

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

На правах рукописи

УДК 551: 557.472

ЯКОВЛЕВ Валерий Анатольевич

**ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРЫ ЗООБЕНТОСА
СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ
ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ**

03.00.16 - экология

АВТОРЕФЕРАТ

**диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Санкт-Петербург
1999**

Работа выполнена в Институте проблем промышленной экологии Севера
Кольского научного центра РАН и в Институте экологии природных систем АН
Республики Татарстан

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Я. И. Старобогатов
доктор биологических наук
С. П. Китаев
доктор биологических наук
Т. Д. Слепухина

Ведущая организация: Государственный научно-исследовательский ин-
ститут озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ)

Защита состоится "20" мая 1999 г. в 14 часов на заседании дис-
сертационного совета Д.200.10.01. при Институте озераводства РАН по адресу:
196199, г. Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, 9.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института озеровед-
ния РАН.

Автореферат разослан "16" апреля 1999 г.

119541K

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.б.н.

В. П. Беляков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Несмотря на значительный прогресс в познании влияния отдельных абиотических факторов на организм и биологические сообщества, комплексная оценка роли широтной неоднородности, особенностей ландшафта, водного объекта и биотопа для формирования фаунистического состава и структуры пресноводных сообществ все еще остается одной из актуальных задач экологии. Диагностика состояния нарушенных экосистем и оценка происходящих в них изменений в настоящее время приобретает особую значимость не только в теоретическом, но и в практическом плане, так как в ряде северных регионов обозначились антропогенные изменения водных экосистем - токсификация, эвтрофикация, ацидификация и термофикация. Особенно актуально это для Мурманской обл., где в последние 50-60 лет функционируют горно-химические и металлургические предприятия, атомная электростанция.

Одной из важнейших характеристик сообществ, обладающих всеми свойствами системы, является их структура - многокритериальное и размерное понятие, отражающее состав и строение элементов, а также совокупность устойчивых связей между ними (Мазинг, 1973; Зимбалева, 1981; Алимов, 1982, 1989; Константинов, 1986; Одум, 1986; Андроникова, 1989; Бигон и др., 1989; Миркин и др., 1989).

Цель работы. Выявить основные черты структурной организации зообентоса водоемов и водотоков на территории северо-восточной части Фенноскандии в зависимости от природных условий и воздействия разнотипных антропогенных факторов.

Задачи исследования. 1. Провести таксономический и эколого-зоогеографический анализ бентосной фауны региона, изучить роль природно-климатических, ландшафтных условий, особенностей водного объекта и биотопа в формировании таксономического состава, количественного развития и структурной организации бентосных сообществ. 2. Изучить закономерности формирования таксономического состава, количественного развития и структурной организации сообществ зообентоса в зависимости от вида и интенсивности антропогенного воздействия. 3. Выявить основные природные факторы, определяющие специфику развития антропогенных процессов и их последствий для бентосных сообществ. 4. Изучить характер взаимосвязей между разнообразием (индексом Шеннона) и основными структурными показателями сообществ в зависимости от вида антропогенного процесса. 5. Выявить уровни бионакопления тяжелых металлов в зависимости от вида антропогенного процесса, факторов внешней среды, а также от экологических особенностей бентосных беспозвоночных организмов (образа жизни, трофических и других характеристик). 6. Оценить информативность структурных и других показателей зообентоса и обосновать возможность их использования для биологического контроля состояния водных экосистем.

Научная новизна и теоретическое значение. Оригинальность работы прежде всего заключается в сравнительном анализе влияния большого количества

факторов внешней среды и четырех основных видов антропогенных процессов на формирование структуры сообществ зообентоса в лотических и лентических экосистемах на территории обширного региона, расположенного на территории трех государств - от Ботнического залива Балтийского моря до восточной оконечности Кольского п-ова. Приоритетным направлением исследования является также то, что впервые комплексно, с использованием большого количества фаунистических и структурных характеристик бентосных сообществ рассматривается роль вида биотопа (местообитания): а) глубокие части озер, б) литораль, в) место истока ручья из озера, г) вытекающий ручей, д) поступающий ручей. Теоретические положения и выводы могут использоваться при разработке синтетической теории структуры и функционирования водных экосистем, а также при создании научных основ мониторинга и прогнозирования последствий антропогенных нагрузок на водные экосистемы Субарктики.

1. Обосновано и развито новое направление комплексного эколого-факторного анализа зависимости структурных характеристик бентосных сообществ (таксономическая, трофическая, размерная, этологическая, пространственная и временная) от факторов внешней среды (около 40 показателей): а) физико-географические условия (высота над уровнем моря, гидрологический тип озера согласно географическим картам и по состоянию на период исследования, положение озера в озерной цепи); б) морфологические характеристики озера (площадь и длина береговой линии); в) особенности биотопа (скорость течения воды, доминирующий тип грунта, тип и развитие макрофитов/мхов, глубина воды и ширина ручья); г) гидрохимические показатели (в т.ч. природная трофность и гумифицированность воды). 2. Дана оценка роли природных условий в водоемах и водотоках (и в биотопах) для развития антропогенных процессов и их последствий для зообентоса. 3. Выявлены общие и специфические по характеру изменения структуры сообществ в условиях токсификации, эвтрофикации, ацидификации и термофикации. Установлен характер взаимосвязей между разнообразием (индексом Шеннона) и основными структурными характеристиками сообществ при различных антропогенных процессах в экосистемах. 4. Развита предпосылка о лимитирующих факторах среды (природного характера или обусловленных антропогенным воздействием), проведен анализ их влияния на формирование структурной организации сообществ. 5. Развита концепция роли и количественного развития хищников в сообществах в зависимости от природных условий, вида и интенсивности антропогенного процесса. 6. Раскрыты экотоксикологические проблемы взаимодействующего влияния Са, Al, органических и гумусовых веществ на биологические последствия антропогенной ацидификации. 7. Выявлены особенности накопления тяжелых и других металлов в организме беспозвоночных (представляющих различные систематические, экологические, в т.ч. трофические, этологические группировки) в зависимости от природных условий, вида и интенсивности антропогенного воздействия. 8. Существенно расширен видовой состав и впервые дан региональный фаунистический и экологический обзор пресноводного зообентоса. 9. Разрабо-

таны научные основы и подходы эколого-токсикологической оценки качества воды. 10. Разработаны оригинальные классификации бентосных беспозвоночных по способу их питания и составу пищи (трофическая структура) и образу жизни (этологическая структура). 11. Дан исторический анализ гидробиологических работ на территории Кольского п-ова, определены научные этапы исследований с начала XIX в.

Основные защищаемые положения: 1. Зависимости формирования структуры бентосных сообществ от зональных и аazonальных природных условий, а также от вида антропогенного процесса: токсификации, эвтрофикации, ацидификации и термофикации. 2. Гипотеза сходства структурной организации сообществ и характера взаимосвязей между структурными показателями сообществ при эвтрофикации и термофикации (а также с ненарушенными антропогенным фактором условиями), с одной стороны, при токсификации и ацидификации – с другой. 3. Особенности взаимодействия и влияния основных катионов (Ca, Mg), Al, а также гумусовых и органических веществ на развитие антропогенной ацидификации и ее биологических последствий. 4. Особенности бионакопления металлов в зависимости от вида и интенсивности антропогенного процесса, природных условий и экологических особенностей бентосных организмов. 5. Ряды pH-чувствительности, устойчивости к токсическим факторам среды у основных представителей фауны зообентоса. 6. Теоретическое обоснование эколого-токсикологических критериев оценки качества вод и индикаторной роли зообентоса при различных антропогенных процессах. Принципы и методики оценки качества вод, основанные на раскрытии зависимостей между химическими критериями качества вод и показателями зообентоса. 7. Научные основы классификации бентосных и нектобентосных животных по способу и составу пищи (трофическая структура), а также по образу жизни (этологическая структура).

Практическое значение. Результаты исследований использовались в процессе реализации ряда государственных и региональных научных и научно-технических программ, в т.ч. "Биоразнообразие", "Белое море", "Озеро", а также международных научных проектов: International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Acidification of Lakes and Rivers, AMAI¹ (1995-96 гг.); Acidification of Mountain Lakes: Palaeolimnology and Ecology² - AL:PE (1994-95 гг.); Measuring and Modelling the Dynamic Response of Remote Mountain Lake Ecosystems to Environmental Change: MOLAR (1995-96 гг.); Study of Biological State of Small Lakes in Finnish Lapland - Based on Aquatic Macroinvertebrates (1993-96 гг.); Pollution Impact on Freshwater Communities in the Border Region Between Russia and Norway (1990-96 гг.). Материалы работы нашли применение при обосновании реконструкции очистных систем ряда горнорудных и горно-химических предприятий Мурманской обл., экологической оптимизации системы водопользования Кольской АЭС. Результаты работы могут быть использованы для типизации водоемов и водотоков, экологического мониторинга и прогнозирования водных экосистем.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на IX и XI Всесоюзных симпозиумах "Биологические проблемы Севера" (Сыктывкар, 1981; Якутск, 1986); XXIX Всесоюзном гидрохимическом совещании (Ростов-на-Дону, 1987); Всесоюзной конференции "Проблемы комплексного использования природных ресурсов Кольского п-ова" (Апатиты, 1989); Всесоюзной конференции "Методология экологического нормирования" (Харьков, 1990); II Всесоюзной конференции по рыбохозяйственной токсикологии" (Санкт-Петербург, 1991); VII съезде Гидробиологического общества РАН (Казань, 1996); Всероссийском совещании "Экологические проблемы Севера Европейской территории России" (Апатиты, 1996); Международном симпозиуме "Геохимия окружающей среды в Северной Европе" (Рованиemi, 1989); Международном симпозиуме "Состояние мониторинга окружающей среды в северной Фенноскандии и на Кольском п-ове" (Рованиemi, 1992); конференции "Экология и биологическая продуктивность Баренцева моря" (Мурманск, 1986); IV и VI региональных конференциях "Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря" (Архангельск, 1990; Санкт-Петербург, 1995); региональных школах-конференциях (Мурманск, 1986, 1988, 1989; Петрозаводск, 1990).

По теме диссертации опубликовано 74 работы, в том числе 2 монографии (в соавторстве).

Объем и структура работы. Работа состоит из введения, 10 глав, заключения, списка литературы (492 названия). Она изложена на 436 страницах, содержит 111 таблиц, 167 рисунков и 2 табличных приложения.

Глава 1. ПРИРОДНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В истории гидробиологических и лимнологических исследований на территории Кольского Севера можно выделить четыре этапа (Яковлев, 1986, 1991):

1) спорадические экспедиционные работы (начало XIX в. - 20-е годы XX в.); 2) организованные экспедиционные (1924-41 гг.); 3) периодические стационарно-экспедиционные (конец 1940-х - 70-х гг.); 4) постоянные санитарно-гидробиологические и эколого-токсикологические (по настоящее время). Как и в северных районах Финляндии и Норвегии, наиболее изучены водоемы, расположенные вблизи населенных пунктов и дорог. Проблемы формирования качественного состава, структурной организации сообществ зообентоса в зависимости от взаимодействующего влияния природных и антропогенных факторов в целом оставались практически не изученными.

Дефицит тепла, слабое развитие почвенного покрова и растительности, формирование поверхностного стока в условиях избыточного увлажнения и другие природные особенности Крайнего Севера обуславливают низкую минерализацию воды и олиготрофный характер водоемов. Ионный состав вод гидрокарбонатно-кальциевый и гидрокарбонатно-натриевый (Яковлев, 1961; Купецкая, 1974; Монсеенко, Яковлев, 1990). По ландшафтной принадлежности малые озера на территории северо-восточной части Фенноскандии подразделяются на горные, тундровые и лесные. Содержание практически всех химических эле-

ментов, а также показатели цветности и минерализации воды в горных озерах ниже, максимальные - в лесных. 68% обследованных озер по гидрологическому типу относятся к проточным; верховых (головных) и бессточных, соответственно, 24% и 7%. Особенностью малых озер является значительная изменчивость режима их уровня в зависимости от интенсивности питания. В маловодные годы до 30% проточных озер могут превратиться в бессточные или верховые. Преимущественное питание атмосферными осадками и низкая интенсивность поступления аллохтонного органического вещества (ОВ) в бессточные и верховые озера обуславливают их олиготрофность и олигогумозность. Проточные озера характеризуются более высоким трофическим статусом и цветностью воды. В зависимости от географических и гидрологических особенностей рельефа водотоки в регионе подразделяются на три группы: горные, полуравнинные и озерного типа. Типичными являются водотоки в составе озерно-речных систем.

Уровни трофии и гумифицированности вод (в ненарушенных антропогенным воздействием озерах) контролируются зональными, ландшафтными характеристиками, гидрологическим режимом водосборного бассейна, морфологическими особенностями озера и другими природными условиями. В качестве критерия для оценки трофического статуса озер использовалась концентрация $P_{\text{общ}}$ (Россолимо, 1977; Шилькрот, 1979; Китаев, 1984). 68% обследованных малых озер в регионе ультраолиготрофные и олиготрофные, и лишь 5% - эвтрофные. Преобладают озера с относительно низкой перманганатной (ПО < 7 мг/л) и бихроматной (БО < 20 мг/л) окисляемостью воды. Характерно преобладание аллохтонного окрашенного ОВ гумусовой природы (стойкого к биохимическому окислению). С повышением степени трофности закономерно повышается концентрация биогенных элементов и легко окисляемого ОВ. Значения ПО возрастают от ультраолиготрофного до эвтрофного статуса примерно в 2 раза (РОВ - в 10 раз), а величины БО практически не меняются. В ультраолиготрофных озерах преобладает гумусовое ОВ аллохтонного происхождения; доля легко окисляемых фракций незначительна (коэффициент ПО/БО составляет лишь 17%). Отношение величин цветности к перманганатной окисляемости (ЦВ/ПО) составляет от 2.6 (в ультраолиготрофных) до 6.6 (в эвтрофных озерах), что служит косвенным показателем значительного содержания в эвтрофных озерах стойких к биохимическому окислению органических соединений аллохтонного и автохтонного происхождения. Особенность северных водоемов - сравнительно высокая концентрация растворенного O_2 в эвтрофных водоемах, что свидетельствует о низких темпах биохимического окисления ОВ.

Цветность воды и перманганатная окисляемость легли в основу классификации озер по степени гумификации (Баранов, 1962; Салазкин, 1976; Китаев, 1984). Около половины озер (45%) относится к группе ультраолигогумозных, 33% - мезогумозных. Полигумозных озер крайне мало. Концентрация РОВ увеличивается от ультраолигогумозных к полигумозным озерам в 2.2 раза, ПО - 3.6 и БО - 2.8 раза. Максимальные коэффициенты ПО/БО наблюдаются в мезогумозных (50%) и полигумозных озерах (31%), а в ультраолигогумозных он со-

ставляет лишь 24%. Об увеличении концентрации аллохтонного ОВ гумусовой природы в полигумозных озерах свидетельствует высокое значение отношения ЦВ/ПО - 10.3 (в ультраолигогумозных – лишь 2.4).

Роль водных растений в продуцировании ОВ в крупных озерах в целом незначительна, основным продуцентом ОВ является фитопланктон (в крупных озерах) и заросли высших растений (в мелких озерах) и обрастания. Качественное и количественное развитие сообществ планктона низкое, значительно уступает водоемам более южных широт. В озерной экосистеме доминирует пастбищная цепь (в глубокой части крупных водоемов – детритная), замедленное разложение ОВ протекает преимущественно в аэробной среде. В водотоках (особенно в ручьях) преобладает доля аллохтонного ОВ. Вследствие слабого развития фитопланктона основным источником автохтонного ОВ в горных и гундровых ручьях является перифитон, а в лесных – водные растения и частично фитопланктон. На верхних участках водотоков преобладают пастбищные цепи, а в низовье – цепи разложения. Организация и функционирование биологических сообществ в водных экосистемах адаптивно подчинено специфическим для регионов Крайнего Севера условиям среды (Биологическая..., 1975; Озера..., 1976; Драбкова, Сорокин, 1979; Драбкова и др., 1994), что выражается в доминировании единичных видов, развитии комплекса стенобионтных форм, в более простой трофической сети, позволяющей токсикантам быстро аккумулироваться в организмах из высших трофических уровней. Все это определяет повышенную чувствительность северных экосистем к антропогенным факторам.

Глава 2. АНТРОПОГЕННОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ

В результате более полувекового освоения природных ресурсов, функционирования горнопромышленного комплекса и других производств на территории Кольского Севера обозначились четыре вида антропогенных процессов: токсификация, эвтрофикация, ацидификация (в т.ч. на территории Финляндии и Норвегии) и термофикация.

Токсификация развивается в водных объектах, расположенных вблизи предприятий цветной металлургии. Основные факторы токсичности среды - тяжелые металлы (ТМ), в первую очередь приоритетные загрязнители (Ni, Cu, Co). Токсификация обусловлена следующими факторами: а) токсичностью, вызывающей гибель чувствительных организмов, тератогенез и патологические явления; б) устойчивостью ТМ в водной экосистеме и способностью вторично превращаться в токсичные формы в результате разрушения безвредных металлоорганических соединений при изменении окислительно-восстановительных условий среды (Брагинский и др., 1987; Мур, Рамамурти, 1987; Жулидов, 1988; Winner et al., 1980; Versteeg et al., 1988). В токсической среде наблюдаются элиминация чувствительных к ТМ и другим токсикантам видов, подавление автотрофного и сапрофитного компонентов экосистемы (обуславливающее ее "олиготрофизацию"), количественное обеднение сообществ, бионакопление ТМ, морфологические нарушения субментума, лигулы, антенны у личинок хирономид

(Деньгина, 1980; Яковлев, 1987; Yakovlev, 1997), патологические явления в организмах рыб (Моисеенко, 1983, 1992; Моисеенко, Яковлев, 1990).

Специфика развития антропогенной **эвтрофикации** (антропогенного **эвтрофирования**) в субарктических регионах обусловлена следующими факторами: а) низкой температурой воды, замедляющей биологические процессы и окисление OB ; б) исходно преимущественным природным олиготрофным статусом озер и относительно высоким насыщением воды O_2 благодаря впадению в озера незамерзающих горных ручьев и рек; в) избыточным увлажнением, относительно высокой проточностью и интенсивностью обновления воды в озерах; г) совместным поступлением в водоемы коммунально-бытовых и промышленных стоков, содержащих тонкие минеральные частицы, токсичные и нетоксичные органические и неорганические соединения. Повышение степени трофности (особенно на ранних этапах) не всегда ведет к качественному обеднению сообществ, однозначно растет обилие, аборигенные stenothermные виды обычно вытесняются эврибионтными видами с обширным палеарктическим ареалом.

Антропогенная **ацидификация** развивается в ряде районов северо-восточной Норвегии, северной Финляндии и Кольского п-ова, преимущественно в малых верховых и бессточных озерах (Моисеенко, 1991; Яковлев и др., 1991; Moiseenko, Yakovlev, 1989; Langeland et al., 1993). Характерно снижение pH воды (до 4.7), повышение концентрации Al и других металлов и, особенно, их растворенных форм, становящихся в кислой среде высокотоксичными. Реакцией сообществ является сокращение разнообразия по причине элиминации ацидофобных видов, уменьшение численности и биомассы ("олиготрофизация" водоемов).

Термификация обусловлена действием термического фактора, косвенно - усилением гидродинамической активности и эвтрофикацией водоема-охладителя (Крючков и др., 1985; Моисеенко, Яковлев, 1990). Горизонтальное и вертикальное распределение температуры воды в зоне распространения подогретых вод Кольской АЭС в оз. Имандра зависит от объема сбрасываемых вод и гидрометеорологических условий (площадь акватории достигает $15-25 \text{ км}^2$). С учетом термического режима нами выделены три зоны теплового воздействия:

I - сильного ($\Delta t^\circ = 8-10^\circ$), а в осенне-зимне-весенний период этот показатель достигает 13° ; II - умеренного ($\Delta t^\circ = 3-8^\circ$); III - слабого ($\Delta t^\circ < 3^\circ$). Реакцией микрофлоры является повышение ее количественных показателей и функциональной активности (Евдокимова, 1988). Вследствие механического повреждения крупных ракообразных в охладительной системе и высокой гидродинамической активности водных масс фито- и зоопланктон количественно развиты слабо.

Глава 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектом исследований являлся зообентос крупных (оз. Имандра, Ловозеро и Умбозеро) и около 420 малых озер с придаточными водотоками (1978-96 гг.), расположенных на территории Кольского п-ова, Финской Лапландии, северо-восточной Норвегии. Сбор материала осуществлялся дночерпателем (из глубо-

ководных участков), из мелководий и ручьев - ручным сачком, сборами с камней или обмыванием камней в емкости, отловом имаго насекомых и другими методами (Методы..., 1975; Frost et al., 1972). Всего обработано > 2000 качественных и количественных проб. В крупных озерах отбор проводился преимущественно вдоль профилей от источников загрязнения или от литорали к наиболее глубокой части водоема; в малых озерах - на четырех станциях: наиболее глубокая часть, литораль, место истока ручья, вытекающий и впадающий ручьи. Таксономический анализ бентосных проб, проведенный автором, с успехом прошел проверку качества в ходе международной интеркалибровки (1996 г.) в рамках программы AMAP (Intercalibration..., 1996). Химический анализ воды, около 100 проб бентосных беспозвоночных осуществлялись в аттестованных или протестированных (в ходе международных интеркалибровок) лабораториях в ИПЭС РАН (Апатиты), в Финляндии и Норвегии.

Изучались зависимости структурных и других характеристик зообентоса от зональных, ландшафтно-географических условий водосборного бассейна, гидрологического типа и морфометрии озер и водотоков, особенностей биотопа (тип грунта, глубина, скорость течения воды, степень развития водных растений, гидрохимические показатели, в том числе природная трофность и гумифицированность вод, концентрация загрязняющих веществ в воде и донных отложениях) (рис. 1).

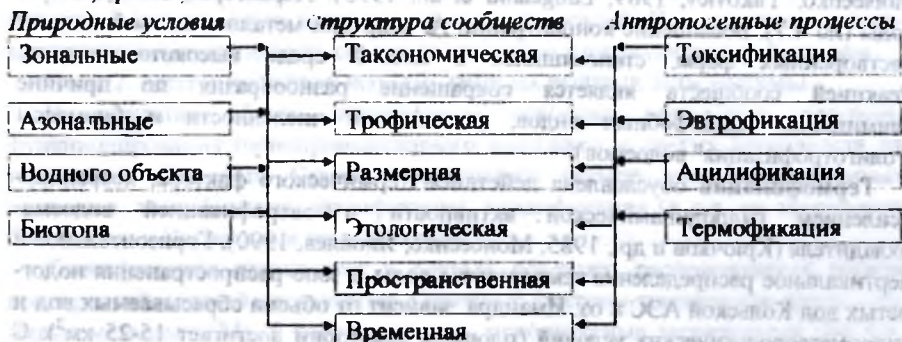


Рис. 1. Блок-схема анализа влияния факторов на структурные показатели.

Анализировались следующие характеристики сообществ: а) таксономическая структура (индексы плотности, Шеннона, выравненности, видового богатства, среднее число таксонов/видов в пробе, относительные биомассы отдельных таксонов и групп, в т.ч. первичноводных элементов, двукрылых насекомых и др.); б) трофическая структура: доля (по биомассе) грунтозаглатывателей, собирателей-глобателей, собирателей-фильтраторов, соскребателей, размельчителей, активных хищников, соотношение доли хищников и "мирного" зообентоса; в) размерная структура (средняя масса особей, средние массы хищников и "мирных" бентосных беспозвоночных и их соотношение); г) этологическая структура (сидячие-прикрепленные, червеобразно-двигающиеся, роющие-закапывающиеся,

минеры, ползающие, ходящие-ползающие, цепляющиеся, лазающие, периодически плавающие, ныряльщики, нектонные, нейстонные); *д*) пространственная структура (градиенты распределения и изменчивость численности и биомассы - коэффициент вариации и стандартное отклонение средних); *е*) временная структура (многолетняя и сезонная динамика численности и биомассы, средней массы особей, индекса разнообразия и выравнивания).

Сложность действия многочисленных абиотических факторов на структурные характеристики сообществ, а также многообразие взаимодействия биотических факторов в самих сообществах, затрудняет выявление причинно-следственных связей. Влияние факторов внешней среды обычно носит характер лимитирования (Одум, 1986; Гутельмахер, 1987; Иванова, 1987; Бигон и др., 1989), а распределение биологических показателей чаще всего отличается от нормального (Зимбалева, 1981; Песенко, 1982). Поэтому использовались непараметрические методы (Вилкоксо́н-тест, ранговая корреляция Спирмена), а также дополнительно методы многомерной статистики (факторный, регрессионный и др.) с логарифмированными величинами.

Глава 4. ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ЗООБЕНТОСА ОЗЕР И ВОДОТОКОВ

Специфические природно-климатические условия субарктического региона, последствия оледенения и последующих исторических изменений, ландшафтные особенности водосборных бассейнов и характеристики самих водных объектов определяют современный облик фауны и гидробиологический режим водоемов на территории северо-восточной Фенноскандии (Жадин, 1940; Озера..., 1974; Биологические..., 1975; Nøst et al., 1986). Внедрение и расселение эврибионтных видов из более южных широт связано с естественными и антропогенными причинами (строительство гидротехнических сооружений, акклиматизация, интродукция, изменение солевого состава, рост минерализации воды, трофности и концентрации загрязняющих веществ). Наблюдается повсеместное (особенно интенсивно в индустриально развитых и населенных районах) сокращение разнообразия и роли аборигенных видов, многие из которых являются стенобионтными. В соответствии с различными подходами к лимнофаунистическому районированию территория северо-восточной Фенноскандии относится к ландшафтно-географическим зонам тундры и тайги, входит в палеарктическую область, в состав Лапландской провинции, Тундрового и Карело-Кольского регионов (Старобогатов, 1970; Limnofauna..., 1978; Пидайко, 1984; Попченко, 1988).

На территории северо-восточной Фенноскандии установлено около 500 видов беспозвоночных организмов (608 таксонов различного ранга). Из них 441 вид и форма зарегистрирован нами, более половины состава - впервые для Мурманской обл. Основу фауны составляют виды европейского и европейско-сибирского и палеарктического распространения. Обнаружено лишь 11 видов космополитов, представленных исключительно первичноводными формами. Доля типично арктических видов (стеноотермо-холодноводных) также незначительна - менее 3%. На долю видов с преимущественным распространением в се-

верных регионах Евразии и Америки (циркумполярные, северо-альпийские, ги-поарктические, бореомонтанные и другие элементы) приходится 31% всего количества выявленных видов. Доля северных видов максимальная в фауне насекомых (у поденок - 39%, хирономид - 35%, веснянок - 28% и ручейников - 18%) и низкая у первичноводных элементов, особенно у аннелид (11%).

В составе зообентоса северо-восточной Фенноскандии обнаружены практически все группы беспозвоночных, населяющих пресные водоемы. Фауна олигохет существенно беднее по сравнению с другими регионами Европы (Попченко, 1988). Преобладают по составу представители сем. Naididae и Lumbriculidae. Половина состава фауны олигохет - космополиты. У ряда видов на территории Кольского п-ова проходит северная граница ареала (*Potamothrix hammoniensis* (Mich.) и *Lamprodrilus*). Пиявки представлены шестью видами - 18% состава, указанного для всей Европы (Limnofauna..., 1978). Голарктический вид *Glossiphonia complanata* (L.) и космополит *Helobdella stagnalis* (L.) встречаются в прогреваемых, т.е. в более продуктивных озерах восточной части Кольского п-ова и в Финской Лапландии. В олиготрофных водоемах обитают *Acanthobdella peledina* Grube и *Piscicola geometra* (L.).

Выявлено 28 видов моллюсков: 6 - Planorbidae, по 4 - Lymnaeidae и Valvatidae; 10 - *Pisidium* (эта группа нуждается в дальнейшем изучении), 3 - *Sphaerium* и пресноводная жемчужница *Margaritifera margaritifera* L. Количество видов брюхоногих моллюсков на территории северо-восточной Фенноскандии не превышает 10% всего состава, указанного для всей Европы (Økland, 1969, 1979; Limnofauna..., 1978). В фауне представлены европейско-сибирские, палеарктические, голарктические, собственно европейские виды и типичный сибирско-североевропейский вид *Valvata (Atropidina) sibirica* Midd. Разнообразие моллюсков, особенно брюхоногих, заметно сокращается в северном направлении. Пресноводная жемчужница *M. margaritifera* обнаружена в настоящее время в ряде крупных рек Кольского п-ова.

Высшие ракообразные представлены небольшим составом. Распространение водяного ослика *Asellus aquaticus* Sars. ограничивается северным пределом северо-таежного леса. Однако теплыми течениями рек они далеко распространяются вниз - почти к побережью Баренцева моря (пос. Сванховд, р. Пасвик). В рассматриваемом регионе и в сопредельных районах фауна амфипод представлена голарктическими прибрежными морскими и пресноводными видами: *Monoporeia affinis* Lindstr., *Gammaracanthus lacustris* Sars, *Relictacanthus lacustris* Sars и *Gammarus lacustris* Sars (Герд, 1949; Barnard, Barnard, 1983; Väinölä, Varvio, 1989). Реликтовая мизид *Mysis relicta* Lovén имеет циркумполярное распространение в северных регионах Евразии и Америки. В пределах Кольского п-ова, возможно, существуют две популяционные группы мизид: группа III - в озерах побережья Баренцева моря, группа II - в оз. Имандра и, вероятно, других водоемах бассейна Белого моря (Väinölä et al., 1994).

Фауна поденок в регионе насчитывает не более 25% от состава фауны всей Европы. Из 40 зарегистрированных видов более половины приводится нами

впервые для Мурманской обл. Поденки - обычные обитатели водотоков и литорали стоячих вод. Наиболее богата фауна сем. Baetidae (13 видов, 10 - приходится на р. *Baetis*). Обычны представители сем. Baetidae, Siphonuridae, Leptophlebiidae и Heptageniidae. Более 80% фауны - европейские виды, голарктических видов немного (например, *Centroptilum luteolum* Müll., *Metretopus borealis* Etn., *Siphonurus alternatus* Say), арктический-субарктический циркумполярный вид - *Baetis lapponicus* Bgtss., циркумполярный вид - *Ephemerella aurivillii* Bgtss., сибирский вид - *Heptagenia fuscogrisea* Retz. Преобладающая часть веснянок (27 видов) - иммигранты из северо-восточной, юго-восточной и восточной Палеарктики (Lillehammer, 1988). Несмотря на то, что веснянки являются типичными элементами фауны в Субарктике, разнообразие их в регионе низкое: <10% всего состава фауны Европы. Важнейшая экологическая особенность - проникновение многих реофильных видов веснянок и поденок, типичных обитателей водотоков горных районов умеренных широт, в прибрежные литофитофильные, псаммопелофильные биоценозы олиготрофных и мезотрофных озер региона. Этому способствуют благоприятные для них условия (соответствующие в определенной мере горным районам умеренных широт): гумидность, низкая температура, благоприятный режим кислорода в водоемах.

Из 21 вида стрекоз большая часть приходится на р. *Coenagrion* (6 видов), *Somatochlora* и *Aeshna* (по 4). Это около 20% всего состава фауны Европы. Преобладают виды, широко распространенные в северной половине Евразии. Наибольшее разнообразие стрекоз отмечается в стоячих или умеренно текущих водах лесной зоны (в северной Финляндии, центральных и юго-западных районах Мурманской обл.). Распространение большинства видов р. *Coenagrion* ограничивается северной границей хвойных лесов. Водные жуки представлены в основном широко распространенными европейско-сибирскими и палеарктическими видами сем. Corixidae. В фауне водных жуков установлено 60 таксонов (из них 31 вид). Эта качественно богатая группа требует дальнейших таксономических исследований. Большинство выявленных видов имеет широкое географическое распространение; представители сем. Elmithidae и Dryopidae обычны для северных регионов. Они встречаются повсеместно в мелководных зонах всех типов водоемов и в горных водотоках. Фауна вислокрылок включает почти все известные для Европы виды р. *Sialis* (5 видов). Они обитают на мелководных участках стоячих или медленно текущих водоемов лесной зоны, крайне редки в гундровой зоне и не обнаружены в горных районах. Чаше других встречаются *S. sordida* Klingst. и *S. morio* Klingst. Все виды - представители европейско-сибирской фауны.

Ручейники - многочисленная и разнообразная группа региона, насчитывающая 110 видов (нами выявлено 107 видов). Наиболее разнообразный состав в сем. Limnephilidae (38 видов из 13 родов), Phryganeidae (6 родов и 11 видов), Hydroptilidae и Polycentropodidae (по 5 родов и 11 видов), Leptoceridae (4 рода и 10 видов). Также богата более архаичная группа - подотряд Annulipalpia (39 видов из 21 рода), что обусловлено наличием в регионе горных ландшафтов.

меньшей гумифицированностью воды. Преобладают виды с широким географическим распространением в пределах Европы и Сибири. Ручейники по распространению в различных типах водоемов уступают лишь хирономидам. Однако в глубоководных зонах озер они редки.

На долю 145 видов и форм хирономид (из 81 рода) приходится 33% от общего числа выявленных в регионе видов зообентоса. По разнообразию выделяется подсем. Orthoclaadiinae (38% от всех видов и форм хирономид); триба Chironomini - 27%, подсем. Tanypodinae - 19%, триба Tanytarsini - 11%. Основу составляют широко распространенные европейско-сибирские, палеарктические виды (Limnofauna..., 1978; Catalogue..., 1990). В горных озерах и ручьях разнообразие хирономид резко сокращается, преобладающими становятся бореоальпийские и арктические виды из подсем. Diamesinae и Orthoclaadiinae, трибы Tanytarsini. Разнообразие и роль личинок Chironomini и особенно *Chironomus* закономерно сокращается от южной лесной зоны к горно-арктическим ландшафтам, от мелководных заиленных участков озер - к глубоким частям, от больших озер - к малым, в водотоках они представлены слабо (в горных ручьях крайне редки).

Основными факторы, определяющие верхние пределы вертикального распространения фауны беспозвоночных - вид биота и физико-географические особенности ландшафтов: высота над уровнем моря, верхний предел распространения наземной растительности, особенно деревьев, служащих одним из основных источников поступления ОВ в малые озера и водотоки. Максимальное количество таксонов обнаруживается в озерах лесной зоны, где наряду с типичными обитателями равнинных водоемов широко распространены поделки и веснянки - представители литореофильного комплекса фауны. На высоте > 1 км над уровнем моря встречаются лишь хирономиды Diamesinae; около 1 км - появляются ручейники *Apatania*, *Potamophylax*, клещи Hydracarina, Simuliidae, веснянки *A. compacta*; около 700 м - поделки и олигохеты; < 500-400 м - моллюски, полужесткокрылые, висюкрылки и пиявки; < 300 м - *G. lacustris*, стрекозы, водяной ослик *A. aquaticus*, моллюски Valvatidae и др.

Повсеместно (в горных, тундровых и лесных ландшафтах) обнаруживаются хирономиды, олигохеты сем. Lumbriculidae (в основном *Lumbriculus variegatus* Müll.), ручейники сем. Limnephilidae, р. *Agrypnia* и *Neureclipsis bimaculata* L., двукрылые насекомые сем. Ceratopogonidae, Tipulidae и моллюски р. *Pisidium*. Фоновыми (встречаемость > 50%) для горных ландшафтов могут считаться *Polycentropus flavomaculatus* Pictet., *L. variegatus*, *Apatania*, *Agrypnia*, *Potamophylax*, а также двукрылые сем. Limoniidae, Ceratopogonidae и др. Доля хирономид в сообществах возрастает от лесных к горным ландшафтам, где чаще других встречаются *Pseudodiamea*, *Diamesa*, *Heterotrissocladius* (преимущественно *H. subpilosus* gr., *H. maeeri* gr.), *Eukiefferiella*, *Corynoneura*, *Arctopelopia*, *Krenopelopia*, *Natarsia*, *Thienemannimyia*, *Trissopelopia*, *Zalutschia*, *Hydrobaenus*, *Cricotopus*, *Psectrocladius*, *Paratanytarsus*, *Tanytarsus*, *Microsectra*, *Sergentia coracina* Zett. В литоральной зоне малых лесных озер

доминируют (по индексу плотности) моллюски р. *Pisidium*, ручейники сем. Limnephilidae и водяной ослик *A. aquaticus*. В лесных ручьях существенно сокращается разнообразие и обилие веснянок и поденок. Доля ручейников в биомассе остается практически одинаковой во всех ландшафтах.

Динамичность экологических условий, разрушительное волновое воздействие, ежегодное промерзание и осушение, скудость высших водных растений на литорали крупных озер (Имандра, Умбозеро) определяют развитие специфического литореофильного комплекса фауны, а также относительно низкое обилие организмов. Всего обнаружено 110 видов и форм: 35% - хирономиды, по 14% - олигохеты и ручейники. 9% - веснянки и 7% - поденки. Обычными являются хирономиды, гидракарины, олигохеты Enchytraeidae и Lumbriculidae, жуки *Platambus maculatus* L., *Oreodytes*, ручейники *Potamophylax*, *Halesus*, Polycentropodidae, веснянки *Nemoura* и *Diura*, поденки *Heptagenia*, *Ephemera*, Baetidae. Крупные озера отличаются низкими количественными показателями зообентоса в глубоких частях: средняя биомасса (г/м^2) закономерно возрастает от наиболее глубокого ультраолиготрофного оз. Умбозера (0.75 ± 0.19) и олиготрофного оз. Имандра (0.93 ± 0.18) к малым озерам (4.41 ± 2.20).

Тип доминирующего субстрата, степень развития растительности в прибрежной зоне озера имеют особое значение для донных организмов. Наибольшая доля в количественных показателях зообентоса литорали выявлена у приспособленных к условиям прибойного берега литореофильных и фитофильных веснянок, хирономид, поденок и олигохет. Среди различных типов литорали качественно богатой фауной выделяется каменисто-галечниковый берег с зарослями водных макрофитов (а также с обрастаниями мхов). Максимальное обилие обнаруживается в зарослях высших водных растений на илистых грунтах ($P < 0.0001$), минимальное - в биотопах, представленных валунами, крутыми скалами или подвижным песком ($P < 0.001$). Наибольшее разнообразие фауны отмечается на глубинах 1.5-2 м, что обусловлено более однородными и менее суровыми условиями, поступлением ОВ от берега и другими причинами.

Число выявленных таксонов донной фауны в крупных озерах закономерно уменьшается по мере увеличения глубины ($P < 0.003$), что связано в первую очередь с сокращением разнообразия личинок Chironomini ($P < 0.000$), Tanytarsini ($P < 0.002$) и Tanypodinae. В наиболее глубоких частях (> 20 м) крупных озер выявлено не более 15 видов, среди которых обычные реликтовый бокоплав *M. affinis* (в оз. Имандра), олигохеты, моллюски *Pisidium* холодолюбивые личинки *Heterotrissocladius*, *Zalutschia*, *Procladius*, *Micropsectra*, *Paratanytarsus*, *S. coracina*, *Stictochironomus*. Количественные показатели зообентоса максимальны в зоне сублиторали; численность его закономерно уменьшается с глубиной, а биомасса слабо зависит от этого фактора. Доля хирономид в общей биомассе зообентоса с глубиной закономерно ($P < 0.01$) сокращается по причине обеднения фауны личинок Chironomini, в меньшей степени -

Tanypodinae и Tanytarsini. В глубоких частях (> 20 м) хирономиды составляют < 20% общей биомассы. Доля олигохет там, напротив, максимальная (> 50%).

С учетом характера субстрата, состава доминирующих форм и структурных связей в крупных озерах выделено шесть основных биоценологических группировок, из них литоральные: литофильный - *Heptagenia-Potamophylax*, литопсаммофильный - *Halesus-Lumbriculus*, псаммофильный - *Lymanaca-Demicryptochironomus*, фитофильный - *Pisidium-Spirosperma*; глубоководные: пелофильный - *Spirosperma-Monoporeia* и псаммопелофильный - *Spirosperma-Procladius*. В суровых условиях прибойного берега литофильный биоценоз разрежен, и ни один вид не может достичь массового развития. Литопсаммофильный биоценоз характерен для каменисто-песчаной литорали; богат качественно и количественно и включает виды, характерные для различных биоценологических группировок. Псаммофильный биоценоз в зоне верхней литорали наиболее (качественно и количественно) бедный. Распространению типичных фитофильных форм в крупных водоемах препятствуют как суровые условия (ветровое и волновое воздействие, промерзание и осушение) в зоне литорали, так и слабое развитие зарослей высших водных растений. Поэтому фитофильный биоценоз в классическом виде (в зарослях высших растений или зоофитос) представлен слабо. Разнообразие фитофильных видов там обеспечивается развитием обрастаний диатомовых водорослей и мхов на прибрежных валунах и каменисто-песчаной литорали. Характерной особенностью является проникновение фитофильных видов хирономид (*Demeijerea*, *Cricotopus*, *Endochironomus*, *Corynoneura*, *Psectrocladius*, *Monodiamesa*) в глубоководные участки, что мы объясняем распространением водных растений в более глубоководные зоны благодаря прозрачности воды, а также благоприятным кислородным режимом. Господствующий в глубоководных зонах пелофильный тип биоценоза качественно обеднен. 75% состава приходится на хирономид (примерно половина -- на сем. *Orthoclaudiinae*). В зависимости от характера грунта и глубины формируются биоценозы: *Oligochaeta-Monoporeia*, *Chironomidae-Oligochaeta*, *Chironomidae-Monoporeia*. Типичные пелофильные виды *Chironomus* spp. и *Tubifex tubifex* Müll. малочисленны в глубоких частях озер. Роль их возрастает в мелководных заливах, в местах аккумуляции на дне детрита и загрязняющих веществ.

Наряду с зональными и азональными факторами гидрологические, морфологические особенности водосборного бассейна, водоема и биотопа, обилие и продуктивность наземной растительности на территории водосборного бассейна в значительной степени определяют структуру и количественное развитие сообществ зообентоса в малых озерах и в их придаточных водотоках. Прибрежная зона озера (Ст. 1), место истока из него ручья (Ст. 2) и придаточные водотоки (вытекающий ручей - Ст. 3 и поступающий ручей - Ст. 4) характеризуются различным комплексом донной фауны, неодинаковым вкладом систематических групп в количественные показатели зообентоса. Его основу в мелководных зонах озер и в водотоках составляют ручейники, двустворчатые моллюски, водяной ослик и олигохеты, а в глубоководных (Гл. 3.) сообществах - моллюски-

горошинки и хирономиды (Orthoclaadiinae). Наиболее качественно и количественно богата фауна у истока ручья из озера (там сосуществуют элементы лимнических и лотических фаунистических комплексов) и в вытекающих ручьях (преимущественно реолитофильные и фитофильные формы), в лесных ручьях со стоячей водой также представлены пелофильные виды. Доля хирономид в биомассе сообществ в различных биотопах уменьшается в следующей последовательности: Гл.3.>Ст.1>Ст.4>Ст.2>Ст.3. Особенно это характерно для трибы Chironomini, средняя относительная биомасса которой сокращается примерно в 273 раза (от 18.2 в Гл. 3. до 0.03% на Ст. 3). Доля представителей Tanytarsini, Tanytarsinae и Orthoclaadiinae уменьшается, соответственно, в 8, 54 и 2.5 раза. Максимальная доля олигохет отмечена в глубоких частях озер (16%), минимальная - в вытекающем из озера ручье (4.1%). Доля ручейников минимальна в глубоководной зоне (4.9%), в водотоках она повышается до 24-27 %. Доля бокоплава *G. lacustris* выше у истока ручья из озера (Ст. 2), а моллюсков, поленок и особенно веснянок - в ручьях. Однако поленки сем. Leptophlebiidae и веснянки р. *Nemoura* образуют значительные скопления на илистых грунтах мелководных лесных озер.

Скалистая и каменисто-песчаная литораль горных озер населена разнообразной фауной поленок (обычны *Baetis*, *Siphonurus*, *Ameletus inopinatus* Etn. и др.), веснянок (*Diura nanseni* Kmp., *Arcynopteryx compacta* McL. и др.), личинок ручейников и хирономид подсем. Orthoclaadiinae, Tanytarsinae, Prodiamesinae и Diamesinae. Лесные озера характеризуются богатым количественным развитием зообентоса, в котором преобладают фитофильные и пелофильные виды олигохет сем. Naididae, Enchytraeidae, Tubificidae, моллюски, бокоплав *G. lacustris*, водяной ослик *A. aquaticus*, из веснянок – представители сем. Nemouridae, поленок – сем. Leptophlebiidae, ручейников – сем. Limnephilidae и Phryganeidae, хирономид – триба Chironomini и подсем. Orthoclaadiinae. Среди малых озер (площадью от 0.01 до 1.5 км²) наиболее качественно богаты более крупные. Это связано с наличием там разнообразных биотопов, способствующих высокому видовому разнообразию фауны (Schewenneker, Hellenthal, 1984; Бигон и др., 1989). В то же время эта связь не однозначна, т.к. возрастание разрушительной ветровой и волновой деятельности является ограничивающим фактором для заселения многими видами литорали больших озер.

Важными для донных организмов факторами в водотоках являются скорость течения воды, термический режим и динамика уровня воды, тип, мощность водных и околоводных растений, ширина и глубина водотока, вид донного субстрата (Жадин, 1940; Леванидов, 1976; River..., 1975; Vannote et al., 1980; Stream ecology..., 1983 и др.). В соответствии с теорией "речного континуума" состав и количественное богатство обитателей водотоков в значительной степени зависят от интенсивности поступления ОБ с суши и характеризуются продольной зональностью (Hildrew, Townsend, 1987; Леванидова и др., 1989 и др.). Креналь и ритраль преимущественно населяют реофильные виды, большая часть которых принадлежит к эпифауне (Perlodidae, Leuctridae, Baetidae, Heptageniidae,

EphemereUidae, Siphonuridae, *Apatania*, Diamesinae). Разнообразие, численность и особенно биомасса зообентоса закономерно возрастают к низовью водотоков. повышается доля моллюсков, олигохет, брюхоногих моллюсков и пиявок. Ручейники сем. Hydropsychidae, Polycentropodidae, Limnephilidae и хирономиды подсем. Tanypodinae и Orthoclaudiinae не обнаруживают продольной зональности, они распространены более или менее равномерно по всей длине реки, за исключением кренали. В лесных ручьях продольная зональность выражена слабее по сравнению с горными водотоками. Максимальное разнообразие организмов (особенно веснянок и поденок) отмечается в ручьях с быстрым течением, где дно сложено каменистым грунтом и покрыто мхом. Все другие группы донных животных показывают меньшую зависимость от характеристик грунта и степени развития растительности. Доля водяного ослика *A. aquaticus* и вислокрылок р. *Stalis* в биомассе зообентоса выше в лесных ручьях с малой скоростью воды, заросших высшими водными растениями и с мягким илистым грунтом. Благодаря обилию автохтонного ОВ и защитной роли зарослей (в качестве убежища) для беспозвоночных от рыб, наибольшее обилие зообентоса обнаруживается в развитых ручьях, заросших высшими водными растениями и с умеренным течением воды.

Принадлежность малых озер к определенному гидрологическому типу (генетически или временно в зависимости от интенсивности питания водой) - важный фактор, оказывающий влияние на качественные и количественные показатели зообентоса и отдельных систематических групп. Число выявленных видов закономерно ($P < 0.003$) возрастает от бессточных к проточным (во время обследования) озерам. Временная изоляция озера в период минимальных атмосферных осадков во второй половине лета - начале осени имеет катастрофический характер, т.к. приводит к потере продуктивной литоральной зоны и придаточных водотоков, через которые также осуществляется иммиграция водных организмов. Озера, постоянно сохраняющие свою проточность, - крупные, обладают развитой системой придаточных водотоков, разнородными условиями среды и богатой водной растительностью. Доля олигохет, пиявок и брюхоногих моллюсков выше в бессточных озерах, ниже - в верховых. Бокоплав *G. lacustris* и водяной ослик *A. aquaticus* показывают минимальное обилие в бессточных озерах, куда затруднено поступление аллохтонного ОВ. Доля крупных беспозвоночных (водные клопы, вислокрылки, стрекозы, а также двукрылые) выше в небольших бессточных озерах, что, видимо, обусловлено ослаблением пресса бентосоядных рыб.

Уровень трофии (по природным условиям). Общее число обнаруженных таксонов на литорали озер закономерно возрастает от ультраолиготрофных озер к эвтрофным. Коэффициенты корреляции (r_s) между числом видов и концентрацией N, P, а также содержанием РОВ и перманганатной окисляемостью воды положительные ($0.0001 > P < 0.02$). Из всех систематических групп только у веснянок, хирономид Tanypodinae и Tanypodinae обнаружилась обратная зависимость ($P < 0.04$) с вышеуказанными показателями трофности. Доля отдельных

систематических групп в биомассе зообентоса существенно различается в зависимости от трофического статуса озер. В эвтрофных озерах достигается максимальная относительная биомасса у пиявок, веснянок (исключительно за счет р. *Nemoura*), вислоккрылок и ручейников (*Limnephilidae* и *Phryganeidae*). По мере роста трофности закономерно ($P < 0.02$) сокращается доля олигохет (крупные черви *Lumbriculidae* замещаются мелкими особями *Tubificidae*), двукрылых насекомых и особенно хирономид. Другие группы показывают максимальные относительные биомассы на промежуточных уровнях трофии.

Влияние гумусовых веществ на водные организмы имеет как положительный, так и отрицательный характер. Среднее число таксонов в пробе возрастает от ультраолигогумозных к полигумозным озерам, что подтверждает мнение А.А. Салазкина (1976) об обеднении фауны по мере повышения степени гумификации лишь при сопутствующем снижении уровня pH воды. В полигумозных озерах с pH-6.5 чаще других обнаруживаются олигохеты *Naididae* и *Lumbriculidae* (*L. variegatus*), стрекозы, личинки хирономид *Chironomini* и *Orthocladiinae*, а также представители *Ceratopogonidae*. Биомасса глубоководного зообентоса повышается от ультраолигогумозных (1.1 ± 0.2 г/м²) к мезогумозным озерам (2.1 ± 0.8), а в полигумозных она вновь уменьшается (1.6 ± 0.4). За исключением хирономид, веснянок и олигохет, доля большинства групп бентосных животных в биомассе достигает максимальных значений на промежуточных уровнях гумификации: в олигогумозных - мезогумозных озерах. Водяной ослик и стрекозы (более обычные в лесных озерах с коричневатой водой) доминируют в полигумозных озерах.

Глава 5. ЗООБЕНТОС В УСЛОВИЯХ ТОКСИФИКАЦИИ

Для загрязняемых тяжелыми металлами (ТМ) водных объектов характерны качественное и количественное обеднение вплоть до гибели всех организмов макрозообентоса, формирование специфических сообществ с доминированием личинок хирономид *Chironomus*, *Procladius*, *Ablabesmyia*, *Psectrocladius* - в глубоководных зонах и в других биотопах; ручейников *Polycentropodidae* и *Rhyacophila*, а также полужесткокрылых сем. *Corixidae* - на литорали и в водотоках (Яковлев, 1982, 1986, 1995а, б; Моисеенко, Яковлев, 1990; Яковлев и др., 1991). Доля отдельных таксономических групп в количественных показателях зообентоса, в меньшей степени - общая численность и биомасса зообентоса, проявляют обратную зависимость от содержания ТМ в воде и озерных донных отложениях. Число таксонов и обилие зообентоса закономерно возрастают по мере удаления от источников загрязнения, в основном за счет появления чувствительных к токсическому воздействию групп (*Gastropoda*, *Ephemeroptera*, *Plecoptera*, *Hirudinea*, *Amphipoda*).

Уровни содержания Ni и Cu в личинках хирономид р. *Chironomus* (факультативные собиратели-детритофаги) и в хищных личинках ручейников сем. *Polycentropodidae*, собранных из загрязненных озер и водотоков вблизи медно-никелевых предприятий, примерно в 10-70 раз выше по сравнению с условно фоновыми районами. Средние концентрации ТМ в личинках ручейников

Polycentropodidae в 10-км зоне вокруг предприятий АО "Печенганикель" составляют ряд: $Cu > Zn > Ni > Mn > Co > Pb > Cd$; в личинках хирономид р. *Chironomus*: $Zn > Mn > Ni > Cu > Pb > Co > Cd$ (АО "Североникель", губа Монче оз. Имандра). Концентрации ТМ (за исключением Cd, Pb и Zn) в личинках хирономид и ручейников имеют тесную положительную корреляционную связь между собой ($r_s = 0.46-0.94$, $P < 0.05$), что свидетельствует о едином антропогенном источнике их поступления и косвенно – об определенном сходстве их поведения в экосистеме. Коэффициенты ранговой корреляции между содержанием Ni в личинках *Chironomus* и концентрацией Ni в воде и озерных донных отложениях положительные (0.94 и 0.81, соответственно). Содержание и величины КБН (коэффициенты бионакопления или отношение концентраций ТМ в гидробионтах к содержанию в воде или в грунтах) находятся в тесной зависимости от основных гидрохимических показателей (щелочность, pH, содержание ОВ в воде и др.), регулирующих физико-химическое состояние ТМ (от которого в свою очередь зависит их доступность для водных организмов). Значения КБН металлов в личинках хирономид и ручейниках максимальные для Zn и Cd, наименьшие – для Ni. Однако величины КБН (за исключением Cd и Pb) закономерно снижаются по мере увеличения содержания металлов во внешней среде. Эта обратная зависимость более тесная для КБН, рассчитанных с концентрацией ТМ в озерных донных отложениях, чем с соответствующими коэффициентами по содержанию ТМ в воде. Подобные факты были установлены и при изучении содержания ТМ в организме рыб (Кашулин, Решетников, 1995). Вероятно, это связано с тем, что концентрация ТМ в воде более изменчива, а в донных отложениях содержание аккумуляировавшихся ТМ более стабильно и, видимо, точнее отражает нагрузку ТМ на водную экосистему. Во-вторых, в водных объектах вблизи источников загрязнения ТМ находятся преимущественно в связанных, биологически инертных формах, благодаря щелочной реакции водной среды. В отдаленных, условно фоновых озерах уровень pH в целом ниже, и соответственно там возрастают подвижность и действие ТМ на организмы. Обнаружение более низких величин КБН в сильно загрязненных водоемах также может свидетельствовать о выработке у водных животных в токсической среде определенных механизмов, препятствующих поступлению и накоплению металлов в их организме.

Глава 6. ЗООБЕНТОС В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ ЭВТРОФИКАЦИИ

Основным фактором, ведущим к деградации сообществ в губе Белой оз. Имандра, наряду с обогащением среды биогенными элементами и ОВ, являются повышенная мутность воды и осаждение тонких минеральных частиц на дно (Деньгина, 1980; Яковлев, 1982, 1986, 1995а, 1998). Реликтовая мизиды *M. relicta*, а также поденки, большинство видов хирономид (Tanytarsini, Diamesinae, Orthocladiinae) первыми выбывают там из состава фауны или становятся редкими. Изменения в количественных показателях зообентоса выражаются в возрастании валовой численности и биомассы, в основном за счет массового развития личинок *Chironomus* и 2-3 вида олигохет сем. Tubificidae; а при сопутствующем влиянии мутности воды и интенсивного осаждения на дно

озера тонких минеральных частиц и детрита (в качественно обедненных "техногенных" пелофильных биоценозах) - только олигохет. На долю доминирующего комплекса организмов обычно приходится >75% от валовой биомассы. При умеренной эвтрофикации к группе доминантов добавляется реликтовый бокоплав *M. affinis* и ряд других форм, развитию которых способствует обилие ОВ и еще сохраняющееся оптимальное содержание растворенного O_2 .

Эвтрофикация и изменения в зообентосе малых озер несколько отличаются по характеру от наблюдаемых 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. В типичных для горных водотоков литореофильных комплексах при повышенной концентрации биогенных элементов и ОВ сокращается роль чувствительных к загрязнению и мутности воды видов поденок, веснянок, ручейников, симулид и других обычных обитателей горных рек и ручьев. В то же время количественные показатели сообществ растут за счет двукрылых (Tipulidae, Orthoclaadiinae, Tanypodinae), олигохет сем. Lumbriculidae. Доминирующие в эвтрофных водоемах олигохеты сем. Tubificidae и хирономиды р. *Chironomus* в водотоках не получают развития, видимо, по причине быстрого течения воды и отсутствия илистого грунта.

Глава 7 ЗООБЕНТОС В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ АЦИДИФИКАЦИИ

В основе формирования специфического видового состава и структурной организации зообентоса в закисленной среде лежат четыре основные причины (Appelberg et al., 1993; Herrmann et al., 1993; Stenson et al., 1993 и др.): 1) токсичность и другие факторы, оказывающие непосредственное воздействие на организмы (наряду с АІ в кислой среде возрастает токсичность и других металлов, а ионы H^+ нарушают регуляцию в организме баланса ионов Ca , Na и Cl); 2) исходно низкое содержание фосфора и других биогенных элементов на территории водосбора; 3) эффект "дно-верх", выражающийся в сокращении запасов биогенных элементов (особенно фосфора) в воде в связи с "олиготрофизацией" водоемов (снижение интенсивности процессов восстановления и поступления в водную среду фосфора по причине подавления разложения листьев деревьев, растений и другого органического материала микрофлорой и беспозвоночными); 4) эффект "верх-дно", т.е. ослабление нагрузки со стороны более чувствительных к снижению pH бентосоядных рыб, последствием которого является возрастание роли крупных беспозвоночных в пелагических (Corixidae, *Chaoborus*) и бентосных сообществах (Sialidae, Odonata).

Наиболее чувствительны к снижению pH воды бокоплав *G. lacustris*, брюхоногие моллюски (Valvatidae, *Lymnaea*, Planorbidae), поденки (Baetidae, Caenidae, Metretopidae), ряд видов ручейников сем. Sericostomatidae, Lepidostomatidae, Goeridae, Brachycentridae. Личинки хирономид, моллюски *Pisidium*, гидракаринны, жуки сем. Dytiscidae, полужесткокрылые сем. Corixidae, малощетинковые черви (за исключением *Stylaria lacustris* Linn.), водяной ослик *A. aquaticus*, поденки сем. Leptophlebiae, веснянки р. *Nemoura*, личинки стрекоз, вислкрылок

р. *Sialis*, ручейников сем. Phryganeidae, Limnephilidae, Polycentropodidae - обычные представители зообентоса в литоральной зоне озер и в водотоках с pH воды < 5.0. На видовой состав, количественные показатели ацидофобных групп влияют, наряду с комплексом прямых и опосредованных факторов закисления, множество абиотических факторов, которые можно обозначить как природные особенности водосборного бассейна, гидрологический тип и морфологические и гидрохимические характеристики водного объекта и биотопа (Яковлев, 1997). Наибольшее подавление донной фауны обнаруживается в закисленных малых олигогумозных бессточных и верховых озерах горных ландшафтов. В крупных проточных озерах и ручьях, обладающих повышенным потенциалом к нейтрализации кислотообразующих веществ, состав фауны богаче, доля ацидофобных видов в количественных показателях зообентоса выше. В ряду гидрологических типов озер: бессточные - верховые - проточные, соответственно также биотопов: юна литорали - исток ручья из озера - ручьи роль гидрохимических показателей закисления (pH, щелочность, Ca, Mg, Al) для ацидофобных видов закономерно снижается, а роль характеристик биотопа (скорость течения воды, тип субстрата, степень развития зарослей макрофитов и мха, ширина ручья и др.) возрастает (Yakovlev, 1997).

Токсичность Al. Кальций и гумусовые вещества (наряду с pH) - основные факторы, регулирующие общую концентрацию Al и его химических форм, обладающих неодинаковой токсичностью для гидробионтов в закисленной воде (Herrmann, 1987; Navas, Rosseland, 1995 и др.). Разнообразие и обилие ацидофобных видов характеризуется обратной зависимостью от степени гумифицированности воды. Однако гумусовые вещества играют существенную роль в снижении токсичности металлов и, особенно Al, образуя с ним прочные металлоорганические комплексы - безвредные для водных животных (Petersen et al., 1987; Kullberg, 1992). Концентрация лабильной формы Al_{lab} (наиболее опасной для водных организмов) закономерно ($P < 0.000$) повышается в олигогумозной прозрачной воде по мере снижения pH воды. Однако при достаточном содержании ОБ (ОВ $> 5-7$ мг/л, цветности > 60 мг Pt/л) дальнейшее снижение уровня pH до 4.7 не сопровождается ростом концентрации Al_{lab} по причине его трансформации в нелабильную (нетоксичную) форму. В этой связи влияние ОБ на беспозвоночные организмы имеет двойственный характер: положительный и отрицательный - в зависимости от соотношения уровня pH воды и концентрации гумусовых веществ. В слабогумифицированной воде ацидофобные виды выбывают при снижении pH уже до порогового значения 5.7. На это критическое значение pH указывает также Кюльберг (Kullberg, 1992). В более гумифицированной воде (цветность от 60 до 180 мг Pt/л) резкое сокращение числа ацидофобных видов не наблюдается. Однако в сильно гумифицированной среде (при > 300 мг Pt/л) происходит обеднение фауны вследствие повышения токсичности самих гумусовых веществ, снижения прозрачности воды и ряда других причин (Petersen et al., 1987; Kullberg, 1992).

Уровни бионакопления металлов в бентосных организмах характеризуются высокой вариабельностью. По содержанию в личинках ручейников сем. Polycentropodidae металлы образуют ряд: $Zn - Al - Mn - Cu - Ni - Pb - Cd - Co$. в бокоплавах *G. lacustris*: $Al - Zn - Cu - Mn - Ni - Co - Pb - Cd$. Содержание Ni и Cu выше в бокоплавах (детритофаги - факультативные собиратели-детритофаги) по сравнению с хищными личинками ручейников. Сравнительно высокие концентрации Co и Zn в хищных ручейниках могут свидетельствовать о накоплении этих металлов по трофической цепи. Наряду с природными особенностями водоема и водотока (высота над уровнем моря, гидрологический тип и размерные характеристики озера и др.), регулирующими бионакопление металлов в закисленной среде факторами являются pH, щелочность, содержание в воде Ca , Mg и гумусовых и других органических соединений (Navas, Rosseland, 1995 и др.). Выявилась тенденция к повышению уровня бионакопления Cu и Zn в личинках ручейников по мере снижения уровня pH воды (до 4.8). Содержание Ni и Co , напротив, возрастает в нейтрально-щелочной воде. Более высокие величины коэффициента бионакопления ($Al_{КБН}$) в бокоплавах по сравнению с ручейниками, а также тесная зависимость $Al_{КБН}$ с его концентрацией в воде показывают, что этот металл не накапливается по трофической цепи. Уровни содержания Al и особенно значения $Al_{КБН}$ находятся в прямой зависимости от pH, концентрации Ca и обратной - от содержания $ОВ$ и цветности воды ($P < 0.04$). Минимальное содержание Al в ручейниках обнаруживается в воде с pH около 6.3-6.7, тенденция к повышению бионакопления прослеживается в слабогумифицированной воде с $pH > 7.0$. Выявлена положительная связь между $Al_{КБН}$ и концентрацией Al в воде ($P < 0.0000$). В целом накопление Al в ручейниках возрастает от сильно гумифицированных водоемов к олиготрофным, олигогумозным озерам, от низких значений pH - к нейтрально-щелочной среде. Однако эта зависимость имеет криволинейный характер: уровни бионакопления определяются конкретным соотношением значений pH и концентрации гумусовых веществ. Наши исследования подтвердили данные о том, что действие Al на биоту в закисленной воде связано в большей степени с его токсичностью, нежели с бионакоплением (Schindler, 1988; Navas, Rosseland, 1995). В работе приведена карта-схема распределения содержания металлов в ручейниках на территории Финской Лапландии. Среднее содержание Ca (примерно в 250 раз) и $Ca_{КБН}$ в бокоплавах выше, чем в ручейниках, что косвенно свидетельствует об огромной важности этого катиона для нормального функционирования организма ацидофобных видов (Виноградов, 1986; Ingersoll et al., 1990; Rosseland, Staurness, 1994). Это также может подтвердить их повышенную чувствительность к снижению концентрации Ca в водной среде и их организме при закислении. Концентрация Al в воде и в гидробионтах, а также коэффициенты его бионакопления ($КБН$) могут рассматриваться в качестве показателей для оценки закисления водоемов.

Глава 8. ЗООБЕНТОС В УСЛОВИЯХ ТЕРМОФИКАЦИИ

Зообентос в водоотводном канале Кольской АЭС и на прилегающем к ней участке (в зоне подогрева) качественно богат (выявлено 68 и 88 таксонов, соот-

встственно), 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. 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 трибы *Chironomini* сокращается. Напротив, роль холодноводно-стенотермных видов хирономид подсем. *Tanypodinae*, *Orthocladinae* (*Heterotrissocladius*, *Hydrobaenus*, *Paratrichocladius*, *Zalutschia*, *Arctopelopia*, *Conchapelopia* и *Krenopelopia*), бокоплава *M. affinis* повышается. В прибрежной зоне, где влияние подогретых вод ослаблено, возрастает разнообразие и роль типичных обитателей литорали озера - нимф поденок и веснянок.

Заметные различия в уровнях бионакопления ТМ в личинках хирономид *Chironomus* между зоной подогрева и прилегающими участками с естественным термическим режимом не выявлены. Содержание ТМ в личинках отражает многолетнее загрязнение оз. Имандра. Концентрации Ni и Cu в личинках из зоны подогрева, существенно ниже, чем на участках с естественным термическим режимом. Содержание Co, напротив, в зоне подогрева выше и сопоставимо с уровнями, обнаруженными на наиболее загрязненных ТМ участках озера.

Сезонная динамика общей численности и биомассы зообентоса в зоне подогрева определяется жизненным циклом доминирующих видов олигохет, хирономид и моллюсков *Pisidium*. Здесь, как и в зоне озера с естественными термическими условиями, к середине зимы (январь-февраль) достигаются максимальные численность и биомасса, а во второй половине зимы эти показатели снижаются. Первая генерация олигохет и моллюсков на приустьевом участке водоотводного канала появляется в мае (раньше обычного на 1-1.5 мес.), вторая - в сентябре-начале октября, тогда как в естественных условиях осеннее размножение у червей, видимо, отсутствует (или в ней участвует незначительная часть особей). Первые куколки хирономид появляются в зоне подогрева в конце апреля, молодь в большом количестве - с мая по первую декаду сентября (на 1-2 мес. раньше и позже обычных сроков). Все это повышает биопродуктивность зообентоса в зоне подогрева. Однако 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°.

Глава 9. СТРУКТУРА ЗООБЕНТОСА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Таксономическая структура. Одной из важнейших характеристик структуры сообществ является их разнообразие (Алимов, 1982; 1989; 1994; 1995). Вели-

чины индекса разнообразия Шеннона (H) и видового богатства (d) сообществ в малых озерах и их придаточных водотоках характеризуются обратной зависимостью от высоты над уровнем моря ($P < 0.05$), а также закономерно ($P < 0.05$) уменьшаются от лесных к горным ландшафтам, что обусловлено действием большого числа природно-климатических и других условий, определяющих в совокупности вертикальную зональность и ландшафтную неоднородность фауны. В экстремальных природных условиях горных ландшафтов разнообразие сообществ ниже, чем в лесной низинной зоне. Несмотря на некоторое снижение выравненности (e) сообществ в горных водотоках, в целом этот показатель в незначительной степени зависит от высоты над уровнем моря.

Индексы разнообразия и видового богатства зообентоса закономерно возрастают от глубокой части озер к мелководным участкам, достигая максимальных значений в вытекающем ручье. Выравненность сообществ, напротив, максимальна в глубокой части озер и минимальна – в поступающих ручьях. Исток ручья из озера – специфический биотоп, где лимнические условия переходят в лотические. Сюда поступают разнообразные продукты функционирования озерной экосистемы, включая взвешенный детрит, РОВ и другие органические вещества, а также элементы озерной фауны. Здесь сосуществуют виды лентического и лотического комплекса фауны из разнообразных морфо-экологических групп и различных типов биоценозов. Пищевое поведение многих организмов ориентировано на потребление выносимых из озера живых и мертвых организмов зоопланктона и бентоса (путем строительства ловчих сетей различной конструкции и т. п.). В этом биотопе и в глубокой части озер, выравненность сообществ в целом выше. Водотоки, характеризующиеся большей пространственно-временной изменчивостью условий, населены качественно богатой фауной беспозвоночных, распространение некоторых из них (особенно реофильных видов веснянок, поденок и ручейников) ограничивается этим биотопом.

Влияние размерных характеристик озер на разнообразие сообществ не однозначено (Бигон и др., 1989 и др.). Более тесная связь разнообразия с размерными характеристиками озера обнаружилась для сообществ у истока ручья, литорали малых озер и в поступающих ручьях. С увеличением площади озера разнообразие в сообществах литорали и у истока ручья из озера повышается (соответственно, $P < 0.004$ и < 0.002). В то же время множественный регрессионный анализ выявил отрицательную зависимость индекса Шеннона в литоральных сообществах от длины береговой линии озер, а индекса видового богатства – от площади озера. Все это свидетельствует о том, что наряду с размерными характеристиками озер важными факторами для разнообразия сообществ являются морфологические особенности озера, гетерогенность биотопов, характер грунта в береговой зоне, ветровая и волновая активность, термический режим и т.д. Несмотря на большее разнообразие природных условий в крупном озере, повышение роли ветровой и волновой деятельности, уменьшение водной растительности и т.п. обуславливают сокращение разнообразия прибрежных сообществ. Однако общее число видов (как и выравненность) в сообществах литора-

ли наиболее крупных озер выше, чем в малых озерах. Вытекающие ручьи не показывают достоверной зависимости разнообразия и выравненности их сообществ от размерных характеристик вышележащих озер. Сообщества в месте истока водотоков и в самих водотоках, берущих начало из очень крупных озер, существенно богаче и разнообразнее, чем в придаточных водотоках малых озер.

Величины индекса разнообразия и видового богатства повышаются от бессточных озер к проточным. Выравненность, так же как и все показатели разнообразия, характеризуется более слабой зависимостью от гидрологического типа озер по карте, чем с реальным типом, установленным во время их обследования. Резкое сокращение разнообразия сообществ выявлено в озерах, ставших временно бессточными по причине снижения уровня воды. Это свидетельствует, во-первых, о важности для структурной организации сообществ реального состояния водосма; во-вторых, о катастрофическом характере для экосистемы подобной трансформации озера, при которой его изоляция, а также потеря наиболее продуктивной прибрежной зоны, приводит к резкому упрощению структуры сообществ, выпадению неприспособившихся к новым условиям видов.

Разнообразие донных сообществ в крупных озерах обычно сокращается по мере роста глубины ($P < 0.05$), а выравненность сообществ незначительно возрастает. Более интенсивное сокращение таксономического состава по сравнению с численностью организмов в сообществах обусловило неоднозначное вертикальное распределение индекса видового богатства. В целом разнообразие сообществ выше там, где условия гетерогенные (литопсаммофильный биоценоз) или благоприятные (фитофильный); минимальное - в неблагоприятных глубоководных биоценозах, а также в наиболее суровых по условиям псаммофильном и литофильном типах биоценозов литорали. Однако по величинам индекса видового богатства литофильный биоценоз уступает лишь литопсаммофильному биоценозу, а по выравненности превосходит все типы биоценозов, что косвенно свидетельствует о низкой плотности организмов на каменистой прибойной литорали.

Максимальные показатели разнообразия и выравненности сообществ характерны для промежуточных уровней трофности и гумификации: в олиготрофных - мезотрофных, олигогумозных и мезогумозных малых озерах. Однако наиболее низкая выравненность сообществ и минимальные значения индекса видового богатства характерны для полигумозных озер. В эвтрофных водоемах (по природным причинам), в отличие от антропогенной эвтрофикации, биомасса зообентоса, как правило, ниже и ее повышение не сопровождается упрощением структуры сообществ.

Доля первичноводных беспозвоночных в целом выше в сообществах, ориентированных на детритный путь утилизации ОВ; она закономерно сокращается по мере роста высоты над уровнем моря ($P < 0.04$) - от лесных ландшафтов (около 35% общей биомассы) к горным (около 10%), от низовьев водотоков - к их верхним участкам. Для двукрылых насекомых характерна обратная картина: доля их повышается с увеличением высоты над уровнем моря. В горных озерах

и водотоках численность их в сообществах $> 70\%$, биомасса - около 50% . Доля первичноводных сокращается от проточных озер к бессточным и верховым, от глубоководных пелофильных биоценозов к литоральным псаммофильному и литофильному биоценозам. Доля первичноводных животных возрастает с увеличением глубины ($P < 0.005$), достигая максимальных значений в глубоководных биоценозах крупных озер ($> 45\%$ биомассы зообентоса). Там более стабильные условия внешней среды, высокая обеспеченность пищевыми ресурсами в виде детрита (автохтонного ОВ). В малых озерах и особенно в водотоках доля их снижается ($< 31\%$). Значительная их доля в месте истока ручья из озера (38.3%), а также ряд других структурных характеристик могут свидетельствовать о некотором сходстве этого биотопа с глубоководными участками озер (по усилению роли детрита). Доля первичноводных характеризуется слабой прямой зависимостью от показателей степени трофности и гумифицированности озер ($P_{\text{общ}}$, $N_{\text{общ}}$, окисляемость и цветность воды, РОВ). Однако доля их выше на промежуточных уровнях трофности (в мезотрофных озерах). Несмотря на обратную связь между долей двукрылых и указанными гидрохимическими показателями, доля их в численности зообентоса выше в крайних уровнях трофности: в ультраолиготрофном и эвтрофном озерах, а в биомассе она незначительно сокращается по мере роста степени трофности и гумификации. Это объясняется возрастанием роли крупных стрекоз, вислокрылок и водяного ослика в эвтрофных и полигумозных озерах.

Трофическая структура сообществ формируется в зависимости от действия множества биологических факторов и природных условий. Структура доминирующих трофических группировок в литоральных сообществах озер характеризуется вертикальной зональностью относительно уровня моря, а также зависит от типа ландшафта. Если на высоте > 300 м на долю доминирующих собирателей-глутателей приходится в среднем $53.2 \pm 4.7\%$ биомассы всех трофических группировок, то ниже (< 200 м) они становятся второстепенными ($22.0 \pm 1.3\%$), существенно уступая группировке хищников. Грунтозаглатыватели характеризуются обратной зависимостью от высоты над уровнем моря ($P < 0.02$), что объясняется предпочтением олигохетами мягких илистых грунтов, представленных широко в низинных водоемах, а также усилением там детритной цепи. Роль фильтраторов, как и собирателей-глутателей, повышается по мере роста высоты и достигает максимальных значений в горных озерах ($6.2 \pm 1.2\%$ против $2.2 \pm 0.4\%$ в лесных озерах). Доля размельчителей, пищей которых служат крупные живые и разлагающиеся остатки водных и околоводных растений, листья деревьев, выше на промежуточной высоте (200-300 м), в лесных озерах ($25.2 \pm 3.5\%$ против $9.3 \pm 2.3\%$ в горных озерах).

Установлено, что хищники (особенно специализированные) являются одним из стабилизирующих факторов в экосистеме; они способствуют повышению видового разнообразия сообществ (Paine, 1966; Алимов, 1989; 1994, 1995; Бигон и др., 1989 и др.). Доля хищников в бентосных сообществах ненарушенных водных экосистем региона зачастую находится в пределах $25-40\%$ от общей био-

массы. Доля их соответственно возрастает от $26.5 \pm 2.0\%$ на высотах > 300 м до $40.4 \pm 2.5\%$ < 200 м над уровнем моря, что согласуется с возрастанием доли хищников в лесных озерах ($33.9 \pm 1.9\%$ против $25.6 \pm 1.8\%$ в горных озерах). Это связано с большим распространением в лесных озерах хищных ручейников, стрекоз, вислокрылок и пиявок.

В горных ручьях трофическая структура направлена на максимальное использование скудных ресурсов преимущественно аллохтонного ОВ. Крупные остатки растительного материала (КОВ) первоначально обрабатываются размельчителями. Затем мелкие остатки (ТОВ) потребляются фильтраторами, собирателями-глутателями и соскребателями (Cummins, 1974, 1984; Anderson, Sedell, 1979; Vannote, 1980; Wallace, Merritt, 1980; Stream ecology..., 1983; Townsend et al., 1983; Леванидова и др., 1989). Проточность воды облегчает питание фильтраторам, основной способ питания которых заключается в захвате тонких частиц пищи в толще воды (Wallace, Merritt, 1980 и др.). Роль их возрастает в водотоках по мере повышения высоты над уровнем моря: от $10.2 \pm 1.4\%$ на высоте < 200 м до $37.9 \pm 7.8\%$ на высоте > 300 м. Доля размельчителей (в основном за счет ручейников сем. Limnephilidae и Phryganeidae, водяного ослика, веснянок сем. Nematouridae) больше на высоте 200-300 м, в лесных ландшафтах. Соскребатели не проявляют заметную вертикальную зональность в распределении, что связано с повсеместным распространением их представителей: поденок преимущественно в гундре, клопов Corixidae и ручейников - в низинных ландшафтах. Однако в горах (на высоте > 0.3 км) группировка соскребателей не представлена, что, видимо, связано со слабым развитием перифитона в водотоках по причине суровых арктических условий на больших высотах (продолжительный зимний период), а также мелководности ручьев в летнюю межень и значительного колебания уровня воды. Доминирующие в водотоках хищники совместно с собирателями-глутателями образуют комплекс ведущих трофических группировок. Несмотря на отсутствие четких связей между относительной биомассой хищников в сообществах и ландшафтной принадлежностью водотока, в целом роль их выше в низинных тундровых ($45.2 \pm 2.3\%$) и лесных ($38.8 \pm 3.9\%$) ландшафтах. В горах их доля составляет $32.9 \pm 4.9\%$, что еще раз подтверждает данные о снижении роли хищников в формировании структуры сообществ в суровых изменчивых условиях внешней среды (Бигон и др., 1989).

Наблюдается определенная вертикальная зональность в соотношении доминирующих трофических группировок по глубине больших озер. Роль собирателей-глутателей (как и хищников) сохраняется примерно на одном уровне от мелководной зоны до глубины 20 м, затем в профундали резко снижается, где возрастает роль грунтозаглатывателей. Собиратели-глутатели доминируют у истока ручья из озера, где также развит детритный путь утилизации ОВ. В литоральных сообществах и в водотоках трофическая структура становится сложнее, к вышеуказанным группировкам присоединяются фильтраторы, соскребатели и размельчители. Это связано с наличием там разнообразных путей поступления ОВ, развитого пастбищного направления его утилизации, а также появлением

оптимальных для них условий обитания, а именно: твердых субстратов (камни и растения) - для соскребателей, растений в качестве пищи - для размельчителей. Соответственно доля фильтраторов выше в фитофильном, соскребателей - в литофильном типе биоценозов. Доля хищников закономерно возрастает от глубоководных участков крупных озер к литорали и водотокам, от каменистых грунтов к заиленным, т.е. к более благоприятным по природным условиям биотопам.

Как ранее отмечалось, исток ручья обнаруживает некоторое сходство с глубокой частью озер по структурной организации сообществ. В связи с выносом взвешенного детрита из озера структурная (видимо, и функциональная) организация здесь несколько сходна с глубоководными зонами озер умеренной трофности. Однако вследствие сосуществования элементов лотических и лентических систем, увеличения роли водных и наземных растений в поступлении ОВ трофическая структура в этом типе биотопа существенно сложнее, чем в глубокой части озер, т.к. наряду с пелофагами-детритофагами в сообществах широко представлены размельчители, соскребатели и другие группы.

Зависимость трофической структуры от гидрологического типа озер проявляется в закономерном ($P < 0.009$) возрастании доли хищников в литоральных сообществах от проточных озер к бессточным (от 29 до 56 % биомассы). Возрастание доли хищных беспозвоночных в бессточных озерах, вероятно, связано в первую очередь со снижением нагрузки со стороны бентосоядных рыб. Собиратели-глутатели, соскребатели не проявляют заметной зависимости от гидрологического типа озера. Доля фильтраторов и особенно размельчителей в бессточных озерах минимальна, что согласуется с ослаблением потока ОВ (особенно аллохтонного) в экосистему.

Доля хищников и грунтозаглатывателей в сообществах литорали сокращается по мере роста трофического статуса озер, а размельчителей - повышается. Однако определенные зависимости состава доминирующих группировок от степени гумификации не выявлены. Хищники доминируют в олигогумозных и полигумозных озерах. Если в первом случае это связано с широким распространением в сообществах хищных поделок и ручейников, то в полигумозных озерах крупные хищные беспозвоночные (стрекозы, ручейники, вислокрылки) формируют основу доминирующей группировки - хищников ($43.3 \pm 11.3\%$); водяные ослики и ручейники - второстепенной группы - размельчителей ($37.8 \pm 10.2\%$).

Таким образом, доля хищников обычно возрастает от горных к лесному низинному ландшафту, от глубоководных участков крупных озер к литорали и водотокам, от каменистых грунтов к заиленным, от эвтрофного к олиготрофному уровню. Другими словами, доля их в сообществах максимальна в более благоприятных условиях внешней среды - при наличии зарослей растений и мягких грунтов в качестве субстрата и убежища от бентосоядных рыб, а также при большей плотности жертвы - растительноядных и других консументов. Эти условия характерны для фитофильных и пелофильных биоценозов мелководных

прогреваемых лесных озер и водотоков. Исключением являются бессточные озера, где крупные хищные бентосные и пелагические беспозвоночные при резком снижении пресса бентосоядных рыб могут стать представителями высшего трофического уровня в экосистеме.

Размерная структура сообществ отражает сложившиеся интенсивность и особенность потока ОВ по трофическим уровням в экосистеме, с таксономической и трофической структурой сообществ, определенным сочетанием экологических ниш, которые в свою очередь складываются под влиянием множества абиотических и биотических факторов (Бигон и др., 1989 и др.). Считается, что мелкие виды более экологически пластичны и чаще всего принадлежат к r -стратегам (Одум, 1986; Бигон и др., 1989; Алимов, 1993 и др.). Достоверная зависимость средней массы особей в бентосных сообществах зоны литорали от высоты над уровнем моря не выявлена. В водотоках она существенно меньше на высоте >300 м. Как для зоны литорали, так и для водотоков характерно закономерное возрастание средней массы особей от горных ландшафтов к лесным. Однако с повышением высоты над уровнем моря возрастает масса особей фильтраторов в литоральных сообществах и особенно соскребателей (поденок), что соответствует большему распространению этих трофических группировок в более благоприятных для них высоких вертикальных зонах (Vannote et al., 1980; Malmqvist et al., 1991). Однако в водотоках на высоте >300 м соскребатели не обнаружены, а средняя масса фильтратров там (4.9 ± 0.4 мг) существенно ниже, чем в низинных (< 200 м) водотоках (10.0 ± 2.5 мг). Это согласуется с тем, что средние массы особей фильтраторов выше в лесных водотоках (11.5 ± 4.0 мг против 4.8 ± 0.4 мг в горах). Этот показатель для группировки размельчителей, хищников, грунтозаглатывателей выше в низинных, лесных и тундровых ландшафтах (как и их доля в сообществах). В целом хищники крупнее жертвы в горных водотоках и озерах, на высоте > 300 м (соотношение средних масс хищников и "мирного" зообентоса – 2:1), в низинных, лесных и тундровых ландшафтах это соотношение составляет, соответственно, от 0.4:1 до 1.1:1. Однако величины соотношений определяются, главным образом, вариабельностью массы "мирных" беспозвоночных и особенно размельчителей и фильтраторов, средняя масса которых существенно различается между ландшафтами.

Сообщества глубоководных участков малых озер и поступающих в озера водотоков выделяются среди других биотопов минимальной средней массой особей ($P < 0.0001$), исток ручья из озера – максимальной. Средние массы особей меньше в крупных озерах по сравнению с малыми, где широко представлены крупные фитофильные ручейники Phryganeidae и Limnephilidae, моллюски, стрекозы, вислокрылки. В глубокой части озер наибольшая средняя масса чаще всего у фильтраторов или собирателей-глутателей, в малых озерах – соскребателей и размельчителей. Размельчители крупнее и в других биотопах, за исключением вытекающих ручьев.

Максимальные средние массы особей в сообществах обнаруживаются в зоне сублиторали крупных озер – на глубине 10-20 м (где чаще обнаруживаются наи-

более крупные особи малоцетинковых червей, бокоплава *M. affinis* и личинок хирономид). В литопсаммофильных и литофильных биоценозах литорали крупных озер средние массы особей выше по причине обитания там крупных веснянок, поденок, моллюсков и олигохет. За исключением фильтраторов, все остальные трофические группировки характеризуются возрастанием средней массы особей по мере увеличения глубины водоема ($P < 0.04$). Псаммофильный биоценоз литорали выделяется минимальными средними размерами особей. Средняя масса хищников существенно меньше, чем масса "мирного" зообентоса в литоральных сообществах, а в глубоководных биоценозах они практически одинаковы.

Индивидуальная масса особей собирателей-глотателей и размельчителей выше в верховых озерах, а фильтраторов - в проточных. Другие трофические группировки не обнаруживают зависимости от гидрологического типа озер. Максимальные средние массы организмов в сообществах литорали выявлены в проточных и верховых озерах, минимальные - в бессточных ($P < 0.03$), что связано с колебаниями средней массы представителей "мирного" зообентоса, особенно размельчителей, фильтраторов и собирателей-глотателей. Судя по средним значениям и медианам индивидуальной массы, хищники крупнее представителей "мирного" зообентоса в сообществах литорали бессточных и верховых озер (т.е. в озерах, где ослаблен пресс рыб). Ранговый корреляционный анализ выявил тенденцию увеличения индивидуальной массы хищников от проточных озер к бессточным ($P < 0.04$), а для "мирного" зообентоса - противоположный характер связи ($P < 0.01$).

Основными абиотическими факторами, косвенно определяющими размеры особей в водотоках, наряду с природными условиями самого водотока, являются характеристики вышерасположенного озера. Сообществам водотоков присущи большие колебания размерных характеристик особей, что отражает большую гетерогенность среды, разнообразие жизненных форм у их обитателей и многообразие биологических связей в литических системах. Факторный анализ и другие статистические методы показали, что средняя масса особей в сообществах уменьшается от крупных (широких) водотоков с мягким илистым грунтом (и с зарослями вышших водных растений) к небольшим (преимущественно верховым) водотокам с каменистым грунтом. Масса грунтозаглатывателей больше в мелких ручьях, вытекающих из небольших озер, и особенно в заросших вышшими водными растениями местах обитания. Напротив, масса собирателей-глотателей, фильтраторов и размельчителей больше в глубоких и широких водотоках с зарослями растений; соскребателей - в ручьях, вытекающих из малых верховых озер, входящих в слабо развитую гидрологическую систему.

Обнаружена тенденция увеличения средней массы особей в сообществах литорали (а также средней массы особей хищников) от ультраолиготрофных к эвтрофным озерам, что согласуется с известной закономерностью возрастания размера животных по мере повышения трофического уровня (Алимов, 1989). Этот показатель у хищников находится в прямой зависимости ($P > 0.01$) от кон-

центрации биогенных элементов, РОВ и величины перманганатной окисляемости. Другие трофические группировки не обнаруживают четкой зависимости. Масса фильтраторов, грунтозаглатывателей, так же как соотношение масс хищников и "мирных" животных, больше на промежуточных уровнях трофии.

Средняя масса особей в сообществах литорали малых озер больше в крайних уровнях гумификации, что связано с повышением удельного веса крупных олигохет (Lumbriculidae и Lumbricidae) и собирателей-детритофагов в ультраолигогумозных озерах; крупных размельчителей (ручейников Phryganeidae и Limnephilidae), соскребателей и хищников (Odonata) - в полигумозных водоемах. Средняя масса особей "мирных" беспозвоночных обнаруживает прямую зависимость от цветности и концентрации Fe в воде. В целом хищники крупнее "мирных" беспозвоночных в олигогумозных озерах (из-за развития крупных хищных веснянок и хирономид Tanypodinae и меньшей встречаемости размельчителей) и в полигумозных озерах (обычны стрекозы и другие крупные хищники по причине специфичности условий и снижения пресса со стороны рыб).

Соотношение размеров хищников и "мирных" животных в определенной мере отражает структуру трофической пирамиды в экосистеме, напряженность пищевых взаимоотношений и степень пищевой специализации хищников (Бигон и др., 1989 и др.). Облигатные хищники: личинки стрекоз, вислокрылок, жуки, нимфы веснянок сем. Perlodidae, как правило, крупнее жертвы и используют активный поиск или засаду для поимки жертвы. Стратегия добывания пищи у более мелких хищников разнообразная и обычно имеет факультативный характер. Наряду с охотой, они строят ловчие сети (ручейники Polycentropodidae и Hydropsichidae). Способы их питания более изменчивы и складываются адаптивно в зависимости от состава и плотности жертвы в сообществе и напряженности конкурентных отношений между самими хищниками. Средняя масса хищников (соответственно величины отношения их массы к массе "мирного" зообентоса) увеличивается от глубоководных участков озер и места истока ручья из озера к водотокам. В целом средняя масса хищников в литоральных сообществах положительно связана со степенью развития высших водных растений, отрицательно - с факторами, отражающими переход от низинных, частично изолированных озер с мягкими грунтами к горным озерам и водотокам с каменистым грунтом. В то же время отношение массы хищников к массе особей "мирного" зообентоса максимально в озерах и водотоках, расположенных на 300 м, в горных ландшафтах. Это связано в основном с существенным уменьшением абсолютных размеров особей в "мирном" зообентосе (главным образом размельчителей и фильтраторов).

Глава 10. СТРУКТУРА ЗООБЕНТОСА ПРИ РАЗЛИЧНЫХ АНТРОПОГЕННЫХ ПРОЦЕССАХ

Таксономическая структура. Среднее число таксонов в пробах, величины индексов разнообразия Шеннона, выравненности и видового богатства зообентоса минимальны при токсификации и ацидификации. За исключением индекса выравненности, все показатели характеризуются обратной зависимостью от содержания большинства загрязняющих веществ (прежде всего ТМ) в воде и дон-

ных отложениях ($P < 0.05$), прямой – от расстояния от источников загрязнения ($P < 0.01$) и уровня pH воды ($P < 0.02$). Близкие к контрольным районам показатели при термофикации могут свидетельствовать о благоприятном влиянии дополнительного тепла и других сопутствующих факторов на разнообразие в сообществах северных водоемов (несмотря на сокращение доли стенотермных видов).

В глубокой части озер максимальная доля первичноводных животных выявлена при эвтрофикации и термофикации, минимальная – при токсификации и ацидификации, что обусловлено повышенной чувствительностью большинства представителей первичноводных (за исключением Nematoda) к ТМ (Яковлев, 1982, 1986, 1996). Однако из-за разнородности группы по чувствительности к закислению (брюхоногие моллюски и бокоплав – ацидофобные, а олигохеты и водяной ослик *A. aquaticus* устойчивы к понижению pH до 4.7) первичноводные не обнаруживают четкой зависимости от величины pH на литорали озер и в водотоках. Связь относительной биомассы двукрылых с концентрацией ТМ положительная, а с уровнем pH воды – обратная. Большее разнообразие и возрастные роли других систематических групп в экологически благополучных водоемах обуславливает снижение доли двукрылых в сообществах.

Эвтрофикация в условиях мутной воды и интенсивного осаждения тонких минеральных частиц на дно водоема (губа Белая оз. Имандра) способствует обильному развитию первичноводных, представленных в основном олигохетами сем. Tubificidae. Существует прямая зависимость их доли в сообществах от концентрации фосфора и других загрязняющих веществ в воде. В глубоких частях эвтрофных озер (без повышенной мутности) первичноводные значительно уступают двукрылым по количественному развитию, а положительная связь их относительной биомассы с концентрацией биогенных элементов не обнаружена. Повышение доли первичноводных в условиях термофикации обусловлено массовым развитием олигохет сем. Tubificidae и моллюсков.

Трофическая структура. В основе формирования трофической структуры сообществ при различных антропогенных процессах, по-видимому, лежат как неодинаковая чувствительность составляющих группировки видов к определенным неблагоприятным факторам среды обитания, так и коренные изменения в направлении утилизации ОВ, трофической сети и пищевых взаимоотношений в сообществах и в экосистеме в целом. Общим для всех антропогенных процессов (за исключением термофикации) является упрощение трофической структуры, что проявляется в сокращении числа трофических группировок и в явном доминировании одной группировки в сообществе.

При токсификации и ацидификации доля хищников в сообществах существенно возрастает. В глубоких частях озер их относительная биомасса $> 65.7\%$ (против 25–40% в контроле или в ненарушенных условиях), что значительно выше доли второстепенной группировки – собирателей-глутателей (26.6%). На литорали и в водотоках при токсификации также доминируют хищники (соответственно 40.3 и 56.6%) и собиратели-глутатели (30.8 и 17.3%). Относительная

биомасса хищников в наиболее токсической среде (оз. Монче) достигает 90-100%. У вскрытых личинок ручейников сем. Polycentropodidae и хирономид подсем. Tanypodinae содержимое кишечника обычно представлено преимущественно детритом и разлагающимися фрагментами обрастаний (>70%), мелкими ветвистоусыми рачками и личинками хирономид, включая мелкие хищные виды. Существование сообществ, состоящих практически из одних хищников, видимо, возможно благодаря их широкому спектру питания, способности при недостатке животной пищи длительно голодать, потреблять второстепенную пищу – детрит, а также, вероятно, каннибализму (Монаков, 1974).

В основе формирования трофической структуры зообентоса при ацидификации лежат причины, связанные с различной чувствительностью видов к закислению и рядом абиотических и биотических (например, ослабление пресса рыб) факторов среды. Это ведет к повышению роли хищников (*Chaoborus* Odonata, Dytiscidae, Polycentropodidae), соскребателей (Corixidae), собирателей-глотателей (хирономиды) и размельчителей (*A. aquaticus* Limnephilidae, Phryganeidae). В воде с pH 4.7-6.5 доминируют хищники. В закисленных водотоках доля соскребателей (вместо клопов здесь представлены преимущественно поденки) и фильтраторов существенно меньше, чем в нейтральной воде. При эвтрофикации, как и при термофикации, в сообществах доминируют собиратели-глотатели (в глубоких частях озер >42% биомассы) и грунтозаглатыватели. На литорали и водотоках в качестве субдоминантов к ним добавляются размельчители и фильтраторы, а роль хищников во всех типах биотопов низка (4.5-22.9% общей биомассы). Максимальное отношение доли хищников к относительной биомассе "мирных" беспозвоночных отмечается при токсификации и ацидификации (0.7-1.3), при эвтрофикации и термофикации - минимальное (0.05-0.3), в отсутствие антропогенного воздействия - промежуточное (0.4-0.6) (рис. 2).

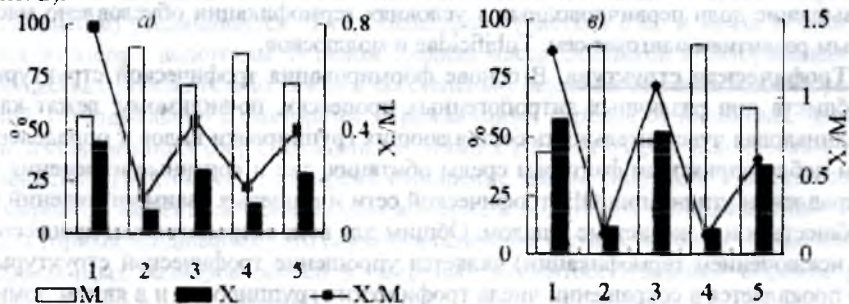


Рис. 2. Относительная биомасса хищных (X) и "мирных" (M) беспозвоночных (X/M, отношение их биомасс) в глубоких частях озер (а) и в водотоках (б) при различных антропогенных процессах: 1 - токсификация, 2 - эвтрофикация, 3 - ацидификация, 4 - термофикация, 5 - контроль.

Трофическая структура в целом отражает специфичность формирования структурно-функциональной организации сообществ при отдельных видах антропогенных процессов. Некоторые установленные закономерности являются всеобщими: наблюдаются и в других биологических звеньях экосистем, в частности в зоопланктоне. Причем обнаруживается существенное сходство между эвтрофикацией, термофикацией и контролем, а также между токсификацией и ацидификацией. Например, преобладание детритного потока и доминирование коловраток и мелких ветвистоусых (*Bosmina*) при слабом развитии группировки хищников в зоопланктоне эвтрофных озер описывалось ранее (Андроникова, 1980, 1989, 1990; Вехов, 1987; Крючкова, 1987). Нами это отмечено для эвтрофных водоемов (а также при термофикации) Кольского Севера (Яковлев, 1986; 1995а, 1998). Характерно также обильное развитие сапрофитной микрофлоры (Евдокимова, 1988). Подавление автотрофного компонента проявляется в слабом развитии фитопланктона и макрофитов в токсической среде (Моисеенко, Яковлев, 1990; Langeland et al., 1993; Яковлев, 1995а, б), угнетение детритного направления утилизации ОВ - в количественном обеднении и снижении функциональной активности сапрофитной микрофлоры (Евдокимова, 1988), в сокращении доли крупных фильтраторов в сообществах и в возрастании роли хищных веслоногих Cyclopoida (Деньгина, 1980; Брагинский и др., 1987) в сообществе с коловратками и мелкими ветвистоусыми *Bosmina* (Яковлев, 1995а, 1997). В закисленной среде автотрофный компонент также слабо развит, детритная цепь подавлена, сапрофитная микрофлора угнетена, в зоопланктоне возрастает доля хищников, а роль фитофильных организмов сокращается (Acidification..., 1990; Яковлев, 1995б и др.). Однако при наличии лимитирующего фактора - токсичности среды в условиях токсификации и ацидификации - хищники, даже будучи доминирующей группировкой, в сообществах, по-видимому, перестают быть одним из стабилизирующих факторов в экосистеме: структурно-функциональная организация находится в существенной зависимости от динамики поступления токсических веществ и уровня pH.

Размерная структура. Увеличение средней массы особей в сообществах (во всех биотопах) характерно для эвтрофикации и термофикации, уменьшение - для токсификации и ацидификации. Развитие более мелких форм в токсической и кислой средах наблюдается и в зоопланктоне (Acidification..., 1990; Яковлев, 1995б). Закономерное ($P < 0.02$) возрастание средней массы бентосных организмов по мере удаления от источника загрязнения (АО "Печенганикель") выявлено лишь для глубоководных сообществ. Сложный характер пространственного распределения показателей отдельных групп в других типах биотопов связан с неодинаковой чувствительностью гидробионтов к ТМ и большей вариабельностью размерных характеристик. В наиболее токсической среде доминируют крупные особи: клопы Corixidae (на литорали) и крупные ручейники Polycentropodidae (в водотоках). При снижении токсичности среды возрастает доля более мелких форм (хирономид, прочих двукрылых и поденок). Выявились противоречивые связи между средней массой особей и содержанием $P_{\text{общ}}$: при

сопутствующей мутности воды и при концентрации $P_{\text{общ}}$ 10-800 мкг/л (губа Белая оз. Имандра) наблюдается обратная зависимость, а при отсутствии мутности и содержании $P_{\text{общ}} < 75$ мкг/л (оз. Куэтъярви и Ловозеро) – положительная связь. Уменьшение массы особей в губе Белой связано с массовым развитием мелких червей Tubificidae, а в двух последних водоемах (которые рассматриваются как мезо- и эвтрофные) – с развитием крупных личинок хирономид, моллюсков и ручейников. Появление мелких форм в зоопланктоне эвтрофных озер отмечалось ранее (Андроникова, 1980, 1989, 1990), а также в губе Белой оз. Имандра (Яковлев, 1995а, 1998).

Средние массы особей в трофических группировках определяются их качественным составом в зависимости от вида антропогенных процессов. Для токсификации характерно увеличение средней массы особей у соскребателей, представленных в малых озерах клопами сем. Corixidae. Однако в водотоках индивидуальные массы в этой группировке (представленной преимущественно поденками) меньше, чем у размельчителей (Limnephilidae, Phryganeidae), хищников (Polycentropodidae) и грунтозаглатывателей (Lumbriculidae). Средняя масса особей собирателей-глутателей резко уменьшается в токсической среде. В литоральных сообществах при всех процессах (за исключением токсификации) и в контроле наиболее крупные особи отмечаются у размельчителей, им несколько уступают соскребатели и хищники. Группировка фильтраторов характеризуется относительно небольшой средней массой особей при токсификации и ацидификации, что соответствует их слабой представительности в сообществах. Развитие мелких червей Tubificidae и крупных личинок Chironomini, моллюсков Pisidium в эвтрофных озерах обуславливает уменьшение средней массы особей грунтозаглатывателей и возрастание - у собирателей-глутателей и фильтраторов.

Пространственное распределение значений средней массы особей в глубоководных сообществах зоны подогрева КАЭС характеризуется их уменьшением по направлению от зоны I в глубокую часть озера, что обусловлено сокращением роли грунтозаглатывателей и собирателей-детритофагов и возрастанием удельного веса более мелких форм личинок хирономид. В сообществах литорали крупные особи размельчителей замещаются мелкими формами, возрастают размеры хищников (за счет веснянок Perlodidae).

Хищные беспозвоночные существенно крупнее "мирных" беспозвоночных при токсификации и ацидификации, что согласуется с доминирующим положением хищников в сообществах. В отсутствие существенного пресса рыб широко представлены крупные хищники: в токсической среде - ручейники Polycentropodidae, вислкрылки Sialis, личинки Tanypodinae, в закисленной воде - стрекозы, жуки, вислкрылки и др. В условиях эвтрофикации и термофикации размеры личинок Chironomus или размельчителей (ручейники Limnephilidae и Phryganeidae) значительно превышают таковые у хищников (преимущественно хирономиды Tanypodinae, вислкрылки Sialis). Минимальные отношения средней массы особей хищников к средней массе "мирного" зообентоса наблюдают-

ся при эвтрофикации и термофикации (<0.5), промежуточные - в контроле ($0.9-1.0$) и максимальные - при токсификации и ацидификации (>1.0).

Этологическая структура - наиболее слабо изученная структурная характеристика сообществ. На основе разработанной нами классификации бентосных и нектобентосных организмов показано, что в сообществах адаптивно по отношению к факторам внешней среды (типа водного объекта, условий биотопа) формируется население, характеризующееся определенным образом жизни, приуроченностью к тому или иному субстрату, способами передвижения и т.п. Например, в глубоких частях экологически благополучных озер животные приспособлены к обитанию на полужидких или плотных илистых грунтах. Там распространены беспозвоночные, относящиеся по образу жизни к группировкам: ходящих-ползающих ($56.3 \pm 3.4\%$ общей биомассы), ползающих ($23.6 \pm 2.6\%$), червеобразно-двигающихся ($17.6 \pm 2.5\%$) и нектобентосных. На литорали озер и в водотоках этологическая структура намного разнообразнее и динамичнее. Наряду с инфауной представлена эпифауна. Состав и соотношение группировок в сообществах формируются адаптивно к условиям внешней среды. Основные факторы на литорали: открытость и уклон берега, волновая и ветровая активность, морфологические особенности и гранулометрический состав субстрата, степень развития растительности. В водотоках, наряду с отмеченными условиями, главное значение имеет течение воды как фактор сноса организмов, пищи и продуктов обмена. На течении инфауна представлена слабо, развита эпифауна, многие элементы которой ведут сидяче-прикрепленный образ жизни (губки, гидры, симулиды) или свободно двигаются (приспособления у которых от сноса течением многообразны). Цепляющиеся животные имеют развитые конечности и коготки, уплощенное тело (поденки, веснянки, мелкие жуки, ручейники Hydropsichidae). Доля этой группировки находится в прямой зависимости от скорости течения воды ($P=0.0000$); она выше в обрастаниях мхов на каменистых грунтах. Лазающие животные, как и ходящие-ползающие, приурочены к зарослям макрофитов или обрастаниям мхов. Нырляшки предпочитают более спокойную воду, а нектобентосные, кроме того, глубокие участки. Необходимым условием для минеров является наличие высших водных растений, а для роющих-закапывающихся - субстрат в виде глины или ила.

В работе более подробно анализируется формирование этологической структуры сообществ в водотоках, т.к. там она исходно наиболее разнообразная. При всех видах антропогенных процессов существенно сокращается число этологических группировок (особенно при эвтрофикации и термофикации). В ненарушенных водотоках и практически при всех процессах (за исключением термофикации) доминируют ходящие-ползающие животные ($>40\%$ биомассы), которые отличаются эврибитопностью и устойчивостью к антропогенным факторам. Ползающие животные - доминирующая по удельному весу группировка при термофикации ($37.3 \pm 6.7\%$) и эвтрофикации ($23.9 \pm 4.2\%$), второстепенная в контроле (29.2 ± 1.2) и при токсификации ($12.4 \pm 2.9\%$). В закисленных водотоках они уступают субдоминантам - нырляшкам ($6.5 \pm 1.0\%$) - устойчивым к низ-

ким pH имаго жуков *Dytiscidae*, клопов *Corixidae*. Доли группировок цепляющихся, роющих-закапывающихся и лазающих животных, состоящих преимущественно из чувствительных к ухудшению внешней среды видов, выше в экологически благополучных водотоках.

Формирование пространственной структуры в загрязненной среде - вторичный результат изменения разнообразия и состава в группе доминирующих форм, а также плотности организмов. Структура формируется в соответствии с видом антропогенного воздействия и пути поступления загрязняющих веществ (или подогретых вод) в водоем. Важным фактором являются также исходные особенности - распределение зообентоса по акватории субарктического озера (например, естественное качественное и количественное обеднение по мере увеличения глубины). В водотоках велика значимость продольной зональности распределения организмов. Численность - более изменчивый показатель, чем биомасса. Коэффициент вариации (*CV*), как показатель изменчивости численности и биомассы (Зимбальевская, 1981; Баканов, 1989, 1991; Структура..., 1987), выявил сравнительно равномерное и близкое к нормальному распределению численности и биомассы зообентоса в более однородных по природным условиям глубоких частях экологически благополучных крупных озер (<121%). На литорали малых озер и в водотоках природные условия разнородные и динамичные, что обуславливает высокую вариабельность количественных показателей (178-398%). Минимальная вариабельность численности и биомассы наблюдается чаще всего при эвтрофикации (<83% - по численности, <178% - по биомассе), ацидификации (соответственно <142 и 134%), максимальная - в экологически благополучных малых озерах. Так, в глубоких частях малых ненарушенных озер *CV* равен 132% по численности и 275% по биомассе, на литорали - 252 и 178%, а в водотоках достигает 398 и 260%, что свидетельствует о возрастании вариабельности показателей зообентоса в мелководных зонах озер и особенно в водотоках, где абиотические условия существенно разнообразнее по сравнению с глубокими частями озер. В нарушенных антропогенным воздействием крупных озерах основные факторы, определяющие характер градиентного распределения и вариабельности численности и биомассы, - это особенности распространения загрязняющих веществ (подогретых вод) по акватории. Существенным фактором также является формирование вблизи источников загрязнения специфических "техногенных" пелофильных биоценозов на однородных тонких полужидких отложениях с большим содержанием ТМ (при токсификации), биогенных элементов и ОВ (при эвтрофикации). Для малых озер и водотоков, испытывающих загрязнение ТМ из атмосферного воздуха, еще важно расстояние от источника загрязнения и расположение относительно розы ветров. Более равномерное распределение биомассы в закисленных озерах обусловлено качественным и количественным обеднением сообществ и отсутствием точечного источника воздействия. Значительная вариабельность биомассы при термофикации (в водоотводном канале КАЭС) связана с распространением там, наряду с мелкими видами, крупных брюхоногих моллюсков и ручейников.

Временная структура. Сообщества подвержены сезонным флуктуациям и многолетним изменениям в результате циклических процессов в биосфере, колебаний интенсивности воздействия антропогенных факторов. Состав и количественные показатели зообентоса в глубоких частях оз. Имандра за последние 50-60 лет претерпели существенные изменения, несмотря на устойчивый характер обширного пелофильного биоценоза, в котором доминируют первичноводные формы: реликтовый бокоплав и олигохеты (Яковлев, 1995а, 1998). Вместе с изменением состава группы доминирующих видов исчезает или сокращается роль стенобионтных форм, растет обилие зообентоса, отмечается ряд других негативных структурных перестроек в зообентосе и зоопланктоне. Наибольшая деградация сообществ отмечалась в начале 80-х гг., в период наиболее интенсивного загрязнения водоема. Некоторое снижение объемов загрязнения вследствие проведения в середине 80-х гг. природоохранных мероприятий на предприятиях АО "Североникель" и "Апатит", а также уменьшение объема производств в начале 90-х гг., обусловили незначительное повышение качественного разнообразия зообентоса. Отмечалось вторичное заселение умеренно загрязненных участков оз. Имандра личинками хирономид *Tanytarsini* и бокоплавом *M. affinis*. Изменилось соотношение отдельных видов и систематических групп в зообентосе и в группе доминирующих форм. Однако тенденция к сокращению видового разнообразия фауны наблюдается и в настоящее время, что свидетельствует о продолжении глобальных неблагоприятных процессов в экосистеме оз. Имандра. С начала функционирования Кольской АЭС (1973 г.) и до середины 80-х гг. (период наращивания ее мощности) в зоне подогрева численность и биомасса зообентоса устойчиво возрастали, сформировался относительно стабильный состав фауны. Она стала разнообразнее в результате появления элементов из различных типов биоценозов. Существенных изменений в составе доминирующего комплекса организмов за период 1973-96 гг. не произошло, отмечается возрастание роли моллюсков *Pisidium*, уменьшение доли олигохет и хирономид. В середине 80-х гг. темпы роста разнообразия фауны замедлились, затем она даже стала беднее, видимо, в результате формирования более или менее устойчивой структуры сообществ, а также по причине глобальных неблагоприятных процессов, охвативших практически всю акваторию озера.

Характер сезонной динамики сообществ определяется, главным образом, биологией доминирующих форм и зависит от факторов внешней среды, обусловленных природно-климатическими условиями, особенностью водоема и биотопа, а также колебанием уровня загрязнения. Отношение между макс. и мин. среднемесячными значениями численности в глубоких частях ненарушенных участков крупных озер составляет 2.0, биомассы - 4.7 и средней массы особей - 4.4. При токсификации амплитуды сезонного колебания показателей зообентоса существенно ниже, чем в контроле: отношение макс. и мин. среднемесячных значений численности составляет 1.7, биомассы - 2.0 и средней массы особей - 2.0. Напротив, для эвтрофикации характерны значительные сезонные колебания: численности - 7.4, биомассы - 16.5 и индивидуальной массы - в 8.5

раз. Значительные сезонные колебания биомассы также описываются для зоопланктона эвтрофных озер (Андроникова, 1989). В условиях термофикации перепады между мин. и макс. среднемесячными значениями показателей выше, чем при токсификации, но ниже по сравнению с эвтрофикацией (численности - 3.2, биомассы - 5.0, индивидуальной массы - 3.9).

В нормально функционирующих экосистемах малых озер сезонная динамика величин индекса разнообразия и выравнинности донных сообществ характеризуется их снижением в первой половине лета по причине вылета имаго насекомых и массового появления молоди. В условиях токсификации минимальные показатели разнообразия и выравнинности наблюдаются во второй половине зимы, когда отмечается наибольшая токсичность среды (Моисеенко, Яковлев, 1990; Моисеенко и др., 1997). В Зоне I воздействия подогретых вод КАЭС разнообразие сообществ сокращается в результате летнего размножения организмов, а также в связи с исчезновением умеренно stenотермных видов в период максимально высокой температуры воды (в июле-начале августа).

ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ СТРУКТУРНЫМИ ХАРАКТЕРИСТИКАМИ СООБЩЕСТВ. Показано (Федоров, 1973; Константинов, 1986; Алимов, 1989, 1994, 1995; Андроникова, 1989), что разнообразие (по индексу Шеннона) и биомасса (функциональный показатель, косвенно отражающий соотношение процессов продуцирования и элиминации ОВ) сообществ в разных водоемах чаще всего находятся в обратной зависимости. Однако в силу природно-климатических условий и специфики структурно-функциональной организации пресноводных экосистем в арктических регионах разнообразие сообществ чаще всего характеризуется более высокой суммарной биомассой ($P < 0.01$). Можно предположить, что повышение разнообразия до определенного предела будет происходить параллельно с ростом биомассы сообществ. Причинами подобного явления в глубоких частях озер могут быть, наряду с исходно низким разнообразием и биомассой сообществ, наличие лимитирующих факторов (или их комплекса): низкой температуры, недостатка пищевых и других ресурсов. Возможно, продолжительное промерзание, периодические колебания уровня воды и осушение, разрушительное действие волн, а также отсутствие благоприятных субстратов, слабое развитие водных растений лежат в основе положительной взаимосвязи между разнообразием и биомассой в литоральных сообществах. В водотоках с более динамичными и гетерогенными природными условиями прямая связь выражена слабо ($P > 0.05$).

В нарушенных водных экосистемах характер связей между разнообразием и биомассой сообществ резко различается в зависимости от вида антропогенного процесса. Токсификация и ацидификация однозначно приводят к сокращению разнообразия сообществ на фоне уменьшения их общей биомассы, что, видимо, обусловлено наличием главного лимитирующего фактора - токсичности среды или низких значений pH воды. В целом для этих процессов (как и для ненарушенных озер) характерна достоверная ($0.05 > P < 0.001$) положительная корреляционная связь между показателями разнообразия и биомассой. Полученные за-

зависимости в целом совпадают, например, с данными о росте разнообразия в фитопланктоне при снижении нагрузки со стороны лимитирующего фактора (низкой температуры и слабой освещенности) ранней весной (Константинов, 1986). Благоприятные условия также обусловили сопутствующее повышение биомассы фитопланктона.

Напротив, при антропогенной эвтрофикации (и частично при термофикации) обнаруживается обратная зависимость между индексом разнообразия и биомассой: увеличение общей биомассы (как и численности) в сообществах сопровождается сокращением разнообразия. Эта обратная связь, скорее всего, более универсальна и закономерна, поскольку отмечена как в зообентосе, так и в зоопланктоне нормально функционирующих водных экосистем умеренных широт и в эвтрофных водоемах (например, Алимов, 1989; 1994, 1995; Андроникова, 1989; Слепухина, 1990). В наших исследованиях она отмечалась на всех этапах в ряду сукцессионного развития озер: от олиготрофного до эвтрофного статуса. Однако эта связь становится прямой при наличии неблагоприятных факторов (суровость или холодноводность, разрушительное действие волновой активности, недостаток ресурсов, токсичность среды и др.). Они в целом неблагоприятно влияют на водные организмы и соответственно лимитируют обильное развитие и качественное богатство фауны.

Разнообразие и доля хищников в сообществах. В нормально функционирующих сообществах высокое разнообразие соответствует сложной трофической структуре и значительной доле хищников в сообществе ($> 30\%$ биомассы) (Алимов, 1989, 1993, 1994, 1995). Эта зависимость, по-видимому, является закономерной и универсальной для эвтрофных водоемов и нормально функционирующих экосистем. Как показывают наши данные, по мере роста трофического статуса водоема доля хищников в сообществах также снижается. Это выражается в положительной связи между разнообразием и относительной биомассой хищников в глубоководной части и на литорали при эвтрофикации ($r_s=0.17-0.59$), термофикации ($r_s=0.43-0.68$) и в экологически благополучных озерах и водотоках ($r_s=0.18-0.28$). При токсификации и ацидификации (за исключением глубоководных сообществ, где инфауна меньше подвержена влиянию низких pH) индексы видового разнообразия обычно обнаруживают обратную связь ($P<0.05$) с относительной биомассой хищников. В наиболее токсической среде и при низких уровнях pH воды (<5.0) разнообразие в сообществах становится минимальным, а доля хищников резко возрастает ($>60\%$).

Разнообразие и размерная структура. Разнообразие и средние размеры животных в сообществе находятся в прямой зависимости (Зимбалевская, 1981; Крючкова, 1987; Алимов, 1989, 1993, 1995). В настоящих исследованиях также обнаружен положительный характер этих связей практически при всех видах антропогенных процессов. Прямая связь между разнообразием и соотношением массы особей хищников и "мирных" беспозвоночных в сообществах глубоководных зон характерна для экологически благополучных водоемов, а также при эвтрофикации и термофикации. Возрастание роли крупных хищников в токсич-

ческой среде и при ацидификации (за исключением литорали, где в массе развиваются относительно крупные соскребатели - клопы *Corixidae*) обуславливает обратную связь между разнообразием и массой хищников.

Индикаторная роль структурных показателей сообществ. Среди чрезвычайно многообразных направлений изменения структурной организации сообществ имеются неспецифические изменения, характерные для всех видов антропогенных процессов: сокращение видового разнообразия, упрощение трофической и эволюлогической структуры, подавление или развитие отдельных таксономических групп, изменение состава группы доминирующих форм в сообществах. Умеренная эвтрофикация и термофикация на начальных этапах способствуют усложнению структуры сообществ.

Специфические изменения в сообществах наблюдаются лишь при отдельных антропогенных процессах или проявляются лишь в отдельных биотопах. Токсификация и ацидификация - специфические процессы, к которым экосистемы эволюционно не подготовлены. В результате развития этих процессов происходит коренная ломка отлаженной системы взаимосвязей между элементами сообщества (естественно, и экосистемы), механизмов регулирования ее структурно-функциональной организации. Вследствие подавления автотрофного и сапрофитного компонентов экосистемы в токсической среде снижается скорость как новообразования ОВ, так и его утилизации. Основными признаками изменений в сообществах при токсификации и частично при ацидификации являются уменьшение биомассы, относительно низкая амплитуда сезонной флуктуации численности и биомассы. Сокращается роль первичноводных элементов, трофическая структура упрощается при доминировании хищников, средняя масса особей в сообществах глубоководных зон озер уменьшается, а на литорали и в водотоках, напротив, растет в результате обильного развития крупных хищных беспозвоночных. Связь между разнообразием (индексом Шеннона) и общей биомассой положительная, а с относительной биомассой хищников и их индивидуальной массой в сообществе - отрицательная.

Интенсивное поступление ОВ в экосистему при эвтрофикации и термофикации приводит к усилению детритной цепи (в литоральных сообществах при отсутствии мутности воды - дополнительно пастбищной), которое сопровождается упрощением трофической структуры (путем переключения потока ОВ на грунтозаглатывателей, собирателей-глодателей, а на литорали и водотоках - дополнительно на размельчителей). Разнообразие сообществ снижается, резко повышается биомасса, а также амплитуды ее сезонной флуктуации, уменьшаются доля и размерные показатели хищников. Связь между разнообразием и общей биомассой отрицательная, а с относительной биомассой хищников и их индивидуальной массой особей в сообществе - положительная.

Выявленные направления изменения структуры сообществ при различных видах антропогенного воздействия, а также анализ ряда ранее предложенных подходов оценки показали, что гидробиологические методы не могут быть универсальными и общими для всех регионов в силу существенных различий в

природно-климатических условиях, специфики загрязнения и, главное, фаунистических особенностей и структурно-функциональной организации экосистем. Более важным представляется использование в различных регионах единой шкалы (например, класса качества вод), позволяющей получить при помощи регионально адаптированных методов сопоставимые между регионами баллы (индексы или другие показатели). Применение системы сапробности, направленной на оценку качества вод исключительно при нетоксичном загрязнении, видимо, получает все большее ограничение вследствие актуальности в последнее время проблемы токсификации (практически повсеместно) и ацидификации (в гумидной зоне). В этой связи нами была предложена регионально адаптированная система сапротоксикобности (Яковлев, 1986, 1988). Обсуждаемые в работе "Шкала оценки степени закисления" (Яковлев, 1997), "Кольский биотический индекс" и ряд других методов, объединенные в "Классификацию качества вод" (приспособлены к классификатору качества вод суши на территории России), могут быть предложены контролирующим организациям для практического применения в регионе. Относительная биомасса хищников в бентосных сообществах может рассматриваться как один из информативных показателей для идентификации антропогенных процессов в водных экосистемах. В качестве дополнительных методов могут использоваться биотестирование сточных и природных вод, изучение отклонений на популяционном и организменном уровнях (например, частота морфологических аномалий, уровни бионакопления ТМ, Al, Ca и Mg).

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Дефицит тепла в северных экосистемах, 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 вышних трофических уровней.

2. В результате более полувексового освоения природных ресурсов, функционирования горнопромышленного комплекса и других производств на территории Кольского Севера обозначились четыре вида антропогенных процессов: токсификация, эвтрофикация (часто используется термин "эвтрофирование"), ацидификация (в т.ч. на территории Финляндии и Норвегии) и термофикация.

3. Основными последствиями токсификации являются сокращение разнообразия, уменьшение общей численности и биомассы сообществ в результате элиминации чувствительных к ТМ видов, бионакопление ТМ, морфологические нарушения ряда органов. На развитие процесса и последствия

токсификации существенно влияют природные условия, в т.ч. гидрохимические характеристики (рН, концентрация гумусовых и других органических веществ, Са и Mg).

4. Наиболее характерные последствия эвтрофикации - качественное обеднение сообществ, рост количественных показателей и амплитуды сезонной флуктуации, доминирование ограниченного числа видов, вытеснение аборигенных видов.

5. Реакцией сообществ на антропогенную ацидификацию является 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 т.ч. содержание гумусовых и других органических веществ в воде, а также особенности биологии самих водных организмов.

6. Термофикация водоема связана с влиянием дополнительного тепла, косвенно - с усилением гидродинамической активности и эвтрофикацией. Реакцией сообществ на термофикацию являются повышение таксономического разнообразия (несмотря на вымирание стенотермных аборигенных видов), рост численности и биомассы, возрастание доли олигохет, увеличение продолжительности вегетационного сезона, появление генераций раньше на 1-2 мес. и 1 мес. позже обычных сроков.

7. Специфические природно-климатические условия, последствия оледенения, а также ландшафтные особенности и характеристики самих водных объектов определяют современный облик бентосной фауны и ее региональное распределение на территории северо-восточной части Фенноскандии. Для современного этапа характерны сокращение разнообразия и роли аборигенных видов, внедрение и расселение эврибионтных видов из умеренных широт. По неполным данным, донная фауна насчитывает около 500 видов беспозвоночных организмов; основу составляют европейские, европейско-сибирские и палеарктические виды. Многие представители реофильной фауны - типичные обитатели водотоков горных районов в умеренной зоне Европы - проникают в прибрежные зоны озер. Регион, чаще всего в зоне перехода таежного леса в гундру, является северным пределом распространения ряда видов и таксонов рангом выше.

8. Результаты исследований в полной мере подтвердили известную концепцию единства и взаимодействия сообществ организмов с абиотической составляющей - с условиями 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 (вероятнее всего, и функционирование) сообществ в наибольшей степени соответствует взаимодействующему (суммарному) прямому и опосредованному влиянию изменяющихся во времени и пространстве абиотических факторов, из

которых в работе анализировались: 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 и тип биоценоза; е) природная трофность; ж) гумификация вод.

9. 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.

10. Среди чрезвычайно многообразных направлений нарушений структурной организации сообществ имеются неспецифические изменения, характерные для всех видов антропогенных процессов. 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 эвтрофикацией и термофикацией. Для токсификации и ацидификации характерны: а) уменьшение биомассы и амплитуды ее сезонной флуктуации; б) резкое сокращение разнообразия сообществ во второй половине зимы, когда отмечается наибольшая токсичность среды (вплоть до полной гибели представителей макрозообентоса во время залповых сбросов сточных вод, содержащих ТМ); в) снижение удельного веса первичноводных элементов в глубоководных сообществах озер и, напротив, повышение роли двукрылых насекомых; г) рост доли хищников в сообществах (на литорали озер - также соскребателей) и сокращение группировки фильтраторов; д) уменьшение средней массы особей в сообществах; е) рост соотношения массы хищников к массе "мирных" беспозвоночных.

11. Для антропогенной эвтрофикации и термофикации характерны: а) сокращение разнообразия; б) рост биомассы и амплитуды ее сезонной флуктуации; в) рост относительной биомассы первичноводных элементов (особенно при сопутствующей мутности воды и непрерывном осаждении частиц на дно водоема); г) уменьшение доли хищников в сообществах; д) рост средней массы особей; е) уменьшение массы хищников и соотношения массы хищных и "мирных" беспозвоночных. Умеренная эвтрофикация и особенно термофикация способствуют усложнению таксономической структуры сообществ в исходно ультраолиготрофных и олиготрофных северных водоемах (несмотря на сокращение доли стенобионтных видов).

12. Антропогенные процессы, наряду с неблагоприятными изменениями структурных характеристик, обуславливают нарушение эволюционно сложившихся взаимосвязей между структурными и функциональными (биомасса) показателями сообществ. Для токсификации и ацидификации характерна положительная связь между разнообразием (индексом Шеннона) и валовой биомассой.

что, видимо, обусловлено влиянием главного лимитирующего фактора - токсичности среды или комплекса негативных факторов при низких значениях pH воды. При эвтрофикации и термофикации обнаружена отрицательная связь между разнообразием и общей биомассой. Разнообразие и относительная биомасса хищников в сообществах обычно находятся в обратной зависимости при токсификации и ацидификации и, наоборот, в прямой - при эвтрофикации, термофикации и в экологически благополучных водоемах. Положительная связь между разнообразием и средней массой особей в сообществах сохраняется практически при всех видах антропогенных процессов. Обратная зависимость между разнообразием и соотношением индивидуальной массы особей хищников и "мирных" беспозвоночных характерна для токсификации и ацидификации, прямая - для эвтрофикации и термофикации, а также для ненарушенных антропогенным фактором экосистем.

13. 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. В результате развития этих процессов происходит коренная ломка отлаженной системы взаимосвязей между элементами экосистемы, механизмов регулирования ее структурно-функциональной организации. Вследствие подавления автотрофного и сапрофитного компонентов экосистемы в токсической и закисленной среде снижаются темпы как новообразования ОВ, так и его утилизации.

14. Выявлено значительное сходство структурных характеристик и взаимосвязей между эвтрофикацией, термофикацией и ненарушенными (антропогенным фактором) условиями. Повышение биогенной нагрузки не приводит к быстрой катастрофической деградации экосистем. 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 т.ч. перестраивая эволюционно сложившиеся механизмы утилизации ОВ. Токсификация и антропогенная ацидификация (даже слабо выраженные процессы) однозначно ведут к деградации экосистем.

15. Структурные характеристики бентосных сообществ представляются информативными при решении теоретических и прикладных задач типизации водоемов и проведении их мониторинга. Методы гидробиологической оценки качества вод должны быть адаптированы к зональным природно-климатическим условиям, составу фауны, особенностям структурно-функциональной организации экосистем, а также к специфике загрязнения.

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Яковлев В.А. Антропогенное воздействие на зообентос олиготрофного водоема (на примере оз. Имандра) // Состояние природной среды Кольского Севера и прогноз ее изменения. Апатиты, 1982. С. 36-47.

Яковлев В.А. Методы оценки качества вод по зообентосу оз. Имандра // Мониторинг природной среды Кольского Севера. Апатиты, 1984. С. 39-50.

Крючков В.В., Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Экология водоемов-охладителей в условиях Заполярья. Апатиты, 1985. 132 с.

Яковлев В.А. Влияние на зообентос субарктического водоема антропогенных факторов (на примере озера Имандра): Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Ленинград, 1986. 18 с.

Яковлев В.А. Количественная оценка влияния антропогенных факторов на формирование донных биоценозов субарктического водоема // Антропогенное воздействие на экосистемы Кольского Севера. Апатиты, 1988. С. 79-88.

Яковлев В.А. Оценка качества поверхностных вод Кольского Севера по гидробиологическим показателям и данным биотестирования (Научно-практические рекомендации). Апатиты, 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.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л., 1990. 220 с.

Moiseenko T., Yakovlev V. Technogenic load on the surface waters of the Kola North and ecological effects// Effects of Air Pollutants and Acidification in Combination with Climatic Factors on Forests, Soils, and Waters in northern Fennoscandia. Rovaniemi, 1990. P. 100-108.

Moiseenko T., Yakovlev V. Regional peculiarities of acid precipitation influence on the water ecosystems of the Kola North // Там же. P. 109-114.

Яковлев В.А. Гидробиологические исследования внутренних вод Кольского Севера (операт.-информ. матер.). Апатиты, 1991. 53 с.

Яковлев В.А., Нёст Т., Лангеланд А. Состояние фауны водных беспозвоночных организмов в приграничных районах СССР и Норвегии. Апатиты, 1991. 53 с.

Nøst T., Yakovlev V., Berger H.-M., Kashulin N., Lukin A. et al. Impact of pollution on freshwater communities in the border area between USSR and Norway. Trondheim. NINA, Norway, 1992. P. 27.

Nøst T., Yakovlev V., Langeland A., A. Lukin A., Kashulin N., Muladal H. Impacts of pollution on freshwater communities in the border areas between Russia and Norway// Extend. Abstr. Symposium on the State of the Environment and Environmental Monitoring in Northern Fennoscandia and the Kola Peninsula. Rovaniemi, 1992. P. 152-155.

Yakovlev V. Benthic invertebrates, zooplankton and phytoplankton communities in relation to pollution of waters in the Kola Peninsula / Там же. P. 165-167.

Yakovlev V. Ecological Effects of Airborne Contaminants on Freshwater Phytoplankton, Zooplankton, and Zoobenthos in the Kola Peninsula // Abstr. Intern. Sympos. On the Ecol. Effects of Arctic Airborne Contaminants, Reykjavik, 1993. P. 116.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А., Лукин А.А., Дауальтер В.А., Кудрявцева Л.П. Загрязнение поверхностных вод в приграничных районах Норвегии и России. Апатиты: Изд. Кольск. научн. центра РАН, 1994. 47 с.

Moiseenko T., Yakovlev V., Lukin A., Kudryavtseva L. The Ecosystem of Kola Mountain Lakes. Early response indicators of atmospheric pollution. Oslo, NIVA, Norway, 1994. 20 p.

Moiseenko T., Traaen T., Yakovlev V., Kashulin N., Kudryavtseva L., Lukin A. et al. Pasvik River Watercourse. Barents Region: Pollution Impacts and Ecological Responses. Oslo, NIVA, Norway, 1994. 87 p.

Яковлев В.А. Оценка многолетних изменений в развитии и структуре зоопланктона и зообентоса крупного субарктического водоема (на примере озера Имандра) // Проблемы химического и биологического мониторинга экологического состояния водных объектов Кольского Севера. Апатиты. 1995а. С. 72-88.

Яковлев В.А. Современные направления формирования структуры сообществ фито- и зоопланктона водоемов на территории Кольского полуострова // Там же, 1995б. С. 89-104.

Moiseenko T., Yakovlev V., Dauvalter V., Kagan L., Kashulin N., Sharov A., Vandysh O. Air pollution effects on the mountain lakes of Kola Northern Russia. Acidification of Mountain Lakes. Paleolimnology and Ecology. Oslo, NIVA, Norway, 1995. 28 p.

Yakovlev V. Acidification and Heavy Metals Pollution Effects on Freshwater Zoobenthos in the Northern Fennoscandia and the Kola Peninsula: Abstr. 5th Intern. Confer. on Acidic Deposition, Coteborg, 1995. P. 202.

Yakovlev V. Regional Peculiarities of Biological Monitoring for Acidification and Heavy Metals Pollution on the Kola Peninsula: там же, 1995. P. 365.

Яковлев В.А. Тяжелые металлы в беспозвоночных гидробионтах Кольского полуострова и северо-восточной Фенноскандии: Тез. докл. междунар. симпози. "Тяжелые металлы в окружающей среде". Пушкино, 1996. С. 121-122.

Intercalibration of invertebrate fauna 9603 /G. Raddum ed. Bergen, 1996. 19 p.

Яковлев В.А. Состояние фауны реликтовых ракообразных Кольского полуострова и биолого-продукционные характеристики бокоплава *Pontoporeia affinis* Lindström // Тез. докл. Всеросс. совещ. "Эколог. проблемы Севера Европейской территории", Апатиты, 1996. С. 40-42.

Яковлев В.А. Пресноводный зообентос северо-восточной Фенноскандии и Кольского полуострова в условиях закисления // Там же. С. 89-91.

Яковлев В.А. Сравнительный анализ структуры сообществ в условиях токсического воздействия и энтропирования субарктических лотических и денитических систем // Там же. С. 132-134.

Яковлев В.А. Динамика сообществ пресноводного зообентоса и зоопланктона Субарктики в условиях различных антропогенных нагрузок // Материалы VII гидробиол. съезда РАН, Казань, 1996. Т.1. С. 93-96.

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 // Там же. С. 69-72.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенное закисление поверхностных вод восточной Фенноскандии и биологические критерии оценки: Матер. VII съезда Гидробиол. общ-ва РАН, Казань, 1996. Т. 3. С. 52-54.

Yakovlev V. Impact of Acid and Trace Metal Deposition on Freshwater Invertebrates in Northeastern Fennoscandia // Proc. the 5th Intern. Confer. Atmosph. Sci. Applic. Air Quality. University of Washington, Seattle, 1996. P. 58.

Yakovlev V. Survey of Freshwater Benthic Invertebrates in Northern Finland: Regional Assessment of Small Lake Acidification // Proc. 3rd International Barents Symposium on Environment in the Barents Region. Kirkenes, Norway, 1996. P. 125.

Yakovlev V. The Effect of pH, Organic Matter, Calcium on Accumulation of Aluminum in Freshwater Invertebrates // Journal of 3rd Intern. Sympos. on Ecosystem Behavior "BIOGEMON". Villanova University, USA, 1997.

Yakovlev V. Acidification Effect of Invertebrates Depending on Natural Peculiarities of Lakes and Streams, Northern Finland // Acid Snow and Rain. Niigata University, Japan, 1997.

Yakovlev V. Benthic Invertebrates in Relation to Natural (Organic) and Anthropogenic Acidity // Environmental Pollution of the Arctic. Tromso University, Norway, 1997. P. 262-263.

Yakovlev V. Ecotoxicity of Heavy Metals and Biological Assessments Based on Benthic Invertebrates // Там же. P. 264-266.

Yakovlev V. Zooplankton and Zoobenthos of Subarctic Imandra Lake Following Water Chemistry Improvements // Там же. P. 267-268.

Nest 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. Trondheim, Norway, 1997. 38 p.

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.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А., Лукин А.А., Шаров А.Н., Вандыш О. И. Формирование биоразнообразия пресноводных экосистем индустриально-развитого региона Субарктики // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 294-300.

Яковлев В.А. Оценка степени закисления поверхностных вод северо-восточной Фенноскандии по зообентосу // Водн. ресурсы, 1998. № 2. С. 244-251.

Яковлев В.А. Реакция зоопланктона и зообентоса на изменение качества воды субарктического водоема (на примере озера Имандра) // Водн. ресурсы, 1998. № 6. С. 715-723.

Яковлев В.А. Трофическая структура зообентоса как показатель состояния водных экосистем и качества воды // Водн. ресурсы, 1999 (в печати).

В.А.