

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОЦЕНОЗОВ ВНУТРЕННИХ ВОД

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ И СТРУКТУРЫ БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ ГИДРОКАРБОНАТНЫХ И СУЛЬФАТНЫХ ОЗЕР ПИНЕЖСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Н.Г. Баянов, Е.А. Фролова

Государственный природный заповедник "Керженский", Нижний Новгород

Пинежский государственный заповедник расположен в юго-восточной части Беломорско-Кулойского плато (Архангельская область) - зоне интенсивного развития карстовых процессов. Одними из форм карстового рельефа являются многочисленные на территории заповедника озера. Описание физико-химических характеристик водоемов приводилось нами ранее (Баянов, 1994).

Озера заповедника характеризуются чрезвычайным разнообразием гидрологического, гидрохимического режимов, происхождения и морфометрии (табл. 1,2). В зависимости от приуроченности котловины к той или иной области движения карстовых вод выделяются озера зоны вертикальной нисходящей, горизонтальной ненапорной и вертикальной восходящей циркуляции. Первая группа водоемов подразделяется на две подгруппы: озер подземно-проточных, питающихся исключительно водами осадков (поэтому имеющих исключительно низкое содержание минеральных веществ - 30-50 мг/л) и озер поверхностно-проточных, в питании которых принимают участие неглубоко залегающие грунтовые воды (их минерализация 50-150 мг/л). Воды озер второй и третьей групп относятся к классу сульфатных. В питании озер второй группы принимают участие как сульфатные, так и гидрокарбонатные воды. Общее содержание солей в них колеблется от 200 до 1500 мг/л и подвержено значительным колебаниям в зависимости от влажности года. Озера третьей группы - ключевые и постоянно имеют высокую минерализацию (свыше 2,0 г/л).

Величина pH вод озер различных гидродинамических зон изменяется от 6,0 (оз. Сычево) до 8,15 (Нюхчозеро). Содержание кальция варьирует от 1,6 мг/л в оз. Сычево до 643,7 мг/л в оз. Восточном Ераськино (табл.1). Макси-

Содержание главных ионов и некоторые гидрохимические характеристики озер Пинежского заповедника

Гидро- наимече- ная зона	Озеро	Катионы						Анионы			Сумма минерал. веществ	pH	Класс вод
		Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^{+}	K^{+}	Fe (общ.)	Fe^{3+}	HCO_3^{-}	Cl	SO_4^{2-}			
Вертикальной циркуляции	Сычово	1,60	0,61	0,69	0,50	0,10	0,10	21,97	3,55	0,48	29,60	6,0	C_I^{Ca}
	Плоское	5,41	2,19	0,94	0,43	0,10	0,10	21,97	6,38	6,72	44,24	6,4	C_{II}^{Ca}
	Бол. Долгое	7,41	1,58	1,15	0,47	0,19	0,10	34,17	6,38	7,68	59,13	6,2	C_I^{Ca}
	Железное	10,32	3,15	0,50	0,50	0,10	0,10	28,08	4,90	20,57	68,22	6,2	C_{II}^{Ca}
	Круглое	15,63	2,43	1,15	0,59	0,26	0,21	51,26	5,67	18,25	95,45	6,3	C_{II}^{Ca}
	Мал. Долгое	20,44	1,58	0,92	0,50	0,17	0,10	53,14	5,67	12,49	95,01	6,2	C_{II}^{Ca}
	Кривое	15,63	4,62	2,40	0,70	0,10	-	80,02	9,57	15,85	128,89	6,6	C_{II}^{Ca}
Горизонтальной циркуляции	Лесное	23,05	5,83	1,40	0,43	0,10	0,10	71,59	9,09	19,32	130,91	6,8	C_{II}^{Ca}
	Кумичево	52,50	2,67	1,20	0,70	0,10	0,10	28,07	6,38	124,70	216,42	7,2	S_{II}^{Ca}
	Карельское	240,50	7,53	3,45	0,78	0,10	0,10	90,31	4,25	552,83	899,85	7,9	S_{II}^{Ca}
	Першкское	240,50	11,30	6,92	1,21	0,10	0,10	97,63	14,18	566,75	938,69	7,9	S_{II}^{Ca}
Вертикальной циркуляции	Нюхозеро	384,80	18,59	8,50	1,96	0,15	0,10	152,55	15,60	868,38	1459,03	8,15	S_{II}^{Ca}
	Лапозеро	513,00	15,80	14,00	3,13	0,10	-	102,50	20,60	1239,70	1908,83	7,9	S_{II}^{Ca}
	Ю.Ереськино	515,80	33,70	7,55	1,37	0,10	-	180,56	14,50	1248,90	2002,48	7,9	S_{II}^{Ca}
	З.Ереськино	634,07	21,30	49,20	17,16	-	-	212,28	21,65	1406,40	2362,06	7,9	S_{II}^{Ca}
Вертикальной циркуляции	В.Ереськино	643,68	26,97	91,54	29,64	-	-	200,14	21,65	1461,60	2475,22	7,9	S_{II}^{Ca}

Примечание: содержание CO_3^{2-} в Нюхозере - 8,4 мг/л.

ильные глубины - от 1,8 метров в озере Западное Ераськино до 30,1 м - в озере Кривом (табл.2).

Грунты глубоководных частей большинства озер заповедника представлены гонкодетритными илами. Глинистые илы отмечены на отдельных участках дна озера Железного, Грубодетритные илы с большой долей растительных остатков сосредоточены в мелководных, заросших высшей водной растительностью биотопах. В глубоких участках высокоминерализованных озер имеют место черные безжизненные илы. Среди покрытых белесой мукой донных отложений мелководий сульфатных озер Нюхчозера и Лапозера фауна отсутствует, так как имеется сероводород. Донные отложения Ераськиных озер в основном состоят из минеральных компонентов.

Материал и методы. Сборы бентоса производились на литоральных и пелагических станциях в летнее время (май - сентябрь) 1992 года на озерах Лесное, Большое и Малое Долгие, Круглое, Сычево, Железное, Першковское, Кумичево, Кривое и Плоское. На озере Першковском отбор бентоса осуществлялся дополнительно в июне 1993 года. Работы велись дночерпателем Экманз-Берджа с последующей промывкой через сито №12. С каждой станции бралось по 4-6 проб, организмы из которых объединялись в одну интегрированную пробу. Фиксация и обработка проб производилась согласно "Методическим рекомендациям..." (1984). Всего было отобрано и обработано 94 пробы.

Видовой состав бентофауны заповедника представлен широко распространенными и северными формами, причем преобладают виды, встречающиеся в бассейнах большинства морей бывшего СССР. К северным и сибирским принадлежат моллюски: *Anisus centrifugus*, *Valvata sibirica*, *Musculium ryckhoiti* и некоторые другие виды различных групп бентосных организмов. Обычным для северной России является *Gammarus lacmtris*.

Особенности гидрологического режима, гидрохимии и морфометрии водоемов огромное влияние оказывают на распространение, степень развития и структуру бентосных сообществ. Из гидрохимических важнейшими являются такие факторы, как солевой состав вод, в первую очередь богатство или недостаток содержания в воде сульфатов кальция и величина рН.

Возникновение в летнее время значительного кислородного дефицита в озерах Першковское, Нюхчозеро, и скопление в гипolimнии сероводорода приводит к полному отсутствию бентофауны на глубинах свыше 2,5-3,0 метров. Но в то же время в литоральных биотопах озера Першковского развивается очень разнообразная и богатая фауна, биомасса которой намного превосходит таковую литоральных биотопов всех остальных озер, достигая 6,5 г/м² (рис. 1).

Согласно литературным данным (ЕгНша», 1968) увеличение концентрации кальция в воде способствует росту биомассы сообществ водных беспозвоночных. В случае с озерами Пинежского заповедника наибольшим развитием бектоса (свыше 11,5 г/м³) характеризуется озеро Кумичево, с его высоким содержанием минеральных веществ, а благодаря чрезвычайно малой глубине и большой площади имеющее очень благоприятный для развития фауны кислородный режим. Минимальные значения биомасс (0,2-0,3 г/м²) бентоса в слабо минерализованных озерах Сычево и Плоское (рис. 1). Очень мала биомасса бентоса и в Ераськиных озерах.

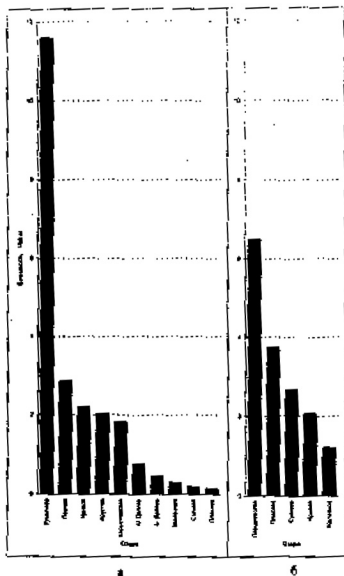


Рис. 1. Биомассы профундальных (а) и литоральных (б) бентосных сообществ озер Пинежского заповедника

битиния – *Bithynia tentaculata* – единственный представитель отряда *Discopoda*, обнаруженный нами в пинежских озерах.

В Ераськиных озерах в общей сложности обнаружено восемь видов моллюсков, в два раза меньше, чем в озере Першковском, но доля их в сообществе выше. Исключительно в Ераськиных озерах обитает ушковый прудовик – *Limnaea auricularia*.

Наряду с Ераськиными, где доля моллюсков в сообществе бентоса составляет свыше 70% биомассы, Першковским, где таковая свыше 60%, очень велика их составляющая в оз. Кумичево – около 88% биомассы сообщества. Общее количество обнаруженных видов в последнем озере – девять, что сопоставимо с Ераськиными, но в Кумичево имеют место другие доминанты. Здесь наиболее массовыми являются *Musculium ryckholti*, *Valvata piscinalis* и представители рода *Gyraulus*.

Хотя среди беспозвоночных вообще отмечается повышенная чувствительность к кальцию как к элементу жизнедеятельности, следует отметить, что моллюски обладают наибольшими возможностями адаптации к изменению содержания кальция в воде по сравнению с другими группами гидробионтов. Они избегают водоемов, содержащих менее 2 мг/л кальция и переносят концентрацию этого элемента в воде до 4000 мг/л (Harrison, 1962; Романенко и др., 1982). Повышенное развитие группы моллюсков в высокоминерализованных сульфатных водоемах объясняется лучшими условиями питания этих организмов, так как в высокоминерализованных водоемах они получают кальций, как из воды так и из пищи (Романенко и др., 1982).

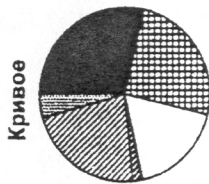
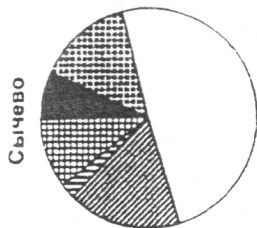
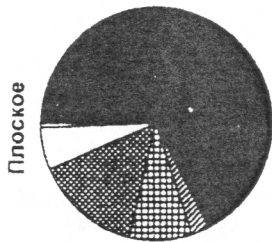
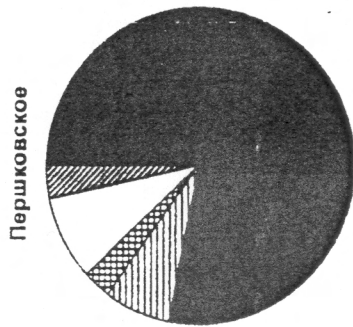
В Пинежском заповеднике наибольшее развитие моллюски получают в высокоминерализованных озерах – на литоральных биотопах глубоководных озер и в мелководных водоемах. Причем в каждом из них имеет место свой доминирующий вид. На то, что чувствительность моллюсков к растворенному в воде кальцию значительно варьирует у разных видов, обращал внимание Н.В.Вильямс (Williams, 1970). Наши наблюдения показали, что наибольшую устойчивость к повышенному содержанию кальция в воде отличаются легочные моллюски семейства *Limnaeidae*, а именно *Limnaea peregra*. О том, что наиболее толерантными к высокому содержанию минеральных веществ в воде являются лимнеиды, свидетельствуют и данные В.И.Жадиной (1940) по озеру Иссык-Куль. Кроме этого, в высокоминерализованных водах встречались *L. auricularia*, *L. palustris* и представители рода *Gyraulus*.

В озерах с гидрокарбонатными водами лучшее развитие (8 видов) моллюски получили на литорали озер Плоского и Кривого. Здесь наиболее широко представлен род *Valvata*. Исключительно в Плоском отмечена сибирская плоская затворка – *V. sibirica*.

Как в гидрокарбонатных, так и в сульфатных озерах заповедника обычными видами являются моллюски рода *Gyraulus*, *Musculium ryckholti* и *Limnaea stagnalis*.

В самом маломинерализованном оз. Сычево, имеющем слабокислую реакцию среды (табл.1), из моллюсков отмечены лишь немногочисленные представители рода *Euglesa* и *L. stagnalis*.

Следует отметить, что из-за своей требовательности к содержанию в воде кислорода моллюски практически отсутствуют в мелководном эвтрофном озере



■ Моллюски

▨ Хаоборусы

▩ Пиявки

▤ Ракообразные

▧ Поденки

▩ Ручейники

▨ Стрекозы

▤ Вислокрылки

▧ Прочие

Рис. 2. Структурные особенности **интермедальных** бентосных сообществ озер Пинежского заповедника

Лесное, отличающемся особенностями структуры бентосных сообществ. В нем при малой общей численности организмов бентоса преимущество получают другие группы организмов: личинки стрекоз, представители семейства *Chaoboridae*, а также пиявки (рис. 3).

Из ракообразных типичным представителем исключительно сульфатных водоемов является бокоплав — *Gammarus lacustris*. Полное отсутствие бокоплава в гидрокарбонатных водах можно объяснить недостатком кальция для его организма в период линьки. В случае отсутствия достаточных количеств этого элемента большая часть популяции *Gammarus* погибает, так как теряется три четверти запасов кальция, необходимого для восстановления панциря (Ялынская, 1974). Кальций поддерживает возбудимость нервов, связанных с поверхностными рецепторами. От его количества зависит сократимость мышц в локомоторных органах и проницаемость покровов гаммарусов. Согласно литературным данным (Schumann F., 1928; Reid, 1951; цит. по: Ялынская, 1974) гаммарусы абсорбируют этот элемент из воды и обитают в водоемах, содержащих кальций не менее 1,8 мг/л (Ялынская, 1970). Несмотря на то, что содержание кальция в большинстве водоемов заповедника превышает указанный минимум, бокоплавы в них отсутствуют (табл. 1).

Из систематических групп бентоса второй после моллюсков по разнообразию видов является группа хирономид, из которых наиболее широко представлено подсемейство *Chironominae* (13 видов).

На литоральных биотопах обычны *Procladius choreus*, *Chironomus plumosus*, *Ch. tentans*, *Stictochironomus* sp. Реже встречаются виды *Ablabesmia* sp. *monilis*, *Cryptochironomus* sp. *vulneratus*, *Cryptochironomus* sp. *defectus*, *Psectrocladius* sp. *pselopterus*, *Sergentia* sp. *longiventris*, *Polypedilum brevi antennatum*, *P. nubeculosum*, *Tanytarsus* sp., *Limnochironomus* sp., *Microtendipes* sp. *chloris*, *Pseudochironomus* sp. *prasinatus*. Наиболее многочисленны хирономиды на литорали озера Сычево, где составляют до половины биомассы всего сообщества (рис. 2).

В пелагиальных биотопах озер разнообразие хирономид также довольно велико. Здесь отмечены *Sergentia* sp. *longiventris*, *Chironomus plumosus*, *Ch. tentans*, *Ch. dorsalis*, *Procladius choreus*, *Stictochironomus* sp., *Psectrocladius* sp. *pselopterus*, *Microtendipes* sp. *chloris*, *Tanytarsus* sp., *Proctanipus morio*, *Trichocladus inaequalis*. Наиболее высока доля хирономид в озерах Плоское (77% биомассы), Круглое (61%), Железное, Карьеловское и Большое Долгое (около 52%), Сычево (47%). Несколько меньшая составляющая этой группы (22-33%) наблюдается в озерах Малое Долгое и Кривое (рис. 3). В мелководном эвтрофном озере Лесном доля хирономид в составе бентоса очень невелика. В высокоминерализованных мелководных озерах Ераськиных и оз. Кумичево она еще более ничтожна, по сравнению с ракообразными и моллюсками. Мала роль хирономид и на мелководье озера Першковского, где наиболее обычен *Ch. plumosus*.

В литорали озера Сычево доминирует *Ch. plumosus*, в пелагиали *P. choreus* и *Ch. tentans*. В Большом Долгом, Малом Долгом и пелагиали озера Железное преобладает *S. sp. longiventris*, велика роль *Stictochironomus* sp. и *P. choreus*. На литорали оз. Железного и в пелагиали озера Плоского два последних вида составляют основу сообществ. На литорали оз. Плоского первенст-

во принадлежит *Ch. plumosus* и представителям рода *Cryptochironomus*. В относительно глубоководном озере Круглом среди хирономид преобладает *Trichocladius inaequalis*, в меньшей степени отмечается развитие *Ch. plumosus*, *P. choreus*, *Ch. tentans*, *S. гр. longiventris*.

Таким образом, из *Chironomidae* наиболее требовательные к содержанию кислорода группы обитают в литоральных биотопах, более выносливые к кислородному дефициту встречаются в глубоководных частях водоемов, но часто представители одного вида встречаются в различных биотопах. Наиболее разнообразны и обильны хирономиды в маломинерализованных водоемах (рис. 2, 3).

Среди бентосных организмов озер Пинежского заповедника представлены планкто-бентические личинки рода *Chaoborus* и также личинки насекомых различных отрядов: стрекозы, поденки, ручейники, большекрылые (вислокрылые), чешуекрылые, жуки, пресноводные клещи. Наибольшая доля в составе бентоса личинок *Chaoborus* отмечалась в маломинерализованном озере Сычево, а также в эвтрофном озере Лесное. Этот вид мало встречался в высокоминерализованных озерах. На практически полное отсутствие *Chaoborus* в высокоминерализованных озерах обращали внимание и другие исследователи (Гилльбрихт-Ильковска и др., 1977).

Из стрекоз нами отмечены личинки стрелки копыеносной – *Coenagrion haemulatum*, бабки бронзовой – *Cordulia aeneaturfosa*. Наиболее широко личинки стрекоз представлены среди пелагического бентоса озер Лесное, Сычево (рис. 3), на литорали озера Железное и в меньшей степени оз. Сычево (рис. 2).

Обнаруженные нами поденки принадлежат к двум видам: поденка обыкновенная – *Ephemera vulgata* и поденка грязевая – *Saenis macrura*. Значительного развития представителей этой группы на большинстве озер не отмечалось. Исключение составили литоральные биотопы озера Кривого (рис. 2).

Ручейники, обнаруженные в пелагических ценозах озер Железное, Большое Долгое, Кривое и Кумичево, а также на литорали всех без исключения озер, принадлежат к видам *Neureclipsis bimaculata*, *Cyrnus sp.*, *Phryganea sp.*, *Molanna angustata* и *Limnephilis politus*. В пелагических ценозах их роль невелика, в литоральных же они обычны, причем наиболее многочисленны и разнообразны в озерах Сычево и Железное (рис. 2).

Вислокрылые (*Sialis sp.*) – обитатели исключительно мелководий озер, составляют до десятой части биомассы литоральных биоценозов водоемов.

Что касается представителей чешуекрылых – это редкие компоненты бентоса, попавшие в пробы с озер Круглое и Большое Долгое.

Среди жуков нами отмечены два вида листоедов: радужница (*Donacia sp.*) и козявочка (*Galerucella sp.*), а также лужник (*Laccophilus sp.*) из семейства плавунцов.

Представители пресноводных клещей (семейства *Limnocharidae* и *Pionidae*) отмечены на мелководьях озер Железное, Плоское, Сычево и в озере Лесном. Из них с точностью до вида был определен один *Limnochares aquatica*.

Из пиявок в озерах заповедника обитают малая ложноконская – *Erpobdella octoculata* и *E. nigricollis* – обычные в оз. Лесном и отмеченные на литорали озера Плоское.

Из малошестинковых червей (*Oligochaeta*), нами обнаружен один вид *Pelosclex ferox*.

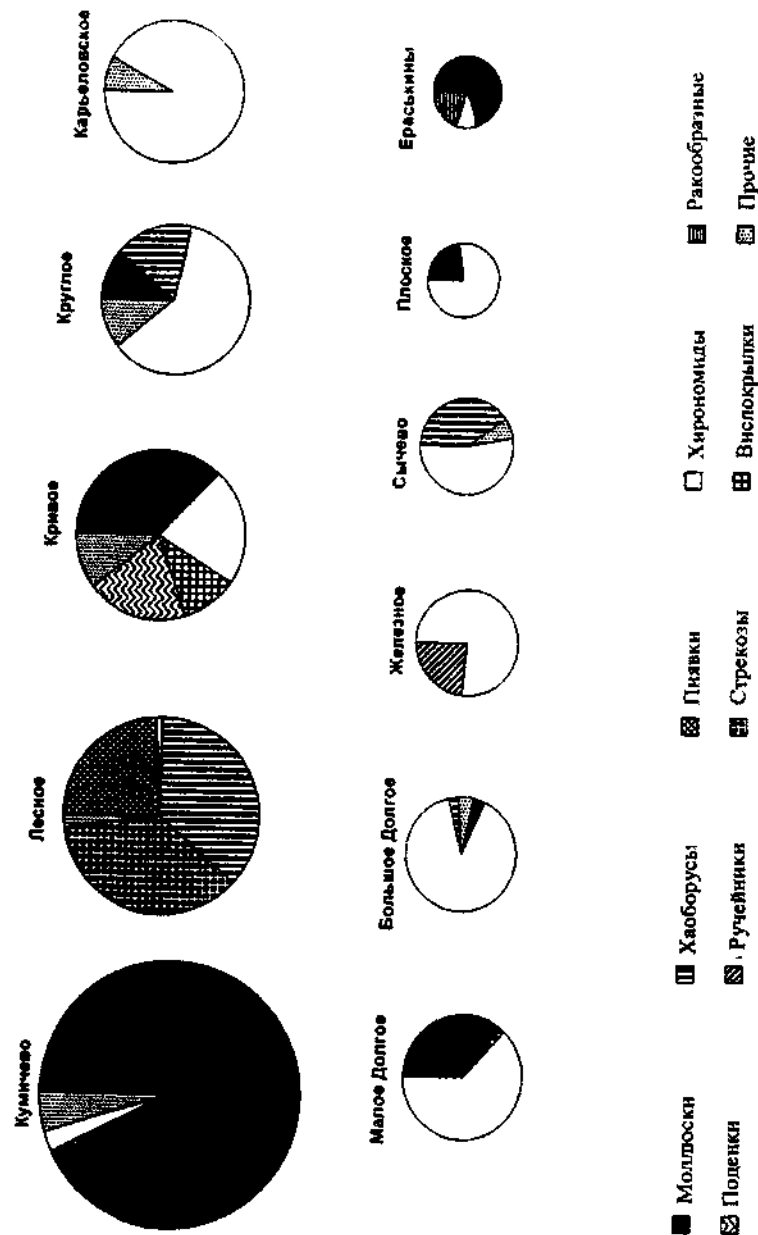


Рис. 3. Представленность различных систематических групп пелагических бентосных сообществ озер заповедника

Выводы

1. Наибольшими биомассами бентоса характеризуются сульфатные озера Пинежского заповедника средней минерализации. Водоемы с критически высокими концентрациями солей отличаются незначительным количественным развитием сообществ.

2. Обогащение фауны происходит в мелководных сульфатных озерах зоны горизонтальной ненапорной циркуляции и литоральных биотопах глубоких водоемов той же гидродинамической зоны. Для озер исключительно высокоминерализованных характерно падение видового разнообразия фауны бентоса.

3. Разложение сульфатов кальция с образованием сероводорода приводит к созданию анаэробных условий и отсутствию фауны зообентоса в бентали глубоких сульфатных озер.

4. Среди различных систематических групп в высокоминерализованных озерах преимущество получают моллюски, создающие основу сообществ.

5. Исключительно в сульфатных водах присутствует бокоплав - *Gammarus lacustris*.

6. В гидрокарбонатных озерах заповедника преимущественное развитие получают хирономиды и *Chaoborus*.

Библиографический список

Баянов Н.Г. Физико-географическая и гидрохимическая характеристики озер Пинежского заповедника // Деп. в ОНП НПЭЦ "Верас-Эко" и ИЗ АН Беларуси. 11.10.1994. 09-51. N440. 14 с.

Гильбрехт-Ильковская А., Рыбак Я., Каяк З. и др. Реакция двух дистрофных озер на известкование и удобрение // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, N 6. С. 39-46.

Жадин В.И. Моллюски // Жизнь пресных вод СССР. 1940. Т.1. С. 79-101.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Бентос. Л., 1984. С.3-51.

Романенко В.Д., Арсан О.М., Сояоматина В.Д. Кальций и фосфор в жизнедеятельности гидробионтов. Киев, 1982. 152 с.

Ялынская Н.С. Содержание кальция у *Gammarus (Rivilogammarus) Balcanicus Schaff* // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6, N 6. С. 33-40.

Ялынская Н.С. Морфо-физиологические основы адаптивной эволюции, экологии, продукции и паразиты бокоплавов Карпатского бассейна Днестра - Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1974. 41 с.

Eglishaw H.J. The quantitative relationship between bottom fauna and plant detritus in streams of different calcium concentrations // J. Appl. Ecol. 1978. Vol. 5, N 3. P. 731-740.

Williams N.V. Studies on aquatic pulmonate snails in Central Africa. I. Field distribution in relation to water chemistry // Malacologia. 1970. Vol. 10. P. 153-164.