экологических систем / Отв. ред. О.М. Кожова, Л.Я. Ащепкова. - Новосибирск: Наука, 1985. - 125 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР / Т.С. Антонова, Ю.А. Елшин, М.Г. Тушинская и др. - Л.: Гидрометеиздат, 1970. Т. 1. - 316 с.
- Решетников Ю.С.* Экология и систематика сиговых рыб. - М.: Наука, 1980. - 301 с.
- Решетников Ю.С.* Современные проблемы изучения сиговых рыб // Вопр. ихтиол., 1995. - Т. 35, № 2. - С. 156-174.
- Рихтер Г.Д.* Физико-географический очерк озера Имандра и его бассейна. - Л.: Гостехтеориздат, 1934. - 144 с.
- Родюшкин И.В.* Формы нахождения тяжелых металлов в воде озера Имандра // Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера, Апатиты, 1995. - С. 55-63.
- Ролл Я.В.* Десмидиевые водоросли, найденные в водоемах Лапландии и Олонецкой губернии. Вологда, 1923. - С. 5-63.
- Романовский Ю.Э., Смутов А.В.* Методика исследования пространственного распределения организмов // Журн. общ. биол., 1975. - Т. 36, № 2.
- Россолимо Л.Л.* Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. - М.: Наука, 1977. - 205 с.
- Рудаков К.М.* Об особенностях методики геоботанической индикации химического загрязнения окружающей среды // Журн. общ. биол., 1995. - Т. 56, № 4. - С. 477-485.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / В.А.Абакумов и др. - СПб.: Гидрометеиздат, 1992.
- Рыбы Мурманской области. Мурманск: Книжн. изд-во, 1966. - 336 с.
- Рылов В.М.* К фауне Cladocera Русской Лапландии // Тр. Сибир. общ. естествоиспыт., Петроград, 1916. - Т.45, вып.4. - С. 109-136.
- Рылов В.М.* Материалы к фауне свободноживущих пресноводных Соперода Северной России // Ежегодн. Зоол. муз. Росс. АН, Петроград, 1917. - Т. 22, № 1-3. - С. 247-310.
- Рябинкин А.В.* Макрозообентос водоемов бассейна реки Кеми (Карелия) и его динамика в условиях антропогенного влияния: Автореф... дисс. канд. биол. наук. - Петрозаводск, Госуниверситет, 2003. - 25 с.
- Салазкин А.А.* Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика. - Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1976. - 193 с.
- Сергеева Т.К.* Подразделение ресурсов как механизм структурной организации сообществ хищных педобионтов // Экология популяций: структура и динамика. Ч. II. М., 1995. - С. 702-719.
- Слепухина Т.Д.* Зообентос литорали Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975. - С. 169-172.
- Слепухина Т.Д.* Оценка трофического уровня глубоких озер по составу сообществ донных беспозвоночных (на примере Ладожского озера) // Гидробиол. журн., 1986, № 6. - С. 31-36.
- Слепухина Т.Д.* Экология макробеспозвоночных больших озер Северо-Запада СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Л., 1990. - 38 с.

- Стальмакова Г.А.* Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера. Зоология. Л., 1968. - С. 4-70.
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. - Л.: Наука, 1970. - 370 с.
- Страшкраба М., Гнаук А.* Пресноводные экосистемы. Математическое моделирование. - М.: Мир, 1989. - 376 с.
- Строганов Н.С.* Методика определения токсичности водной среды // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М., 1971. - С. 14-60.
- Строганов Н.С.* Биологические аспекты проблемы нормы и патологии в водной токсикологии // Теоретические проблемы водной токсикологии. М., 1983. - С.5-21.
- Структура и функционирование пресноводных экосистем. - Л.: Наука, 1988. - 280 с.
- Структура экологических сообществ. - М.: Изд.МГУ, 1980. - 181 с.
- Теоретические вопросы классификации озер / Под ред. Н.П.Смирнова. - СПб.: Наука, 1993. - 185 с.
- Тесленко В.А.* Оценка гидробиологического режима реки Рудная по составу донных беспозвоночных // Донные организмы пресных вод Дальнего Востока. Владивосток, 1986. - С. 116-127.
- Тимм Т.Э.* Экология, географическое распространение водных *Oligochaeta* (на примере фауны Северо-Запада СССР): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. - Л., 1983. - 46 с.
- Тимм Т.Э., Попченко В.И.* Малощетинковые черви (*Oligochaeta*) водоемов Мурманской области // Гидробиол. исслед., Тарту, 1978. - С. 71-132.
- Тунова Т.М.* Поденки реки Кедровая и их эколого-фаунистические характеристики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 1987. - 24 с.
- Тушинский С.Г., Шинкар Г.Г.* Загрязнение и охрана природных вод // Итоги науки и техн. ВИНТИ. Сер. Охрана природы и воспроизводство природных ресурсов. М., 1982. - Т. 12. - С. 1-305.
- Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. - М.: Прогресс, 1980. - 327 с.
- Федоров Б.А.* Эколого-физиологические аспекты токсикологии пресноводных животных. - Л.: Наука, 1989. - 144 с.
- Федоров В.Д.* Концепция устойчивости экологических систем // Всесторонний анализ окружающей среды. - Л.: Наука, 1975. - С. 207-217.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г.* Экология. - М.: изд-во МГУ, 1980. - 464 с.
- Флора и фауна водоемов Европейского Севера. - Л.: Наука, 1978. - 192 с.
- Хазов А.Р.* Анализ гидробиологических данных и его программная реализация. - Петрозаводск: РИО Карельск. НЦ РАН, 2000. - 154 с.
- Хендерсон-Селлерс Б., Маркленд Х.Р.* Умирающие озера. Причины и контроль антропогенного эвтрофирования. - Л.: Гидрометеиздат, 1990. - 279 с.
- Цалолыхин С.Я.* Нематоды семейств *Tobriliidae* и *Triplulidae* мировой фауны. - Л.: Наука, 1983. - 232 с.
- Цинзерлинг Ю.Д.* Результаты исследований болот и некоторых других геоботанических наблюдений в районе оз.Имандра // Очерк по фиосоциологии и фитогеографии. М., 1929. - С. 147-156.
- Чеботарев А.И.* Гидрологический словарь. - Л.: Гидрометеиздат, 1970. - 307 с.
- Чернов Ю.И.* Структура животного населения Субарктики. - М.: Наука, 1978. - 167 с.
- Чернов Ю.И.* Биологические предпосылки освоения арктической среды организмами различных таксонов // Фауногенез и филоценогенез. М., 1984. - С. 154-174.

- Чернов Ю.И. Среда и сообщество тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. - С. 8-22.
- Черняев А.М., Дальков М.П., Шахов И.С.М., Прохорова Н.Б. Бассейн-1. Эколого-водохозяйственные проблемы, рациональное водопользование. - Екатеринбург: Изд-во "Виктор", 1995. - 366 с.
- Чижиков В.В. Гидрохимия и донные отложения озера Имандра // Экосистема озера Имандра под влиянием техногенного загрязнения. Апатиты, 1980. - С.24-67.
- Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. - М.: Изд-во МГУ, 1981. - 208 с.
- Шаров А.Н. Структура фитопланктона водоемов Крайнего Севера в условиях техногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 2000. - 23 с.
- Шарова Ю.Н. Особенности функционирования системы воспроизводства рыб Крайнего Севера в условиях техногенного загрязнения (на примере сига *Coregonus lavaretus* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Петрозаводск, 1999. - 26 с.
- Шевырина О.Б., Гапочка Л.Д. Влияние некоторых металлов на рост культуры синезеленой водоросли *Scenedesmus quadricauda* // Биол. науки. 1983. - Т. 1. - С. 55-58.
- Шилова А.И. Хируномиды Рыбинского водохранилища. - Л.: Наука, 1976. - 251 с.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. - Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. - 463 с.
- Экология и охрана природы Кольского Севера. - Апатиты: изд.КНЦ РАН, 1994. - 318 с.
- Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан / Отв. ред. В.А.Яковлев. - Казань: Фэн, 2003. - 289 с.
- Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия (биологическая индикация). Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. - Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. - 337 с.
- Экосистемы в критическом состоянии. - М.: Наука, 1989. - 158 с.
- Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. - Мурманск: Кн. изд-во, 1961. - 200 с.
- Яковлев В.А. Влияние на зообентос субарктического водоема антропогенных факторов (на примере озера Имандра): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Л., 1986. - 18 с.
- Яковлев В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского Севера по гидробиологическим показателям и данным биотестирования (научно-практические рекомендации). - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1988. - 27 с.
- Яковлев В.А. Современное состояние зообентоса больших озер Кольского Севера (Имандра, Умбозеро, Ловозеро) // Структура и функции наземных и водных экосистем Севера в условиях антропогенного воздействия. Апатиты, 1990. - С. 97-105.
- Яковлев В.А. Гидробиологические исследования внутренних вод Кольского Севера (оперативно-информационные материалы). - Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1991. - 53 с.
- Яковлев В.А. Зависимость биологических последствий закисления от природных особенностей водного объекта (на примере малых озер Северной Финляндии) // Биол. внутр. вод, 1997, № 2. - С. 79-91.

- Яковлев В.А.* Оценка степени закисления поверхностных вод северо-восточной Фенноскандии по зообентосу // *Вод. ресурсы*, 1998а. - Т. 25, № 2. - С. 244-251.
- Яковлев В.А.* Реакция зоопланктона и зообентоса на изменение качества воды субарктического водоема (на примере озера Имандра) // *Вод. ресурсы*, 1998б. - Т. 25, № 6. С. 715-723.
- Яковлев В.А.* Изменение структуры зообентоса северо-восточной Фенноскандии под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. - СПб., 1999. - 49 с.
- Яковлев В.А.* Трофическая структура зообентоса как показатель состояния водных экосистем и качества воды // *Вод. ресурсы*, 2000. - Т. 27, № 2. - С. 237-244.
- Яковлев В.А.* Токсичность и аккумуляция Al в закисленной воде (на примере малых озер и водотоков Финской Лапландии) // *Вод. ресурсы*, 2001. - Т. 28, № 4. - С. 454-460.
- Яковлев В.А.* Воздействие тяжелых металлов на пресноводный зообентос: Ч.1. Бионакопление // *Экологич. химия*, 2002а. 11(1). - С. 27-39.
- Яковлев В.А.* Воздействие тяжелых металлов на пресноводный зообентос: Ч.2. Последствия для сообществ // *Экологич. химия*, 2002б, 11(2). - С. 117-132.
- Яковлев В.А.* Этологическая структура пресноводных бентосных и нектобентосных сообществ и ее изменения под влиянием абиотических и антропогенных факторов // *Экология*, № 4, 2002в. - С. 286-290.
- Яковлев В.А.* Современные процессы формирования биоразнообразия, инвазий в водоемах северо-восточной Фенноскандии // *Инвазии чужеродных видов в Голарктике: Материалы российско-американск. симпозиума Борок*, 2003а. - С. 224-230.
- Яковлев В.А.* Изменчивость содержания кальция и магния в личинках ручейников сем. Polycentropodidae (Trichoptera) в зависимости от уровней pH и гумифицированности воды // *Вод. ресурсы*, 2003б, 4. - С. 461-465.
- Яковлев В.А.* Зависимости средних масс тела особей в сообществах пресноводного макрозообентоса от условий среды обитания // *Биол. внутр. вод*, 2003б, № 3. - С. 3-13.
- Яковлев В.А.* Фаунистический обзор пресноводного зообентоса северо-восточной части Фенноскандии // *Биол. внутр. вод*, 2004а, № 3. - С. 16-23.
- Яковлев В.А.* Оценка качества поверхностных вод на территории Фенноскандии // *Вод. ресурсы*, 2004б, № 3. - С. 337-346.
- Яковлев В.А.* Зависимости средних масс тела особей в сообществах пресноводного макрозообентоса от антропогенных факторов // *Биол. внутр. вод*, 2004в, № 4. - С.3-12.
- Яковлев В.А., Нёст Т., Лангеланд А.* Состояние фауны водных беспозвоночных организмов в приграничных районах СССР и Норвегии. Апатиты: изд. КНЦ РАН, 1991. - 53 с.
- Яинов В.А.* Практикум по гидробиологии. - М.: Высш. шк., 1969. - 428 с.
- Aagaard K.* The Chironomidae of the exposed zone of Ovre Heimdalsvatn // *Holarct. Ecol.* 1978а, N 1. - P. 261-265.
- Aagaard K.* The chironomids of lake Malsjoen. A phenological diversity, and production study // *Norw. J. Ent.*, 1978b. - Vol, No 25. - P. 21-37.
- Aagaard K.* The chironomid fauna of northern Norwegian lakes with a discussion on methods of community classification // *Holarct. Ecol.*, 1986. - Vol. 9. - P. 1-12.

- Aagaard K., Olsen A., Solem J.O. Chironomids of Blesbekken, an alpine tundra stream at Dovrefjell national park, Norway // Ent., scand. Suppl., 1987. - Vol. 29. - P. 349-354.
- Aanes K.J. A preliminary report from a study on the environmental impact of pyrite mining and dressing in a mountain stream in Norway // Advances in Ephemeroptera Biology. Plenum Publishing Corporation, 1980. - P. 419-442.
- Aanes K.J., Baekken T. Bruk av vassdragets bunnfauna i vannkvalitetsklassifisering. NIVA-Rapprt. Nr. 1 General del., 1989. - 62 s.
- Acidification in Finland / P.Kauppi, P.Antilla, K.Kenttämies, (eds). 1990. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. - 1237 p.
- Anderson N.H., Sedell J.R.. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems // Ann. Rev. Entomol., 1979. - Vol. 24. - P. 351-377.
- Ankar S. The soft bottom ecosystem of the northern Baltic proper with special reference to the macrofauna // Contrib. Askö Lab. Univer. Stockholm, 1977. - Vol. 19. - P. 1-62.
- Appelberg M., Henrikson B.-I., Henrikson L., Svadäng M. Biotic Interactions within the Littoral Community of Swedish Forest Lakes During Acidification // Ambio, 1993. - Vol. 22, N 5. - P. 290-297.
- Baekken T., Aanes K.J. Bruk av vassdragets bunnfauna i vannkvalitetsklassifisering. No 2B. Effeter av forsurening på bunndyrsamfunn i elver og bekker i Sør-Varanger. NIVA Rapport, 1990a. - 19 p.
- Baekken T., Aanes K.J. Bruk av vassdragets bunnfauna i vannkvalitetsklassifiseringen. Nr 2A. Forsuring. NIVA Rapport, 1990b. - 46 p.
- Bagge P. Ecological studies on the fauna of subarctic waters in Finnish Lapland // Ann. Univ. Turku., 1968. A II, N 40. - P. 28-79.
- Barnard J.L., Barnard C.V. Freshwater Amphipoda of the world. Vols. 1 and 2, 1983, Hayfield Assoc. Mt. Vernon, VA. - 830 p.
- Beeton A.M., Bowers J.A. Vertical migration of *Mysis relicta* Loven // Hydrobiol., 1982, Vol. 93, N 1/2. - P. 53-61.
- Blancher P.J., McNicol D.K. Peatland water chemistry in Central Ontario in relation to acid eposition // Water Air Soil Pollut., 1987. - Vol. 35. - P. 217-232.
- Borg H. Trace metals in Swedish natural fresh waters // Hydrobiol., 1987. - Vol. 101. - P. 27-34.
- Borg H., Andersson P. Fractionation of trace metals in acidified lakes waters by in situ dialysis //Verh. Int. Ver. Limnol., 1984. - Vol. 22. - P. 725-729.
- Bousfield E.L. Revised morphological relationships within the amphipod genera *Pontoporeia* and *Gammaracanthus* and the "glacial relict" significance of their postglacial distributions // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989. - Vol. 46. - P. 1714-1725.
- Brönmark Ch., Herrmann J., Maimgvist B., Otto Ch., Sjöstrom P. Animal community structure as a function of stream size // Hydrobiol., 1984. - Vol. 112. - P. 73-79.
- Bradley R.W., Morris J.P. Heavy metals in fish from a series of metal contaminated lakes near Sudbury, Ontario // Water, Air and Soil Pollut., 1986. - Vol. 27, N 3-4. - P. 341-354.
- Brinck A. On some stoneflies recorded from Novaya Zemlya // I Mat.-Naturv. Klasse. Oslo, 1958, N 2. - P. 1-10.
- Brittain J.E. Biology of mayflies // Ann/ Rev. Entomol., 1982. - Vol. 27. - P. 119-147.

- Brkovich-Popovic J., Popovic M.* Effects of heavy metals on survival and respiration rate of tubificid worms. Part 2. Effects on respiration rate // *Environ. Poll.*, 1977. - Vol. 13, N 2. - P. 93-98.
- Brundin L.* Chironodominen and andere Bodentiere der sudswedischen Urgebirgsseen // *Rep. Inst. Freshwater Res. Drottningholm.* 1949. - P. 1-914.
- Burton, T.M., Allan, J. W.* Influence of pH, aluminum, and organic matter on stream invertebrates // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1986. - Vol. 43. - P. 1285-1289.
- Calmano W., Ahlf W., Förstner U.* Sediment Quality Assessment: Chemical and Biological Approaches // *Sediments and Toxic Substances - Environmental Effects and Ecotoxicity.* Berlin: Springer-Verlag, 1996. - P. 1-35.
- Campbell P.C., Bisson M., Bougie R., Tessier A., Villaneuve J.P.* Speciation of aluminum in acidic freshwaters // *Anal. Chem.*, 1983. - Vol. 55. - P. 2246-2252.
- Campbell P.J., Stokes P.M.* Acidification and Toxicity of metals to Aquatic Biota // *Fish and Aquat. Scien.*, 1985. - Vol. 42, No 12. - P. 2034-2049.
- Catalogue of Palaearctic Diptera / A. Soós Ed. Vol. 2. (Psychodidae-Chironomidae).* Budapest: Academial Klado, 1990. - 499 p.
- Cummins K.W.* Structure and function of stream ecosystems / *Bioscience*, 1974. - Vol. 24. - P. 631-641.
- Cummins K.W.* The ecology of running waters. Theory and practice / Baker, D.B., Jacson, W.P. and Prater, B.L. (eds). *Proc. Sandusky River Basin Sympos.* Tiffin, Ohio, 1975. - P. 278-293.
- Cummins K.W.* Trophic relations of aquatic insects // *Ann. Rev. Entomol.*, 1984. - Vol. 18. - P. 183-206.
- Dauvalter V.* Concentrations of heavy metals in superficial lake sediments of Pechenga district, Murmansk region, Russia // *Vatten.*, 1992. - Vol. 48, N2. - P. 141-145.
- Dauvalter V.* Heavy metals in lake sediments of the Kola Peninsula, Russia // *Sci.Total Environ.*, 1994. - Vol. 158. - P. 51-61.
- Edington J.M., Hildrew A.G.* Caseless caddis larvae of the British Isles with notes on their ecology // *Freshwater Biol. Associat. Sci. Publ.*, 1981. - Vol. 43. - P. 1-59.
- Engblom E., Lingdell P.-E.* The Mapping of Short-Term Acidification with the Help of Biological pH Indicators. Institute of Freshwater Reserch (Drottningholm, Sweden). Report 61, 1984. - P. 60-68.
- Engblom E., Lingdell P.-E., Nilsson A.N., Savolainen E.* The genus *Metretopus* (Ephemeroptera, Siphonuridae) in Fennoscandia - identification, faunistic and natural history // *Entomol. Fennica*, 1993. - Vol. 4. - P. 213-222.
- Eriksson M.O.G., Henrikson L., Nilsson B.I., Nyman G., Oscarson H.G., Stenson A.E.* Predator-prey relations important for the biotic changes in acidified lakes // *Ambio*, 1980. - Vol. 9. - P. 248-249.
- Frost S., Huni A., Kershaw W.E.* Evaluation of a kicking technique for sampling stream bottom fauna // *Can. J. Zool.*, 1972. - Vol. 49. - P. 167-173.
- Gliwich Z.M.* Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy // *Ecol. pol.*, 1969. - Vol.17. - P.663-708.
- Hall R. J., Ide F.P.* Evidence of acidification effects on stream insect communities in central Ontario between 1937- and 1985 // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1987. - Vol. 44. - P. 1652-1657.

- Hall R.J., Bailey R.C., Findeis J. Factors affecting survival and cation concentration in the blackflies *Prosimilium fuscum/mixtum* and the mayfly *Leptophlebia cupida* during spring snowmelt // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1988. - Vol. 45. - P. 2123-2132.
- Hall R.J., Driscoll C.T., Likens G.E. Physical, chemical, and biological consequences of episodic aluminum additions to a stream system // Limnol. Oceanogr., 1985. - Vol. 30, N 1. - P. 212-220.
- Hämäläinen M. Odonata of Inari Lapland // Invertebrates of Inari Lapland, Finland. Kevo notes., 1984. - Vol. 7. - P. 31-38.
- Havas M., Hutchinson T.C. Aquatic invertebrates from the smoking Hills, N.W.T.: Effects of pH and metals on mortality // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1982. - Vol. 39. - P 890-903.
- Havas M., Rosseland B.O. Response of zooplankton, benthos, and fishes to acidification: an overview // Water, Air and Soil Pollut., 1995. - Vol. 1. - P. 51-62.
- Hellawell J. M. Biological Indicators of Freshwater Pollution and Environment management. London-New York, 1986. - 546 p.
- Henriksen A., Kamari J., Posch M., Løvblad G., Forsius M., Wilander A. Critical loads to surface waters in Fennoscandia. Intra- and inter-grid Variability of Critical Loads and their Exceedance. Miljørapport. Nordic Council of Ministers, 1990. - 43 p.
- Herrmann J. Aluminium impact on freshwater invertebrates at low pH-a review // Speciation of Metals in Water, Sediment and Soil Systems. Landner L. (ed.). Lecture Notes in Earth Sciences., 1987. 11, Berlin: Springer-Verlag. - P. 157-175.
- Herrmann J., Andersson K.G. Aluminium impact on respiration of lotic mayflies at low pH // Water Air Soil Pollut., 1986. - Vol. 30. - P. 703-709.
- Herrmann J., Dagerman E., Gerhardt A., Johanson C., Lingdell P.-E., Muniz I.P. Acid-stress Effects on stream Biology // Amdio, 1993. - Vol. 22. - P.298-307.
- Hildrew A.G., Townsend C.R. Organization in freshwater communities // Organization of communities. Past and Present. Oxford. Blackwell Sci. Public., 1987. - P. 347-371.
- Hubbard M. Mayflies of the world. A catalog of the family and genus taxa (Insecta: Ephemeroptera) // Flora and Fauna Handbook. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 1990. - Vol. 8. - 119 p.
- Hughes T., Denton G.H., Grosswald M.G. Was there a late warm Arctic ice sheet? // Nature, 1977. - Vol. 266. - P. 590-602.
- Huru H. Lakselv. Hydrografi og evertebratfauna i Lakselvvassdraget, Midt-Finmark, i 1977079 // Tromsø, Naturvit. Rapp., 1982. - Vol. 35. - P. 1-64.
- Huru H. *Habrophlebia* (Eph., Leptophlebiidae) new to Norway // Fauna norv. Ser. B., 1984. - P. 107-108.
- Huru H. Occurrence and life cycle of *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827) (Plec. Perlidae) in North Norway // Fauna norv. Ser. B., 1987. - Vol. 34. - P. 14-18.
- Huru H. Effects of acidification on diversity of freshwater invertebrates in eastern Finnmark // Arctic Centre Publications, University of Lapland, 1992. - Vol. 4. - P. 137-140.
- Hynes H.B.N. The Ecology of Running Waters. Liverpool University Press, 1970. - 555 p.
- Illies J. Versuch einer allgemeinen biozonotischen Gliederung der Fließgewässer // Int. Rev. theor. gesam. Hydrobiol., 1961. - Vol. 46, No 2. - S. 205-213.
- Illies J., Botosaneanu L. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique // Mitteilungen, Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie., 1963. №12. - S. 1-57.

- Intercalibration of invertebrate fauna 9603 / G. Raddum ed. Bergen: University of Bergen, 1996. - 19 p.
- Invertebrates of Inari Lapland, Finland / S. Koponen ed. Kevo notes 1984. - Vol. 7.
- Järnfeldt H. Zur Limnologie einige Gewässer Finlands XI. Petsamo // Osa, 1934. - Vol. 14, N 10. - P. 172-347.
- Jeffries D.S., Snyder W.R. Atmospheric deposition of heavy metals in central Ontario // Water Air Soil Pollut., 1981. - Vol. 15. - P. 127-152.
- Johnson R.K. The life history, production and food habits of *Pontoporeia affinis* Lindström (Crustacea: Amphipoda) in mesotrophic Lake Erken // Hydrobiol., 1987. - Vol. 144. - P. 277-283.
- Kimmins D.E. A Revised Key to the Adults of the British Species of Ephemeroptera with notes on their Ecology // Freshw. Biol. Assoc. Sci. Publ., 1972. - Vol. 15. - P. 1-75.
- Kinnunen K. Acidification of waters in Finnish Lapland // Effects of air pollution and acidification in combination with climatic factors on forests, soils, and waters in northern Fennoscandia. Nord, 1990. - P. 72-78.
- Kontio M., Kähkönen A.-M. Geochemistry and variations of the sensitivity of soils to acidification in northern Finland // Environmental geochemistry in northern Europe / E. Pulkinen (Ed.). Chelsinki, 1991. - P. 53-60.
- Kortelainen P. Content of Total Organic Carbon in Finnish Lakes and its Relationships to catchment Characteristics // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1993. - Vol. 50. - P. 1477-1483.
- Kortelainen P., Saukkonen T. Organic vs. minerogenic acidity in headwater streams in Finland // Water Air and Soil Pollut., 1995. - Vol. 85. - P. 559-564.
- Krantzberg G., Stokes P.M. The importance of surface adsorption and pH in metal accumulation by chironomids // Environm. Toxicol. Chem., 1988. - Vol. 7. - P. 653-657.
- Kullberg A. Benthic macroinvertebrate community structure in 20 streams of varying pH and humic content // Environ. Pollut., 1992. - Vol. 78. - P. 103-106.
- Laakso M. Records of aquatic Oligochaeta from Finland // Ann. Zool. Fennici, 1967. - Vol. 4. - P. 560-566.
- Langeland A., Berger, H.M., Halleraker J.H., Huru H., Kashulin N., Lierhagen S., Lukin A., Muladal H., Nøst T., Schartau A.K.L., Yakovlev V. Pollution impact on freshwater communities in. Vol. the border region between Russia and Norway. II. Baseline study 1990-1992. NINA, 1993. - Vol. 44. - 53 p.
- Likens G.E. Beyond of shore line: A watershed-ecosystem approach // Verh. Intern. Verein. Limnol, 1984. - Vol. 22.- P. 1-22.
- Lillehammer A. Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark // Fauna Entomol. Scand., 1988. - Vol. 21. - P. 1-162.
- Limnofauna Europea. 2. Illies J. (ed.). Stuttgart: Auflage, 1978. - 532 p.
- Lindberg B., Wiederholm T. Notes on the taxonomy of European species of Chironomus (Diptera: Chironomidae) // Entomol. scand. Suppl., 1970. - Vol. 10. - P. 99-116.
- Lithner G., Borg H., Holm K. The bioavailability of metals at different pH and ambient concentrations of metals in the vicinity of the Rönnskär Smelters (N. Sweden). In: *Acid Reighn' 95?* Kluwer Academic Publishers, 1995a. - P. 370.
- Lithner G., Holm K., Borg H. Bioconcentration factors for metals in humic waters at different pH in the Rönnskär area (N. Sweden) // Water Air Soil Pollut., 1995b. - Vol. 85. - P. 785-790.

- Lopez G., Elmren R. Feeding depth and organic absorption for the deposit-feeding benthic amphipods *Pontoporeia affinis* and *Pontoporeia femorata* // Limnol. Oceanogr., 1989. - Vol. 34, № 6. - P. 982-991.
- Macan T.T. A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera with notes on their ecology // Scient. Publ. Freshwat. Biol. Assoc., 1979. - Vol. 20. - P. 1-80.
- Malmqvist B., Mäki M. Benthic macroinvertebrate assemblages in North Swedish streams: environmental relationships // Ecography., 1994. - Vol. 17. - P.33-38.
- Malmqvist B., Otto Ch. The influence of substrate stability on the composition of stream benthos: an experimental study // Oikos., 1987. - Vol. 48. - P. 9-16.
- Mannio J., Vuorenmaa J. Regional monitoring of lake acidification in Finland // Water, Air and Soil Pollut., 1995. - Vol. 85. - P. 571-576.
- Matschullat J., Andreae H., Lessmann D., Malessa V., Sievers U. Catchment acidification - from the top to down // Environment. Pollut., 1992. - Vol. 77. - P. 143-150.
- Meinander M. Suomen koskikorennot - Finlands bäcksländor (Plecoptera) // Notulae Entomologicae, 1980. - Vol. 60, No 7. - P. 7-10.
- Mittelbach G.G. Competition between refuging sunfishes and effects of fish densities on littoral zone invertebrates // Ecology, 1988. - V. 69, № 3. - P. 614-623.
- Moen V., Langeland A. Diurnal vertical and seasonal horizontal distribution patterns of *Mysis relicta* in a large Norwegian lake // J. of Plankton Research., 1989. - Vol. 11, N 4. - P. 729-745.
- Moiseenko T., Yakovlev V. Regional peculiarities of acid precipitation influence on the water ecosystems in the Kola North // Effects of Air Pollutants and Acidification in Combination with Climatic Factors on Forests, Soils, and Waters in northern Fennoscandia. Nord, 1990b. - P. 109-114.
- Moiseenko T., Yakovlev V., Lukin A., Kudryavtseva L. The Ecosystem of Kola Mountain Lakes. Early response indicators of atmospheric pollution. Oslo, NIVA, 1994. - 24 p.
- Moore J.W. The role of algae in the diet of *Asellus aquaticus* L. and *Gammarus pulex* L. // Animal Ecology, 1975. - Vol. 44, N 3. - P. 719-730.
- Moore J.W. Importance of algae in the diet of subarctic population of *Gammarus lacustris* and *Pontoporeia affinis* // Can. J. Zool., 1977. - Vol. 55, N 3. - P. 637-641.
- Moore J.W. Some factors influencing the diversity and species composition of benthic invertebrate communities in twenty arctic and subarctic lakes // Int. Revue Ges. Hydrobiol., 1978. - Vol. 63. - P. 757-771.
- Moore J.W. Diversity indices and indicator species as measurements of water pollution in a subarctic lake // Hydrobiol., 1979. - Vol. 66, N 1. - P. 73-80.
- Müller-Libenau I. Revision der europäischen Arten der Gattung *Baetis* Leach, 1815 (Insecta, Ephemeroptera). Göttingen, Max-Planck-Gesellschaft, 1969. - 214 p.
- Nilsson A.N. A Key to the larvae of the Fennoscandian Dytiscidae (Coleoptera) // Fauna Nordlandica, 1982. - Vol. 2. - P. 1-45.
- Nilsson A.N. Larvae of northern European *Hydroporus* (Coleoptera: Dytiscidae) // Syst. Entomol., 1989. - Vol. 14. - P. 99-115.
- Norris R.H., Georges A. Analysis and interpretation of benthic macroinvertebrate surveys / Rosenberg D.M. and Resh V.H. (eds). Freshwater biomonitoring and benthic macroinvertebrates. Chapman and Hall, New York, 1992. - P. 234-287.
- Nøst T., Aagard K., Arnekleiv J.V., Jensen J.W. Vassdragsregulering og ferskvannsinvertebrater. En oversikt over kunnskapsnivået. Økoforsk utredning, Trondheim, 1986, N 1. - 80 p.

- Nøst T., Lukin A., Shartau A.K. Kashulin N., Yakovlev V. Impacts of Pollution on Freshwater communities in the Border Region between Russia and Norway. III. Results of the 1990-1996. University Trondheim, 1997. - 38 p.
- Nøst T., Yakovlev V.A., Berger H.M., Kashulin N.A., Lukin A., Muladal H. Impacts of pollution on freshwater communities in the border areas between Russia and Norway. 1. Preliminary study in 1990. NINA Report., 1991. - Vol. 26. - 41 p.
- Økland J. Distribution and ecology of the fresh-water snails (Gastropoda) of Norway // Malacologia, 1969. - Vol. 9. - P. 143-151.
- Økland J. Lakes and Snails. Environment and gastropoda in 1500 Norwegian lakes, ponds and rivers // Universal Book Services. Oegstgeest, The Netherlands, 1990. - 516 p.
- Økland J., Økland, K.A. The effects of acid deposition on the benthic animals in lakes and streams // Experientia. 1986. - Vol. 42. - P. 471-486.
- Økland K.A. On the distribution and Ecology of *Gammarus lacustris* G.O.Sars in Norway, with Notes on its Morphology and Biology // Norw. J. Zool., 1969. - Vol. 17, N 2. - P. 11-152.
- Økland K.A. Localities with *Asellus aquaticus* and *Gammarus lacustris* G.O. Sars in Norway, and a revised system of faunistic regions // SNSF Teknisk Notat., 1979. - Vol. 49/79. - P. 1-64.
- Økland K.A. Om fiskelus *Argulus* - bygning og levevis, samt registrerte funn i Norge // Fauna, 1985. - Vol. 38. - P. 53-59.
- Oliver D. R. Life history of the Chironomidae // Ann. Rev. Entomol., 1971. - Vol. 16. - P. 211-230.
- Olsson P., Pettersson A. Oligotrophication of Acidified Lakes - A Review of Hypotheses // Ambio, 1993. - Vol. 22. - P. 312-317.
- Ormerod S.J., Edwards R.W. The ordination and classification of macroinvertebrate assemblages in the catchment of the River Wye in relation to the environmental factors // Freshw. Biol., 1987. - Vol. 17. - P. 533-546.
- Otto C., Svensson B.S. Properties of acid brown waters streams in South Sweden // Arch. Hydrobiol., 1983. - Vol. 99, N 1. - P. 15-36.
- Paine R.T. Food-webs: Linkage, interaction strength and community structure // J. Animal. Ecol., 1980. - Vol.49. - P. 667-685.
- Panelius S. Finlands Makroskopiska Evertebrater (exclusive Arthropoda). Helsingfors., 1972. - 37 p.
- Petersen R.C.Jr., Hargeby A., Kullberg A. The biological role of humic material in acidified waters. A Summary of the Chemistry, Biology and Ecotoxicology of Aquatic Humus in Acidified Surface Waters. National Swedish Environm. Protect. Board. Solna. - 1987. - Vol. 33, № 88. - 147 p.
- Pinder L.C.V. Biology of freshwater Chironomidae // Ann. Rev. Entomol., 1986. - Vol. 31. - P. 1-23.
- Raddum G.G. Effects of low pH on insects larvae. SNSF-project, 1979. IR45/79. - 58 p.
- Raddum G.G., Fjellheim A. Acidification and early warning organisms in freshwater in Western Norway // Verh. Int. Ver. Limnol., 1984. - Vol. 23. - P. 1973-1980.
- Raddum G.G., Fjellheim A., Hesthagen T. Monitoring of acidification by the use of aquatic organisms // Verh. Int. Ver. Limnol., 1988. - Vol. 23. - P. 2291-2297.
- Raddum G.G., Saether O.A. Chironomid communities in Norwegian lakes with different degrees of acidification // Verh. Int. Ver. Limnol., 1981. - Vol. 21. - P. 399-405.

- Resh V.H., Rosenberg D.M.* The ecology of aquatic insects. N.-Y.: Praeger Publ., 1984. - 625 p.
- River and Stream Ecosystems / Cushing C.E., Cummins K.W., Minshall G.W. (eds.) Elsevier Publ., 1995.
- River ecology / Whitton B.A. ed. Blackwell, England, 1975.- 725 p.
- Rodushkin I.V., Moiseenko T.I., Kudryavseva L.P.* Aluminium in the surface waters of the Kola Peninsula, Russia // *The Sci. Total Envir.*, 1995. - Vol. 163. - P. 55-59.
- Rosseland B.O., Staurnes M.* Physiological Mechanisms for Toxic Effects and Resistance to Acidic Water: An Ecophysiological and Ecotoxicological Approach // *Acidification of Freshwater Ecosystems: Implications for the Future* / C.E.W. Steinberg, R.F. Wright eds., 1994. - P. 227-246.
- Särkkä J.* A quantitative ecological investigation of the littoral zoobenthos of an oligotrophic Finnish lake // *Ann. Zool. Fennici.*, 1983. - Vol. 20. - P. 157-178.
- Saaristo M.I., Savolainen E.* Suomen päiveänkorennot - Finlands dagsländor (Ephemeroptera) // *Notule Entomol.*, 1980. - Vol. 60. - P. 181-186.
- Saether O.A.* Notes on the bottom fauna of two small lakes in northern Norway // *Nytt Mag. Zool.*, 1967. - Vol. 14. - P. 96-124.
- Saether O.A.* Chironomids of the Finse Area, Norway, with special reference to their distribution in a glacier brook // *Arch. Hydrobiol.*, 1968. - Vol. 64, N 4. - P. 426-483.
- Saether O.A.* Chironomid communities as water quality indicators // *Holarctic Ecol.*, 1979. - Vol. 2. - P. 65-74.
- Salemaa H.* Karyology of the northern Baltic peracardian Crustacea // *Sarsia*, 1986. - Vol. 71. - P. 17-25.
- Serra-Tosio B.* Ecologie et biogéographie des Diamesini d'Europe (Diptera, Chironomidae) // *Trav. Lab. Hydrobiol. Grenoble.*, 1973. - Vol. 63. - P. 5-175.
- SFS 5077. Suomen Standardisoimisliitto 1989-06-26. Vesitutkimukset. Pehmeiden Pohjien Pohjaeläimistö. Helsinki: Vesi- ja ympäristöhallitus, 1989. - 8 p.
- Shwenneker B.W., Hellenthal R.A.* Sampling Consideration in Using Stream Insects // *Environ. Entomol.*, 1984. - Vol. 13, N 3. - P.741-750.
- Sivertsen B., Makarova T., Hagen L.O., Baklanov A.* Air Pollution in the Border Areas of Norway and Russia. Norsk Institute for Luftforskning Rapp. OR8/92, 1992. - 14 p.
- Starodub M.E., Wong P.T.S., Mayfield C.I., Chau Y.K.* Influence of Complexation and pH on Individual and Combined Metal Toxicity to a Freshwater Green Alga // *Can. J. Aquat. Sci.*, 1987. - Vol. 44. - P. 1173-1180.
- Stenson J.F.T., Svensson J.-E., Svedang M.* Changes and interactions in the Pelagic Community in Acidified Lakes in Sweden // *Ambio.*, 1993. - Vol. 22. - P. 277-288.
- Sterritt R.M., Lester I.N.* Trace metals toxicity // *Sci. Total Environ.*, 1980. - Vol. 14. - P. 5-18.
- Stream ecology: Application and Testing of General Ecological Theory / Baernes J.R., Minshall G.W. (eds) Plenum Proc. N.-Y., L., 1983. - 399 p.
- Svensson B.S.* Sveriges dagsländor (Ephemeroptera), bestämning av larver // *Ent. Tidskr.*, 1986. - Vol. 107. - P. 91-106.
- Thienemann A.* Lappländische Chironomidae und ihre Wohngewässer // *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 1941. - Vol. 17. - P. 1-253.
- Tobias D.* Köcherfliegen und Steinfliegen einiger Gewässer in Sør-Varanger (Nord Norwegen) // *Sanckenbergiana biol.*, 1973. - Vol. 52. - P.227-245.
- Townsend C.R., Hildrew A.G., Francis J.* Community structure in some southern English streams: the influence of physicochemical factors // *Freshw. Biol.*, 1983. - Vol. 13. - P. 521-544.

- Urk G. van, Kerkum F. C.M., Smit H. Life Cycle Patterns, Density, and Frequency of Deformities in Chironomus Larvae (Diptera: Chironomidae) over a Contaminated Sediment Gradient // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1992. - Vol. 49, N 11. - P. 2291-2299.
- Väinölä R. Sibling species and phylogenetic relationships of *Mysis relicta* (Crustacea: Mysidacea) // Ann. Zool. Fennici., 1986. - Vol. 23. - P. 207-221.
- Väinölä R., Riddoch B.J., Ward R. D., Jones R.I. Genetic zoogeography of the *Mysis relicta* species group (Crustacea: Mysidacea) in Northern Europe and North America // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1994. - Vol. 51, N 11. - P. 1490-1505.
- Väinölä R., Rockas H. New distributional data on "glacial relict" crustaceans // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1990. - Vol. 27. - P. 215-220.
- Väinölä R., Varvio S.-L. Molecular divergence and evolutionary relationships in *Pontoporeia* (Crustacea: Amphipoda) // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989. - Vol. 46. - P. 1705-1713.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980. - Vol. 37, N 1. - P. 130-137.
- Versteeg D.J., Graney R.L., Giesy J.P. Field utilization on clinical measures for the assessment of xenobiotic stress in aquatic organisms // Aquatic Toxicology and Hazard Assessment. Vol. 10. Philadelphia: Spec. Tech. Publication, 1988. - P. 289-306.
- Viarengo A. Heavy metals in marine invertebrates: mechanisms of regulation and toxicity at the cellular level // Crit. Rev. Aquat. Sci., 1989. - Vol. 1. - P. 295-317.
- Vollenweider R.A. Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology // Schweiz. Z. Hydrol., 1975. - Vol. 37, N 1. - P. 53-84.
- Wülker W. Lebenszyklus und Vertikalverteilung der Chironomide *Sergentia coracina* Zett. im Titisee // Verh. int. Ver. Limnol. 1961. Vol. 14. S. 962-967.
- Wagemann R., Snow N.B., Rosenberg D.M., Lutz A. Arsenic in sediments, water and aquatic biota from lakes in the vicinity of Yellowknife Northwest Territories, Canada // Archiv. Environ. Contam. Toxicol., 1978. - Vol. 7. - P. 169-191.
- Walker I.R., Mathewes R.W. Chironomidae (Diptera) remains in surficial lake sediments from the Canadian Cordillera: analysis of the fauna across an altitudinal gradient // Journ. Paleolimnol., 1989. - Vol. 2. - P. 61-80.
- Wallace J.B., Grubauch J.W., Whiles M.R. Biotic indices and stream ecosystem processes: results from an experimental study // Ecol. Applic., 1996. - Vol. 6. - P. 140-151.
- Wallace J.B., Merritt R.W. Filter Feeding Ecology of Aquatic Insects // Ann. Rev. Entomol., 1980. - Vol. 25. - P. 103-132.
- Warwick W.R. Morphological abnormalities in Chironomidae (Diptera) larvae as measures of toxic stress in freshwater ecosystems: indexing antennal deformities in *Chironomus* Meigen // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1985. - Vol. 42. - P. 1881-1941.
- Warwick W.R. Morphological deformities in Larvae of *Procladius* Skuse (Diptera: Chironomidae) and their Biomonitoring Potential // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1989. - Vol. 46. - P. 1225-1270.
- Welch H.E. Ecology of Chironomidae (Diptera) in a polar lake // J. Fish. Res. Bd. Can., 1980. - Vol. 33. - P. 227-247.
- Wesley S.E. Tolerance of *Mysis relicta* to thermal Shock and Light // Trans. Amer. Fish. Soc., 1970. - Vol. 99, № 2. - P. 418-422.
- Wetzel R.G. Limnology. Lake and River Systems. San Diego: Academic Press, 2001. - 1006 p.

- Wetzel R.G., Likens G.E. Limnological Analyses. 3-rd Edition. New York: Springer-Verlag, 2000. - 429 p.
- Wiederholm T. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1 Larvae // Ent. scand. Suppl., 1983. - Vol. 19. - P. 1-450; Part 2 Pupae // Ent. scand. Suppl., 1986. - Vol. 28. - P. 1-482; Part 3 Adult males // Ent. scand. Suppl., 1989. - Vol. 34. - P. 1-532.
- Wiederholm T. Chironomids as indicators of water quality in Swedish lakes // Acta Univer. Carol. Biol., 1978. - N 1-2. - P. 275-283.
- Wiederholm T. Incidence of deformed chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) in Swedish lakes // Hydrobiologia., 1984. - Vol. 109. - P. 243-249.
- Winner R.W., Boesel M.W., Farrell M.P. Insects community structure as an index of heavy-metal pollution in lotic ecosystems // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980. - Vol. 37. - P. 647-655.
- Wood C.M., McDonald D.G. Physiological mechanisms of acid toxicity to fish // Acid Rain. Fisheries / R.E. Johnson ed., 1987. - P. 197-226.
- Wren C.D., Stephenson G.L. Effect of acidification on metal accumulation and toxicity. // Environ. pollut., 1991. - Vol. 71. - P. 205-241.
- Wright D.A. Calcium balance in premolt and postmolt *Gammarus pulex* (Amphipoda) // Freshwater Biol., 1980b. - Vol. 10. - P. 571-579.
- Wright J.F., Furse M.T., Armitage P.D. Use of macroinvertebrate to detect environmental stress in running waters // Water Quality and Stress Indicators in Marine and Freshwater ecosystems: Linking Levels and Organization (Individuals, Populations, Communities). Publ. Freshw.Biol.Associat., 1994. - P. 15-34.
- Wright J.F., Moss D., Armitage P.D., Furse M.T. A preliminary classification of running-water sites in Great Britain based on macro-invertebrate species and the prediction of community type using environmental data // Freshw. Biol., 1984. - Vol. 14. - P. 221-256.
- Yakovlev V. Acidity of small lakes in Finnish Lapland-based on aquatic macroinvertebrate studies in 1993-1995. Rovaniemi (Finland): Rovaniemin kaupungin painatuskeskus, 1999. - 48 p.
- Yakovlev V. Zooplankton of Sub-arctic Imandra Lake following water quality improvements, Kola Peninsula, Russia // Chemosphere, 2000a. - Vol. 42, N 1. - P.85-92.
- Yakovlev V. Recent state of *Monoporeia affinis*, a malacostracan glacial relict species in the Imandra lake of the Kola Peninsula, Russia // Crangon, 2000b. - N 4. - P. 71-78.
- Yakovlev V. Occurrence of *Gammarus lacustris* G.O. Sars (Amphipoda) in the north-eastern Fennoscandia and Kola Peninsula in relation to environmental and anthropogenic factors // Polskie Archivum Hydrobiologii., 2000c. - Vol. 47, N 3-4. - P. 671-680.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таксономический состав бентосной фауны на территории
северной Фенноскандии (1978-1996 гг.)

Таксоны	Мурманская обл.	Северная Финляндия	Восточная Норвегия
1	2	3	4
HYDROIDA sp. indet.	+		+
TURBELLARIA sp. indet.	+	+	+
NEMATODA sp. indet.	+	+	+
<i>Gordius aquaticus</i> L.	+	+	+
OLIGOCHAETA			
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Gruith.)	+	+	
<i>Ch. diaphanus</i> (Gruith.)	+		+
<i>Chaetogaster</i> spp.	+		
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny)	+	+	+
Enchytraeidae spp.	+	+	+
<i>Ilyodrilus hammoniensis</i> (Mich.)	+		
<i>Lamprodrilus</i> sp.	+		
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	+		+
<i>Limnodrilus</i> spp.	+		
<i>Lumbricus rubellus</i> Hoffm.	+		+
<i>L. terrestris</i> Linnaeus	+	+	
Lumbriculidae spp.	+	+	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Mull.)	+	+	+
Naididae spp.	+	+	+
<i>Nais barbata</i> (Mull.)	+		
<i>N. communis</i> Piguet	+		
<i>N. pseudobtusa</i> Piguet.	+		
<i>Nais</i> spp.	+	+	
<i>Pristina</i> sp.	+		
<i>Psammoryctedes barbatus</i> (Grube)	+		
<i>Rhyacodrilus coccineus</i> (Veid.)	+		
<i>Rhyacodrilus</i> spp.	+		
<i>Rhynchelmis tetratheca</i> Mich.	+		+
<i>Slavina appendiculata</i> (Od.)	+		+
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	+	+	+
<i>Stylaria lacustris</i> (Linn.)	+	+	
<i>Stylodrilus heringianus</i> Clap.	+	+	+
<i>Tubifex tubifex</i> (Mull.)	+		+
Tubificidae spp.	+	+	+
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Orst.)	+		+
HIRUDINEA			
<i>Acanthobdella peledina</i> Grube	+		
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	+		
<i>Erpobdella</i> sp.	+	+	
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	+	+	+
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	+	+	+
<i>G. concolor</i> (Apat.)		+	

1	2	3	4
<i>Glossiphonia</i> spp.	+	+	
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	+	+	
GASTROPODA			
<i>Anisus (Bathyomphalus) contortus</i> L.	+	+	
<i>Gyraulus acronicus</i> Ferussac	+	+	+
<i>G. albus</i> Muller	+	+	+
<i>G. laevis</i> Alder	+		+
<i>G. rossmaesleri</i> Auersw.	+	+	
<i>Gyraulus</i> spp.	+	+	
<i>L. palustris</i> Muller	+	+	
<i>L. peregra</i> Muller	+	+	+
<i>L. truncatula</i> Muller		+	
<i>Myxas glutinosa</i> Muller	+		+
<i>Segmentina (Hippeutis) complanatus</i> L.		+	
<i>Valvata (Atropidina) sibirica</i> Midd.		+	
<i>Valvata (Borystenina) naticina</i> Menke		?	
<i>V. (Cincinna) piscinalis</i> Muller	+	+	
<i>V. (Valvata) cristata</i> Muller	+	+	+
<i>Valvata</i> spp.		+	
LAMELLIBRANCHIATA			
<i>Margaritifera margaritifera</i> L.	+		
<i>Pisidium amnicum</i> Muller	+		+
<i>P. casertanum</i> Poli	+	+	+
<i>P. conventus</i> Clessin	+		
<i>P. henslowanum</i>	+	+	+
<i>P. hibernicum</i> Westerl.	+	+	+
<i>P. lilljeborgi</i> Clessin	+		+
<i>P. milium</i> Held.	+		+
<i>P. nitidum</i> Jenins	+	+	+
<i>P. obtusale</i> Lam.	+	+	+
<i>P. subtruncatum</i> Malm.	+	+	+
<i>Pisidium</i> spp.	+	+	+
<i>Sphaerium corneum</i> L.	+		
<i>S. lacustre</i> Muller	+		
<i>S. nitidum</i> Clessin	+		
<i>Sphaerium</i> spp. indet.	+	+	+
Sphaeridae spp. indet.	+	+	+
ARANEINA spp. indet.			
Hydracarina spp. indet.	+	+	+
GRUSTACEA			
<i>Argulus coregoni</i> (Thorell)	+		
<i>Asellus aquaticus</i> Sars	+	+	+
<i>Gammarus lacustris</i> Sars.	+	+	+
<i>Monoporeia affinis</i> Lindstr.	+		
<i>Mysis relicta</i> Loven	+		
EPHEMEROPTERA			
<i>Ameletus inopinatus</i> Etn.	+	+	+
<i>Arthroperlea congener</i> Bengst.	+		+

1	2	3	4
<i>Baetis digitatus</i> Bgtss.	+	+	+
<i>B. fuscatus</i> L.	+	+	+
<i>B. lapponicus</i> Bgtss.	+		+
<i>B. macani</i> Kimm.	+	+	+
<i>B. muticus</i> L.	+	+	+
<i>B. niger</i> L.	+	+	
<i>B. rhodani</i> Pict.	+	+	+
<i>B. scambus</i> Etn.	+		
<i>B. subalpinus</i> Bgtss.	+	+	+
<i>B. vernus</i> Curt.	+	+	
<i>Baetis</i> spp.	+	+	+
<i>Baetidae</i> spp.	+		
<i>Caenis horaria</i> L.	+	+	+
<i>C. macrura</i> Steph.	+		
<i>C. rivulorum</i> Etn.		+	
<i>Centroptilum luteolum</i> Mull.	+	+	+
<i>Cloeon dipterum</i> L.		+	
<i>C. simile</i> Etn.		+	
<i>Ecdyonurus</i> sp.		+	
<i>Ephemera danica</i> Mull.	+	+	
<i>E. vulgata</i> L.	+		
<i>Ephemerella aurivillii</i> Bgtss.	+	+	+
<i>E. ignita</i> Poda	+	+	+
<i>E. mucronata</i> Bgtss.	+		
<i>E. notata</i> Poda	+		
<i>Ephemerella</i> spp.	+		
<i>Habroflebia fusca</i> Curt.	+	+	
<i>Heptagenia dalecarlica</i> Bgtss.	+	+	+
<i>H. fuscogrisea</i> Retz.	+	+	
<i>H. joernensis</i> Bgtss.	+		
<i>H. sulphurea</i> Mull.	+	+	+
<i>Heptagenia</i> spp.		+	
<i>Leptophlebia marginata</i> L.	+		+
<i>L. vespertina</i> L.	+		+
<i>Leptophlebia</i> spp.	+	+	+
<i>Leptophlebiae</i> spp.	+	+	+
<i>Metretopus alter</i> Bgtss.	+	+	+
<i>M. borealis</i> Etn.	+	+	+
<i>Metretopus</i> spp.	+		
<i>Parameletus chelifer</i> Bgtss.			+
<i>Paraleptophlebia cincta</i> Retz.	+		+
<i>P. submarginata</i> Steph.	+		
<i>P. wernerii</i> Ulm.	+		
<i>Paraleptophlebia</i> spp.	+	+	+
<i>Siphonurus aestivalis</i> Etn.	+		+
<i>Siphonurus alternatus</i> Say.	+	+	
<i>S. lacustris</i> Etn.			+
<i>Siphonurus</i> spp.	+		+

1	2	3	4
PLECOPTERA			
<i>Amphynemura borealis</i> Morton	+		+
<i>A. standfussi</i> Ris.	+		
<i>Amphynemura sulcicollis</i> Steph.	+	+	+
<i>Arcynopteryx compacta</i> McL.	+	+	+
<i>Dinocras cephalotes</i> (Curt.)	+		
<i>Diura bicaudata</i> L.	+	+	+
<i>D. nanseni</i> Kmp.	+	+	+
<i>Diura</i> spp.	+	+	
<i>Capnia atra</i> Mort.	+	+	+
<i>Capnopsis schilleri</i> Rost.	+	+	+
<i>Isogenus nubecula</i> Newm.	+	+	+
<i>Isoperla difformis</i> Klp.	+	+	+
<i>I. grammatica</i> Poda	+	+	
<i>I. obscura</i> Zett.	+	+	+
<i>Isoperla</i> spp.	+	+	+
<i>Leuctra digitata</i> Kmp.	+	+	+
<i>L. fusca</i> L.	+	+	+
<i>L. hippopus</i> Kmp.	+	+	+
<i>L. nigra</i> Ol.	+	+	+
<i>Leuctra</i> spp.	+	+	+
<i>Nemoura arctica</i> Esp.-P.	+	+	
<i>N. avicularis</i> Morton	+	+	+
<i>N. cinerea</i> Retz.	+	+	
<i>N. sahlbergi</i> Morton			+
<i>N. viki</i> Lilleham.		+	
<i>Nemoura</i> spp.	+	+	+
<i>Nemurella picteti</i> Klp.	+	+	+
Perlodidae spp.	+	+	
<i>Protonemura meyeri</i> Pictet	+	+	+
<i>Siphonoperla burmeisteri</i> Pictet			+
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> L.	+	+	+
<i>Xantoperla apicalis</i> Newm.	+	+	
ODONATA			
<i>Aeshna juncea</i> (L.)	+	+	
<i>Ae. subarctica</i> Walker	+	+	
<i>Aeshna</i> spp.	+	+	
<i>Coenagrion armatum</i> Charp.	+		
<i>C. concinnum</i> Joh.	+		
<i>C. hastulatum</i> (Charp.)	+	+	
<i>C. pulchellum</i> (Linden)	+		
<i>Coenagrion</i> spp.		+	
Corduliidae spp.	+	+	
<i>Enallagma cythigerum</i> (Charp.)	+		
<i>Gomphus</i> sp.		+	
<i>Leucorrhinia dubia</i> (Linden)		+	
<i>L. rubicunda</i> (L.)	+		
<i>Leucorrhinia</i> spp.	+	+	

1	2	3	4
<i>Libellula quadrimaculata</i> L.		+	
Libellulidae spp.		+	
<i>Somatochlora alpestris</i> (Selys)		+	
<i>S. arctica</i> (Tett.)	+	+	
<i>S. metallica</i> (Linden)	+		
<i>S. sahlbergi</i> Trybom.	+	+	
<i>Somatochlora</i> spp.	+	+	
<i>Sympetrum vulgatum</i> (L.)		+	
<i>Sympetrum</i> spp.	+	+	
HEMIPTERA			
<i>Arctocoris carinata</i> (Sahlb.)	+		+
<i>Callicorixa praeusta</i> (Fieb.)	+		
<i>C. producta</i> (Reut.)	+		
<i>C. wallostoni</i> (Dgl.&Sc.)			+
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieb.)	+		
<i>Hesperocorixa</i> spp.	+		
<i>Gerris</i> spp.	+	+	+
<i>Glaenocoris propinqua</i> (Fieb.)			+
Corixidae spp. indet.	+	+	+
<i>Notonecta glauca</i> L.	+	+	+
<i>Sigara falleni</i> (Fieb.)	+		+
<i>S. fallenoidea</i> Hungf.	+	+	+
<i>Sigara</i> spp.			
COLEOPTERA			
<i>Agabus</i> spp.	+	+	+
<i>Bidessus</i> spp.	+		
<i>Brychius</i> sp.	+		
<i>Coelambus</i> spp.	+		+
<i>Colymbetes dolabratus</i> (Payk.)	+	+	
<i>C. paykulli</i> Er.	+		
<i>C. striatus</i> L.	+		
Colymbetidae spp.	+	+	+
<i>Deronectes</i> spp.	+		
Dryopidae spp.	+		
<i>Dytiscus circumcinctus</i> (Ahrens)			
<i>D. lapponicus</i> Gyll.			
<i>Dytiscus</i> spp.			
Dytiscidae spp.	+	+	+
<i>Enochrus</i> spp.	+		
<i>Elmis aenea</i> Ph. Muller	+	+	+
Elminthidae spp.	+	+	+
<i>Graptodytes</i> spp.	+		
<i>Gaurodytes affinis</i> (Payk.)	+	+	
<i>G. arcticus</i> Thoms.	+		+
<i>G. congener</i> (Payk.)	+		
<i>Gaurodytes</i> spp.	+		+
<i>Gyrinus</i> spp.	+	+	+
<i>Haliplus flavicollis</i> Sturm	+		

1	2	3	4
<i>H. fulvus fulvus</i> Fabr	+		
<i>H. lineoatus</i> Manh	+		
<i>H. ruficollis</i> Deg.	+		
<i>H. wehnckeii</i> Gern.	+		
<i>Haliplus</i> spp.	+	+	+
Haliplidae spp.	+	+	+
<i>Helophorus</i> spp.	+	+	
<i>Hydraena</i> spp.	+		
<i>Hydrobiidae</i> spp.	+	+	
<i>Hydroporus discretus</i> Faim.	+		
<i>H. palustris</i> L.	+		
<i>H. tartaricus</i> Leconte	+		
Hydroporidae spp.	+	+	+
<i>Hydroporus</i> spp.	+	+	
<i>Hydrochus</i> spp.			+
<i>Hygrotus decoratus</i> Gyll.	+	+	
<i>Hygrotus</i> spp.	+	+	+
<i>Hyphydrus ovatus</i> (L.)	+		
<i>Ilybius angustior</i> (Gyll.)	+		
<i>I. fenestratus</i> (Fabr.)	+		+
<i>I. fuliginosus</i> (Fabr.)	+		+
<i>Ilybius</i> spp.	+	+	+
<i>Laccophilus</i> spp.	+	+	
<i>Limnius volckmari</i> Panzer	+	+	+
<i>Noterus crassicornis</i> (Mull.)	+		
<i>Oreodytes alpinus</i> (Payk.)	+	+	+
<i>O. rivalis</i> (Gyll.)	+	+	+
<i>O. septentrionalis</i> (Gyll.)	+	+	
<i>Oreodytes</i> sp.	+		+
<i>Oulimnius tuberculatus</i> Ph. Muller	+	+	
<i>Platambus maculatus maculatus</i> L.	+	+	+
<i>Potamonectes</i> spp.	+		+
<i>Rhantus exoletus</i> (Forst.)	+		
<i>R. suturellus</i> Harr.	+	+	
<i>Rhantus</i> spp.	+		
<i>Scarodytes</i> spp.	+		
MEGALOPTERA			
<i>Sialis fuliginosa</i> Pictet		+	+
<i>Sialis lutaria</i> L.		+	
<i>Sialis morio</i> Klingst.	+	+	+
<i>Sialis sibirica</i> MacLachl.	+	+	+
<i>Sialis sordida</i> Klingst.	+	+	+
<i>Sialis</i> spp.	+	+	+
LEPIDOPTERA			
Lepidoptera spp.	+		+
TRICHOPTERA			
<i>Agapetus ochripes</i> Curtis	+		
<i>Agraylea cognatella</i> McL.	+		

1	2	3	4
<i>A. multipunctata</i> Curtis			+
<i>Agraylea</i> spp.	+		
<i>Agrypnia obsoleta</i> Hagen.	+		
<i>A. pagetana</i> Curtis	+	+	+
<i>A. picta</i> Kol.	+	+	
<i>A. varia</i> Fabr.	+		
<i>Agrypnia</i> spp.	+	+	
<i>Anitella obscurata</i> McL.	+		
<i>Anabolia concentrica</i> (Zett.)	+		
<i>A. laevis</i> (Zett.)	+		
<i>A. nervosa</i> Curtis	+		
<i>Anabolia</i> sp.	+		
<i>Apatania auricola</i> Forssl.	+		
<i>A. hispida</i> Forssl.	+		
<i>A. stigmatella</i> Zett.	+		
<i>A. wallengreni</i> McL.	+		
<i>A. zonella</i> Zett.	+		
<i>Apatania</i> sp.	+	+	+
<i>Arctopsyche ladogensis</i> Kol.	+	+	+
<i>Asynarchus lapponicus</i> (Zett.)	+		
<i>Athripsodes cinereus</i> Curtis		+	
<i>A. atterimus</i> Steph.	+		
<i>Athripsodes</i> spp.		+	
<i>Bereodes minutus</i> L.		+	
<i>Ceraclea annulicornis</i> Steph.	+	+	+
<i>C. dissimilis</i> Steph.	+		
<i>C. fulva</i> Ramb.	+		
<i>Ceraclea</i> spp.		+	
<i>Ceratopsyche silfvenii</i> Ulmer.		+	
<i>Chaetopteryx sahlbergi</i> McL.	+		
<i>Ch. villosa</i> Fabr.	+		
<i>Chaetopteryx</i> spp.	+		
<i>Cyrnus flavidus</i> McL.	+	+	+
<i>C. insolutus</i> McL.		+	
<i>C. trimaculatus</i> Curtis	+		
<i>Ecnomus tenellus</i> Ramb.	+		+
<i>Goera pilosa</i> Fabr.	+		
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i> Retz.	+		
<i>G. signatipennis</i> McL.	+		
<i>Grammotaulius</i> spp.	+		
<i>Halesus digitatus</i> Schrank	+		
<i>H. tesellatus</i> Ramb.	+		
<i>Halesus</i> spp.	+		+
<i>Holocentropus dubius</i> Rbr.		+	
<i>H. picicornis</i> Steph.	+	+	
<i>H. stagnalis</i> Albarda		+	
<i>Holocentropus</i> spp.		+	+
<i>Hydatophylax infumatus</i> McL.	+		

1	2	3	4
<i>Hydropsyche angustipennis</i> Curtis		+	
<i>H. contubernalis</i> McL.	+	+	
<i>H. pellucidula</i> Curtis	+	+	
<i>H. silfenii</i> Ulmer	+		
<i>H. siltalai</i> Dohler	+	+	
<i>Hydropsyche</i> spp.	+	+	+
<i>Hydroptila forcipata</i> Eaton	+		
<i>H. pulchricornis</i> Pictet	+		
<i>Hydroptila</i> spp.	+	+	+
Hydroptilidae spp.		+	
<i>Ithytrichia lamellaris</i> Eaton		+	
<i>Lepidostoma hirtum</i> Fbr.	+	+	+
Leptoceridae spp.	+		
<i>Limnephilus affinis</i> Curtis	+		
<i>L. borelis</i> Zett.	+		
<i>L. centralis</i> Curtis	+		
<i>L. femoralis</i> Kirby	+		
<i>L. femoratus</i> Zett.	+		
<i>L. fenestratus</i> Zett.	+		
<i>L. griseus</i> L.	+		
<i>L. lunatus</i> Curtis.	+		
<i>L. nigriceps</i> Zett.	+		
<i>L. politus</i> McL.	+		
<i>L. rhombicus</i> L.	+		
<i>L. scalenus</i> Wallengr.	+		
<i>L. stigma</i> Curtis	+		
<i>Limnephilus</i> spp.	+		+
Limnephilidae spp.	+	+	+
<i>Lype phaeopa</i> (Steph.)	+		
<i>Micrasema gelidum</i> McL.		+	+
<i>Micropterna lateralis</i> Steph.	+		
<i>Micropterna</i> sp.	+		
<i>Molanna albicans</i> Zett.	+	+	+
<i>M. angustata</i> Curtis	+	+	+
<i>Molanna</i> spp.		+	+
<i>Molannodes tinctus</i> Zett.	+	+	+
<i>Mystacides azurea</i> L.	+	+	+
<i>M. longicornis</i> L.	+		
<i>M. nigra</i> L.	+	+	
<i>Mystacides</i> spp.	+	+	
<i>Nemataulius punctatolineatus</i> Retz.	+		
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	+	+	+
<i>Notidobia ciliaris</i> L.	+	+	
<i>Oecetis lacustris</i> Pictet	+		
<i>O. ochracea</i> Curtis	+		
<i>Oecetis</i> sp.	+		+
<i>Oligostomis reticulata</i> L.	+	+	
<i>Oligotricha lapponica</i> Hagen	+		

1	2	3	4
<i>O. striata</i> L.	+		+
<i>Oxyethira distinctella</i> McL.	+		
<i>O. flavicornis</i> Pictet	+		
<i>O. frici</i> Klap.	+		
<i>O. simpex</i> Ris.	+		
<i>O. tristella</i> Klap.	+		+
<i>Oxyethira</i> spp.		+	+
<i>Oxytrichia mirabilis</i> Morton	+		
<i>Phacoptetyx brevipennis</i> Curtis.	+		
<i>Philopotamus montanus</i> Don.	+	+	+
<i>Phryganea bipunctata</i> Retz.	+	+	+
<i>Ph. grandis</i> L.	+		+
<i>Phryganea</i> spp.	+		
Phryganeidae spp.		+	+
<i>Plectrocnemia conjuncta</i> Martynov	+		
<i>P. conspersa</i> Curtis	+		+
<i>Plectrocnemia</i> spp.		+	
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pictet	+	+	+
<i>P. irroratus</i> Curtis		+	
Polycentropodidae spp.	+	+	+
<i>Potamophylax cingulatus</i> Steph.	+		
<i>P. latipennis</i> Curtis	+		+
<i>P. nigricornis</i> Pictet	+		
<i>Potamophylax</i> spp.	+		+
<i>Psychomyia pusilla</i> Fbr.	+		
<i>Rhyacophila fasciata</i> Hagen	+	+	
<i>Rh. nubila</i> Zett.	+	+	+
<i>Rh. obliterated</i> Mcl.	+		
<i>Semblis atrata</i> Gmelin	+	+	
<i>Sericostoma personatum</i> K.& Sp.		+	
<i>Silo pallipes</i> Fabr.	+	+	+
<i>Stenophylax permistus</i> McL.	+		
<i>Tinoedes waeneri</i> L.	+	+	
<i>Trichostegia minor</i> Curtis	+		
<i>Wormaldia subnigra</i> McL.	+	+	
DIPTERA			
<i>Atherix ibis</i> (Fabr.)	+	+	
<i>Chaoborus</i> spp.	+	+	
Ceratopogonidae spp.	+	+	+
Cylindrotomidae spp.	+	+	
Dixidae spp.		+	
Empididae spp.	+	+	+
Limoniidae spp.	+	+	+
<i>Moclonyx culiformis</i> (de G.)	+		+
Psychodidae spp.	+		
Rhagionidae spp.	+	+	
Simulidae spp.	+	+	+
Stratiomyidae spp.	+		

1	2	3	4
Tabanidae spp.	+	+	+
Tipulidae spp.	+	+	+
Chironomidae			
Tanypodinae			
<i>Ablabesmyia longystila</i> Fitt.	+		
<i>A. monilis</i> (Linnaeus)	+		+
<i>A. phatta</i> (Eggert)	+		
<i>Ablabesmyia</i> spp.	+		+
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries)	+		
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> (Zett.)	+		+
<i>Arctopelopia barbitarsis</i> (Zett.)	+		
<i>A. grisipennis</i> (van der Wulp)	+		
<i>Arctopelopia</i> spp.	+		+
<i>Clinotanypus nervosus</i> (Mg.)	+		
<i>Conchapelopia melanops</i> (Meig.)	+		
<i>C. pallidula</i> (Meig.)	+		+
<i>Conchapelopia</i> spp.	+		+
<i>Guttipelopia guttipennis</i> (van der Wulp)	+		
<i>Krenopelopia binotata</i> (Wiederm.)	+		
<i>Macropelopia adaucta</i> (Kieff.)	+		
<i>M. nebulosa</i> (Meig.)	+		+
<i>Macropelopia</i> spp.	+		+
<i>Natarsia punctata</i> (Meig.)	+		+
<i>Paramerina cingulata</i> (Walk.)	+		+
<i>Pentaneurella katterjoki</i> Fittkau			+
<i>Procladius (Holotanypus) choreus</i> gr.	+		+
<i>P. (H.) crassinervis</i> (Zett.)			+
<i>P. (H.) ferrugineus</i> gr.	+		+
<i>P. (H.) signatus</i> (Zett.)	+		
<i>Procladius (Holotanypus)</i> spp.	+		+
<i>P. (Psilotanypus)</i> spp.	+		+
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabr.)	+		
<i>Rheopelopia</i> spp.	+		+
<i>Tanypus punctipennis</i> (Meig.)	+		+
<i>Thienemannimyia carnea</i> (Fabr.)	+		
<i>T. lentiginosa</i> (Fries)	+		
<i>Thienemannimyia</i> spp.	+		+
<i>Trissopelopia longimana</i> (Staeg.)	+		+
Tanypodinae spp.	+		+
<i>Zavrelimyia melanura</i> (Meig.)	+		+
<i>Zavrelimyia</i> spp.	+		
Diaesinae			
<i>Diamesa</i> spp.	+		+
<i>Diamesini</i> spp.	+		+
<i>Pothastia gaedii</i> (Meig.)	+		+
<i>P. longimana</i> (Kieff.)	+		+
<i>Protanypus caudatus</i> Edw.	+		+
<i>P. morio</i> (Zett.)	+		+

1	2	3	4
<i>Protanypus</i> spp.	+		+
<i>Pseudodiamesa</i> spp.	+		
<i>Pseudokiefferiella parva</i> Edw.	+		
Prodiamesinae			
<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieff.)	+		+
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meig.)	+		+
ORTHOCLADIINAE			
<i>Abiskomyia virgo</i> Edw.	+		
<i>Acricotopus lucens</i> (Zett.)	+		
<i>Brillia modesta</i> (Mg.)	+		
<i>Chaetocladius perennis</i> (Meigen)	+		
<i>Corynoneura lacustris</i> Edw.	+		
<i>C. scutellata</i> Winnertz	+		
<i>Corynoneura</i> spp.	+		+
<i>Cricotopus (Cricotopus)</i> spp.	+		+
<i>C. (C.) algarum</i> gr.	+		+
<i>C. (C.) bicinctus</i> (Mg.)	+		
<i>C. (C.) coronata</i> Hirven.	+		
<i>C. (Cricotopus) cylindraceus</i> gr.	+		
<i>C. (Cricotopus) festivellus</i> gr.	+		
<i>C. (Cricotopus) tibialis</i> gr.	+		
<i>C. (C.) tremulus</i> (Linnaeus)	+		+
<i>C. (C.) trifascia</i> gr.	+		+
<i>C. (C.) tristis</i> Hirven.	+		
<i>C. (C.) villosus</i> Hirven.	+		
<i>C. (Isocladius) spp.</i>	+		+
<i>C. (I.) sylvestris</i> (Fabr.)	+		+
<i>C. (I.) tricinctus</i> (Mg.)	+		
<i>Diplocladius cultriger</i> Kieff.	+		
<i>Eukiefferiella brevicar</i> (Kieff.)	+		
<i>Eu. scutellata</i> Brund.	+		
<i>Eukiefferiella</i> spp.	+		+
<i>Heterotanytarsus apicalis</i> (Kieff.)	+		+
<i>Heterotrissocladius grimshawi</i> (Edw.)	+		
<i>H. maeeri</i> Brund.	+		+
<i>H. marcidus</i> (Walker)	+		+
<i>H. subpilosus</i> (Kieff.)	+		+
<i>Hydrobaenus</i> spp.	+		+
<i>Limnophyes globifer</i> (Lund.)	+		
<i>L. septentrionalis</i> Goetgh.	+		
<i>Limnophyes</i> spp.	+		
<i>Mesocricotopus thienemanni</i> (Goetgh.)	+		
<i>Metriocnemus hygropetricus</i> Kieff.	+		
<i>Metriocnemus</i> spp.	+		
<i>Nanocladius bicolor</i> gr.	+		
<i>Orthocladius (Eudactylocladius)</i> sp.	+		
<i>O. (Euorthocladius) fuscimanus</i> (Kieff.)	+		+
<i>O. (Eu.) olivaceus</i> gr.	+		

1	2	3	4
<i>Orthocladius (Euorthocladius) spp.</i>	+		+
<i>O. (Orthocladius) spp.</i>	+		+
<i>O. (O.) saxicola</i> gr.	+		+
<i>O. (Pogonocladius) consobrinus</i> (Holmgr.)	+		+
<i>Paracladius quadrinodosus</i> Hirven.	+		+
<i>Parakiefferiella bathophila</i> (Kieff.)	+		+
<i>P. scandica</i> Brund.	+		
<i>P. triquetra</i> (Pankr.)	+		+
<i>Parakiefferiella</i> spp.	+		
<i>Psectrocladius (Allopectrocladius) sp.</i>	+		+
<i>P. (Psectrocadius) spp.</i>	+		+
<i>P. (P.) fennicus</i> Stora	+		
<i>P. (P.) limbatellus</i> gr.	+		+
<i>P. (P.) octomaculatus</i> gr.	+		+
<i>P. (P.) psilopterus</i> gr.	+		+
<i>P. septentrionalis</i> Chern.	+		+
<i>P. (P.) simulans</i> (Johann.)	+		
<i>P. (P.) sordidellus</i> gr.	+		+
<i>Pseudosmittia</i> spp.	+		+
<i>Synorthocladius semivirens</i> (Kieff.)	+		
<i>Smittia</i> spp.	+		
<i>Thienemannia</i> sp.	+		
<i>Trichocladius inaequalis</i> (Kieff.)	+		
<i>Trissocladius brevipalpis</i> Kieff.	+		
<i>Tvetenia</i> spp.	+		+
<i>Zalutschia mucronata</i> gr.	+		+
<i>Z. tatica</i> gr.	+		+
<i>Z. paratatica</i> Chern.	+		+
<i>Z. tornetraskensis</i> gr.	+		+
<i>Z. zalutschicola</i> Lipina	+		+
Chironominae			
Chironomini			
<i>Chironomus</i> spp.	+		+
<i>Cladopelma viridula</i> (Linnaeus)	+		+
<i>Cryptochironomus defectus</i> gr.	+		+
<i>Cryptochironomus</i> spp.	+		+
<i>Demeijerea lobiger</i> (Kieff.)	+		+
<i>D. modestus</i> (Say)	+		+
<i>D. pulsus</i> gr.	+		
<i>Demeijerea</i> spp.	+		+
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zett.)	+		+
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meig.)	+		+
<i>E. dispar</i> (Meig.)	+		+
<i>E. impar</i> (Walker)	+		
<i>Endochironomus</i> spp.	+		
<i>Glyptotendipes barbipes</i> (Staeg.)	+		
<i>G. gripekoveni</i> (Kieff.)	+		+
<i>G. pallens</i> (Meig.)	+		

1	2	3	4
<i>G. paripes</i> (Edw.)	+		+
<i>Glyptotendipes</i> spp.	+		
<i>Microtendipes brevitarsis</i> Brund.	+		
<i>M. chloris</i> gr.	+		+
<i>M. nigellus</i> Hirven.	+		+
<i>Microtendipes</i> spp.	+		+
<i>Pagastiella orophila</i> (Edw.)	+		+
<i>Parachironomus digitalis</i> (Edw.)	+		
<i>P. siljanensis</i> Brundin			
<i>P. vitiosus</i> gr.	+		+
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieff.)	+		+
<i>Paracladopelma</i> spp.	+		
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> (Mall.)	+		
<i>Paratendipes nudisquama</i> (Edw.)	+		+
<i>Paratendipes</i> sp.	+		
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meig.)	+		
<i>Phaenopsectra</i> spp.	+		+
<i>Polypedilum (Pentapedilum exectum)</i> (Kieff.)	+		+
<i>P. (P.) sordens</i> (v.d.Wulp)	+		
<i>P. (P.) tritum</i> (Walker)	+		
<i>P. (Pentapedilum)</i> spp.	+		
<i>P. (Polypedilum) convictum</i> (Walk.)	+		+
<i>P. (Polypedilum)</i> spp.	+		+
<i>P. (Tripodura) bicrenatum</i> Kieff.	+		
<i>P. (T.) pullum</i> (Zett.)	+		
<i>P. (T.) scalaenum</i> Kieff.	+		+
<i>P.(T.) tetracrenatum</i> Hirven.	+		+
<i>Polypedilum (Tripodura)</i> spp.	+		+
<i>Segrentia (Sergentia) coracina</i> (Zett.)	+		+
<i>S. (S.) longiventris</i> Kieff.	+		+
<i>Sergentia (S.)</i> spp.	+		+
<i>Stictochironomus pictulus</i> (Meig.)	+		+
<i>S. rosenchoeldi</i> (Zett.)	+		+
<i>S. stricticus</i> (Fabr.)	+		+
<i>Stictochironomus</i> spp.	+		+
<i>Tribelos intextus</i> (Walk.)	+		+
<i>Xenochironomus xenolabis</i> Kieff.	+		+
Pseudochironomini			
<i>Pseudochironomus prasinatus</i> (Staeg.)	+		+
Tanytarsini			
<i>Cladotanytarsus</i> sp.	+		+
<i>Constempellina brevicosta</i> (Edw.)			+
<i>Corynocera ambigua</i> (Zett.)	+		+
<i>Micropsectra insignilobus</i> (Kieff.)	+		
<i>M. junci</i> (Meig.)	+		
<i>M. radialis</i> Goetgh.	+		+
<i>Micropsectra</i> spp.	+		+
<i>Paratanytarsus austiracus</i> (Kieff.)	+		

1	2	3	4
<i>P. laccophilus</i> (Edw.)	+		
<i>P. penicillatus</i> (Goetgh.)	+		+
<i>Paratanytarsus</i> spp.	+		+
<i>Stempellina bausei</i> (Kieff.)	+		+
<i>Stempelinella brevis</i> (Edw.)	+		+
<i>S. minor</i> (Edw.)			+
<i>Tanytarsus bathophilus</i> Kieff.	+		
<i>T. brundini</i> Lindb.	+		
<i>T. eminulus</i> (Walk.)	+		
<i>T. gregarius</i> Kieff.	+		+
<i>T. lestagei</i> gr.	+		+
<i>Tanytarsus</i> spp.	+		+

	Стр.
Глава 9. ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ	5
9.1. Классификация бентосных организмов по типу и способу питания	5
9.2. Роль природных условий	11
9.2.1. Высотная поясность и ландшафты	11
9.2.2. Тип водного объекта и биотопы	14
9.2.3. Глубина и биоценозы в крупных озерах	18
9.2.4. Размерные характеристики озер	19
9.2.5. Гидрологический тип малых озер	20
9.2.6. Степень трофности и гумификации	21
9.3. В условиях антропогенного воздействия	22
9.3.1. Токсификация	25
9.3.2. Ацидификация	26
9.3.3. Эвтрофирование	29
9.3.4. Термофикация	31
Глава 10. РАЗМЕРНАЯ СТРУКТУРА	33
10.1. Размер и масса организма, их экологическая сущность...	33
10.2. Роль природных условий	34
10.2.1. Высота над уровнем моря и ландшафты	34
10.2.2. Тип водного объекта и биотопы	36
10.2.3. Размерные характеристики озер	40
10.2.4. Глубина и биоценозы крупных озер	42
10.2.5. Гидрологический тип малых озер	43
10.2.6. Степень трофности и гумификации	45
10.3. В условиях антропогенного воздействия	48
10.3.1. Токсификация	51
10.3.2. Ацидификация	52
10.3.3. Эвтрофирование	54
10.3.4. Термофикация	54
Глава 11. ЭТОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ	57
11.1. Структурированность бентосных и нектобентосных сообществ по образу жизни и ее классификация	57
11.2. Роль природных условий	60
11.3. В условиях антропогенного воздействия	62
Глава 12. ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ.....	64
12.1. Роль природных условий	64
12.2. В условиях антропогенного воздействия	66
Глава 13. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ СООБЩЕСТВ.....	68
13.1. Общая численность и биомасса	68
13.2. Разнообразие	71
13.3. Доля хищников в общей биомассе зообентоса.....	72
13.4. Средняя индивидуальная масса особей	73

	Стр.
Глава 14. ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ РАЗНООБРАЗИЕМ И СТРУКТУРНЫМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ СООБЩЕСТВ	75
14.1. Разнообразие и биомасса	75
14.1.1. Роль природных условий	76
14.1.2. Влияние антропогенного воздействия	79
14.2. Разнообразие и биомасса хищников	80
14.2.1. Роль природных условий	80
14.2.2. Влияние антропогенного воздействия	81
14.3. Разнообразие и средняя индивидуальная масса организмов.....	82
14.3.1. Роль природных условий	82
14.3.2. Влияние антропогенного воздействия	83
14.4. Разнообразие и соотношение средних масс хищников и "мирного" зообентоса	84
14.4.1. Роль природных условий	84
14.4.2. Влияние антропогенного воздействия	85
Глава 15. АНТРОПОГЕННАЯ ДИНАМИКА БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ И ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРА И ЕЕ ДИАГНОСТИКА.....	87
15.1. Основные направления формирования структуры сообществ при различных антропогенных воздействиях	87
15.2. Структурные характеристики сообществ как критерии индикации качества поверхностных вод.....	91
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	96
SUMMARY	101
ЛИТЕРАТУРА	105
ПРИЛОЖЕНИЕ	128

	Page
Part 9. TROPHIC STRUCTURE OF COMMUNITIES	5
9.1. Classification of invertebrates on type and way of feeding	5
9.2. Role of natural conditions	11
9.2.1. Height above sea level and landscapes	11
9.2.2. Type of water object and biotopes	14
9.2.3. Hydrological type of small lakes	18
9.2.4. Lake size	19
9.2.5. Depth and biocenoses in large lakes	20
9.2.6. Trophy and humification	21
9.3. In conditions of anthropogenic influence	22
9.3.1. Toxicification	25
9.3.2. Acidification	26
9.3.3. Eutrophication	29
9.3.4. Termophication	31
Part 10. SIZE STRUCTURE OF COMMUNITIES	33
10.1. Individual size and mass of an organism, their ecological essence	33
10.2. Role of natural conditions	34
10.2.1. Height above sea level and landscapes	34
10.2.2. Type of water object and biotopes	36
10.2.3. Lake size	40
10.2.4. Depth and biocenoses in large lakes	42
10.2.5. Hydrological type of small lakes	43
10.2.6. Trophy and humification	45
10.3. In conditions of anthropogenic influence	48
10.3.1. Toxicification	51
10.3.2. Acidification	52
10.3.3. Eutrophication	54
10.3.4. Termophication	54
Part 11. ETHOLOGIC STRUCTURE OF COMMUNITIES	57
11.1. Organization of benthic and nektobenthic communities on behavior and its classification	57
11.2. Role of natural conditions	60
11.3. In conditions of anthropogenic influence	62
Part 12. VARIABILITY OF ZOOBENTHOS NUMBER AND BIOMASS	64
12.1. Role of natural conditions	64
12.2. In conditions of anthropogenic influence	66
Part 13. SEASONAL DYNAMIC OF COMMUNITY PARAMETERS	68
13.1. Total number and biomass	68
13.2. Diversity	71
13.3. Share of predators in a total community biomass	72
13.4. Average individual mass of organisms	73

	Page
Part 14. INTERRELATIONS BETWEEN A VARIETY AND STRUCTURAL INDEXES OF COMMUNITIES	75
14.1. Diversity and biomass	75
14.1.1. Role of natural conditions	76
14.1.2. Anthropogenic influence	79
14.2. Diversity and biomass of predators	80
14.2.1. Role of natural conditions	80
14.2.2. Anthropogenic influence	81
14.3. Diversity and average individual mass of organisms	82
14.3.1. Role of natural conditions	82
14.3.2. Anthropogenic influence	83
14.4. Diversity and ratio of average masses of predators and "non- predators"	84
14.4.1. Role of natural conditions	84
14.4.2. Anthropogenic influence	85
Part 15. ANTHROPOGENIC DYNAMIC OF BENTHIC COMMUNITIES, NORTHERN WATER ECOSYSTEMS AND DIAGNOSTICS	87
15.1. The basic directions of communities structure in condition of various anthropogenic influences	87
15.2. The structural characteristics of communities as criterion for estimation of surface waters quality	91
CONCLUSION	96
SUMMARY (In English)	101
LIST OF LITERATURE	105
APPENDIX	128