УДК 556.5:574

МАКРОЗООБЕНТОС ИСЕТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ, ТРАНСФОРМАЦИЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ И ПРИРОДНЫХ ФАКТОРОВ

© 2016 г. Т.Е. Павлюк

ФГБУ «Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов», г. Екатеринбург, Россия

Ключевые слова: водные экосистемы, макрозообентос, антропогенная трансформация, водоем-охладитель, трофическая структура, доминирование, Исетское водохранилище, Среднеуральская ГРЭС.

Т.Е. Павлюк

Представлен обобщающий анализ антропогенной сукцессии сообщества макрозообентоса Исетского водохранилища, которое является водоемом-охладителем для Среднеуральской ГРЭС. Объект исследования – макрозообентос открытой акватории, насчитывающий в разные годы от 15 до 19 видов беспозвоночных. Рост производительности станции и, как следствие, увеличение тепловой нагрузки на водоем в целом повлекли изменения макрозообентоса в отношении доминирования, таксономического состава и трофической структуры. В период работы станции на угле происходило технологическое защелачивание воды водохранилища, что в 1930–1960-х годах способствовало значительному росту биомассы макрозообентоса ($6,9 \text{ г/м}^2$), вследствие чего водоем перешел в категорию кормности «выше средней». Показано, что кормовое значение макрозообентоса водоема за последние десятилетия существенно снизилось, водоем перешел в категорию «малокормных».

Приведен анализ исторических событий и факторов, существенным образом повлиявших на гидробиоценозы, в частности – на макрозообентос Исетского водохранилища, прослежены изменения характеристик во времени, рассчитаны структура доминирования и составлена картосхема функционального состояния Исетского водохранилища по трофическим группам макрозообентоса. Среди трофических групп макрозообентоса наблюдается абсолютное преобладание детритоядных организмов (7 группа) и активных хищников (9 группа).

Создание водохранилищ – один из важнейших факторов преобразования природной среды, развития экономики и обеспечения комфортных условий жизни населения. Большое научное и практическое значение имеет всестороннее изучение водохранилищ и прогнозирование многообразных последствий их воздействия на природу и хозяйственную деятельность.

Водное хозяйство России № 5, 2016 г.

ВОДНОЕ ХОЗЯЙСТВО РОССИИ

Исетское водохранилище, расположенное в верховье р. Исети, является примером значительно модифицированного водного объекта, который на протяжении двух с половиной столетий выполнял возложенные на него задачи: сначала большого резервуара для аккумуляции запасов воды, необходимой для работы водно-колесных механизмов Исетского железнодорожного завода; затем – своеобразной «градирни», водоема-охлаждителя для Среднеуральской ГРЭС. Причем самые существенные изменения в экосистеме данного водохранилища стали происходить именно после пуска Среднеуральской ГРЭС.

Цель проведенного исследования – оценка роли промышленного освоения Исетского водохранилища в формировании зообентоценозов. В работе показана связь поэтапного наращивания энергетической производительности Среднеуральской ГРЭС с многолетними изменениями в экосистеме водоема. Приведен обзор опубликованных данных по макрозообентосу Исетского водохранилища как кормовой базы для рыбного хозяйства. Продемонстрировано снижение рыбохозяйственной значимости водоема в последние годы.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ БИОЦЕНОЗОВ ВОДОХРАНИЛИЩ

Водохранилища подчиняются закономерностям формирования и развития, присущим естественным водоемам. Деятельность человека оказывает большое влияние на все протекающие в них процессы и, прежде всего, на задаваемый режим эксплуатации. От естественных природных водоемов водохранилища отличаются рядом важных особенностей [1]:

1) С созданием водохранилищ резко нарушается относительное равновесие, установившееся в природе, начинается бурное развитие таких природных процессов, как седиментация в результате снижения проточности, переформирование берегов и дна, повышение уровня грунтовых вод, всплывание торфяников, локальное изменение климата, растительности и т. п.

2) Создание водохранилищ вызывает существенные изменения в хозяйстве прилегающих районов и в долине реки ниже плотины.

3) Все процессы на разных участках акватории протекают иначе, чем в исходном водоеме.

4) Параметры и режимы эксплуатации, от которых зависит развитие тех или иных процессов, определяются нуждами водопользователей.

Формирование водохранилища начинается с момента его создания, когда практически мгновенно изменяется естественный режим проточности на участке распространения подпора. Влияние хозяйственной деятельности человека на процесс формирования водохранилища проявляется многообразно и в большинстве случаев становится определяющим.

Обладая большой водной массой и акваторией, водохранилища комплексно используются для решения спектра экономических и социальных задач, охватывающих не только водное хозяйство, но и энергетику, сельское и рыбное хозяйство, промышленность, коммунальное хозяйство, транспорт и организацию отдыха населения, борьбу с наводнениями, природоохранные и другие задачи. Развитие рыбного хозяйства на водохранилищах требует проведения ряда мероприятий: строительства рыбоводных заводов и рыбопитомников, нерестово-выростных хозяйств и организации в заливах товарных рыбных хозяйств для выращивания наиболее быстрорастущих рыб (карпа, пеляди, рипуса, нельмы, чира, толстолобика, амура и др.) [2].

В результате сооружения плотин и образования водохранилищ происходит коренное преобразование состава и структуры речных биоценозов. Вследствие накопления иловых отложений сначала в русловых ложбинах, а затем и на прилежащих к руслу пойменных участках дна долинных водохранилищ биомасса бентоса возрастает из-за преимущественного развития олигохет, а на меньших глубинах – моллюсков (например, в водохранилищах Волжского бассейна особенно много каспийской дрейссены). Наиболее обильна и разнообразна фауна беспозвоночных в прибрежных зонах, заросших макрофитами, в то время как эрозионные участки побережья крайне бедны. В результате, по мере старения водной экосистемы, вклад сообщества макрозообентоса заиливающихся участков дна в кормовые ресурсы водохранилища становится все более весомым. Эта закономерность наиболее отчетливо проявляется в водохранилищах многолетнего регулирования стока с наименьшей проточностью и нестабильным уровнем воды [3, 4].

Сооружение водохранилищ привело не только к формированию крупного фонда управляемых водных ресурсов, но одновременно увеличило рыбные ресурсы страны. Уловы рыбы в водохранилищах существенно превышают ее вылов из участков рек, не подвергшихся гидротехническому преобразованию. Так, на акватории Рыбинского водохранилища они в 5–6 раз больше, чем до реконструкции Волги [2].

Зарегулирование стока приводит к резкому качественному и количественному изменению фауны и флоры: ухудшаются условия существования реофилов как среди беспозвоночных, так и рыб; улучшаются условия обитания лимнофильных гидробионтов; усиливаются продукционные процессы, повышается трофность водоема. Такое явление называется «биопродукционным эффектом подпора рек» [5], который имеет две составляющие – увеличение площади многих биотопов и возрастание плотности населения на них по сравнению с рекой. Яркое проявление биопродукционного эффекта – рост численности и общей биомассы зоопланктона в водохранилищах по сравнению с рекой. В результате увеличивается потребление зоопланкто-

ном бактерий и водорослей и усиливается илообразование за счет осаждения планктоногенного детрита. В последующие годы характер бентоса изменяется мало, хотя и продолжается расселение гомотопных форм. По всему водохранилищу распространяется скудный и однообразный бентос. Состав его обычен для постоянных водоемов средней полосы России. На этом заканчивается формирование бентоса водохранилищ.

Водохранилища постоянно подвержены изменениям, которые выражаются в размыве берегов, перераспределении грунтов и формировании ложа. Это медленный процесс «старения» или эволюции, свойственный всем внутренним водоемам, в соответствии с ним претерпевает изменения и донная фауна. Кроме этого, неизбежны изменения в биомассе, численности и соотношении видов, происходящие по различным причинам, в т. ч. из-за колебаний погодных условий. В отдельные годы такие изменения могут проявляться в сильном размножении или, наоборот, угнетении некоторых видов и значительном повышении или понижении общей биомассы бентоса [6].

Для бентоса водохранилищ свойственны колебания среднегодовой биомассы, при которых она в 1,5–2,0 раза отличается от среднемноголетней. Эти колебания биомассы более значительны у хирономид, чем у олигохет. Резкие изменения биомассы бентоса наблюдаются в случае значительных изменений условий его существования. В Рыбинском водохранилище отмечены периодические изменения обилия бентоса, связанные с 6–7-летними погодными циклами [7]. В целом для большинства водохранилищ характерна тенденция повышения биомассы бентоса по мере старения водоема. Исключение составляют водоемы, подвергающиеся сильному и неблагоприятному антропогенному воздействию, что, несомненно, справедливо по отношению к Исетскому водохранилищу.

Формирование донных сообществ в водохранилищах можно рассматривать как переходный процесс из одного стационарного состояния в другое. Количество бентоса на разных грунтах может различаться в десятки раз. Так, в Рыбинском водохранилище на затопленных торфяных болотах бентос долгое время вообще отсутствовал, а в настоящее время его биомасса минимальна, видовой состав беден [8]. Аналогичные процессы наблюдаются и на Исетском водохранилище.

Роль донных организмов в процессах биологического самоочищения водоемов и трансформации в них органического вещества довольно велика. Она сводится к минерализации органики олигохетами и изъятию из толщи воды взвешенных веществ, производимых организмами-фильтраторами – двустворчатыми моллюсками и личинками хирономид. Наиболее эффективными фильтраторами во многих водохранилищах являются дрейссены. В Учинском водохранилище дрейссеной ежегодно ассимилируется

около 2 тыс. т органической взвеси и в виде агглютинатов и фекалий осаждаются более 5 тыс. т сестона, что значительно улучшает качество воды водоема [9]. Крупные двустворчатые моллюски рода *Unio* и *Anodonta* способны фильтровать до 20–40 л воды в сутки, извлекая из нее взвешенные твердые частицы органического и неорганического происхождения, а также часть растворенных органических соединений [10]. Моллюски-фильтраторы удаляют из воды загрязняющие вещества, используя часть из них для собственного питания и концентрируя другую для микроорганизмов, которые служат питанием для детритоядных животных, в т. ч. и некоторых брюхоногих моллюсков. В результате фильтрационной деятельности донных организмов значительно улучшаются питьевые качества воды за счет снижения ее мутности.

ГЕНЕЗИС ИСЕТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: ОТ ЕСТЕСТВЕННОГО СОСТОЯНИЯ К АНТРОПОГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ

Исетское водохранилище возникло на месте озера, сформированного в депрессионной воронке, окруженной заболоченной местностью с обширными залежами торфа. Впервые зарегулирование Исетского озера произошло в 1775 г. [11]. В истоке р. Исети была построена земляная плотина, которая позволила поднять уровень воды в озере и сформировать таким образом дополнительный объем для накопления воды, необходимой для бесперебойной работы Исетского железоделательного завода, расположенного в Екатеринбурге за плотиной Верх-Исетского водохранилища.

В 1936 г. начался этап превращения Исетского водохранилища в водоем-охладитель, была запущена в работу Среднеуральская ГРЭС [12]: 6 января 1936 г. пущен первый турбогенератор мощностью 50 МВт, в 1937 г. – вторая турбина, в 1939 г. введен в эксплуатацию третий турбоагрегат. В 1946 г. произведена реконструкция плотины водоема, ее укрепили бетоном, уровень воды был поднят на 1 м. Это улучшило охлаждающую способность водоема за счет увеличения его объема и времени добегания воды от выпуска через теплый канал до забора на ГРЭС.

С 1960-х годов ведется строительство второй очереди СУГРЭС мощностью 238 МВт. В 1967–1970 гг. введена третья очередь электростанции мощностью 900 МВт. В 1982 г. первая очередь электростанции переведена с угля на природный газ, резервное топливо – мазут. В 2008 г. на СУГРЭС началось строительство парогазовой установки мощностью 410 МВт, 25 июля 2011 г. она была введена в эксплуатацию.

Исетское водохранилище до постройки СУГРЭС представляло собой болотный дистрофный водоем с низкой биологической продукцией органического вещества. Вода имела коричневатый оттенок, слабоминерализованная (28–66 мг/л солей), очень мягкая, кислой реакции (рН в среднем

около 6) [13, 14]. Дефицит кислорода даже в период открытой воды был существенным, зимой наблюдались регулярные заморы, что сильно лимитировало развитие ихтиоценоза.

С началом работы СУГРЭС физико-химический статус водоема изменился вследствие постоянного поступления в него шлаковых ручьев и теплого стока со станции. Многие годы в водохранилище попадали шлак и зола, которая на золоотвалах нейтрализовалась с избытком известью, что привело к смене водородного показателя воды до 8,1 вплоть до середины 1950-х годов (рис. 1). Водоем перешел в другое состояние, вода стала богата кислородом, прекратились заморные явления, хотя периодически и локально они наблюдаются до сих пор в районе плотины водохранилища в марте–апреле. В целом в водоеме повысилась продукция органического вещества, кормность для рыб за счет существенного роста биомассы макрозообентоса (до 6,9 г/м²).

В 1960-х годах Исетское водохранилище опять закисляется, водоем из гидрокарбонатного стал сульфатным, pH в среднем снизился до 6,5, повысилась минерализация и жесткость воды (рис. 1). Это было вызвано изменением химизма ручьев с золоотвалов станции (зола каменных углей имеет кислую активную реакцию, кислый характер вод с золоотвалов был связан с недостаточным подщелачиванием, а также, вероятно, с переходом на экибастузские угли) [15]. Эти процессы негативно сказались на экосистеме, продукция органического вещества вновь начала снижаться, биомассы бентоса (3,5 г/м²), а, следовательно, и кормовая база ихтиоценоза также стали уменьшаться.

Рис. 1. Многолетние изменения численности и биомассы макрозообентоса Исетского водохранилища в зависимости от уровня тепловой нагрузки на водоем.

Современный облик гидробиоценоза Исетского водохранилища формируется с 1970-х годов после введения сбалансированного подщелачивания шлаков, а также с переходом работы агрегатов станции на мазут и газ. Активная реакция воды в последние годы по акватории водоема в среднем колеблется в районе 7,5, слабое подкисление продолжается за счет притоков рек и ручьев с кислой болотной водой с рН 5,5–6,5. Текущее физико-химическое состояние водохранилища способствует дальнейшему торможению продукционных процессов, сопровождающихся формированием низкой биомассы макрозообентоса (0,9–2,2 г/м²) и низкой кормностью водоема для рыб.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА ИСЕТСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В 2014–2015 гг. выполнено обследование макрозообентоса водохранилища в течение четырех сезонов года на предмет его количественных и качественных показателей – численность, биомасса и видовое разнообразие. Всего на акватории водохранилища обследовано 6 точек, совпадавших с точками отбора воды на определение химического состава (станции 1–6) (рис. 2). Отбор проб выполняли дночерпателем Петерсена – по 3 пробы на станцию во всех температурных зонах водохранилища (в «теплой» зоне (ст. 1), «нейтральной» (ст. 2, 4, 5, 6) и «холодной» зоне водохранилища (ст. 3) у плотины). Пробы отбирали с лодки в конце летнего вегетационного периода на глубине 1,5–2,0 м. В «теплой» зоне глубины достигали 3,5 м. В сбросном канале присутствует постоянное течение воды со скоростью 0,3–0,5 м/с. При проведении полевых работ руководствовались методическими указаниями «Руководства по методам гидробиологических исследований» [16].

В гидробиологической лаборатории РосНИИВХ выполнялась камеральная обработка макрозообентоса – разбор проб, определение, подсчет и взвешивание организмов. При определении макрозообентоса использовалась как отечественная, так и зарубежная литература [17–23].

Таксономический состав макрозообентоса представлен типичными видами Палеарктики. Поскольку донные субстраты представлены илами с высоким содержанием крупнодетритных растительных остатков буровато-коричневого цвета (торф) в юго-западной части водоема и серыми илами с частицами золы и сажки в северо-западной части, видовое разнообразие беспозвоночных в открытой акватории Исетского водохранилища остается низким, колеблется от 15 до 19 видов.

Из пяти видов малощетинковых червей чаще всего встречался *Limnodrilus hoffmeisteri*. Этот вид представляет постоянный комплекс организмов бурых илов глубин и регулярно встречается в притоках. Среди

Рис. 2. Картограмма расположения точек отбора и зонирования Исетского водохранилища по доминированию трофических групп макрозообентоса: в числителе – номер трофических групп доминантов; знаменателе – номера групп субдоминантов.

двух видов пиявок в открытой части водоема обычным является *Erpobdella octoculata*, намного реже встречается *Helobdella stagnalis*.

Моллюски визуально присутствовали на макрофитах водоема, но в пробах макрозообентоса открытой части водохранилища обнаруживались редко. Из 8 видов моллюсков массовыми были *Anisus laevis*, *Anisus albus*, *Lymnaea stagnalis*, *Lymnaea intermedia* и *Parasphaerium nitidum*, обитающие в основном в литоральной зоне и в устье теплого канала водохранилища.

Широко на обследованной территории представлены двукрылые (Diptera) – 11 видов. Среди хирономид в водоеме по численности выделяются *Chironomus gr. plumosus* и *Glyptotendipes glaucus*. Достаточно регулярно встречается на илах открытой акватории *Procladius подпр. holotanyrus*,

который из-за своих крупных размеров составляет большую долю в биомассе. Среди остальных таксонов двукрылых эпизодически встречаются личинки Ceratorogonidae и Chaoboridae.

На исследованных объектах относительно малочисленна группа ручейников. В пробах открытой зоны водохранилища выявлены только *Neureclipsis bimaculata*. В основном это теплый канал и прилегающая акватория. В устьевых зонах притоков могут обитать другие виды реофильных ручейников. Поденки достаточно малочисленны, отмечено 2 вида – *Baetis rhodani* и *Caenis horaria*. В количественных пробах акватории водохранилища поденки единично встречены только в устье теплого канала и в заливе р. Черной. Стрекозы в водохранилище также немногочисленны – 2 вида, личинки *Somatochlora metallica* и *Enallagma cyathigerum* были отловлены в количественных пробах только в заливе устья р. Черной.

Таким образом, опираясь на данные по макрозообентосу, можно утверждать, что экосистема Исетского водохранилища интенсивно эволюционирует, перемещаясь от высокопродуктивного к низкопродуктивному водоему.

По результатам отбора проб макрозообентоса за все сезоны рассмотрена структура доминирования. Доминирование в сообществе зообентоса определялось по индексу доминирования: $D = p \sqrt{b}$, где p – встречаемость, b – средняя биомасса вида [24]. Особенности структуры доминирования донных зооценозов рассматривали отдельно по исследованным участкам. Перцентиль 25 % был принят за границу группы доминирования. Группа субдоминантов включала в себя следующий диапазон 25 % от максимального значения D оставшихся таксонов макрозообентоса.

В устье водосбросного канала (ст. 1) сформировался монодоминантный олигохетный биоценоз *Limnodrilus hoffmeisteri*, субдоминантами являются *Procladius подр. holotanyus* и *Chironomus gr. plumosus* (рис. 3). Вероятно, определяющую роль в формировании такого олигохетно-хируномидного биоценоза играет серый ил, богатый детритом. *L. hoffmeisteri* и *Ch. plumosus* принадлежат к 7-й трофической группе индекса трофической комплектности (ИТК) [25], к которой относятся животные, основной компонент питания которых составляют рыхлый поверхностный мелкодисперсный детрит или богатый детритом грунт, а также отдельные низшие растения. Это виды – коллекторы (собиратели). С детритом поглощается много бактерий, грибов и простейших. Вид *P. holotanyus* относится к 9-й трофической группе ИТК, куда входят хищные животные, высасывающие кровь и разжиженные ткани своей добычи. Твердые покровные ткани и иные остатки жертвы поступают в цепь деструкции к другим животным. Охота может быть активной и избирательной, либо размеренной и неселективной при спонтанном контакте с жертвой [25]. Картосхема зонирования акватории Исетского водохранилища по трофическим группам макрозообентоса приведена на (рис. 2).

Напротив водозабора блочной насосной станции БНС-1 (ст. 2) сформировался доминантный хиромидно-олигохетный комплекс, состоящий из *Chironomus* gr. *plumosus* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Субдоминантом этого биоценоза по индексу доминирования является *Procladius* подр. *holotanyus* (рис. 4). Донные грунты данной станции отбора содержат высокую долю минеральных веществ, в результате *Ch. Plumosus* становится главным видом в группе доминирования. Наряду с *L. hoffmeisteri*, он принадлежит к 7-й трофической группе детритоядных организмов ИТК [25]. Субдоминант *P. holotanyus* относится к 9-й трофической группе ИТК (активные хищники). Трофическая структура данного участка водохранилища близка таковой на ст. 1.

На расположенной в районе плотины водохранилища ст. 3 сформировался полидоминантный биоценоз, где в группе доминантов были представлены два вида хирономид – *Chironomus* gr. *plumosus* и *Glyptotendipes glaucus*. Группа субдоминантов состояла из трех видов разной таксономической принадлежности: пиявки *Erpobdella octoculata*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и хирономиды *Procladius* подр. *holotanyus* (рис. 5). Доминирующий комплекс очень разнообразен, что указывает на благоприятные условия обитания для многих видов. *Ch. plumosus* – главный вид в группе доминирования – принадлежит к 7-й трофической группе детритоядных организмов ИТК [25], наряду с *L. hoffmeisteri*. Также в группе доминирова-

ния представлен *Glyptotendipes glaucus*, принадлежащий к 8-й трофической группе ИТК – фильтраторы (растительноядные животные, питающиеся находящимися во взвешенном состоянии в воде органическими веществами, грибами, бактериями и фитопланктоном). Питание происходит путем активной фильтрации. В группу входят виды, которые для поиска пищевых объектов в перемещении не нуждаются, а также виды, постоянно перемещающиеся в силу биологических особенностей. Субдоминант *P. holotanypus* относится к 9-й трофической группе ИТК (активные хищники). Трофическая структура данного участка водохранилища близка таковой на ст. 1. Среди субдоминантов присутствуют пиявки *Erpobdella octoculata*, *L. hoffmeisteri* (7 группа) и *P. holotanypus* (9 группа). Причем *E. octoculata* принадлежит к 10-й трофической группе ИТК: хищные животные, питающиеся исключительно на малоподвижном макрозообентосе (*Oligochaeta* и *Chironomidae*) путем их засасывания целиком.

Таким образом, доминирующий комплекс ст. 3 очень самобытен, не похож на другие участки Исетского водохранилища, состоит из четырех трофических групп макрозообентоса.

На ст. 4, расположенной южнее острова Соловецкого, сформировался монодоминантный биоценоз с абсолютным доминированием хирономиды *Chironomus gr. plumosus*. В группе субдоминантов представлен также один вид – олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* (рис. 6). Доминирующий комплекс

беден, указывает на специфические условия, благоприятные только для обитания детритоядных видов 7-й трофической группы организмов ИТК [25]. Трофическая структура данного участка Исетского водохранилища близка участку на ст. 2.

На ст. 5, расположенной севернее острова Соловецкого, также как и на ст. 4, сформировался монодоминантный биоценоз с абсолютным доминированием хирономиды *Chironomus gr. plumosus*. В группе субдоминантов один вид – олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* (рис. 7). Доминирующий комплекс беден, что указывает на специфические условия, благоприятные только для обитания детритоядных видов 7-й трофической группы организмов ИТК [25]. Трофическая структура данного участка водохранилища идентична ст. 4.

На расположенной в устье р. Черной ст. 6 сформировался монодоминантный биоценоз с исключительным доминированием моллюска *Lymnaea stagnalis*, благодаря очень большой индивидуальной биомассе выловленного организма. Группа субдоминантов состояла из четырех видов разной таксономической принадлежности: хирономиды *Glyptotendipes glaucus*, пиявки *Erpobdella octoculata*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и

стрекозы *Somatochlora metallica* (рис. 8). Разнообразный доминирующий комплекс указывает на благоприятные условия обитания для многих видов. *L. stagnalis* является единственным видом, принадлежащим к 4-й и 6-й

трофическим группам ИТК одновременно [25]. Данный вид брюхоногого моллюска в зависимости от ситуации и доступности пищевых ресурсов питается растительностью и полуразрушенными растительными остатками крупных размеров (> 1 мм). Обычно это макрофиты, перифитон и аллохтонная органика. Это трофическое поведение 4-й группы. *L. stagnalis* ведет себя и как представитель 6-й трофической группы – растительноядные животные, ротовые органы которых приспособлены к соскребанию бактериальной и растительной пленки, перифитона с твердых субстратов. В питании они не избирательны, помимо водорослей поглощают минеральные частицы и мелких животных перифитонных обрастаний.

Группа видов субдоминантов состоит из хирономиды *Glyptotendipes glaucus*, принадлежащей к 8-й трофической группе ИТК (фильтраторы); пиявки *Erpobdella octoculata* – к 10-й трофической группе (хищные животные); олигохет *L. hoffmeisteri* относится к 7-й группе (детритоядные); стрекозы *S. metallica* принадлежат к 1 группе (хищные животные), питающиеся организмами зоопланктона и бентоса размером более 1 мм, почти не оставляя от своей жертвы остатков (охотятся посредством засады или активного преследования).

Таким образом, доминирующий комплекс ст. 6 очень самобытен и функционально разнообразен, похож на участок возле плотины водохранилища (ст. 3), представлен шестью трофическими группами макрозообентоса.

По результатам исследований структуры доминирования и трофического состава макрозообентоса за год в Исетском водохранилище можно выделить несколько крупных зон (рис. 2). Первая зона включает акваторию водоема в районе ст. 1 и 2, которые очень похожи по структуре доминирования и по трофической структуре сообществ. Вторая зона водоема включает центральную акваторию (ст. 4 и 5), чья трофическая структура и доминирование идентичны. Третья зона водохранилища разорвана, включает похожие по трофической структуре и индексу доминирования ст. 3 и 6. Эти станции имеют сходство в условиях среды: умеренно низкие фоновые температуры воды, слабое, но заметное течение воды (0,01–0,05 м/с), повышенное содержание взвешенных веществ в толще воды.

В заключение, опираясь на результаты двухлетнего обследования макрозообентоса и имеющиеся литературные данные [26], можно утверждать, что экосистема Исетского водохранилища стабилизируется, завершая цикл перехода от высокопродуктивного водоема к низкопродуктивному. В сопоставлении с результатами обследования водоема 2014 г. наблюдается стабилизация и некоторый рост биомассы макрозообентоса – основного кормового ресурса ихтиофауны Исетского водохранилища. В сентябре отмечен резкий рост биомассы макрозообентоса на ст. 5 (севернее о. Соловецкий) до 4,8 г/м³. В июле 2015 г. подобный участок был выявлен в устье р. Черной – 10,63 г/м³ (ст. 6).

Многолетние изменения макрозообентоса Исетского водохранилища

По количественным показателям макрозообентоса можно судить о развитии кормовой базы для ихтиофауны. Несомненно, что каждое значимое событие, затрагивающее функционирование Исетского водохранилища, приводит к перестройке качественного и количественного состава гидробиоценоза. На примере макрозообентоса прослеживается синергетическая эволюция антропогенных воздействий на водоем и отклика экосистемы на такое действие.

На рис. 1 представлены обобщенные литературные и натурные данные по изменению численности и биомассы макрозообентоса на протяжении ряда лет с момента перехода Исетского озера в состояние водохранилища.

Уровень кормности водоемов определяли по рыбохозяйственной шкале, разработанной сотрудниками ГосНИОРХа [27]. Согласно этой шкале к малокормным относятся водоемы, биомасса зообентоса в которых составляет менее 3,0 г/м², к средnekормным 3,1–5,0 г/м², выше средней кормности 5,1–8,0 г/м², высококормным 8,1–15,0 г/м² и весьма высококормным > 15,0 г/м². Потенциал производства рыбопродукции на водохранилище понизился особенно сильно в последние годы, судя по приведенным ниже данным изучения кормовой базы для рыб.

В пробах 1948 г. средняя биомасса макрозообентоса равнялась $6,9 \text{ г/м}^2$ при численности 1572 экз/м^2 [26]. Кормность водоема оценивалась «выше средней». В летних пробах 1962 г. средняя биомасса донных организмов составила $3,5 \text{ г/м}^2$, численность – 633 экз/м^2 [26]. Кормность водоема оценивалась как «средняя». В 2012 г. биомасса бентоса в среднем по акватории составила $1,97 \text{ г/м}^2$ при численности 364 экз/м^2 . Причем, в теплой части возле пос. Мурзинка численность и биомасса составили 247 экз/м^2 и $1,52 \text{ г/м}^2$ соответственно. В районе плотины количественные характеристики макрозообентоса значительно выше: 481 экз/м^2 и $2,43 \text{ г/м}^2$. Кормность водоема оценивалась как «малая».

Биомасса бентоса в 2013 г. в среднем по акватории составила $1,44 \text{ г/м}^2$ при численности 220 экз/м^2 . В «теплой» зоне (ст. 1, 2, 3) численность и биомасса были равны 231 экз/м^2 и $0,90 \text{ г/м}^2$. В районе плотины (ст. 5) количественные характеристики макрозообентоса сопоставимы: 213 экз/м^2 и $0,85 \text{ г/м}^2$. Кормность водоема оценивалась как «малая».

В 2014 г. средняя биомасса бентоса по акватории за год составила $0,88 \text{ г/м}^2$ при численности 230 экз/м^2 . Полученные данные являются самыми низкими из ряда имеющихся наблюдений. Кормность водоема оценивалась как «малая». Биомасса бентоса в 2015 г. в среднем по акватории составила $2,15 \text{ г/м}^2$ (в июле – $2,79$) при численности 387 экз/м^2 (в июле – 308). Причем, в «нейтральной» зоне, севернее о. Соловецкого (ст. 5), наблюдались максимальные величины для водоема, численность и биомасса 587 экз/м^2 и $4,8 \text{ г/м}^2$. Кормность водоема оценивалась в среднем как «малая».

В многолетнем аспекте биомасса макрозообентоса Исетского водохранилища снижается, что сопровождается изменением видового состава донных сообществ. По наблюдениям М.Л. Грандиловской-Дексбах [26] в 1948 г. в водоеме регулярно и обильно встречался гаммарус. В исследованиях 1961–1962 гг. гаммарус уже не обнаруживается, что имеет место и в исследованиях 2012–2015 гг. Также исчезли крупные виды хирономид (*Pseudochironomus*, *Tanytarsus*), а численность крупных особей *Chironomus gr. plumosus* отличалась очень низким значением: иногда одна личинка приходилась на 1–2 пробы. Отчасти такая ситуация объясняется интенсивным выеданием кормовых организмов макрозообентоса поголовьем леща, достигавшего высокой плотности в 1940–1950-х годах после проведения интродукции [28].

Таким образом, перемены в качественном составе макрозообентоса непременно приводят к количественным изменениям в его численности и биомассе. Очевидно, что в Исетском водохранилище продолжается многолетний тренд снижения продуктивности макрозообентоса. Наличие таких многолетних трендов отмечено в ряде исследований для Горьковского [29], Ивановского и Рыбинского водохранилищ [30].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Влияние отдельных природных факторов на развитие зообентоса водохранилищ во многих случаях трудно определить не потому, что оно мало, а потому что маскируется антропогенным воздействием на экосистемы водоемов. Именно многофакторное антропогенное воздействие на Исетское водохранилище привело к изменению химизма воды, термического режима водохранилища и структурной перестройке сообщества макрозообентоса, состояние которого можно охарактеризовать как стабильно угнетенное, с низким биоразнообразием и слабым продукционным потенциалом. Следует отметить, что текущее состояние Исетского водохранилища по биоразнообразию гидробионтов намного благополучнее исходного, природного озера Исетского начала XVIII в., когда водоем представлял собой заболоченное мелководье с кислой водой, хронически испытывающее ежегодные заморы.

Эволюция Исетского водохранилища может служить тем редким примером антропогенной сукцессии водоема, когда сначала произошло поступательное улучшение состояния его экосистемы за счет преобразований, связанных с хозяйственной деятельностью человека (до 1960-х годов), затем процесс пошел в обратном направлении, сопровождаясь качественным и количественным обеднением сообществ макрозообентоса за счет продолжающегося роста тепловой нагрузки на водоем.

Считаем важным продолжить регулярные исследования по влиянию теплового «загрязнения» на гидробиоценозы, макрозообентос, как важный элемент кормовой базы ихтиоценоза. Подобных исследований проводится немного, между тем эффект от работы тепловых станций на водные биоресурсы неоднозначный: он может привести как к стимуляции продукционных процессов, так и к их резкому торможению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Перова С.Н.* Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.
2. Водохранилища и их воздействие на окружающую среду. М.: Наука, 1986. 368 с.
3. Волга и ее жизнь / под ред. Н.В. Буторина, Л.: Наука, 1978. 348 с.
4. *Эдельштейн К.К.* Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
5. *Пирожников П.А.* Биопродукционный эффект подпора крупных рек и его рыбохозяйственное значение: сб. Волга-1 // Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Мат-лы. конф. Куйбышев, 1971. С 193–208.
6. *Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Бентос крупных водохранилищ на Волге: сб. Волга-1 // Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Мат-лы. конф. Куйбышев, 1971. С. 124–131.

7. Давыдов В. Г., Поддубная Л. Г. Функциональная морфология фронтальных и маточных желез у представителей цестод отряда Caenophyllidea // Паразитология. 22 (6): 1988. С. 449–456.
8. Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Эколог. исслед. водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. М.: Наука, 1982. С. 211–228.
9. Соколова Н.Ю., Извекова И.Э., Львова А.А., Сахарова М.И. Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 209 с.
10. Карнаухов В.Н. Роль моллюсков с высоким содержанием каротиноидов в охране окружающей среды от загрязнения. Пущино. 1978. 73 с.
11. Гриневич В.И. Газета «Красное знамя». г. Верхняя Пышма, 04.05.1976.
12. Музей энергетики Урала. Режим доступа: <http://musen.ru/chronicle/1936/>
13. Соколова М.Н. Гидрохимические характеристики водоемов Свердловского района // Отчет по НИР / УралНИОРХ, Свердловск. 1934.
14. Анциферова В.Е. Санитарное состояние Исетской водной системы // Тр. науч.-исслед. ин-тов Свердл. облздравотдела, Свердловск. 1936.
15. Балабанова З.М., Сысолятина Т.А. Водоемы Большого Свердловска // Тр. Ур. отд. Сибирского науч.-исслед. ин-та рыбного хозяйства. Т. VII. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1966. С. 107–132.
16. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.
17. Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные (под ред. С.Я. Цалолихина). СПб.: РАН, 1994. 400 с.
18. Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые (под ред. С.Я. Цалолихина). СПб.: РАН, 1997. 448 с.
19. Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые (двукрылые) / под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: РАН, 1999. 1000 с.
20. Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые (ручейники, чешуекрылые, жесткокрылые, сетчатокрылые, большекрылые, перепончатокрылые) / под ред. С.Я. Цалолихина. СПб.: РАН, 2001. 840 с.
21. Определитель водных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
22. Askew R.R. The dragonflies of Europe. Harley Books, 1988. 213 p.
23. Edington J.M., Hildrew A.G. A key to the caseless caddis larvae of the British Isles with notes on their ecology // Freshwater Biological Association. Scientific Publication. 1981. No. 43. P. 97.
24. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распределение донной фауны в водоемах дельты Дона // Тр. АзЧерНИРО, 1940. Т. 12. 60 с.
25. Программа расчета ИТК «MaTroS». Режим доступа: <http://macro.nemi-ekb.ru/index.php?r=site/login>
26. Грандильевская-Дексбах М.А. Донная фауна и питание рыб озер Исетское, Шарташ, Балтым и Половинное // Тр. Ур. отд. Сибирского НИИ рыбного хозяйства. 1966. Т. 7. С. 133–165.

27. Пидгайко М.Л., Александров Б.И., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.
28. Перминов Л.Г. Ихтиофауна озер Исетское и Половинное и ее хозяйственное использование // Отчет по НИР / УралНИОРХ, Свердловск. 1963.
29. Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод. 2002. № 3. С. 55–64.
30. Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем северо-запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 49 с.

Сведения об авторе:

Павлюк Тимур Евгеньевич, канд. биол. наук, заведующий сектором гидробиологических исследований, ФГБУ «Российский научно-исследовательский институт комплексного использования и охраны водных ресурсов» (ФГБУ РосНИИВХ), Россия, 620049, г. Екатеринбург, ул. Мира, 23; e-mail: T.Pavluk@rambler.ru