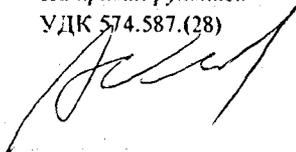


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

12 МАЙ 1998

На правах рукописи
УДК 574.587.(28)



СКВОРЦОВ Владимир Валентинович

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МЕЙОБЕНТОСА И ЕГО
РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ МАЛЫХ ОЗЁР РАЗЛИЧНЫХ
ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ЗОН

03.00.16. - "Экология"

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

1998

Работа выполнена в Институте озерадения РАН

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, член-корреспондент РАН А.Ф.Алимов
доктор биологических наук, С.П.Кигаев
доктор биологических наук, профессор Л.И.Цветкова

Ведущее учреждение:

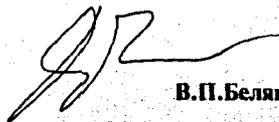
Государственный научно-исследовательский институт озерадного и
речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ)

Защита диссертации состоится 22 мая 1998 г. в 10 часов
на заседании Диссертационного совета Д.200.10.01. по защите
диссертаций на соискание ученой степени доктора наук при Институте
озерадения РАН по адресу:
196199 Санкт-Петербург, ул.Севастьянова, 9

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
озерадения РАН ,

Автореферат разослан 22 апреля 1998 г.

Ученый секретарь
Диссертационного совета,
кандидат биологических наук



В.П.Беляков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы.

Более тридцати лет тому назад как у нас в стране, так и за рубежом стали появляться первые научные публикации, в которых акцентировалось внимание на значении мейофауны в донных сообществах озер. Вполне естественным, что среди водных объектов, на которых стали развиваться исследования мейобентоса, в первую очередь оказывались крупные водоемы, поскольку исследование именно крупных водоемов было приоритетным в силу их важного экономического значения для обширных территорий. Таким образом, основные силы немногочисленных специалистов - мейобентологов были направлены на изучение сообществ мейобентоса крупных озер и водохранилищ. В результате гидробиологическая наука располагает почти исчерпывающими знаниями по экологии мейобентоса больших озер, и в первую очередь таких, как Ладожское и Онежское (Журашов, 1994; 1997).

Вместе с тем, исследования малых озер долгое время оставались вне пристального внимания гидробиологов: их исследования не имели систематического характера и часто попадали в поле зрения мейобентологов случайно. Однако, изучение именно малых озер предоставляет исследователю целый ряд преимуществ. Как правило, на сравнительно небольшой территории возможно обнаружить озера, физико-химические и биологические параметры которых представляют собой исключительно широкий спектр, исключительно важно для познания экологии мейобентоса. На малых, а не на больших озерах проще и дешевле организовать стационарные сезонные и многолетние наблюдения за сообществом мейобентоса, ведь именно регулярные исследования сообществ предоставляют данные, которые позволяют объективно оценить их роль в экосистеме озера. Вместе с тем, экосистемы малых озер значительно чаще становятся объектами антропогенного воздействия, как правило негативного. В таких условиях понимание закономерностей изменения сообществ мейобентоса под влиянием не только природных, но и антропогенных факторов может помочь в решении чисто прикладных задач - прогнозирование развития экологической ситуации в водоемах, экологический аудит и т.п. Суммируя, можно сделать заключение, что исследования сообществ мейобентоса малых озер является актуальным как с чисто академической точки зрения, так и с прикладной.

Цель и задачи исследования.

Главной целью нашего исследования является определение той роли, которую играют сообщества мейобентоса в экосистемах малых озер и изучение ответных реакций мейобентоса на изменения природных факторов и

на антропогенные воздействия различного характера и интенсивности. Для достижения поставленной цели в процессе исследования последовательно решались следующие задачи:

1. Изучение фаунистического состава сообществ мейобентоса малых озер и условия его формирования под влиянием природных факторов;
2. Исследование изменчивости количественных показателей мейобентоса малых озер во временном и пространственном аспектах;
3. Количественная оценка участия мейобентоса в процессах трансформации вещества и энергии в озерных экосистемах;
4. Определение закономерностей формирования структуры и количественных показателей и продуктивности сообществ мейобентоса под влиянием природных внутриводоемных факторов;
5. Изучение реакции сообществ мейобентоса на хронические и "острые" антропогенные воздействия.

Предмет защиты.

Закономерности формирования структуры, количественных и продукционных характеристик сообществ мейобентоса в малых озерах в условиях различных географических зон под влиянием природных и антропогенных факторов.

Научная новизна работы.

Автором подробно изучен мейобентос малых разнотипных озер трех контрастирующих по своим природным условиям регионов Восточной Европы: Латгальской возвышенности, Карельского перешейка и Большеземельской тундры. Методология сравнительно-лимнологического исследования, которая применяется автором с самого начала его научной деятельности, является экстенсивной методологией и для получения объективных знаний об изучаемом объекте (сообществах мейобентоса) необходимо располагать сведениями об изменчивости его параметров на фоне широкого спектра изменений множества экологических факторов, как природного характера, так и антропогенного. Именно поэтому, исследования мейобентоса носили регулярный характер, т.е. характеристики сообществ изучались в течение нескольких вегетационных сезонов и в течение нескольких лет на фоне существенного варьирования экологических факторов в пространстве и времени. Такой подход позволил получить надежные оценки структуры, обилия и функционирования сообществ мейобентоса.

Впервые при изучении видового состава сообществ мейобентоса малых озер с применением строгих классификационных методов были выделены устойчивые группы видов, которые формируются под воздействием конкретных экологических условий в каждом из озер.

Впервые дана характеристика видового состава и обилия сообществ мейобентоса главного водного объекта Карельского перешейка - озерно-речной системы Вуоксы.

При изучении продукционных возможностей сообществ мейобентоса показано, что величины продукции "мирных" компонентов прямо зависят от величины первичной продукции фитопланктона.

Были подтверждены выдвинутые ранее предположения о снижении относительного значения мейобентоса в продукции донных сообществ с увеличением трофического уровня озера.

Впервые для совокупности исследованных малых озер Карельского перешейка и Латгальской возвышенности на основе их морфометрических, гидродинамических, гидрохимических и гидробиологических параметров в результате факторного анализа определена их "факторная структура". Она представляет собой четыре статистических фактора, которые описывают более 80 % вариации лимнических переменных.

На основе "факторной структуры" определены экологические спектры двадцати двух видов мейобентоса озер умеренной зоны.

Впервые на основе "факторной структуры" были рассчитаны регрессионные модели для описания закономерностей изменчивости биомассы литорального мейобентоса в зависимости от совокупного влияния лимнических переменных.

Впервые исследованы видовой состав, обилие и продукционные характеристики сообществ мейобентоса озер Большеземельской тундры. Описаны условия их формирования, в том числе и под влиянием нефтяного загрязнения.

Практическая значимость работы.

Результаты исследований сообществ мейобентоса малых разнотипных позволяют прогнозировать реакции донных сообществ на антропогенные воздействия достаточно широкого характера - от антропогенного эвтрофирования до промышленного загрязнения и механического разрушения донных биотопов на обширной территории Северо-Запада России. Исследования мейобентоса могут служить базой для оценки кормовой базы молоди промысловых рыб.

Результаты настоящего исследования внедрялись в 1987-1991 гг. при выполнении Институтом озераведения РАН заданий ГКНТ и в рамках прикладных исследований по заказу "Архангельскгеология", ГИПХ, АО "NORDECO", АО "РУДАС".

Апробация работы.

Материалы диссертационной работы докладывались и обсуждались на X сессии Ученого совета по проблеме "Биологические ресурсы белого моря

и внутренних водоемов Европейского Севера" (Сыктывкар, 1977 г); на I и III научных конференциях молодых ученых Института озераведения РАН (1978 и 1980 гг.); на V Всесоюзном совещании Лимнологов (Ливиничное на Байкале, 1981); на Сессии Ленинградского отделения ВГБО "Актуальные проблемы гидробиологии (1983 г); на XXI научной конференции по изучению водоемов Прибалтики и Белоруссии (Псков, 1983); на XXI научной конференции по изучению водоемов Прибалтики (Клайпеда, 1987); на Всесоюзном совещании "Стратегия социально-экологического развития Крайнего Севера" (Нарьян-Мар, 1989); на Всесоюзном совещании "Антропогенные изменения экосистем малых озер (причины, последствия, возможность управления)" (Ленинград, 1990); на совещании "Арктический город и окружающая Среда (Воркута, 1994); на съезде Американского общества лимнологов и океанологов (Рино, 1995); на международной конференции "Shallow lakes'95" (Миколайки, 1995); на конференции "Экологические проблемы Севера Европейской Территории России" (Апатиты, 1996); на VII Съезде Гидробиологического общества РАН (Казань, 1996 г.); на II Съезде гидроэкологического общества Украины (Киев, 1997).

Материал, личный вклад автора в работу, благодарности.

На протяжении двадцатилетнего периода с 1975 по 1995 гг автором в составе комплексных экспедиций Института озераведения РАН были изучены сообщества мейобентоса трех озерных регионов, расположенных на Карельском перешейке, на Латгальской возвышенности (Латвия) и в Большеземельской тундре. Материал, являющийся основанием настоящего исследования, собирался и обрабатывался непосредственно автором.

Озера, расположенные на Карельском перешейке, исследовались в 1975-1980 гг. и в 1991-1995 гг. За это время было обследовано в общей сложности 7 озер, большинство из которых изучалось в течение не менее двух лет и в сезонном аспекте. Исключением из этого правила является оз. Вуокса, которое в силу объективных причин обследовалась в трижды в результате однократных выездов. Озера Латгальской возвышенности исследовались в 1981-1985 гг. В течение этого времени было подробно обследовано 7 озер, каждое в течение 1-3 вегетационных сезонов. Исследование озер Большеземельской тундры (1986-1988, 1993 гг.) не имело такого регулярного характера, как на озерах Карельского перешейка и Латгальской возвышенности. Большинство из 19 озер были обследованы однократно или двукратно в течение летних месяцев. Регулярные наблюдения с июня по сентябрь были проведены на двух озерах в 1987 г.

Всего было собрано и обработано около 1200 количественных проб мейобентоса, из которых 400 приходится на озера Карельского перешейка,

600 - на озера Латгальской возвышенности и 220 - на озера Большеземельской тундры.

На протяжении последних двадцати лет меня окружали люди, которые постоянно оказывали мне помощь в той или иной форме. Форма помощи и поддержки могла быть различной: консультации, редакторская правка моих рукописей, совет, поддержка или просто доброе отношение. Поэтому я бы хотел выразить мою искреннюю благодарность всем моим коллегам, помощь которых позволила в итоге завершить этот многолетний труд.

Прежде всего мне хочется поблагодарить покойного профессора Ивана Ивановича Николаева, который фактически предопределил мой жизненный путь на двадцать лет вперед.

Я выражаю благодарность: д.б.н. И.Н. Андрониковой, к.б.н. К.Н. Кузьменко, д.б.н. В.Г. Драбковой, д.б.н., профессору Г.М. Лаврентьевой, д.б.н., профессору Л.А. Кудерскому, к.б.н. В.П. Белякову, д.б.н. Е.А. Курашову, к.б.н. Е.В. Станиславской, к.б.н. Е.Н. Чеботареву, к.г.н. С.Д. Голосову, к.г.н. Н.В. Игнатьевой, к.б.н. Е.С. Макаревой, д.б.н. И.С. Трифионовой, д.б.н. Т.Д. Слепухиной, И.А. Денисовой, д.б.н. В.Р. Алексееву, к.б.н. С.М. Голубкову, В.А. Петухову.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 29 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из Введения, 7 глав, заключения и списка литературы. Общий объем работы - 255 страниц, она проиллюстрирована 62 рисунками и 181 таблицами. В списке литературы 266 работ, из которых 83 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обосновывается значимость исследования сообществ мейобентоса малых озер, обосновывается методологический подход к исследованию и формулируются цель и задачи.

Глава I. Предмет исследования, применявшиеся методы, материалы и лимнические характеристики обследованных озер.

Предметом настоящего исследования являются *сообщества мейобентоса* малых разнотипных озер, расположенных на огромной территории в различных географических районах Восточной Европы: Латгальская возвышенность (Латвия), Карельский перешеек и Большеземельская тундра. В настоящее время все мейобентологи согласны определять "мейобентос" как размерную фракцию зообентоса, которая задерживается на сите с величиной ячеек от 0.1 до 0.5 мм (Hulings and Gray, 1971; Fenchel, 1978); практически в состав мейобентоса входят многоклеточные организмы с размерами тела от 0.3 до 4 мм (Курашов, 1994).

Все многообразие организмов, входящих на основании своих размерных характеристик в состав мейобентоса можно разделить на две основные экологические группы:

1. Постоянные компоненты мейобентоса, или эумейобентос: ветвистосые, ракушковые ракообразные, донные циклопы, гарпактициды, тихоходки, нематоды и некоторые другие;
2. Временные компоненты, или псевдомейобентос:
 - а. Молодь макробентических животных (личинки младших стадий различных насекомых, олигохет, молодь моллюсков);
 - б. Донные стадии жизненного цикла пелагических животных (копеподиты Cyclopoida).

Методы. При изучения мейобентоса мы использовали стандартную методику сбора и обработки проб, предложенную В.В.Гурвичем (1969). Она включает в себя следующие этапы: отбор проб трубчатым МБ-ТЕ с площадью сечения 1: 500 м² или микробентометром "С-1" с площадью сечения 1: 1000 м²; промывка колонки грунта на капроновом сите № 49 (в случае, если грунты илистые) или промывка взмученной пробы в случае песчаных и илисто-песчаных грунтов). Использование сита № 49 с ячеей 106 мкм обеспечивает удержание 70 % численности и 96.5 % биомассы мейобентоса (Nalera, Robertson, 1981); подсчет организмов выборочными порциями или полностью во сей пробе. Весьма важным методическим вопросом является вопрос точности учета мейофауны и репрезентативности сборов. При изучении донной фауны является вполне достаточной точность определения обилия животных, равная 20 % (Elliot, 1971). После проведения специального исследования было определено минимальное количества проб n , необходимое для обеспечения заданной точности учета организмов мейобентоса. По результатам сравнения величин средней численности (\bar{X}) и ее дисперсии (s^2) было определено, что в большинстве случаев организмы распределены агрегированно ($s^2 > X$), необходимое число проб и численность мейобентоса связаны соотношением $Y = 43138 * X^{-0.67}$ ($r^2 = 0.73$), из чего следует, что на практике для обеспечения репрезентативности сборов достаточно отбирать 3-5 проб из одного биотопа (одной станции).

Вычисления индивидуальных весов организмов, а также продукционных характеристик (суточных величин продукции, скорости дыхания, рациона, удельной продукции с учетом температуры) производились " физиологическим способом" по программе, написанной Е.А.Курашовым в среде QUATTRO PRO, в которую заложена схема реальных трофических взаимосвязей в сообществе мейобентоса, впервые разработанная Е.А. Курашовым (1994; 1997).

Для выявления и исследования связей параметров мейобентоса с лимническими переменными использовались различные статистические методы: регрессионные модели (линейные и нелинейные), дисперсионный анализ, кластерный анализ, факторный анализ, дискриминантный анализ и методы множественной шаговой регрессии. В случае применения факторного и множественного регрессионного анализов все переменные, которые в них использовались подвергались трансформации с целью их линейаризации, как рекомендовано (Rasmussen, Kalfs, 1987; Freshwater biomanitoring..., 1993). Для вычислений использовались стандартные пакеты прикладных статистических программ Statgraphics, SYSTAT III и Statistica for Windows.

Краткая характеристика исследованных озер. Исследованные озера расположены в трех различных географических регионах: Карельском перешейке, Латгальской возвышенности и Большеземельской тундре.

Карельский перешеек занимает северо-западную часть Ленинградской области и ограничивается р.Невой, Республикой Карелия, Финляндией, Финским заливом и Ладожский озером. Он лежит на стыке двух крупных геоморфологических и геотектонических областей - Балтийского кристаллического щита и Русской равнины, граница между которыми проходит по линии г.Приморск - г.Приозерск (Исаченко и др., 1965). Это определяет резкую неоднородность его геологического строения и большое разнообразие ландшафтов. На большей части перешейка преобладают озера ложбинного типа, образованных в результате отступления ледников. Карельский перешеек продолжает оставаться слабоосвоенным регионом - более 65 % его территории занимают леса.

Латгальская возвышенность расположена в юго-восточной части Латвии и является крупным образованием ледникового рельефа. Латгальская возвышенность относится к северной части подзоны широколиственных лесов зоны южной тайги. Большинство озер, расположенных в этой области ледникового происхождения. Латгальская возвышенность является районом интенсивного сельского хозяйства и, поэтому, большая часть ее территории распахана (до 80 %).

Исследованные нами озера Большеземельской тундры располагаются за полярным кругом и относятся к субарктической зоне. В пределах этого района были обследованы различающиеся между собой территории: Северная Хосада, Инчырей (бассейн р.Колва) и бассейн р.Наульяха. Озера относятся к двум генетическим типам: ледниковые и термокарстовые озера. Озера ледникового происхождения расположены в грядово-холмистом рельефе и отличаются четко выраженными озерными котловинами. Термокарстовые озера ("арктические пруды") приурочены к плоским водобрат-

дельным участкам. Часть озер, расположенных в Большеземельской тундре подвергается разной степени тяжести нефтяному загрязнению.

Рассмотрение всех параметров, характеризующих каждое из обследованных озер, в совокупности показывает, что озера Карельского перешейка, Латгальской возвышенности и Большеземельской тундры принадлежат различным множествам. Это означает, что различия между озерами внутри каждого региона существенно меньше различий между регионами (Таблица 1).

Таблица 1. Некоторые характеристики исследованных озер (средние по озерным регионам)

	Карельский перешейек	Латгальская возвышенность	Большеземельская тундра
Площадь озера, км ²	5.14	0.11	0.54
Средняя глубина, м	5.2	3.71	2.19
Коэффициент условного водообмена	0.38	1.7	0.36
Цветность, градусы	27	47	57
Минерализация, мг л ⁻¹	49	229.4	42.5
P tot, мг л ⁻¹	0.029	0.056	0.050
P min, мг л ⁻¹	0.009	0.0209	0.0039
N tot, мг л ⁻¹	0.68	1.57	1.07
Первичная продукция, г С м ⁻² год ⁻¹	89.0	168.5	40.0
Концентрация хлорофилла, мг м ⁻³	7.30	10.66	13.16
Биомасса фитопланктона, г м ⁻³	3.04	5.32	3.75

Глава 2. Фаунистический состав сообществ мейобентоса озер различных географических зон.

Изучение видового состава является важным этапом познания структуры и функционирования мейобентических сообществ различных водоемов. За длительный период наших исследований мейобентоса 35 малых озер различных географических регионов Восточной Европы было обнаружено и определено 144 видов мейобентосных животных, в том числе в составе мейобентоса обнаружено 64 вида личинок хирономид, 29 видов ветвистых ракообразных, 15 видов донных циклопов, 9 видов ракушковых ракообразных, 9 видов нематод, 5 видов двусторчатых моллюсков, 6 видов малощетинковых червей и 4 вида водных клещей. Наибольшее количество видов зарегистрировано в озерах Карельского перешейка (104 вида), далее следуют озера Латгальской возвышенности (85 видов) и озера Большеземельской тундры (45 видов).

Сравнение видовых списков организмов мейобентоса исследованных нами озер Прибалтийского региона и Северо-Запада России и Ладожского озера, мейобентос которого подробным образом исследован Е.А.Курашовым (Курашов, 1994; Курашов, 1997), показывает, что степень сходства их фауны весьма значительна и оценивается величиной коэффициента сходства Сёрнсена-Чекановского, равным $K_s=0.70$. Также показана близость видового состава мейобентоса малых озер Карельского перешейка и Невской губы (Петухов, Цалолыхин, 1986; Петухов, 1988 а). Таким образом, фаунистический состав мейобентоса всей совокупности исследованных нами озер представляется типичным для обширного региона от Прибалтики до Северо-Востока Европы.

Тем не менее, даже простое ознакомление с видовыми списками мейобентоса позволяет сделать заключение о том, что видовой состав отдельных озер может существенным образом различаться. Применение методов многомерной статистики позволяет представить эмпирический материал таким образом, что оказывается возможным доказательно выявить наличие сходства или различия между фаунами мейобентоса озер, различающихся между собой по географическому положению, по уровню трофности и другим свойствам.

Видовые списки мейобентоса, включающие в себя 117 видов ветвистых ракообразных, циклопов и личинок хирономид, были нами проанализированы с использованием методов факторного анализа по варианту выделения главных компонент (Рисунок 1). Озера в анализе использовались в качестве переменных, а конкретные виды - в качестве объектов. Выделенные четыре ортогональных фактора описывают в совокупности 56,6% всего разнообразия видового состава мейобентоса. С первым фактором наиболее связаны озера, расположенные на Латгальской возвышенности. Второй фактор выделяет озера Карельского перешейка, за исключением оз.Охотничьего. Третий фактор отражает своеобразие населения озер Большеземельской тундры. Четвертый фактор подчеркивает, что в силу особых условий оз.Охотничьего (закисленность) его мейобентическое население по составу резко отличается от населения всех других озер.

Одним из результатов проведенного факторного анализа была рассчитанная матрица факторных нагрузок на отдельные виды. Факторные нагрузки показывают степень связи отдельных видов с выделенными четырьмя факторами. После удаления из матрицы нагрузок видов, связанных со всеми или большинством факторов, нам удалось определить списки видов, наиболее характерных для каждого из факторов в отдельности. Результатом проведенной селекции явился список «ключевых» видов, т.е. видов, определяющих своеобразие мейобентического населения отдельных озерных райо-

нов. С первым фактором (озера Латгальской возвышенности) самую тесную связь имеют 13 видов, со вторым фактором (озера Карельского перешейка без оз. Охотничьего) связано 10 видов. Своеобразие состава мейобентоса озер Большеземельской тундры описывают 15 видов, а ацидотрофного оз. Охотничьего - 7 видов. Следует подчеркнуть, что все эти «ключевые» виды являются достаточно обычными представителями мейобентоса конкретных озерных регионов. Результаты проведенного анализа ясно показывают существование различий в видовом составе озер различных областей, что определяется различиями между регионами, определяемыми климатом, характером озерных водосборов и пр.

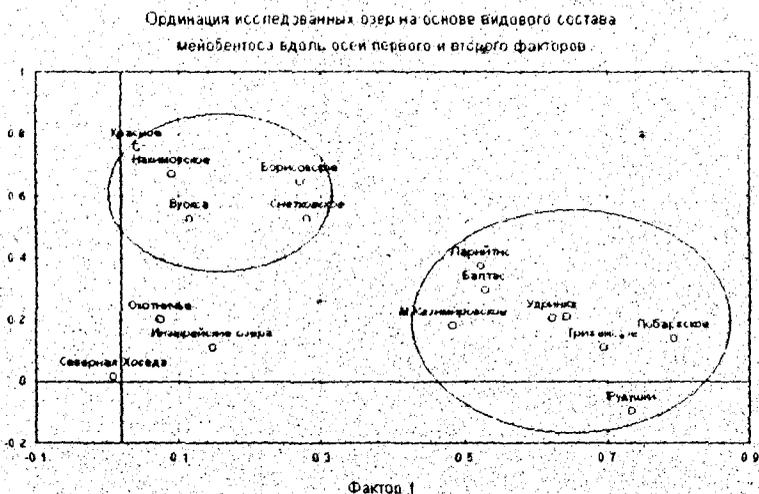


Рисунок 1. Ординация исследованных озер на основе видового состава мейобентоса вдоль осей первого и второго факторов.

Аналогично тому, что существуют различия фаун в озерах различных географических зон, своеобразие видового состава мейобентоса каждого озера определяется всей совокупностью конкретных условий: физических, химических и биологических. Для анализа фаун с целью выделения ее существенных элементов обычно используются методы числовой таксономии (Бейли, 1970; Sokal, Sneath, 1963), в том числе и кластерный анализ, а также другие многомерные статистические методы. Ранее нами (Скворцов, 1985) для анализа видовой структуры мейобентоса озер Карельского перешейка был использован метод выделения рекуррентных, или повторяющихся групп (Fager, 1957; Fager, McGowan, 1963), основанный на учете частот

встречаемости отдельных видов сообщества, а также частоты совместной встречаемости всех возможных пар видов. Считается, что организмы, образующие одну рекуррентную группу, имеют однотипное пространственное распределение и сходные требования к условиям окружающей среды (McCarrigle, 1980). Структура сообществ мейобентоса озер Карельского перешейка, выделенная по методу Фейджера, в различных озерах оказывается различной по степени сложности и числу видов, образующих рекуррентные группы. Степень сложности структуры (число рекуррентных групп) зависит, видимо, от разнообразия условий обитания и гидрохимических особенностей озер. Безусловно, в более крупных водоемах, таких как озеро Красное и Нахимовское, разнообразие местообитаний выше, чем в небольших по площади озерах (Борисовское, Снетковское). Экстремальные гидрохимические условия оз. Охотничьего формируют экстремально упрощенную структуру сообщества мейобентоса в нем (Таблица 2).

Таблица 2. Степень сложности структуры сообществ мейобентоса озер Карельского перешейка

Озеро	Число рекуррентных групп	Число ассоциированных членов	Число видов, в группах
Охотничье	1		2
Снетковское	2	1	6
Нахимовское	2	3	10
Красное	2	3	12
Борисовское	2		3

Применение кластерного анализа для целей классификации видов мейобентоса озер Карельского перешейка показало, что оно приводит к аналогичным результатам, что и метод выделения рекуррентных групп. Было показано, что группировки видов (кластеры) практически полностью совпадают по составу с рекуррентными группами, характерными для конкретных озер. Аналогичным образом была проанализирована видовая структура сообществ мейобентоса озер Латгальской возвышенности. В результате этого анализа включенные в анализ виды оказались объединены в отчетливые группировки, характерные для каждого из озер.

Применение методов кластерного анализа позволяет на качественном уровне судить об экологии как отдельных видов, так и их постоянных комплексов. При совместном рассмотрении двух дендрограмм кластерного анализа для двух озерных регионов, можно заметить, что совершенно отчетливо выделяется несколько комплексов, характерных для различных местообитаний. В песчаной литорали озер наиболее часто совместно встречаются такие виды, как *Monospilus dispar*, *Rhynchotalona falcata* (Cladocera),

Paracyclops fimbriatus (Cyclopoida). В литоральных биотопах со слегка заиленными песками распространены *Alona quadrangularis* (Cladocera), *Cladotanytarsus mancus* (Chironomidae). Для биотопов, расположенных среди зарослей высшей водной растительности, характерны *Eurygaster lamellatus*, *Camptocercus rectirostris*, *Simocephalus vetulus*, *Sida cristallina* (Cladocera), а также *Glyptotendipes glaucus*, *Chironomus plumosus*, *Procladius ferrugineus* (Chironomidae).

Глава 3. Количественное развитие сообществ мейобентоса озер умеренной зоны.

В этой главе подробно излагаются результаты многолетних (преимущественно сезонных) исследований мейобентоса на озерах Карельского перешейка и Латгальской возвышенности, испытывающих как хроническое антропогенное воздействие (эвтрофирование), так и "острое" (разрушение донных биоценозов в результате промышленного изъятия сапропеля.

Для озер Карельского перешейка, изученных в 1975-1979 гг (озера Борисовское, Красное, Нахимовское, Снетковское и Охотничье), и Латгальской возвышенности, исследованных в 1982-1984 гг (озера Балтас, Удрина, Лапийтис, Илзас, Грижанское, Рудушки, Лобаржское, Малое Казимировское), подробно изложены сведения о варьировании величин численности и биомассы литорального мейобентоса как в сезонном аспекте, так и их межгодовые колебания. Среднегодовые значения этих величин, как для всего сообщества мейобентоса, так и для отдельных таксономических групп представлены в таблицах 3-7.

Подробным образом для озер Карельского перешейка описаны жизненные циклы популяций доминирующих видов литорального мейобентоса - *Cladotanytarsus mancus*, *Corynocera ambigua*, *Alona quadrangularis*, *Monospilus dispar*, *Rhynchotalona falcata* и *Paracyclops fimbriatus*.

На основании анализа изменчивости показателей обилия сообществ мейобентоса делаются предварительные заключения о степени воздействия на них природных и антропогенных факторов.

Мейобентосные сообщества профундальных зон заметно отличаются от литоральных сообществ не только обилием (Таблицы 4,8), но прежде всего своей структурой. В большинстве озер основу населения мейобентоса в центральных частях составляют популяции диапаузирующих гетеротопных циклопов *Cyclops strenuus*. В этой главе на примере оз. Красного и Нахимовского подробно описываются жизненные циклы популяций ракообразных этого вида в связи с их сезонными миграциями из бентали в пелагиаль и обратно.

Таблица 3. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) литорального мейобентоса озер Карельского перешейка

	Борисовское		Красное		Нахимовское		Снетковское		Охотиничье	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Cyclopoida	742	19.6	3687	94	890	50.0	510	41.7	510	41.7
Chironomidae	1348	222.6	2625	275	740	140.0	16311	957.0	16311	957.0
Cladocera	857	110.6	8750	175	770	20.0	1583	213.9	1583	213.9
Ostracoda	115	9.2	520	30	68	5.4	0	0.0	0	0.0
Nematoda	3481	11.4	12915	49	3662	12.0	176	0.6	176	0.6
Harprecticoidea	0	0.0	10571	156	500	24.7	0	0.0	0	0.0
Oligochaeta	510	182.3	885	372	567	202.6	105	39.9	105	39.9
Varia	0	0.0	999	213	200	12.8	0	0.0	0	0.0
Сумма	7052	555.6	40951	1364	7397	467.4	24174	915.7	15786	691.5

Таблица 4. Численность (экз м⁻²) и биомасса (мг м⁻²) профундального мейобентоса озер Карельского перешейка

	Борисовское	Красное	Нахимовское	Снетковское
Численность	960	22000	9100	1300
Биомасса	28.45	834.05	727	67

Озерно-речная система Вуоксы является одним из самых важных водных объектов Карельского перешейка. Исследования сообществ мейобентоса этого водоема, к сожалению, не носили характера сезонных наблюдений. Тем не менее, нам в какой-то степени удалось охарактеризовать состав и уровень количественного развития мейобентоса Вуоксы. В нем можно выделить профундальные и литоральные биоценозы, которые различаются между собой по структуре и по обилию (Таблица 5). Различия сообществ мейобентоса внутри этих основных биоценозов определяются как различием состава грунтов, так и гидрологическими особенностями отдельных участков водной системы.

Исследования оз. Вишневого носили узко прикладной характер и призваны были оценить ущерб, наносимый экосистеме в результате промышленного изъятия сапреля, который производился в центральной зоне озера. По этой причине наиболее изученными оказались сообщества мейобентоса центральной ("профундальной") зоны. Изменения мейобентоса оз. Вишневого в результате нарушения донных биотопов подробно излагаются ниже (Глава 5). Здесь же следует указать, что мейобентос оз. Вишневого разнообразен и обилен (Таблица 6).

Таблица 5. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) мейобентоса озерно-речной системы Вуоксы в сентябре 1994 г.

	Профундаль		Литораль	
	N	B	N	B
Cyclopoida	477	9.36	525	7.05
Chironomidae	902	34.18	3354	91.56
Cladocera	205	5.50	7398	98.64
Ostracoda	161	121.15	793	59.15
Nematoda	471	1.98	10933	45.00
Harpacticoida	0	0.00	1884	7.49
Oligochaeta	0	0.00	2158	869.52
Varia	102	286.24	255	112.52
Всего	2318	458.41	27299	1290.93

Таблица 6. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) мейобентоса центральной зоны оз. Вишневого (Средние за 1993 и 1995 гг.)

	N	B
Cyclopoida	36435	895.60
Chironomidae	2450	356.47
Cladocera	9852	236.16
Ostracoda	14513	271.36
Nematoda	13501	142.31
Oligochaeta	1408	1005.78
Harpacticoida	6442	177.06
Acari	106	25.60
Всего	84708	3110.32

Изложенные в этой главе данные позволяют оценить значение сообществ мейобентоса в донных сообществах в литорали и профундали (центральных зонах) озер умеренной зоны по соотношению биомасс мейо- и макробентоса (Таблица 9).

Глава 4. Продукция мейобентоса и его участие в процессах трансформации вещества и энергии в озерах умеренной зоны.

Продукция мейобентоса исследованных нами озер рассчитывалась с учетом современной концепции трофических взаимодействий внутри сообществ (Курашов, 1989; 1994; 1997).

Таблица 7. Численность (N, экз м⁻²) и биомасса (B, мг м⁻²) литорального мейобентоса озер Латгальской возвышенности

	Балтас		Удринка		Давийтис		Плзас	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Cyclopoida	242	31.3	2331	190.8	515	67.7	712	132.5
Chironomidae	1157	108.8	1102	104.8	857	81.2	1354	149.4
Cladocera	3590	593.9	1611	300.0	764	162.9	3300	598.5
Ostracoda	83	4.9	193	11.4	197	11.6	1047	61.8
Nematoda	70	0.2	127	0.4	154	0.5	34	0.1
Haracticoida	0	0.0	108	5.3	0	0.0	106	4.7
Oligochaeta	0	0.0	0	0.0	6	0.6	48	18.2
Varia	210	24.7	190	30.5	297	70.3	695	165.4
Сумма	5352	763.8	5661	643.1	2791	394.9	7295	1130.6

Продолжение таблицы 7.

	Грижанка		Рудушки		Лобаржское		М.Казимировское	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Cyclopoida	4494	273.8	3104	351.9	2328	154.6	491	69.3
Chironomidae	2664	185.6	3046	249.0	2968	216.9	851	119.2
Cladocera	2374	60.7	5222	883.8	10672	325.3	467	23.4
Ostracoda	274	18.8	2723	111.3	792	46.7	4170	246.0
Nematoda	494	1.7	2859	9.4	6248	20.6	0	0.0
Haracticoida	710	39.9	85	4.6	0	0.0	0	0.0
Oligochaeta	193	67.5	883	344.7	3389	1287.8	0	0.0
Varia	242	55.1	665	129.2	203	15.1	135	29.8
Сумма	11445	703.2	18587	2084.0	26600	2067.0	6114	487.6

Таблица 8. Численность (экз м⁻²) и биомасса (мг м⁻²) профундального мейобентоса озер Латгальской возвышенности

	Удринка	Давийтис	Плзас	Грижанка	Рудушки	Лобаржское	М.Казимировское
Численность	16750	1100	1400	4500	2100	1250	10720
Биомасса	617.0	91.6	91.2	330.0	150.0	7.0	1381.1

В этой главе приводятся сведения о величинах произведенной продукции как отдельными таксономическими группами, так и всем сообществом в целом, энергетические траты на поддержание обменных процессов, а также некоторые основные их соотношения (Таблицы 10-13). Обсуждается изменчивость этих величин в пространстве, рассматривая характер продукци-

онных процессов в литоральных и профундальных зонах озер, а также их межгодовые колебания.

Таблица 9. Соотношение биомасс (г м⁻²) мейо- и макробентоса в озерах умеренной зоны

	Мейобентос	Макробентос	% от макробентоса	% от суммы
Литораль	0.864	9.442	17.5%	13.2%
Профундаль	0.619	7.61	8.1%	7.5%

Таблица 10. Продукционные показатели (Дж/м² сезон⁻¹) сообществ мейобентоса литорали озер Карельского перешейка и их соотношения

	Охотничье	Снетковское	Нахимовское	Красное	Борисовское
B	551.8071	3339.73	1650.063	3499.207	1605.027
P мейо	2067.48	16368.35	9149.977	17372.75	7655.092
R	7430.081	42791.83	22952.59	47582.46	17585.91
P мирн	2778.94	23376.85	11570.13	20537.6	10594.7
P хищн	692.5159	4862.8	629.8424	2049.018	326.5479
A мейо	9497.561	59160.18	32102.57	64955.21	25241
P/R	0.28	0.37	0.40	0.40	0.44
C сезон ⁻¹	4.29	5.74	5.55	6.13	5.11
K _{2b}	0.22	0.27	0.29	0.29	0.30

Таблица 11. Продукционные показатели (Дж/м² сезон⁻¹) сообществ мейобентоса профундали озер Карельского перешейка и их соотношения

	Снетковское	Нахимовское	Красное	Борисовское	Вишневское
B	150.98	1277.27	1935.04	76.76	10669.64
P мейо	333.01	13.53	504.60	28.72	31470.9
R	842.18	5311.67	10515.72	313.26	142175.9
P мирн	382.97	33.83	852.65	71.81	84203.7
P хищн	76.36	0.00	162.24	156.13	5947.648
A мейо	1175.19	5325.20	11020.32	341.99	173646.8
P/R	0.38	0.003	0.06	0.06	0.24
C сезон ⁻¹	2.44	0.011	0.29	0.27	3.27
K _{2b}	0.27	0.003	0.05	0.05	0.19

Закономерности формирования продукции сообществ мейобентоса разнотипных озер.

На основании собственных многолетних данных с использованием регрессионного анализа показано, что продукция мирного мейобентоса (P_{мирн}, кДж м⁻² сезон⁻¹) в литорали озер зависит от величины первичной продукции фитопланктона (P^р, кДж м⁻² сезон⁻¹). Эта зависимость оценивается

как тесная и достоверная ($r=0.90$, $F=111.87$, $p<0.0000$) и аппроксимируется уравнением:

$$\text{LN}(P_{\text{мирн}}) = 0.33 (\pm 0.031) * \text{LN}(PP).$$

Таблица 12. Продукционные показатели (Дж/м² сезон⁻¹) сообществ мейобентоса литорали озер Латгалии и их соотношения

	Балтас	Удринака	Лапийтис	Илзас	Грижан ка	Рудуш ки	Лобарж ское	М.Казн миров ское
В	1503.61	1587.843	736.26	3476.38	2771.80	7461.45	7063.15	1740.06
P meio	2791.65	12027.57	6923.81	29600.55	18350.34	43866.0	34766.33	4007.29
R	8054.72	30153.3	21348.11	93355.78	60896.05	174811.1	121309.6	14730.03
P мирн	6968.95	15310.5	7185.20	44289.36	18885.21	66397.66	43438.49	4540.47
P хищн	1087.8	1692.106	3264.67	6204.73	7854.97	13192.55	7114.56	1944.74
A meio	10846.37	42180.87	28271.92	122956.3	79246.39	218677.1	156075.9	18737.32
P/R	0.35	0.40	0.38	0.32	0.30	0.25	0.30	0.27
C сезон⁻¹	1.86	7.57	8.50	8.60	6.19	5.88	5.14	2.30
K_л	0.26	0.29	0.27	0.24	0.23	0.20	0.23	0.21

Таблица 13. Продукционные показатели (Дж/м² сезон⁻¹) сообществ мейобентоса профундали озер Латгалии и их соотношения

	Удринака	Лапийтис	Илзас	Грижан ка	Рудуш ки	Лобарж ское	М.Казн миров ское
В	1615.60	231.49	293.41	945.31	374.51	107.94	5074.33
P meio		142.10	162.86	89.62	12.85	26.79	40114.52
R	6605.23	1005.06	1584.44	5271.69	2007.99	942.43	59255.03
P мирн	0.00	177.59	552.31	165.32	32.15	78.34	43751.22
P хищн	0.00	0.00	0.00	26.81	0.00	0.00	1877.84
A meio	6605.23	1076.11	1747.30	5361.31	2020.84	969.22	99369.54
P/R		0.05	0.11	0.02	0.01	0.03	0.68
C сезон⁻¹		0.19	0.63	0.15	0.03	0.22	7.91
K_л		0.05	0.10	0.02	0.01	0.03	0.40

Поток энергии ($A_b = P+R$), проходящий через биологическое сообщества (в том числе и сообщество мейобентоса) за вегетационный сезон пропорционален средней биомассе за то же время (Алимов, 1989). По нашим наблюдениям связь величины потока энергии A_b и средней биомассы литорального мейобентоса B оценивается, как сильная ($r=0.93$, $p=0.000$) и описывается уравнением: $A_b = 24.9 (\pm 1.2) * B$. Это означает, что поток энергии в сообществах мейобентоса превышает их среднюю биомассу в 24 раза. Таким образом, делается заключение, что удельный поток энергии (A_b/B) мейобентоса по своей величине занимает промежуточное положение между сообществами макрозообентоса и планктона.

Продукция сообщества мейобентоса и его траты на обмен связаны функциональным соотношением:

$$P_{\text{mei}} = 0.28(\pm 0.009) * R, \quad r = 0.97, \quad F = 409.2, \quad p = 0.0000$$

Величина отношения продукции к его тратам на обмен ($P_{\text{биос}}/R$) сообщества, как следует из регрессионной модели, равна 0.28 и в 95 % случаев лежит в интервале от 0.26 до 0.30. В ряду исследованных озер Латгалии и Карельского перешейка наблюдается снижение этого показателя почти в два раза по мере повышения уровня биологической продуктивности озер. Практически, снижение происходит довольно резко при переходе от озер мезотрофного типа к эвтрофным и в дальнейшем стабилизируется на уровне нижней границы доверительного интервала.

Величина коэффициента эффективности использования ассимилированной энергии на создание продукции биоценоза, который рассчитывается по формуле $K_{2b} = P_{\text{биос}} / (P_{\text{биос}} + R)$ (Алимов, 1989), для сообществ литорального мейобентоса озер Карельского перешейка и Латгалии равна 0.25 (верхняя и нижняя 95 % доверительные границы - 0.24-0.26). Обнаружена обратная зависимость этого показателя от величины первичной продукции фитопланктона ($r=0.49$) Из этой зависимости следует, что эффективности использования ассимилированной энергии на создание продукции биоценоза значительно снижается в литорали гиперэвтрофных озер.

Учитывая, что средние за сезон значения P/B - коэффициентов определяются из соотношения: $P/B = (A_n/V) * K_{2b}$, то для мейобентоса этот показатель будет равен 6.2 для вегетационного сезона, равного 180 суткам. В 95 % случаев истинное значение сезонного P/B - коэффициента принадлежит интервалу от 5.3 до 7.2. Именно в этом интервале лежат значения этого коэффициента мезотрофных и эвтрофных озер. При дальнейшем продвижении в область гиперэвтрофных, сезонная удельная продукция снижается до величины, равной 3. Эта граничная величина близка к значениям P/B коэффициента, характерным для макробентоса. При продолжительности вегетационного периода, длительностью 180 суток, удельная продукция для сообществ мейобентоса равна 0.035 сут^{-1} (0.029-0.040), при продолжительности сезона 150 суток - 0.029 (0.024-0.033). Сравнивая P/B - коэффициенты разных сообществ, можно заключить, что в среднем интенсивность продуцирования мейобентоса в 2-раза выше, чем у макробентоса и 2 раза ниже, чем у зоопланктона.

Оценивая продукционные возможности мейобентоса, мы используем величину отношения продукции мейобентоса к продукции всего бентоса, т.е. величину "относительной" продукции - $P_{\text{mei}} / (P_{\text{mei}} + P_{\text{mac}})$, %. В ряду исследованных нами озер относительная продукция "мирного" мейобентоса литорали колеблется в исключительно широких пределах - от 5 до 89 %.

при среднем значении 30 %. Тем не менее, прослеживается определенная закономерность, согласно которой наблюдается снижение роли мейобентоса в продукции донного сообщества по мере эвтрофирования. Эта закономерность удовлетворительно аппроксимируется уравнением гиперболы $Y = 12880/X$, $r = 0.54$ (где X - первичная продукция фитопланктона). Из этого следует, что в олиготрофных озерах доля мейобентоса в продукции всего донного сообщества в литоральной зоне озер может достигать 60-70 %, в мезотрофных озерах - 20-60 %, в эвтрофных - 8 - 10%, а в гиперэвтрофных - около 5 %. Аналогичная модель ($Y = 222/X$, $r = 0.54$, $F = 9.66$, $p = 0.005$) предложена для аппроксимации зависимости "относительной" продукции мейобентосных сообществ ("чистой" продукции) от продукции фитопланктона.

Оценка значения сообществ мейобентоса трансформации вещества и энергии в экосистемах малых озер. Как было показано, мейобентос осуществляет заметный вклад в процессы трансформации вещества и энергии в донных сообществах в озерах, особенно мезотрофных и эвтрофных. Роль сообществ мейобентических животных в экосистемных процессах можно объективно оценить только на фоне других сообществ гидробионтов, и, прежде всего, сообществ продуцентов. Озерный фитопланктон является одним из основных источников пищевого материала для мейобентоса не только в профундальной зоне, но и в литорали наряду с макрофитами и перифитоном.

В литоральной зоне исследованных озер продукция нехищного мейобентоса составляет от 0.1 до 3.2 % продукции фитопланктона (в среднем - 1.7 %). Продукция всего мейобентосного сообщества составляет 1.2 % первичной продукции, образующееся в этой зоне. Мейобентос может потребить в среднем 7.4 % продукции фитопланктона, а минерализовать - 3.8 % (Таблица 14)

Продукция мирного мейобентоса и всего сообщества в совокупности вполне сопоставима с величинами продукции перифитонных водорослей (Таблица 15). Теоретически, продукция этого сообщества недостаточно для удовлетворения пищевых потребностей мейобентоса и она должна была бы потребляться полностью. Скорее всего, значение перифитонного сообщества велико для зооперифитона, а не для собственно мейобентоса, поскольку перифитон и бентос пространственно разделены.

Продукция мейобентоса в исследованных озерах составляла 0.9 и 0.6 % от продукции макрофитов (для мирных компонентов и всего сообщества). В качестве пищи литоральный мейобентос может потребить 3.7 % (максимум 21 %) продукции макрофитов (Таблица 16).

В среднем для всей совокупности исследованных озер литоральный мейобентос потребляет 1.8 % суммарной первичной продукции (фито-

планктон, перифитон и макрофиты). В результате своего функционирования он минерализует и рассеивает 0.9 % суммарной первичной продукции, а продукция литорального мейобентосного сообщества составляет - 0.3 % первичной продукции.

В профундальных зонах малых озер участие сообществ мейобентоса в экосистемных процессах, в силу не очень высоких величин его продукции (Таблица 17), незначительно. Его продукция в среднем составляет всего 0.1 % от первичной продукции фитопланктона, рационы - 0.51 %; на долю профундального мейобентоса приходится 0.3 % минерализованной продукции водорослей фитопланктона. Только в мелководных гиперэвтрофных озерах роль мейобентоса в процессах преобразования вещества и энергии существенно возрастает - доля продукции мейобентоса в 5 раз (0.5 %), доля в потреблении первичной продукции - в 5 - 7 раз (2 - 3.7 %), и в ее минерализации - в 2 - 4 раза (0.8-2.0 %).

Таблица 14. Соотношение продукции, трат на обмен и рационов мейобентоса с продукцией фитопланктона в литорали исследованных озер.

Озера	<i>P мирн</i>	<i>P мейо</i>	<i>R</i>	<i>C мейо</i>
Балтас	0.9%	0.4%	1.1%	2.5%
Удринка	3.0%	2.4%	6.0%	13.3%
Лапийтис	0.6%	0.5%	1.7%	2.4%
Илзас	2.9%	2.0%	6.2%	12.8%
Грижанка	1.2%	1.2%	4.0%	5.7%
Рудушки	3.2%	2.1%	8.4%	14.6%
Лобаржское	0.8%	0.7%	2.3%	4.3%
М.Казимировское	0.1%	0.1%	0.2%	0.3%
Охотничье	1.4%	1.1%	3.8%	6.6%
Снетковское	1.8%	1.3%	3.3%	7.1%
Нахимовское	1.7%	1.3%	3.4%	7.9%
Красное	3.2%	2.7%	7.3%	15.7%
Борисовское	0.7%	0.5%	1.2%	3.5%
Среднее	1.7%	1.2%	3.8%	7.4%

На основании собственных данных по мейобентосу озер Борисовского и Красного, а также исследований, проведенных сотрудниками ГосНИОРХ в 1975-1978 гг., имеется возможность оценить роль мейофауны в питании молоди промысловых рыб. Рационы трех видов рыб (леща, плотвы и ерша) в сумме составляли 8.53 кДж м⁻² год⁻¹. Поскольку молодь питается преимущественно на мелководье, то сравнивая полученную величину рациона с продукцией литорального мейобентоса, равную 7.66 кДж м⁻² сезон⁻¹ можно определить, что пищевые потребности молоди рыб оз.Борисовского могут быть обеспечены продукцией мейобентоса на 89.8 %. Из сравнения суммарных рационов молоди пяти видов рыб оз.Красного с продукцией мейобен-

тоса следует, что их пищевые потребности ($21.2 \text{ кДж м}^{-2} \text{ год}^{-1}$) в животных организмов (в том числе бентосных) могут быть обеспечены на 82.1 %.

Таким образом, приведенные в этой главе данные могут свидетельствовать о заметной роли сообществ мейобентических животных в экосистемах малых озер.

Таблица 15. Соотношение продукции, трат на обмен и рационов мейобентоса с продукцией перифитона в литорали исследованных озер.

Озера	<i>P мирн</i>	<i>P мейо</i>	<i>R</i>	<i>C мейо</i>
Балтас	83.0 ^о	33.2 ^о	95.9 ^о	222.6 ^о
Удринка	98.2 ^о	77.2 ^о	193.5 ^о	427.6 ^о
Лапийтис	4.8 ^о	4.7 ^о	14.3 ^о	21.0 ^о
Илзас	45.9 ^о	30.7 ^о	96.8 ^о	202.0 ^о
Грижанка	152.3 ^о	148.0 ^о	491.1 ^о	702.4 ^о
Рудушки	11.9 ^о	7.8 ^о	31.2 ^о	54.7 ^о
Лобаржское	16.0 ^о	12.8 ^о	44.6 ^о	84.9 ^о
Охотничье	1.5 ^о	1.1 ^о	4.0 ^о	7.0 ^о
Снетковское	119.3 ^о	83.5 ^о	218.3 ^о	468.9 ^о
Нахимовское	16.0 ^о	12.6 ^о	31.7 ^о	74.7 ^о
Красное	151.0 ^о	127.7 ^о	349.9 ^о	749.3 ^о
Борисовское	25.0 ^о	18.1 ^о	41.5 ^о	117.9 ^о
Среднее	60.4 ^о	46.5 ^о	134.4 ^о	261.1 ^о

Таблица 16. Соотношение продукции, трат на обмен и рационов мейобентоса с продукцией макрофитов в литорали исследованных озер.

Озера	<i>P мирн</i>	<i>P мейо</i>	<i>R</i>	<i>C мейо</i>
Балтас	0.2 ^о	0.1 ^о	0.2 ^о	0.4 ^о
Удринка	0.2 ^о	0.2 ^о	0.4 ^о	0.9 ^о
Лапийтис	0.1 ^о	0.1 ^о	0.3 ^о	0.5 ^о
Илзас	1.1 ^о	0.8 ^о	2.4 ^о	5.0 ^о
Грижанка	0.3 ^о	0.3 ^о	1.0 ^о	1.4 ^о
Рудушки	0.7 ^о	0.5 ^о	1.9 ^о	3.4 ^о
Лобаржское	0.5 ^о	0.4 ^о	1.3 ^о	2.4 ^о
Охотничье	0.0 ^о	0.0 ^о	0.1 ^о	0.2 ^о
Снетковское	5.4 ^о	3.8 ^о	9.8 ^о	21.1 ^о
Нахимовское	0.4 ^о	0.3 ^о	0.8 ^о	2.0 ^о
Красное	1.2 ^о	1.0 ^о	2.8 ^о	6.1 ^о
Борисовское	0.3 ^о	0.2 ^о	0.6 ^о	1.6 ^о
Среднее	0.9 ^о	0.6 ^о	1.8 ^о	3.7 ^о

Таблица 17. Соотношение продукции, трат на обмен и рационов мейобентоса с продукцией фитопланктона в профундали исследованных озер.

Озера	<i>P mei</i>	R	<i>C mei</i>
Удрина		0.22 ^а	
Лапийтис	0.00 ^а	0.03 ^а	0.02 ^а
Илзас	0.00 ^а	0.04 ^а	0.06 ^а
Грижанка	0.00 ^а	0.06 ^а	0.00 ^а
Рудушки	0.00 ^а	0.02 ^а	0.00 ^а
Лобаржское	0.00 ^а	0.01 ^а	0.00 ^а
М.Казимировское	0.52 ^а	0.76 ^а	2.09 ^а
Снетковское	0.02 ^а	0.05 ^а	0.08 ^а
Нахимовское	0.00 ^а	0.18 ^а	0.01 ^а
Красное	0.01 ^а	0.27 ^а	0.13 ^а
Борисовское	0.00 ^а	0.01 ^а	0.01 ^а
Вишневское	0.5 ^а	2.0 ^а	3.7 ^а
Среднее	0.10 ^а	0.30 ^а	0.51 ^а

Глава 5. Влияние экологических факторов на состав и обилие сообществ мейобентоса малых озер.

Видовой состав сообществ мейобентоса, уровень их количественного развития и уровень продуктивности в различных озерах может существенным образом варьировать. Выяснить, какие экологические факторы ответственны за это разнообразие, может позволить только применение методологии сравнительно лимнологического исследования. Вполне естественным был выбор методов системного анализа (Джефферс, 1981), который включает в себя методы многомерной статистики (факторный анализ, множественная регрессия, дисперсионный анализ и др.) в качестве средства для выявления взаимосвязей в такой сложной системе, какой является система «сообщество мейобентоса - озерная экосистема».

В этой главе представлены результаты анализа, проведенного с целью выявить влияние экологических факторов, как природных, так и антропогенных (эвтрофирования, нарушения донных биоценозов, вызванные изъятием сапропеля) на формирование видового состава литорального мейобентоса малых озер Карельского перешейка и Латгальской возвышенности, на пространственное распределение видовых популяций в озерах в зависимости от состава грунтов и формирования его биомассы.

Сообщество мейобентоса является многокомпонентной системой, свойства которой определяются множеством внешних факторов и наличием внутренних взаимодействий. Естественно предположить, что видовой состав, обилие сообществ мейобентоса зависит от целого комплекса лимнических параметров, таких как характер озерной котловины, особенности гид-

родинамических процессов, химического состава вод (в первую очередь содержание биогенных элементов), уровня развития фитопланктона и высшей водной растительности и других.

Исходя из этого, были проанализированы связи различных характеристик литорального мейобентоса исследованных озер умеренной зоны (Карельский перешеек и Латгальская возвышенность) со всеми параметрами, наиболее полно характеризующие озера. Для проведения этого анализа исходные данные, характеризующие все основные характеристики озер (Таблица), были предварительно трансформированы соответствующим образом: величины биомассы мейобентоса возведены в степень 0.1, остальные переменные представлены в виде натуральных логарифмов, пропорции (удельный водосбор, условный водообмен, отношение глубины ветрового перемешивания к средней глубине, коэффициент емкости озерной котловины) оставлены без изменений (Rasmussen, Kalff, 1987).

Основой для выявления связей сообществ мейобентоса со множеством абiotических и биотических параметров озерных экосистем послужил факторный анализ. В результате факторного анализа были определены четыре фактора, которые объясняют 80 % дисперсии лимнических параметров (Таблица 18).

Таблица 18. Факторные нагрузки на лимнические переменные (нагрузки < 0.25 не указаны)

Озеро	Фактор	Фактор	Фактор	Фактор
	1	2	3	4
Площадь озера [S]		-0.638	-0.432	0.430
Средняя глубина [H av]		-0.808		0.383
Максимальная глубина [Hmax]		-0.909		
Коэффициент емкости [Shape]	0.462	0.714		
Удельный водосбор [FS]				-0.849
Прозрачность [Tr]	-0.887			
Перемешивание [L/H]				
Цветность [Col]			0.330	-0.847
Площадь литорали [Slit]	-0.442	0.509	-0.286	-0.520
Условный водообмен [α]		0.403		-0.550
Общий фосфор [P _{tot}]	0.940		0.255	
Минеральный фосфор [P _{min}]	0.850			
Общий азот [N _{tot}]			0.957	
Минерализация [Sum]	0.526		0.809	
Органический углерод [C _{орг}]	0.255		0.812	-0.292
БПК ₅ [BOD]	0.656	0.332	0.480	
Первичная продукция [PP]	0.877		0.396	
Хлорофилл [Chl]	0.943			
Биомасса фитопланктона [Bph]	0.940			
Площадь макрофитов [Smphy]				-0.852
Продукция бактериопланктона [Pbac]	0.676	-0.497		
% дисперсии	32.3%	16.3%	15.4%	16.0%

Первый фактор, который объясняет 32.3 % суммарной дисперсии, связан с такими переменными, которые называют «трофическими». Регрессионный анализ показывает, что первый фактор имеет высокие коэффициенты Пирсона с этими характеристиками: коэффициент корреляции первого фактора с биомассой фитопланктона равен 0.94, с первичной продукцией фитопланктона $r=0.88$, с величинами концентрации хлорофилла "а" - $r=0.94$, концентрацией минерального фосфора - $r=0.85$, продукцией бактериопланктона - $r=0.48$ и с прозрачностью воды - $r=-0.88$ (здесь и далее все коэффициенты значимы при $p<0.005$). Тем не менее, в результате процедуры множественной пошаговой регрессии, в модель, описывающую первый фактор, были включены шесть независимых переменных (Таблица 19, модель 1). Как показывает дисперсионный анализ, наибольший вклад принадлежит биомассе фитопланктона (45.5 %) и концентрации минерального фосфора (44.3 %). Таким образом, первый фактор может быть интерпретирован как фактор продуктивности.

Второй фактор, объясняющий 16.3 % суммарной дисперсии, имеет отрицательные величины нагрузок на переменные: глубина озера, отношение средней глубины к максимальной глубине (характеристики формы озерной котловины), площадь озера и продукция бактериопланктона. Регрессионный анализ дает дополнительную информацию о связи второго фактора с лимническими параметрами с каждым в отдельности. Самая тесная связь второго фактора обнаруживается со средней глубиной ($r=-0.81$) и формой котловины ($r=0.71$). Иными словами, второй фактора связан с морфометрией озер, точнее, этот фактор разделяет озера мелкие с корытообразной формой котловины и глубокие с воронкообразной котловиной. Далее второй фактор отрицательно коррелирует с величиной продукции бактериопланктона ($r=-0.50$) и величиной условного водообмена ($r=0.40$) (Таблица 19, модель 2). Дисперсионный анализ регрессионной модели показал, что наибольший вклад в суммарную дисперсию второго фактора осуществляют: величина условного водообмена (27.4 %), показатель формы котловины (19.6 %), средняя глубина (17.2 %), концентрация общего азота (18.2 %) и биомасса фитопланктона (14.4 %). Этот анализ дает дополнительную информацию, полезную для экологической интерпретации второго фактора.

Третий фактор объясняет 15.4 % дисперсии признаков озер. Наибольшие факторные нагрузки принадлежат переменным: сумма ионов, концентрация органического углерода и концентрация общего азота. Теснее всего третий фактор связан с величинами концентрации общих форм азота ($r=0.96$) и площадью озера ($r=0.43$). Тем не менее, в множественную регрессионную модель, описывающую третий фактор кроме этих переменных

включены еще две (прозрачность и концентрация общего фосфора) (Таблица 19, модель 3). Дисперсионный анализ этого уравнения показал, что наибольший вклад в третий фактор имеет концентрация азота (92.1%).

Четвертый фактор, объясняющий 16.0% дисперсии, имеет отрицательные по знаку и большие по величине значения факторных нагрузок на следующие переменные: удельный водосбор, цветность воды и площадь зарастания озер высшей водной растительностью. Регрессионный анализ обнаружил наиболее тесные связи четвертого фактора с площадью зарастания макрофитами ($r=-0.85$) и удельным водосбором ($r=-0.85$) (Таблица 19, модель 4). Наибольший вклад в четвертый фактор, согласно результатам дисперсионного анализа, имеют: удельный водосбор (61.7%), форма котловины (19.3%) и площадь, занятая макрофитами (10.9%).

Таким образом, все многообразие параметров, величин и переменных, которые всесторонне характеризуют каждое из исследованных озер, было сведено в достаточно простую и доступную для содержательной экологической интерпретации факторную структуру. Именно она и легла в основу дальнейших исследований.

Таблица 19. Связь первых четырех факторов (F1-F4) с лимническими переменными (R-коэффициент множественной корреляции)

№	Фактор	Модель	R
1	F1	$0.23 \cdot B_{ph} + 0.21 \cdot P_{min} - 0.06 \cdot N_{tot} + 0.26 \cdot P_{bac} - 0.34 \cdot Tr + 0.27 \cdot Chl$	0.998
2	F2	$0.04 \cdot \alpha - 0.07 \cdot N_{tot} + 0.01 \cdot B_{ph} - 1.16 \cdot H_{av} + 5.0 \cdot Shape - 0.009 \cdot FS - 0.18 \cdot P_{bac}$	0.998
3	F3	$1.29 \cdot N_{tot} + 0.12 \cdot Tr - 0.23 \cdot S - 0.19 \cdot P_{tot}$	0.998
4	F4	$0.02 \cdot FS + 2.24 \cdot Shape - 0.52 \cdot S_{mph} - 0.17 \cdot P_{min} - 0.04 \cdot \alpha$	0.996

Зависимость встречаемости видов мейобентосных животных от экологических факторов.

Основой для выявления и анализа взаимосвязей частот встречаемости видов с параметрами окружающей среды послужила описанная выше факторная структура, а инструментом - регрессионный анализ.

В качестве независимых переменных были взяты значения факторов, а частоты встречаемости видов - в качестве зависимых переменных. Результатом этой процедуры стала генерация серии эмпирических моделей параболического типа для описания связей частот встречаемости некоторых видов мейобентоса с каждым из четырех факторов. Для каждого вида определены оптимальные для них диапазоны факторов - области наименьших, средних и наибольших значений (более точной оценки получить не удастся ввиду небольшого ряда наблюдений). Экологические характеристики этих

диапазонов приводятся в таблице 20, в которой обобщаются "экологические спектры" нескольких видов хирономид, ветвистоусых ракообразных и циклопов, которые представлены в виде трех градаций факторов и соответствующих им лимнических переменных.

Наиболее просто интерпретируются градации первого фактора, которые без труда идентифицируются, как олиготрофно - мезотрофные условия, мезотрофные и эвтрофные. Второй фактор, несмотря на то, что он статистически связан с глубиной озера, фактически также является "трофическим", поскольку он весьма тесно ассоциирован с бактериальной продукцией. Третий фактор, по-видимому, имеет отношение к органическому загрязнению озер. Экологическая интерпретация четвертого фактора не представляет особой сложности.

Разумеется, результаты проведенного исследования не являются математически точными и не предоставляют исчерпывающую информацию о экологических спектрах большинства видовых популяций. Однако, нам представляется, что новая информация, полученная описанным выше способом для 22 видов донных животных не является бесполезной и предложенный метод является весьма перспективным, хотя и очень трудоемким.

Связь пространственного распределения мейобентоса с характеристиками донных отложений.

Зависимость пространственного распределения видовых популяций животных мейобентоса изучалась в озерах Латгальской возвышенности методами факторного анализа. Было показано, что популяции разных видов могут отдавать предпочтение одним и тем же типам донных отложений в пределах одного водоема. Как правило, группы таких видов по своему составу соответствуют рекуррентным группам или "кластерам" видов, которые подробно обсуждались во второй главе диссертации. На конкретных примерах продемонстрировано пространственное разделение групп видов, обитающих в пределах одной зоны озера. При отсутствии в тех или иных озерах достаточно широкого спектра подходящих биотопов, видовые популяции могут вынуждено заселять все доступные, что является отражением их экологической пластичности.

Условия формирования сообществ мейобентоса озер Карельского перешейка и Латгальской возвышенности.

В данном разделе анализируются зависимости средних за вегетационный сезон величин за ряд лет биомасс мейобентоса озер Карельского перешейка и Латгальской возвышенности от экологических факторов.

Для выяснения связей величин биомассы как различных таксономических групп, так и суммарных биомасс мейобентоса с комплексом экологических факторов был проведен регрессионный анализ с использованием

Таблица 20. Экологические спектры некоторых видов мейобентоса

Параметр	Фактор 1		
	Наименьшее значение	Среднее значение	Наибольшее значение
Биомасса фитопланктона	0.75-1.46	7.4	7.7-14.7
Первичная продукция	57.5 - 64.8	111.8	219-333
Хлорофилл «а»	2.8-4.4	7.6	16.7-27.8
Общий фосфор	0.015-0.025	0.046	0.070
Минеральный фосфор	0.002-0.005	0.020	0.026-0.043
БПК ₅	0.51	0.82	3.0-5.4
	<i>Polypedilus scalaenum</i>	<i>Cladotanytarsus mancus</i>	<i>Glyptotendipes gripecoveni</i>
	<i>Psectrocladius psilopterus</i>	<i>Tanytarsus medius</i>	<i>Acanthocyclops viridis</i>
	<i>Procladius</i>	<i>Monospilus dispar</i>	
	<i>Eurycerus lamellatus</i>	<i>Pleuroxus uncinatus</i>	
	<i>Alona quadrangularis</i>	<i>Chydorus sp.</i>	
		<i>Paracyclops fimbriatus</i>	
Фактор 2			
Средняя глубина	1.8-2.5	4.8	7.2-7.8
Продукция бактерий	5.7	16.6-22.7	43.3-59.3
	<i>P. psilopterus</i>	<i>Acroperus harpae</i>	<i>Limnochironomus nervosus</i>
			<i>L. tritonus</i>
			<i>P. nubeculosum</i>
			<i>Eucyclops macruroides</i>
			<i>P. fimbriatus</i>
Фактор 3			
Органический углерод	17.1	15.8	4.7-6.1
Общий азот	3.8	0.85	0.74
Сумма ионов	205	100	46-68
		<i>G. gripecoveni</i>	<i>C. mancus</i>
		<i>Simocephalus vetulus</i>	<i>Pleuroxus uncinatus</i>
			<i>Eucyclops serrulatus</i>
Фактор 4			
Удельный водосбор	1.3-2.0	18.4-26.1	29.3-98.1
Заращение макрофитами	3.1-8.0	7.4-17.7	24.2-60.0
	<i>A. harpae</i>	<i>P. uncinatus</i>	<i>Cricotopus silvestris</i>
		<i>P. fimbriatus</i>	<i>Procladius</i>
			<i>Macrocyclus albidus</i>

Таблица 21. Связь величин биомассы различных групп мейобентоса и суммарной биомассы с первыми четырьмя факторами (F1-F4) и лимническими переменными (R-коэффициент множественной корреляции)

№	Биомасса	Модель	R
1	Cyclopoida	$10.35+2.29+F1$	0.39
2	Cyclopoida	$0.4*Chironomidae + 0.3*Cladocera$	0.90
3	Chironomidae	$12.56+2.21*F1+1.36*F4$	0.68
4	Chironomidae	$2.53*PP$	0.95
5	Cladocera	$14.4+4.0*F3$	0.44
6	Cladocera	$7.7*S_{mph}-0.19*FS$	0.95
7	Cladocera	$13.5+1.8*B_{sub}$	0.45
8	Ostracoda	$3.87+1.85*F1+1.93*F3$	0.63
9	Ostracoda	$2.12*Chl+0.57*B_{sub}$	0.94
10	Nematoda	$1.82+1.16*F1$	0.67
11	Nematoda	$3.66*BOD-2.88*Shape$	0.94
12	Harpacticoida	$2.12+0.97*F1-0.91*F2$	0.67
13	Oligochaeta	$9.86+7.18*F1$	0.68
14	Total	$26.9+7.41*F1+4.3*F3$	0.71
15	Total	$77.2+18.2*PP+6.37*S_{mph}$	0.78

факторных значений для озер и конкретными значениями лимнических переменных.

Биомасса Cyclopoida обнаруживает не очень тесную связь со значениями первого фактора (Таблица 21, модель 1). Сравнительно низкое значение коэффициента корреляции свидетельствует от том, что дисперсия биомассы циклопов только на 15 % связана с уровнем биологической продуктивности озера. Более детальный анализ выявил существенные связи с величинами биомасс ветвистоусых ракообразных и личинок хирономид (Таблица, модель 2). Наибольший вклад в формирование биомассы циклопов, как показывает дисперсионный анализ, имеют личинки хирономид (76.1 %), ветвистоусые в значительно меньшей мере оказывают влияние на циклопов (5 %). Эта модель, по всей вероятности, отражает реальные трофические взаимодействия в литоральном сообществе мейобентоса, поскольку вклад хищников (*Acanthocyclops vireidis*, *Macrocyclops albidus*) в создание биомассы донных циклопов весьма велик (в среднем 64 %), а личинки хирономид и ветвистоусые ракообразные являются жертвами. Различие во вкладах каждого из предикторов уравнения в величину биомассы циклопов может, по нашему мнению, быть объяснено различием доступности разных типов жертв для хищников (Курашов, 1994).

Биомасса Chironomidae в значительной мере (48 %) обусловлена взаимодействием первого и четвертого факторов (Таблица 21, модель 3). Наибольшее влияние на значение величин биомассы личинок хирономид имеет первый фактор (35.1 %), четвертый фактор влияет заметно слабее (11.1 %).

Это уравнение показывает, что биомассы личинок хирономид возрастает с увеличением уровня продуктивности озер (первый фактор) и в ряду озер, в котором величины удельного водосбора снижаются, форма котловины приближается к корытообразной и со слабым развитием высшей водной растительности. Однако, более простые регрессионные модели, учитывающие только связи в конкретными параметрами, оказались более продуктивными. Биомасса хирономид довольно тесно связана с величиной концентрации общего фосфора ($r=0.67$). Наилучшей моделью, описывающей биомассу Chironomidae является модель, включающая в качестве предиктора величину первичной продукции фитопланктона (Таблица 21, модель 4).

Величины биомассы Cladocera по результатам регрессионного анализа, обнаруживают достаточно слабую связь с третьим фактором (Таблица 21, модель 5). Эту связь, пусть и слабую, трудно интерпретировать, исходя из экологического смысла третьего фактора. Поэтому более продуктивным является рассмотрение связи величин биомасс ветвистоусых с конкретными параметрами. Два регрессионных уравнения, включающих в качестве предикторов величины, характеризующие степень развития в озерах высшей водной растительности ($S_{\text{впн}}$) и, в частности погруженной ($B_{\text{зуб}}$) отражают тот факт, что биомасса ветвистоусых увеличивается с возрастанием количества пищевого материала (перифитона) и расширением возможности избегания хищников (Gliwicz, Rybak, 1976) (Таблица 21, модели 6 и 7). Из первого из этих уравнений, кроме того, следует, что благоприятные условия для развития ветвистоусых складываются в озерах с широкой литоралью и повышенной цветностью воды, т.к. степень развития макрофитов положительно коррелирует с этими параметрами (соответственно $r=0.64$ и $r=0.62$). Из второго уравнения следует, что ветвистоусые более обильны в менее продуктивных озерах и требовательны к величине бактериальной продукции, поскольку биомасса погруженной растительности отрицательно коррелирует с величиной БПК₅ ($r=-0.55$), концентрацией общих форм фосфора ($r=-0.45$) и положительно с продукцией бактериопланктона ($r=0.46$).

Величины биомассы ракушковых ракообразных (Ostracoda) коррелируют с первым и третьим факторами: (Таблица 21, модель 8). Модель, рассчитанная с введением в качестве предикторов конкретных параметров, показала, что биомасса ракушковых ракообразных в значительной степени определяется уровнем концентрации хлорофилла «а» (82.2%) и значительно меньшей степени - развитием погруженной растительности (5.1%): (Таблица 21, модель 9).

Биомасса Nematoda существенно связана с первым фактором, т.е. с уровнем продуктивности озера: (Таблица 21, модель 10). Другая модель (Таблица 21, модель 11), также показывает, что биомасса нематод возраста-

ет в продуктивных озерах (с повышенными значениями БПК₅) и в озерах, форма котловины которых приближается к воронкообразной, что способствует преобладанию в литоральной зоне песчанистых осадков. Гарпактициды (Harpaacticoida) положительно коррелируют с первым фактором, т.е. с уровнем продуктивности озера и отрицательно со вторым фактором, т.е. их биомасса выше в озерах с воронкообразной котловиной (Таблица 21, модель 12).

Биомасса малощетинковых червей (Oligochaeta) положительно коррелирует с первым фактором (уровнем биологической продуктивности озер) (Таблица 21, модель 13).

Величины суммарной биомассы литорального мейобентоса (Total) положительно связаны с первым и третьим факторами: (Таблица 21, модель 14). Из этой модели следует, что суммарная биомасса литорального мейобентоса увеличивается с ростом уровня продуктивности озер, а также, определенное влияние на рост биомассы оказывает увеличение содержания в воде азота и уменьшение площади озера. Следующая модель (Таблица 21, модель 15), показывает, что росту суммарной биомассы мейобентоса способствует увеличение первичной продукции фитопланктона и развитие макрофитов. Влияние первого показателя оценивается в 43,0%, а второго - в 17,3%.

Проведенный факторный анализ с сочетанием с множественным регрессионным, убедительно доказал, что на формирование уровня биомассы литорального мейобентоса оказывают существенное влияние как факторы, связанные с продуктивностью озер (**первый фактор**), так и с морфометрией озерной котловины, особенностями гидродинамики (**второй фактор**), особенностями химизма воды (**третий**) и характеристиками водосбора (**четвертый фактор**). Эти результаты совпадают с выводами многих бентологов относительно важности абиотических и биотических факторов для формирования сообществ зообентоса озер (Rasmussen, 1987; Tudoransea, Zullini, 1989; Беляков, 1992; Беляков, Скворцов, 1991 и др.).

Влияние изъятия сапропеля на мейобентос оз.Вишневского.

Изучение мейобентоса оз.Вишневского имело особый характер, поскольку проводились в рамках комплексных исследований, имевших целью оценку степени воздействия механического изъятия сапропеля на экосистему озера в целом. Мейобентос озера исследовался в течение ряд лет (с 1992 по 1995 гг.). Пробы отбирались с июня по октябрь в трех зонах озера: I (зона восстановления), Ia (зона изъятия сапропеля) и III (контрольная зона), расположенных в юго-восточном заливе озера и в открытой части озера.

Развитие мейобентоса в районе I (зона восстановления) 1992–1993 г. было значительным - численность оценивалась величиной от 27000 экз/м² в августе 1992 г. до 275000 экз/м² в июне 1993 г. Биомасса мейобентоса колебалась в пределах от 1.4 до 7.2 г/м². В 1995 г. численность мейобентоса на этой станции изменялась от 0 (в июне) до 121000 экз/м², а биомасса - от 0.0 до 5.2 г/м² (в среднем -2.4 г/м²).

Развитие мейофауны в районе Ia (зона изъятия) в 1992 г. было значительным - в августе отмечались численность 210000 экз /м² и биомасса - 22.4 г/м² при высоком видовом разнообразии (индекс Шеннона H=4.5 бит / экз). В 1993 г. ситуация в этом районе озера существенно изменилась. Прежде всего заметно снизилось видовое разнообразие (H= 2.12–2.74). Заметно сократились численность мейобентоса (42000–45000 экз / м²) и биомасса (0.8–1.1 г/м², в среднем- 0.96 г/м²). В 1995 г. численность мейобентоса колебалась в пределах 28700- 64300 экз/м², а биомасса - 415- 6906 мг/м² (в среднем -2.8 г/м². Диапазирующие циклопы составляли 61.1% общей численности, по биомассе доминировали олигохеты - 59.2%. Индекс видового разнообразия Шеннона в течение периода исследований колебался от 1.52 до 2.37 бит/экз.

Зона III (контрольная зона) отражает характеристики юго-восточной части центральной зоны озера. В 1992 г. в этой зоне в августе показатели численности и биомассы донной мейофауны достигали 35000 экз/м² и 0.640 г/м², в 1993 г. ее численность оценивалась величинами в диапазоне 400 - 84000 экз/м² и биомассой - 0.2 - 4.2 г/м². Уровень развития мейобентоса в 1995 г. был несколько выше, чем в предыдущие годы: среднесезонная численность равнялась 81200 экз/м², а биомасса - 6.1 г/м². Доминировали в составе мейобентоса донные циклопы (61.7% общей численности) и олигохеты (67.7% общей биомассы). Величины индекса видового разнообразия изменялся от 0.91 до 2.88.

Для оценки влияния изъятия сапропеля из озера был применен двухфакторный дисперсионный анализ. В данном анализе использовались сопоставимые данные, а именно величины биомасс мейобентоса трех указанных зон в летний период (поскольку для 1992 г. мы имеем только августовские данные). Результаты дисперсионного анализа представлены в таблице 22. Видно, что на величину биомассы мейобентоса достоверно влияют естественные межгодовые колебания, а также техногенное нарушение структуры донных отложений. Таблица демонстрирует, что уровень развития мейобентоса в 1993 и 1995 г. был существенно выше, чем в 1992 г. Биомасса мейобентоса в районе проведения работ по изъятию сапропеля значительно ниже, чем в остальных исследованных районах. Далее, показано, что не обнаруживается достоверной разницы в величинах биомассы мейобентоса в кон-

трольной зоне и в зоне восстановления, т.е. наблюдается процесс восстановления донного сообщества. Наше исследование позволяет сделать заключение, что структура донных отложений после прекращения изъятия сапропеля восстанавливается достаточно быстро (в течение одного года), что способствует восстановлению сообщества мейобентоса в целом.

Таблица 22. Оценка влияния изъятия сапропеля на величину биомассы мейобентоса (г/м³) (Двухфакторный дисперсионный анализ)

<i>ИТОГИ</i>	<i>Счет</i>	<i>Среднее</i>	<i>Дисперсия</i>	
Контроль	2	3.95	10.16	
Восстановление	2	4.35	1.81	
Изъятие	2	0.98	0.03	
1992	1	0.64		
1993	2	2.82	3.04	
1995	3	4.47	9.22	
<i>ANOVA</i>				
<i>Источник вариации</i>	<i>SS</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>P- Значение</i>
Годы	20.136	10.068	12.150	0.076
Изъятие	23.106	11.553	13.942	0.067
Погрешность	1.657	0.826		
Итого	44.899			

Глава 6. Формирование сообществ мейобентоса озер Большеземельской тундры под влиянием природных факторов и нефтяного загрязнения.

Мейобентос озер Большеземельской тундры изучался нами в течение 1986-1988 гг. и в 1993 г. в трех географических районах - Северная Хоседа, Инзырейский район и бассейн р.Наульяха. В первом из них было изучено семь озер, которые значительно различались между собой по морфометрическим характеристикам (глубокие и мелкие) и уровню загрязнения нефтепродуктами; во втором районе в 1988 г. было исследовано также семь мелких озер (N 1-7), из которых три были загрязнены, и одно в 1993 г. (оз.Кывтанхасырей), в третьем - исследовано глубоководное оз.Наульто и два соседних с ним озера 1 и 2 (см. главу 1).

Мейобентос литоральных зон озер Северной Хоседы характеризуется весьма высокими показателями численности и биомассы (Таблица 23). Численность и биомасса литорального мейобентоса в озерах составили около 50 тыс.экз/м² и 4,3 г/м². Нематоды составляли большую часть суммарной численности (42,5 %). Личинки хирономид при относительно невысокой их доли в общей численности, обладали ведущим положением в создании биомассы (32 %), на втором месте по вкладу в биомассу находились моллюски

(35 %). По значимости своих вкладов в энергетический баланс мейобентоса выделялись личинки хирономид (68 % продукции и 26 % деструкции) и донный циклопы (60 % суммарной деструкции).

В центральных зонах мелководных озер Северной Хоседы (и в соответствующей им по условиям сублиторали глубоководного оз. Митрофан) наблюдается сокращение как численности (до 14 тыс. экз/м²), так и биомассы (до 2.2 г/м²) мейобентоса (Таблица 24). При этом заметно меняется структура сообществ - ведущее положение занимают донные циклопы (примерно 60 % по численности и биомассе). В создании продукции нехищного мейобентоса доминируют личинки хирономид, создающие 48 % продукции своего трофического уровня, однако по вкладу в суммарную деструкцию (5 %) они уступают донным циклопам (85 %) и моллюскам (7 %).

В профундальной части глубокого озера Митрофан численность и биомасса мейобентоса незначительна (Таблица 25). По численности доминировали нематоды (40 %), а по биомассе - моллюски (80 %), на долю которых приходилось 71 % суммарной продукции сообщества. Вклады в суммарную деструкцию распределяются более равномерно - 49 % принадлежат моллюскам, 32 % - донным циклопам и 18 % - олигохетам.

Высокие значения обилия мейобентоса были отмечены в озерах, расположенных в бассейне р. Наульяха. В литорали этих озер численность мейофауны изменялась от 11 до 56 тыс. экз м⁻², биомасса - от 0.12 до 10.3 г м⁻². В сублиторали глубоководного оз. Наульто максимальные значения численности и биомассы зарегистрированы в сублиторали, вне зоны ветрового воздействия на прибрежные биотопы - 113 тыс. экз м⁻² и 6.1 м⁻².

Таблица 23. Средние численность (экз/м²), биомасса (мг/м²) и суточные продукционные характеристики (Дж/м²) мейобентоса литорали озер Северной Хоседы в 1986 г.

Группа	N	B	P	P/B	R	A	C
Nematoda	21560	312.13	13.09	0.018	39.26	52.34	87.24
Oligochaeta	1270	82.46	6.05	0.027	18.14	24.18	40.30
Cyclopoida	8901	730.73	459.91	0.032	1379.72	1839.63	3066.05
Harpacticoida	1660	26.09	2.32	0.020	6.97	9.29	15.48
Cladocera	6074	267.44	24.78	0.044	74.35	99.14	165.23
Ostracoda	393	23.16	0.04	0.0004	0.12	0.16	0.27
Chironomidae	9969	1376.08	201.51	0.068	604.54	806.05	1343.42
Mollusca	1088	1493.15	51.57	0.026	154.70	206.26	343.77
Bcero	50914	4311.23	751.67	0.052	2277.79		

Таблица 24. Средние численность (экз/м³), биомасса (мг/м³) и суточные продукционные характеристики (Дж/м³) мейобентоса центральных зон озер Сержанской Хоседы в 1986 г.

Группа	N	B	P	P/B	R	A	C
Nematoda	3978	54.90	3.05	0.018	9.15	12.20	20.34
Oligochaeta	50	2.64	0.28	0.003	0.85	1.13	1.88
Cyclopoida	7844	1367.98	126.40	0.039	505.59	631.99	789.99
Cladocera	760	102.04	8.01	0.039	14.87	22.88	38.13
Chironomidae	868	126.08	22.69	0.073	27.73	50.43	54.04
Mollusca	334	594.66	12.66	0.012	37.98	50.64	84.40
Всего	13834	2243.30	196.74	0.035	596.18		

Таблица 25. Средние численность (экз/м³), биомасса (мг/м³) и суточные продукционные характеристики (Дж/м³) мейобентоса профундалии оз. Митрофан в 1986 г.

Группа	N	B	P	P/B	R	A	C
Nematoda	250	3.45	0.03	0.016	0.10	0.13	0.22
Oligochaeta	125	8.1	0.45	0.013	1.34	1.79	2.99
Cyclopoida	100	8.1			2.30	2.87	3.59
Mollusca	150	81.4	1.19	0.012	3.58	4.77	7.95
Всего	625	101.05	2.42	0.012	7.32		

Влияние нефтяного загрязнения на сообщество мейобентоса.

Особый интерес представляло изучение мейобентоса озер, испытывающих хроническое загрязнение нефтепродуктами.

Мейобентос сильно загрязненного оз. Гибейто (концентрация нефтепродуктов - 1.4 до 11.2 мг л⁻¹) по составу и соотношению представленных таксономических групп резко выделяется в ряду исследованных озер. В литорали озера были обнаружены только олигохеты, циклопы и личинки хирономид. Основную часть численности (82 %) и биомассы (93 %) создают донные циклопы (исключительно *Acanthocyclops gigas*). В центральной части озера доминирование циклопов еще более выражено (соответственно 97 и 99 %). Видно, что пищевые потребности донные циклопы не в состоянии удовлетворить за счет организмов мейобентоса. По видимому, они могут существовать за счет обильной популяции макробентических олигохет *Tubifex tubifex* (15.28 г/м³) (Беляков, Скворцов, 1994).

Примерно половина из мелководных озер Инзырейского района, средняя глубина которых не превышает 1 метра, загрязнены нефтепродуктами. Поэтому результаты наших исследований позволяют проследить последствия воздействия нефтяного загрязнения на сообщества мейобентоса. В

чистых незагрязняемых озерах численность и биомасса мейобентоса сравнительно велики (Таблица 26). Основу населения в них составляют личинки хирономид (49 % по численности и 60 % по биомассе) и остракоды (соответственно 22 % и 14 %). При сравнительно небольшой численности, моллюски создают 16 % суммарной биомассы. Донные циклопы не играют заметной роли в сообществе "чистых" озер (около 6 % по численности и биомассе). В создании продукции лидерство принадлежит личинкам хирономид, которые создают 82 % суммарной продукции "мирных" компонентов сообщества, 13 % органического вещества создается моллюсками. В загрязненных (концентрация нефтепродуктов 0.64-2.4 мг л⁻¹) озерах численность и биомасса мейобентоса сокращаются более, чем в два раза (Таблица 27). В них озерах меняются соотношения между таксономическим группами - существенно возросло значение в сообществе донных циклопов (до 30 % по численности и 25 % по биомассе), одновременно с этим снизилось абсолютное и относительное обилие моллюсков и ветвистоусых ракообразных. Отмечаются и заметные изменения в соотношении и в структуре продуцирования: несколько возрастает значение личинок хирономид в создании продукции пещищной части сообщества (до 94 %), снижается доля моллюсков (до 3 %), участие циклопов в минерализации органического вещества по сравнению с незагрязненными озерами возрастает в пять раз. В умеренно загрязненном нефтепродуктами (0.43 мг л⁻¹) оз.Кивтанхасырей численность мейобентоса достигала величины 33 тыс. экз м⁻², а биомасса - 16.7 г м⁻², причем 90 % этой величины составляли двустворчатые моллюски.

Таблица 26. Средние численность (экз/м²), биомасса (мг/м²) и продукционные характеристики (Дж/м²·месяц⁻¹) мейобентоса незагрязненных озер Иньрейского района в 1988 г.

Группа	N	B	P	P/B	R	A	C
Nematoda	3644	57.50	55.50	5.106	166.50	222.00	370.00
Cyclopoida	1256	108.75	124.13	2.853	372.38	496.50	827.50
Cladocera	920	36.00	50.00	4.600	150.00	200.00	333.33
Ostracoda	5131	297.50	178.25	2.097	534.75	713.00	1188.33
Chironomidae	11209	1235.00	4653.75	9.910	13961.2	18615.0	31025.00
Mollusca	781	332.50	709.25	3.413	2127.75	2837.00	4728.33
Всего	22941	2061.25	5713.17	0.655	17312.6		

Совместное воздействие на сообщества мейобентоса тундровых озер природных и антропогенных экологических факторов были изучены на основе объединения всех имеющихся данных, полученных за несколько лет исследований.

Таблица 27. Средние численность (экз/м²), биомасса (мг/м²) и продукционные характеристики (Дж/м² месяц⁻¹) мейобентоса загрязненных озер Инзырейского района в 1988 г.

Группа	N	B	P	P/B	R	A	C
Nematoda	1525	20.00	11.75	3.108	35.25	47.00	78.33
Cyclopoida	1863	138.75	584.75	10.536	1754.25	2339.00	3898.33
Cladocera	102	4.58	4.50	2.710	13.50	18.00	30.00
Ostracoda	596	46.25	33.50	2.535	100.50	134.00	223.33
Chironomidae	2033	314.58	1252.00	10.467	3756.00	5008.00	8346.67
Mollusca	91	25.83	38.00	2.354	114.00	152.00	253.33
Всего	6210	550.00	1905.26	0.820	5773.50		

Для определения главных экологических факторов, которые могли бы быть ответственны за формирование структуры сообщества мейобентоса в литорали, были использованы следующие статистические процедуры: факторный и регрессионный анализ. Факторный анализ основан на данных о биомассе таксономических групп мейобентоса и следующих лимнических переменных: концентрации минерального и общих форм Р и N, рН, цветность воды, БПК₅, ХПК, концентрация нефтепродуктов, величина средней глубины озера, суточные величины первичной продукции фитопланктона и концентрация хлорофилла «а».

В результате анализа, были определены четыре фактора. Эти факторы объясняют 66.5% общей дисперсии признаков (Таблица 28).

Первый фактор (25.9% дисперсии) описывает различие между двумя группами озер. Этот фактор положительно коррелирует с такими параметрами, как средняя глубина озера и концентрация ионов и негативно - с концентрацией хлорофилла «а», цветностью воды и содержанием форм азота в воде. Таким образом, возможно сформулировать, что вдоль положительной оси первого фактора расположены глубокие, минерализованные и малопродуктивные озера; мелкие полигуменные и высоко продуктивные озера расположены вдоль отрицательной части оси первого фактора. Видно, что Cladocera, Harpacticoida и Nematoda имеют почти одинаковые требования к условиям обитания. Оптимальная комбинация этих условий для этих таксономических групп мейобентоса сложилась именно в глубоких озерах. Остракоды помещены в отрицательную область фактора, что может свидетельствовать об их предпочтении мелких озер с сильно окрашенной водой.

Второй фактор (20.3% дисперсии) описывает условия, вызванные загрязнением нефтью. Этот фактор положительно коррелирует с концентра-

шей нефти, биогенных элементов и рН. Распределение *Oligochaeta* и *Cyclopoida* ассоциированы со вторым фактором.

Таблица 28. Факторные нагрузки на лимнические переменные и биомассу литорального мейобентоса

Переменная	Фактор			
	I	II	III	IV
<i>Cladocera</i>	0.516	-0.247	0.389	-0.125
<i>Cyclopoida</i>	0.484	0.765	-0.163	0.17
<i>Chironomidae</i>	-0.124	-0.168	0.181	0.405
<i>Nematoda</i>	0.528	-0.182	0.543	0.285
<i>Ostracoda</i>	-0.434	0.047	0.698	0.192
<i>Bivalvia</i>	0.359	-0.121	0.275	0.556
<i>Oligochaeta</i>	0.674	0.556	0.168	0.302
<i>Haracticoida</i>	0.594	-0.218	0.582	-0.315
P_{morg}	0.532	0.525	-0.248	0.166
P_{tot}	-0.365	0.663	0.416	0.146
N_{morg}	-0.607	0.607	0.169	-0.379
N_{tot}	-0.442	0.418	0.107	-0.318
БПК ₅	0.207	0.25	-0.37	0.13
рН	0.313	0.688	0.012	-0.211
ХПК	-0.414	0.372	0.276	0.464
Цветность	-0.666	0.08	0.215	0.052
Минерализация	0.695	0.164	0.16	-0.374
Нефть	0.374	0.878	-0.141	0.059
Хлорофилл	-0.613	0.485	0.36	-0.24
Средняя глубина	0.726	-0.054	0.391	-0.413
% дисперсии	25.9	20.3	11.5	8.8

Третий фактор (11.5% дисперсии) отражает тенденцию увеличения обилия *Cladocera*, *Haracticoida* и *Nematoda* с увеличением продуктивности озера в пределах оптимальных для них условий.

Четвертый фактор (8.8% дисперсии) показывает, что оптимальные физико-химические и трофические условия для *Chironomidae* и *Bivalvia* сложились в мелких озерах с высоким содержанием растворенного органического вещества.

Нелинейный регрессионный анализ зависимости биомасс мейобентоса от экологических факторов показал, что биомасса ювенильных моллюсков положительно коррелирует с концентрацией нефтепродуктов в воде ($r=0.735$) и с величинами суточной первичной продукции фитопланктона ($r=0.580$). Вид самой зависимости $Y = a + *X^b e^{cX}$ позволяет выделить опти-

оптимальные для этой группы беспозвоночных диапазоны этих двух факторов и их сочетания (Рисунок 2).

Безусловно, нельзя утверждать, что именно нефтяное загрязнение является стимулирующим агентом для моллюсков в озерах. Скорее всего, рост биомассы последних обусловлен развитием бактерий в среде, богатой органикой. Таким образом, оптимальные условия для *Bivalvia* существуют в продуктивном (2.1 г С м^{-2}) и умеренно загрязненном нефтью (0.49 мг л^{-1}) озере.

$$z = (0.7610852) + (7.391641e+009)^x \cdot (4.92807)^y \cdot e^{-p((2.225877)^x + 1)^q} \cdot (10.18507)^r \cdot e^{-p((21.98609)^r \cdot y)}$$

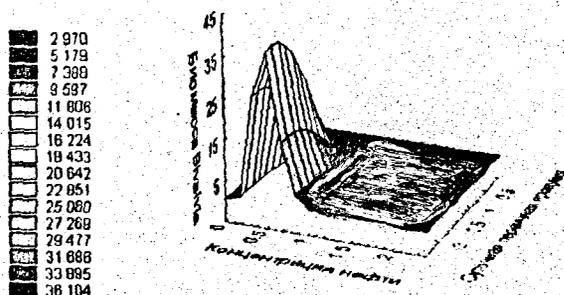


Рис. 2. Двухфакторная модель зависимости биомассы *Bivalvia* от концентрации нефти и первичной продукции

Наши исследования мейобентоса озер Большеземельской тундры показали, что значение этого сообщества в донных биоценозах существенно отличается от озер умеренной зоны. Биомасса мейобентоса может составлять от 0.4 до 85 % суммарной биомассы всего бентоса; в среднем для всех изученных озер это пропорция составляет 27 %. Вклад нехищных компонентов мейобентоса в суммарную продукцию донного сообщества литорали озер Северной Хоседы оценивается в 19-200%, что в среднем составляет 43 %. Если отбросить экстремально высокое значение, отмеченное для сильно загрязненного оз. Тибейто, то и в этом случае роль мейобентоса в создании продукции будет велика - 19-53 %. В незагрязненных озерах Инзырейского района значение мейобентоса также велика и составляет в среднем 32 % от суммарной продукции всего донного сообщества; в загрязненных озерах наблюдается резкое сокращение значимости сообществ мейобентоса до 4-5 %.

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

1. Фаунистический состав мейобентоса малых озер различных географических регионов Восточной Европы характеризуется высоким видовым богатством - в его составе определено 144 видов животных. Мейобентос малых озер Лапландии и Северо-Запада России представлен в основном широко распространенными видами, что обуславливает высокое сходство ($K_s=0.70$) между фаунами мейобентоса этих озер и Ладожского озера, самого крупного пресноводного водоема Европейской России.
2. В результате проведенной ординации видов мейобентоса вдоль градиентов факторов, которые отражают природные различия озер Карельского перешейка, Лапландии и Большеземельской тундры, выделены комплексы так называемых "ключевых" видов, которые определяют своеобразие видового состава озер каждого региона.
3. Классификация видов, проведенная методами кластерного анализа и способом выделения рекуррентных групп, позволила выявить существование в сообществах мейобентоса устойчивых комплексов видов, имеющих сходное распространение и одинаковые требования к характеристикам биотопа.
4. В результате проведения многолетних сезонных исследований мейобентоса разнотипных малых озер определено, что величины численности и биомассы мейобентоса малых озер могут варьировать в широких пределах в пространстве и во времени. Как правило, наибольшие значения этих показателей в озерах наблюдается в литоральной зоне; в профундали малых озер, особенно стратифицированных, часто отмечается снижение биомассы мейобентоса, которое сопровождается и сокращением видового богатства. В центральных зонах мелководных гиперэвтрофных озер численность и биомасса мейобентоса могут достигать существенных значений. Средняя биомасса мейобентоса литорали малых озер Карельского перешейка и Лапландии лежит в пределах $0.75-1.33 \text{ г м}^{-2}$. Биомасса профундального мейобентоса в среднем оценивается в 0.7 г м^{-2} . В озерах Большеземельской тундры величины биомассы мейобентоса в центральных зонах может изменяться от 0.003 до 0.9 г м^{-2} , а в литорали средняя биомасса находится в границах $1.7-5.5 \text{ г м}^{-2}$.
5. Мейобентос важнейшего водного объекта Карельского перешейка - озерно-речной системы Вуоксы изучался впервые и уровень его количественного развития может характеризоваться как высокий. Исследования выявили зависимость структурных и количественных показателей мейо-

бентоса от глубины, состава грунтов и гидродинамических особенностей различных частей водоема.

6. Изучение продукции сообществ мейобентоса показало, что величины продукции его нехищных компонентов, находятся в тесной зависимости от величины первичной продукции фитопланктона в озере, т.е. возрастают с увеличением уровня продуктивности озера. По величине удельного потока энергии ($A_0/B=25$) мейобентос занимает промежуточное положение между сообществами зоопланктона и макрозообентоса. Рассчитанная из соотношения продукции, трат на обмен и удельного потока энергии величина сезонного (180 суток) P/B- коэффициента сообществ мейобентоса лежит в интервале 5.3 до 7.2 (в среднем 6.2), а суточные значения удельной продукции равны 0.029-0.040 сут⁻¹ (в среднем 0.035 сут⁻¹).
7. На большом ряде наблюдений показано, что величина отношения продукции "мирного" мейобентоса к суммарной продукции донного сообщества имеет тенденцию закономерно снижаться с увеличением продуктивности озер. в олиготрофных озерах доля мейобентоса в продукции всего донного сообщества в литоральной зоне озер может достигать 60-70 %, в мезотрофных озерах- 20-60 %, в эвтрофных - 8- 10%, а в гиперэвтрофных- около 5 %. Аналогичная тенденция прослеживается и для относительной продукции всего сообщества мейобентоса.
8. Для совокупности исследованных малых озер Карельского перешейка и Латгальской возвышенности на основе их морфометрических, гидродинамических, гидрохимических и гидробиологических параметров в результате факторного анализа определена их "факторная структура". Она представляет собой четыре статистических фактора, которые описывают более 80 % вариации лимнических переменных. Первый фактор (F1) может быть интерпретирован как фактор продуктивности; второй фактор (F2) объединяет влияние морфометрических характеристик и продукцию бактериопланктона; третий фактор (F3) связан со степенью минерализации воды, концентрациями органического углерода и общего азота; четвертый фактор (F4) дифференцирует озера по величине их удельного водосбора, цветности воды и площади зарастания озер высшей водной растительностью.
9. На основе выявленных связей частот встречаемости некоторых видов мейобентоса с факторной структурой, составлены "экологические спектры" для 22 видов донных беспозвоночных.
10. Сообщество мейобентоса является многокомпонентной системой, свойства которой определяются множеством внешних факторов и наличием внутренних взаимодействий. Связь отдельных компонентов сообщества с

экологическими факторами представлена в виде регрессионных моделей. Определено, что биомасса личинок хирономид возрастает с увеличением уровня продуктивности озер (F1) и в ряду озер, в котором величины удельного водосбора снижаются, форма котловины приближается к корытообразной и со слабым развитием высшей водной растительности (F4). Наличие связи биомассы ветвистоусых ракообразных с высшей водной растительностью и, в частности с погруженной, отражает тот факт, что биомасса ветвистоусых увеличивается с возрастанием количества пищевого материала (перифитона) и расширением возможности избегания хищников. Биомасса ракушковых раков в значительной степени определяется уровнем концентрации хлорофилла «а» в воде озер. Биомасса нематод и гарпактицид возрастает в продуктивных озерах (F1) и в озерах, форма котловины которых приближается к воронкообразной, что способствует преобладанию в литоральной зоне песчаных осадков (F2). Биомасса малощетинковых червей положительно коррелирует с уровнем биологической продуктивности озер. Увеличению суммарной биомассы литорального мейобентоса способствует увеличение уровня продуктивности озер, уменьшение площади озера и развитие макрофитов (F3).

11. Формирование сообществ мейобентоса в озерах Большеземельской тундры происходит как под влиянием природных факторов (особенности морфометрии, продукция фитопланктона, минерализация, содержание биогенных элементов, цветность), так и антропогенных (нефтяное загрязнение озер). Большинство таксономических групп мейобентоса демонстрируют парадоксальную реакцию на нефтяное загрязнение. В условиях слабого и умеренного загрязнения (до 0.3-0.6 мг л⁻¹) биомасса мейобентоса может значительно увеличиваться, однако, при дальнейшем увеличении концентрации нефтепродуктов в воде, происходит обеднение состава мейобентоса и снижение его обилия, биомассы и продукции.
12. Наблюдения в оз. Вишневском в районе изъятия сапропеля позволили сделать некоторые заключения относительно последствий "острого" антропогенного воздействия на сообщества мейобентоса. На величину биомассы мейобентоса достоверно влияют естественные межгодовые колебания, а также техногенное нарушение структуры донных отложений. Биомасса мейобентоса в районе проведения работ по изъятию сапропеля была значительно ниже, чем в ненарушенных районах. Структура донных отложений после прекращения изъятия сапропеля восстанавливается достаточно быстро (в течение одного года), что способствует восстановлению сообщества мейобентоса в целом.
13. Роль мейобентоса в донном сообществе и в озерной экосистеме в целом можно оценить путем сравнения ряда их характеристик. Биомасса лито-

рального мейобентоса в озерах умеренной зоны в среднем составляет 17.5 % от биомассы макробентоса (13.2 % от суммарной биомассы донного сообщества); в профундальной зоне эти величины соответственно равны 8.1 % и 7.5 %. Значение мейобентоса в озер Большеземельской тундры заметно выше, чем в озерах умеренной зоны. Мейобентос составляет в них 27 % от суммарных биомасс всего донного сообщества.

14. Оценка вклада нехищных компонентов сообществ мейобентоса в суммарную продукцию в озерах умеренной зоны оценивается в 30 % (доверительные границы от 22 до 39 %) от продукции макробентоса; доля продукции *сообщества* мейобентоса в продукции всего донного сообщества равняется 26 % (19-34 %). В озерах Большеземельской тундры продукция "мирного" мейобентоса составляла 19 -56% продукции макробентоса (в среднем 43 %). В озерах Инзырейского района это соотношение снижается с 32 % в незагрязненных озерах до 4.6 % в загрязненных.
15. В литоральной зоне исследованных озер умеренной зоны продукция нехищного мейобентоса в среднем составляет 1.7 % продукции фитопланктона; мейобентос может потребить в среднем 7.4 % продукции фитопланктона, а минерализовать - 3.8 %. Продукция мирного мейобентоса и всего сообщества в совокупности составляет соответственно 60 и 47 % от величин продукции перифитонных водорослей. Продукция мейобентоса в исследованных озерах составляла 0.9 и 0.6 % от продукции макрофитов (для мирных компонентов и всего сообщества). В качестве пищи литоральный мейобентос может потребить 3.7 % (максимально 21 %) продукции макрофитов. В среднем для всей совокупности исследованных озер литоральный мейобентос потребляет 1.8 % суммарной первичной продукции (фитопланктон, перифитон и макрофиты). В результате своего функционирования он минерализует и рассеивает 0.9 % суммарной первичной продукции, а продукция литорального мейобентосного сообщества составляет - 0.3 % первичной продукции. Продукция профундального мейобентоса в среднем составляет всего 0.1 % от первичной продукции фитопланктона, рациона - 0.51 %; на долю профундального мейобентоса приходится 0.3 % минерализованной продукции водорослей фитопланктона.

Работы, опубликованные по теме диссертации.

1. Скворцов В.В. Некоторые особенности микрозообентоса четырех различных озер Карельского перешейка //Биол. Ресурсы Белого моря и

- внутр. Водоемов Европейского Севера. Тез. Докл., Сыктывкар, 1977. С.62-63.
2. Скворцов В.В. Микрозообентос литорали // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л. 1980. С.187-199.
 3. Скворцов В.В., К.Н.Кузьменко. Участие мейобентоса литорали разнотипных озер Карельского перешейка в формировании качества воды // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота: Тез.докл. 5 Всесоюз. лимнол.совещания. Иркутск. 1981. Вып.2. с.163 -164.
 4. Скворцов В.В. Продукция литорального мейобентоса // Некоторые вопросы изучения озер. № 713-82 ДЕП, 1982. С. 199-209.
 5. Беляков В.П., В.Г. Дробкова, В.В. Скворцов. Структура донных биоценозов в озерах различной степени антропогенного эвтрофирования // Биол. и рыбохоз. Исслед. Водоемов Прибалтики. Тез. докл. XXI научн. конфер. по изуч. водоемов Прибалтики и Белоруссии, т. I, 1983. с.93-94.
 6. Кузьменко К.Н., В.В.Скворцов. Макро- и мейобентос как индикаторы степени сапробности озерных вод // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л., 1984. С.159-168.
 7. Скворцов В.В. Продукционная характеристика мейобентоса и элементы его энергетического баланса // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л., 1984. С.261-271.
 8. Скворцов В.В. Количественная оценка участи мейобентического сообщества в процессах трансформации органического вещества в озерных экосистемах // Сб.научных трудов ГосНИОРХ, 1984. С. 108-111.
 9. Скворцов В.В. Количественная оценка участия мейобентоса разнотипных озер Карельского перешейка в процессах трансформации органического вещества донными сообществами. Автореф.дис... канд.биол. наук. Л., 1985. 21 с.
 10. Skvortsov V.V. Microzoobenthos // Studies on shallow lakes and ponds. Praha, 1986. p.119-122.
 11. Беляков В.П., В.В.Скворцов. Использование методов многомерного анализа для изучения закономерностей формирования бентосных сообществ малых озер, подвергающихся антропогенному эвтрофированию // Биол. Рес. Вод. Бассейна Балтийского моря. Мат. XXII научн. Конф. По изуч. Водоемов Прибалтики, 1987. С 177-179.
 12. Скворцов В.В., Лаврентьев П.Я., В.В. Маслевцов. Сообщества мейо- и микробентоса в озерах разного типа // Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей антропогенной нагрузки, 1987. с.267-282.

13. Беляков В.П., В.В.Скворцов, П.Я.Лаврентьев. Продукция мейо-, микро-, и макробентоса // Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л., 1989. С.128-149.
14. Беляков В.П., В.В.Скворцов. Деструкция органического вещества зообентосом // Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л., 1989. С.186-188.
15. Беляков В.П., В.В.Скворцов. Регенерация фосфора зообентосом // Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л., 1989. С.191.
16. Беляков В.П., Денисова И.А., Драбкова В.Г., Лаврентьев П.Я., Макарецва Е.С., В.В.Скворцов. Роль планктонных и бентосных сообществ в процессах деструкции органического вещества в донных отложениях // Трансформация органического и биогенных веществ при антропогенном эвтрофировании озер. Л., 1989. С.198-207.
17. Беляков В.П., Драбкова В.Г., В.В.Скворцов. Структурно-функциональная перестройка донных сообществ озер Большеземельской тундры под воздействием антропогенного загрязнения // Стратегия соц. -эколог. Развития Крайнего Севера. Всесоюзн. Совещ., г. Нарьян-Мар, 1989. с.138-140.
18. Беляков В.П., В.В.Скворцов. Анализ факторов, влияющих на структуру и количественные показатели сообщества зообентоса малых озер Латгалии // Антропогенные изменения экосистем малых озер (причины, последствия, возможность управления). Материалы Всесоюзного совещания. Л., 27-29 марта 1990 г. Книга 2. С.272-277.
19. Trifonova I.S., Belakov V.P., V.V.Skvortsov. Trophical condition of natural and polluted lakes of the Bolshezemelskaya tundra // Arctic Town and Environment. Vorkuta, 1994.
20. Беляков В.П., В.В. Скворцов. Макро- и мейобентос, их продукция // Особенности структуры экосистем озер Крайнего севера. -СПб.: Наука, 1994. С.183-202.
21. Беляков В.П., В.В.Скворцов. Роль зообентоса в деструкции органического вещества // Особенности структуры экосистем озер Крайнего севера. -СПб.: Наука, 1994. С.220-228.
22. Belakov V.P., P.Ya. Lavrentyev. Arctic tundra lakes of North-Western Russia: Ecosystem structure, seasonal dynamics, and the effects of oil pollution // ASLO 1995 Meeting, June 11-15, 1995, Univ. Of Nevada, Reno. 1995. A-52.
23. Skvortsov V.V. Meiobenthos communities of some arctic lakes // "Shallow lakes'95. Trophic Cascades in Shallow Freshwater and Brackish Lakes", August 21-26 1995, p.78.

24. Драбкова В.Г., Беляков В.П., Макарецва Е.С., Скворцов В.В., И.С. Трифонова. Изменение биотических связей в планктонных и бентосных сообществах при антропогенном воздействии на озера // Русский гидробиологический журнал, СПб, 1996. С.35-51.
25. Драбкова В.Г., Беляков В.П., Макарецва Е.С., Скворцов В.В., И.С. Трифонова. Соотношение количественных показателей гидробионтов в зависимости от экологической ситуации в озерах // VII Съезд Гидробиологического общества РАН (14-20 октября 1996 г.). Материалы съезда. Том 1, Казань, 1996. С. 9 - 16.
26. Скворцов В.В. Мейобентос малых озер различных географических зон северо-востока Европы // VII Съезд Гидробиологического общества РАН (14-20 октября 1996 г.). Материалы съезда. Том 2, Казань, 1996. С.83 - 84.
27. Беляков В.П., В.В. Скворцов. Использование макро- и мейобентоса для индикации антропогенного воздействия на экосистемы тундровых озер Европейского Севера // "Экологические пробл. Севера Европ. Террит. России", 11-15 июня 1996, Апатиты. Тез. Докл. 1996. С.14-15.
28. Skvortsov V.V. Meiobenthos communities of some subarctic lakes // *Hydrobiologia*, 1997, 342/343, P. 117-124.
29. Драбкова В.Г., Беляков В.П., Макарецва Е.С., В.В. Скворцов. Особенности функционирования гетеротрофных сообществ в условиях антропогенного эвтрофирования водоемов // Тез. Докл. II з'їзд гідроекологічного товариства УКРАЇНИ, Київ, 1997. с.108-109.

Формат 60x84I/16. Заказ № 55. Тираж 100экз.
Ротапринт Библиотеки АН России
(199034, Санкт-Петербург, Биржевая л., 1)