

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

МОРОЗОВСЬКА ІРИНА ОЛЕКСІЇВНА

УДК [574.5:[591.524.11+574.586]] (621.311.25)

ДИСЕРТАЦІЯ

**СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ КОНСОРТИВНОГО ТИПУ В БЕНТОСІ ТА
ПЕРИФІТОНІ ВОДОЙМИ-ОХОЛОДЖУВАЧА АЕС**

03.00.17 – гідробіологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук
Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів та текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело.

_____ І.О. Морозовська
підпис здобувача

Науковий керівник: Протасов Олександр Олексійович, доктор біологічних наук,
професор

КИЇВ-2019

АНОТАЦІЯ

Морозовська І.О. Структура угруповань консортивного типу в бентосі та перифітоні водойми-охолоджувача АЕС. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) зі спеціальністю 03.00.17 «Гідробиологія». – Інститут гідробиології НАН України, Київ, 2019.

Проблема формування структури біотичних угруповань є однією з важливих в гідробиології та екології. Існує широкий градієнт угруповань водних організмів, в яких в різній мірі існують постійні біоценотичні зв'язки між популяціями. Значне місце в водних гідроекосистемах займають угруповання консортивного типу, де більшість зв'язків має відношення до центрального виду-едифікатору (Голубець, 2000; Мазинг, 1966; Мальцев, 1987; Протасов, 2006). Тому вивчення саме таких угруповань є дуже важливим. Крім того, показано, що саме такі угруповання викликають найбільші біологічні перешкоди в роботі обладнання систем водопостачання (Харченко, 1981; Протасов, 2011).

Консорції – це сукупність особин різних видів, у центрі якої знаходиться особина будь-якого автотрофного або гетеротрофного виду, компоненти якої тісно пов'язані з центром і між собою трофічними, топічними, фабричними або форичними зв'язками (Беклемішев, 1951; Голубець, 2000). Угруповання консортивного типу – це такий тип угруповань, в яких існує популяція чи декілька популяцій, що значно модифікують середовище для інших.

Водойми-охолоджувачі являють собою унікальний екологічний об'єкт для важливих гідробиологічних досліджень: вони є не тільки технічними водними об'єктами спеціального призначення, але і елементами ландшафтних комплексів того чи іншого регіону. Технічні системи водопостачання АЕС відрізняється великою різноманітністю ділянок мешкання для гідробіонтів, просторовою

складністю, неоднорідністю термічних, гідродинамічних умов, характером субстрату. Дрейсена, що мешкає в бенталі та перифіталі відіграє велику роль в процесах модифікації середовища в угрупованнях (Афанасьєв, Протасов, 1987). Інтенсивно розвиваючись в водоймах-охолоджувачах, вона створює складну просторову структуру поселення молюсків, де відіграє роль не лише домінуючого виду, а вида-едифікатора, змінюючого місця мешкання супутніх видів безхребетних. До складу угруповань з домінуванням дрейсени входять організми, які по різному залежать від складності просторової структури її поселень. Дрейсена, створюючи просторово складні конгрегації, активно формує середовище для інших видів в угрупованні. В зв'язку з цим угруповання з домінуванням прикріплених молюсків можна розглядати як центр консорції (Харченко, Протасов, 1981). Окрім дрейсенід функції едифікаторів можуть виконувати інші молюски, губки, мохуватки, водорості та вищі рослини (Мальцев, 1987; Протасов, 2006).

У роботі висвітлені закономірності формування структури угруповань консортивного типу в бентосі та перифітоні в умовах водних об'єктів технічного призначення. В роботі викладені результати багаторічних досліджень угруповань консортивного типу в бентосі та перифітоні у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС, а також, в порівняльному аспекті, в річці Гнилий Ріг (вододжерело водойми-охолоджувача ХАЕС), у водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС та Канівському водосховищі. Дослідження проводили у 2005–2014 рр.

За період досліджень оброблено близько 300 кількісних і якісних гідробіологічних проб, для дослідження розмірної структури і фенотипової мінливості в популяції *Dreissena polymorpha* Pallas було оброблено 4400 черепашок молюсків.

Метою роботи було: встановлення складу та закономірностей формування структури угруповань консортивного типу в бентосі та перифітоні в умовах водних об'єктів технічного призначення.

Дослідженнями передбачалось вирішення таких завдань:

1. Визначити консортивні угруповання в бентосі та перифітоні для подальшого їх дослідження;
2. Дослідити склад та структурні показники (якісні та кількісні) угруповань з різними видами-едифікаторами, та в різних умовах існування;
3. Визначити особливості формування консортивних угруповань у часі, а саме динаміку змін складу угруповань та період формування угруповань, що можуть викликати біоперешкоди;
4. Дослідити популяційні характеристики одного з основних видів-едифікаторів (*Dreissena polymorpha*) в консортивних угрупованнях водойми-охолоджувача АЕС.

Комплексні гідробіологічні дослідження на водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС показали, що в бентосі і перифітоні угруповання, що відповідають ознакам консортивних (домінант є едифікатором, значні показники рясності) – це угруповання великих Unionidae з друзми дрейсени, угруповання *D. polymorpha* у вигляді друз моллюсків на донному ґрунті, угруповання обростання на техногенних субстратах.

У досліджених водоймах консортивні угруповання не відрізнялися значним таксономічним багатством. Однак таксономічне багатство всіх угруповань було досить великим і налічувало 102 види та надвидових таксона. Встановлено існування консорційних угруповань з двома і більшою кількістю едифікаторів.

За даними досліджень консорцій з двома едифікаторами було встановлено, що поселення дрейсени не завдають негативного впливу на базібіонтів (Unionidae), в той же час друзи дрейсени є привабливим біотопом для рухливих організмів.

Дослідження консортивних угруповань з домінуванням дрейсени, які було названо за домінантами: *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*Tubificidae* sp.+*L. nervosus*) у підвідному каналі, *D. polymorpha*+(*P. convictum*+*E. tenellus*+*Tubificidae* sp.) на греблі та *D. polymorpha*+(*E. carteri*+*E. tenellus*) у південному районі у водоймі-

охолоджувачі ХАЕС показали, що вони досягають високих значень біомаси і можуть викликати біологічні перешкоди в експлуатації гідроспоруд, систем охолодження. Встановлено, що загальна біомаса в угрупованнях дрейсени може сягати 19750,65 г/м², в угрупованнях з домінуванням мохуваток 1167,00 г/м².

На основі досліджень складу угруповань було побудовано графічні моделі біоценоотических зв'язків. Встановлено, що найбільш важливими і поширеними є топичні біоценоотичні зв'язки. Всього в угрупованнях виділено від 15 до 39 біоценоотичних зв'язків.

Було проведено типізацію угруповань і виділено 6 типів, що відрізнялися складом та кількістю видів-едифікаторів, а також складністю ценоотичних зв'язків. До першого типу віднесено угруповання з одним, або двома видами-едифікаторами, один з яких є рухливим базибіонтом (*Unionidae*), тобто визначає форичні та топичні зв'язки в угрупованнях. До другого типу відносилися угруповання з одним видом-едифікатором (*Dreissena*), що створює конгрегації (друзи) в біотопі, який пов'язаний з донними ґрунтами. Третій тип – угруповання з одним едифікатором (*Dreissenidae*), що створює конгрегації в біотопах, які пов'язані з техногенними субстратами. Також на експериментальних субстратах було виділено три типи угруповань перифітону: з одним видом-едифікатором, що створює конгрегації (друзи дрейсени); з едифікатором – масивною колонією губки *Spongilla lacustris* L. та з едифікатором – губчастою колонією мохуватки (*Plumatella fungosa* Pallas).

Встановлено, що формування консортивних угруповань відбувалося досить швидко. Угруповання з домінуванням мохуваток досягали максимуму розвитку за 2–3 місяці, угруповання з домінуванням дрейсенід – за півроку, тобто за один вегетаційний сезон. Вперше було встановлено явище послідовної заміни одного консортивного угруповання (з домінуванням моховаток, губок) іншим – з домінуванням дрейсенід.

Для встановлення періодів формування консортивних угруповань в системах водопостачання АЕС було встановлено експериментальні модельні субстрати у

підвідному каналі. Протягом першого періода (35–41 доба) субстрати не заселяються прикріпленими формами. Початок формування угруповань обростання відбувається в кінці весняного періоду. Тому можна прогнозувати, що вільні від обростань системи водопостачання не будуть заселятися принаймні взимку і до весняного періоду значною кількістю організмів. В якості гідробіонтів, які призводять до біоперешкод в системах водопостачання виступає губка, дрейсена. В цілому для формування значних поселень дрейсени необхідно близько 150 діб. Таким чином, в кінці літнього періоду і восени необхідно проводити заходи щодо усунення обростання з систем водопостачання АЕС. Матеріали цих досліджень використані в рекомендаціях з проведення гідробіологічного моніторингу водойм-охолоджувачів АЕС.

Дослідження популяцій дрейсени у водоймі-охолоджувачі показало наявність 7 типів її розмірної структури. Найбільш часто була відмічена структура з переважанням особин середньої розмірної групи 11–15 мм. Це свідчить про досить сталий розвиток популяцій, що є передумовою сталого розвитку і консортивних угруповань. Встановлено, що в умовах водойми-охолоджувача, де існує особливий термічний режим є тенденція до зменшення максимального розміру моллюсків.

В якості порівняння з водоймою-охолоджувачем Хмельницької АЕС представлені додаткові дані щодо специфічних консортивних угруповань у водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС та Канівському водосховищі. Особливістю ВО ЧАЕС була наявність серед видів-едифікаторів двох видів дрейсени, серед консортів були відмічені інвазивні ракоподібні понто-каспійського комплексу, яких не було у водоймі-охолоджувачі ХАЕС. Для угруповань у Канівському водосховищі було характерно досить короткочасне домінування мохуваток *P. fungosa* з заміною цього домінанта дрейсенідами.

Ключові слова: перифітон, бентос, водойма-охолоджувач, АЕС, консорція, угруповання консортивних типу, консорт, едифікатор.

ABSTRACT

Morozovskaya I.A. The structure of consortium-type communities in the benthos and periphyton of the NPP cooling pond. – Qualification scientific work as a manuscript.

Thesis for the degree of Candidate of biological sciences (Doctor of Philosophy) with specialty 03.00.17 “Hydrobiology”. – Institute of Hydrobiology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2019.

The problem of forming of the structure of biotic communities is one of the important in hydrobiology and ecology. There is a wide gradient of water organisms communities, in which to varying degrees, there are constant biocenotic relationships between populations. Communities of a consortium type, where most of the relationships are related to the central type of edificator occupy a significant place in water ecosystems (Golubets,, 2000; Mazing, 1966; Maltsev, 1987; Protasov, 2006). Therefore, the study of such communities is very important. Also shown precisely such communities cause the greatest biological hindrances in the operation of water supply systems (Kharchenko, 1981; Protasov, 2011).

Consortiums are a complex of individuals of different species, in the center of which there is an individual of any autotrophic or heterotrophic species, components of which are closely connected with the center and with themselves trophic, topic, fabric or foretic relationships (Beklemishev, 1951; Golubets, 2000). Communities of consortium type are a type of communities in which there is a population or several populations that significantly modify the environment for others ones.

Cooling ponds are a unique ecological object for important hydrobiological studies: they are not only technical water bodies of special purpose, but also elements of landscape complexes of one or another region. The technical water supply systems of the NPP are characterized by a large variety of habitat areas for hydrobionts, spatial complexity, heterogeneity of thermal, hydrodynamic conditions, the nature of the

substrate. *Dreissena* living in benthal and perifital plays an important role in the process of modifying the environment in communities (Afanasyev, Protasov, 1987). Intensively developing in the cooling pond it creates a complex spatial structure of the settlement of mollusks, where plays the role of not only the dominant species, but the species-edificator, changing the habitats of the associated species of invertebrates. Zebra mussel communities include organisms that depend differently on the complexity of the spatial structure of its settlements. *Dreissena*, creating spatially complicated congregations, actively forms the environment for other species in the communities. In this regard, the attached mollusks community can be considered as center of consortium (Kharchenko, Protasov, 1981). In addition to Dreissenidae the edificator functions can be performed by other mollusks, sponges, bryozoa, algae and higher plants (Maltsev, 1987; Protasov, 2006).

In the work considered patterns of the consortium-type of benthic and periphytic communities structure formation in the conditions of technical water bodies. The thesis presents the results of long-term studies of consortium-type communities in benthos and periphyton in the cooling pond of the Khmelnitsky nuclear power plant (KhNPP), as well as, in comparative terms, in the Gniloy Rog river (water source of the KhNPP cooling reservoir), in the Chernobyl nuclear power plant cooling reservoir, and Kaniv reservoir. Studies were conducted in 2005–2014.

During the study period, about 300 quantitative and qualitative hydrobiological samples were processed, and 4400 mollusk shells were processed to study the dimensional structure and phenotypic variability in the *Dreissena polymorpha* population.

The purpose of the work was: determination of composition and regularities of the formation of the structure of consortium type communities in benthos and periphyton in conditions of technical water bodies.

Research involves solution of such tasks:

1. To identify consortium communities in benthos and periphyton for their further research;
2. To study the composition and structural indicators (qualitative and quantitative) of communities with different species-edificators and in different habitats;
3. To determine the peculiarities of the formation of consortium communities in time, namely, the dynamics of changes in the composition of communities and the period of formation of communities that may cause hindrances;
4. To study the population characteristics of one of the main species-edificators (*Dreissena polymorpha*) in the consortium communities of the NPP cooling pond.

Complex hydrobiological studies on the Khmelnitsky NPP cooling pond have been shown in the benthos and periphyton the communities, corresponding to the signs of consortia (dominant-edificator, significant indicators of abundance) are a communities of large Unionidae with druses of *Dreissena*, communities of *D. polymorpha* in the form of druses of molluscs on the bottom, fouling communities on technogenic substrates.

In the studied reservoirs, consortium groups did not differ in significant taxonomic richness. However, the taxonomic richness of all communities was quite large: a total of 102 species and supraspecific taxa of hydrobionts were recorded.

According to studies of consortia with two edificators, it was found that the settlement of *Dreissena* do not have a negative impact on the basibionts (Unionidae), while the drusen of the *Dreissena* was the attractive biotope for mobile organisms.

Studies of consortia communities with dominated by *Dreissena*, which were named as dominant *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*Tubificidae* sp.+*L. nervosus*) in intake channel, *D. polymorpha*+(*P. convictum*+*E. tenellus*+*Tubificidae* sp.) on the dam and *D. polymorpha*+(*E. carteri*+*E. tenellus*) in the southern part of the KhNPP cooling pond showed that they reach high values of biomass and can cause biological hindrances in

the operation of hydro facilities, cooling systems. It is established the total biomass in the *Dreissena* communities can reach 19750,65 g/m², in communities with a domination of Bryozoa – 1167,00 g/m².

Based on studies of the composition of the groups, graphic models of biocenotic relationships were constructed. Found that the most important and common are topical biocenotic relationships. All from 15 to 39 biocenotic links were identified in the communities.

Typization of groups was carried out and 6 types were distinguished. These types differed in the composition and number of species-edificators, as well as the complexity of biocenotic relationships. Communities with one or two species-edificators, one of which is a mobile basibiont (*Unionidae*) i.e determines foretic and topical relationships in groups related to the first type. Communities with one species-edificator (*Dreissena*), which creates congregations (druses) in a biotope that is associated with bottom soils belonged to the second type. The third type – communities with one edificator (*Dreissenidae*), which creates congregations in biotopes that are associated with technogenic substrates. Three types of periphyton communities: with one species-edificator, which creates congregations (druses of *Dreissena*) with the edificator – a massive colony of *Spongilla lacustris* L. sponge and with a edificator – a spongy colony of bryozoa (*Plumatella fungosa* Pallas) also were distinguished on experimental substrates.

It was established that the formation of consortium communities took place fairly quickly. The group with the predominance of bryozoans reached a maximum of development in 2-3 months, the groups with the dominance of dreissenid – in six months, that is, in one growing season. For the first time, the phenomenon of successive replacement of one consortia communities (with domination of bryozoans, sponges) with another – with domination of dreissenids was established.

The data obtained allow us to draw practical conclusions. During the first period (35-40 days), the substrates are not populated with attached forms. The formation of fouling communities occurs at the end of the spring period. Therefore, it can be

predicted that water supply systems free from fouling will not be populated at least in winter and until the spring period by a significant number of organisms. As hydrobionts, which lead to biological hindrances in the water supply systems, the sponge, *Dreissena* are. In general, it takes about 150 days to form significant settlements. Thus, at the end of the summer period and in the autumn it is necessary to take measures to eliminate fouling from the NPP water supply systems. The materials of these studies are used in the recommendations for the hydrobiological monitoring of cooling of nuclear power plants.

Thus, measures to eliminate fouling from NPP water supply systems should be carried out at the end of the summer and in the autumn. The materials of these studies are used in the recommendations for the hydrobiological monitoring of NPP cooling ponds.

Investigation of the *Dreissena* populations in the cooling pond showed the presence of 7 types of its size structure. The structure with predominance of individuals of the size middle group of 11–5 mm was marked most often. This indicates about a rather sustainable development of populations, which is a prerequisite for sustainable development of consortium communities. It is established that in a cooling pond with a special thermal regime there is a tendency to decrease of the maximum size of molluscs.

The additional data about specific consortium communities in the Chornobyl NPP cooling pond and Kaniv reservoir are presented as a comparison with the Khmelnytsky NPP cooling pond. A feature of the first was the presence among species- edificators of two types of *Dreissena*, among the consorts were marked invasive crustacean of ponto-caspian complex, which was not in the KhNPP cooling pond. For communities in the Kaniv reservoir, the short-term dominance of the bryozoan *P. fungosa* with replacement of the dominance of dreissenids was characterized.

Keywords: periphyton, benthos, cooling pond, NPP, consortia, consortium-type communities, consort, edificator.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Монографії

1. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки // Протасов А.А., Семенченко В.П., Тимченко В.М., Бузевич И.Ю., Гулейкова Л.В., Дьяченко Т.Н., Морозова А.А., Юришинец В.И., Ярмошенко Л.П., Примак А.Б., **Морозовская И.А.**, Масько А.Н., Голод А.В. – Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2011. – 234 с. (*збір, обробка та аналіз матеріалу, участь у написанні розділів 4.4.2., 4.5.2., 4.6.*)

Статті у фахових виданнях

2. **Морозовская И.А.**, Бабарига С.П. Динамика размерного состава *Dreissena polymorpha* Pall. на экспериментальных субстратах в водоеме-охладителе ХАЭС. // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2008. № 3 (37). С.117–120. (*збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті*).
3. Силаева А.А., Протасов А.А., **Морозовская И.А.** Обнаружение массовых поселений двустворчатых моллюсков // Вестн. зоологии. 2009. Т. 43, № 5. С. 448. (*збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті*).
4. Протасов А.А., Юришинец В.И., **Морозовская И.А.** Консорция и консортивные отношения в гидробиоценозах // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46, №3. С. 3–18. (*збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті*).
5. **Морозовская И.А.**, Протасов А.А. Динамика изменения размерного состава дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) и фенотипической изменчивости в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2010. № 2 (43). С. 364–366. (*збір, обробка, аналіз матеріалу, написання статті*).

6. **Морозовская И.А.**, Протасов А.А., Силаева А.А. О структуре консорции донных двустворчатых моллюсков // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2012. № 2 (51). С. 193–197. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу, написання статті)*.
7. Силаева А.А., Протасов А.А., **Морозовская И.А.** Особенности поселений двустворчатых моллюсков в реке-водоисточнике водоема-охладителя // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2012. № 2 (51). С. 236–240. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті)*.
8. Silayeva A.A., Protasov A.A., **Morozovskaya I.A.** Epibiotic Communities of *Dreissena polymorpha* Pall. on the Shells of Unionidae. – Hydrobiol. J. – 2011. – Vol. 47, N 1. – P. 15–28. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті)*.
9. Sylayeva A.A., Protasov A.A., **Morozovskaya I.A.** Interrelation between Unionids and its epibionts in cooling pond of nuclear power plant. // Vestn. Zool. 2012. T. 46, № 6. С. 533–538. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті)*.
10. Sylayeva A.A., Protasov A.A., **Morozovskaya I.A.** The dynamic of congregation of bivalves in the small river // Vestn. Zool. 2014. Vol. 48, Iss. 5. P. 476. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті)*.
11. Протасов А.А., **Морозовская И.А.**, Гурьянова Г.А., Ласковенко Н.Н. Исследования полимерных необрастающих покрытий в условиях Каневского водохранилища. // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2015. № 3–4 (64). С. 561–564. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті)*.

Статті у інших виданнях

12. Makhutova O.N., Protasov A.A., Gladyshev M.I., Sylayeva A.A., Sushchik N.N., **Morozovskaya I.A.**, Kalachova G.S. Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? // Zoolol. studies. 2013. Vol. 52, N 56. P. 1–10. *(Збір, обробка, аналіз матеріалу)*.
13. Силаева А.А., Протасов А.А., **Морозовская И.А.** Многолетняя динамика популяций и сообществ дрейссенид (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в бентосе и перифитоне водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС // Поволжский экол. журн.

2015. № 1. С. 80–90. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті*).

14. Protasov A., Sylaieva A., **Morozovska I.**, Lopes-Lima M., Sousa R. A massive freshwater mussel bed (Bivalvia: Unionidae) in a small river in Ukraine // *Folia malacologica*. 2015. Vol.23. P. 273–277. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу*).

15. Протасов А.А., Морозовская И.А., Ласковенко Н.Н. Использование метода экспериментальных субстратов в мониторинге биологических помех в работе систем водоснабжения и тестировании необрастающих покрытий // *Ядерная энергетика та довкілля*. №1 (11). 2018. С. 54–58. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні статті*).

Матеріали та тези доповідей конференцій

16. Силаева А.А., Протасов, А.А. **Морозовская И.А.**, Бабарига С.П., Куриленко О.Г. Раковины *Unionidae* как субстрат для поселения дрейссены в водоеме-охладителе. // *Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. I-ой Междунар. Школы-конф. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С.128–131. (Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні роботи)*.

17. **Морозовська І.О.**, Протасов О.О. Відмінності популяційної структури *Dreissena polymorpha* Pallas в перифітонній та бентосній частинах її популяції у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС // *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького природного парку: матер. наук. конф. 2012 р., смт. Шацьк. Львів: СПОЛОМ, 2012. С. 50. (Збір, обробка, аналіз матеріалу, написання роботи)*.

18. Силаева А.А., Протасов А.А., **Морозовская И.А.** О многолетней динамике сообществ дрейссенид в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // *Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и матер. докл. II-ой междушк.-конф. Борок. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 96–101. (Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні роботи)*.

19. **Морозовская И.А.**, Протасов А.А. Влияние гидрофизических факторов на зооперифитон в водоемах технического назначения // Фізичні методи в екології, біології та медицині: матер. V наук. конф. (18–21 вересня 2014 р.). Львів–Ворохта. С. 96–98. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, участь у написанні роботи*).
20. Протасов А.А., **Морозовская И.А.** Размерная и фенотипическая структура популяции *Dreissena polymorpha* Pallas в водоеме-охладителе ХАЭС // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. IV межд. науч. конф. «ZOOCENOSIS-2007», Днепропетровск, 2007 г. С. 99–101. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, написання роботи*).
21. **Морозовская И.А.**, Протасов А.А. Изменчивость популяции *Dreissena polymorpha* Pallas по характеру рисунка раковины и меланизации в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. V междунар. науч. конф. «ZOOCENOSIS-2009», Днепропетровск, 2009 г. С. 73–75. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, написання роботи*).
22. **Морозовская И.А.** Консорции в водных экосистемах. // конф. молодых дослідників-зоологів, 2012 р. Київ, Ін-т зоології НАНУ – С. 22–23. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, написання роботи*).
23. **Морозовская И.А.** Формирование сообществ дрейссены и мшанки на экспериментальных субстратах в перифитоне Каневского водохранилища // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: наук.-практ. конф. молодих вчених, 2016 р. С. 39–41. (*Збір, обробка, аналіз матеріалу, написання роботи*).

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ.....	18
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. СТАН ВИВЧЕННЯ КОНСОРЦІЇ ТА КОНСОРТИВНИХ УГРУПОВАНЬ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ).....	26
1.1. Визначення поняття консорції.....	26
1.2. Уявлення про центральний вид консорції.....	28
1.3. Концепції консортивної структури.....	29
1.4. Біоценологічні зв'язки в консорціях.....	30
1.5. Поняття та концепція консорції у гідробіології.....	33
1.6. Споріднені концепції. Концепції «ключових видів» та «екосистемних інженерів».....	35
1.7. Консортивні угруповання у водоймах різного типу.....	35
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ.....	39
2.1. Огляд досліджених водних об'єктів	39
2.2. Використані матеріали та методи досліджень.....	41
РОЗДІЛ 3. КОНСОРТИВНІ УГРУПОВАННЯ У БЕНТОСІ ВО ХАЕС...	50
3.1. Консорції дрейсени на живих перлівницях.....	50
3.2. Консорції дрейсени на черепашках відмерлих перлівниць.....	63
3.3. Консорції у вільних друзах дрейсени на ґрунті.....	69
3.4. Порівняння консортивних угруповань у бентосі ВО ХАЕС.....	76
3.5. Консортивні зв'язки в угрупованнях у бентосі	79
РОЗДІЛ 4. КОНСОРТИВНЕ УГРУПОВАННЯ НА ДВОСТУЛКОВИХ МОЛЮСКАХ р. ГНИЛИЙ РІГ (ВОДОДЖЕРЕЛО ВО ХАЕС).....	83
РОЗДІЛ 5. КОНСОРТИВНІ УГРУПОВАННЯ У ПЕРИФІТОНІ.....	91
5.1. Просторовий розподіл перифітону у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС.....	91
5.2. Таксономічний склад та кількісні характеристики перифітону по	

біотопам.....	93
5.3. Угрупування з домінуванням <i>D. polymorpha</i> у різних біотопах....	96
5.4. Порівняння консортивних угруповань у перифітоні ВО ХАЕС.....	104
5.5. Консортивні зв'язки в угрупованнях перифітону ВО ХАЕС.....	106
5.6. Особливості перифітону водойми-охолоджувача Чорнобильської АЕС.....	110
РОЗДІЛ 6. ФОРМУВАННЯ КОНСОРТИВНИХ УГРУПОВАНЬ	
ЗООПЕРИФІТОНУ НА ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ СУБСТРАТАХ...	118
6.1. Таксономічний склад зооперифітону на експериментальних субстратах (підвідний канал ХАЕС).....	119
6.2. Зміни якісних та кількісних характеристик перифітону на ЕС в процесі розвитку угруповань	121
6.3. Динаміка кількісних показників перифітону на ЕС в процесі розвитку угруповань.....	125
6.4. Консортивні зв'язки в угрупованнях зооперифітону на експериментальних субстратах.....	133
6.5. Особливості перифітону та консортивних угруповань на експериментальних субстратах у Канівському водосховищі.....	139
РОЗДІЛ 7. ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦІЙ ВИДІВ-ЕДИФІКАТОРІВ КОНСОРТИВНИХ УГРУПОВАНЬ.....	146
7.1. Характеристика розмірних показників перлівниць та беззубок.....	146
7.2. Характеристика популяції дрейсени в техноекосистемі ХАЕС.....	147
7.2.1. Зміни розмірної структури популяції дрейсени.....	149
7.2.2. Динаміка показників максимального розміру моллюсків.....	154
7.3. Фенотипова структура популяції дрейсени.....	156
РОЗДІЛ 8. УЗАГАЛЬНЕННЯ	163
ВИСНОВКИ.....	169
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	171
ДОДАТКИ.....	188

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ ПОЗНАЧЕНЬ

ВО	Водойма-охолоджувач
ВВР	Вищі водяні рослини
ЕС	Експериментальні субстрати
НІТ	Нижчий ідентифікований таксон
ПК	Підвідний канал
Півд.	Південний район
ХАЕС	Хмельницька атомна електростанція
ЧАЕС	Чорнобильська атомна електростанція
В	Біомаса безхребетних, г/м ²
В'	Енерговміст, кДж/м ²
h	Глибина, м
H _N	Різноманіття за чисельністю, біт/екз;
H _B	Різноманіття за біомасою, біт/г
N	Чисельність безхребетних, екз/м ²
R	Деструкція, споживання кисню, Дж/м ² ·год.
T	Температура, °C
П. топ	Прямі топічні зв'язки
О. топ	Опосередковані топічні зв'язки
П. троф	Прямі трофічні зв'язки
О. троф	Опосередковані трофічні зв'язки
П. фор	Прямі форичні зв'язки

ВСТУП

Актуальність дослідження.

В теперішній час екологічні проблеми, зокрема проблеми дослідження, раціонального використання гідроекосистем пов'язані з декількома основними напрямками: це збереження та відтворення біологічного різноманіття, пошуки адекватних методів оцінки якості середовища та покращення якості води, умов існування різноманітних гідробіонтів, використання потенціалу самоочищення водойм, зниження рівня біологічних перешкод в системах водопостачання, підвищення біологічної продуктивності гідроекосистем [113, 129].

Практичні життєві проблеми людства не можуть бути вирішені без глибокого дослідження біосферних процесів на різному рівні прояву біотичних та екологічних закономірностей. Саме проблема формування структури біотичних угруповань є однією з важливих в гідробіології та екології. Ще наприкінці 19 ст. гідробіологи (К. Mobius, К. Petersen) звертали увагу на велике різноманіття та широкий спектр структури біотичних угруповань в гідросфері [31]. Значне місце в водних гідроекосистемах займають угруповання консортивного типу, де більшість зв'язків має відношення до центрального виду-едифікатора [17, 50, 51, 99]. Особливості таких угруповань полягають в тому, що в їх структурі велике значення має популяція центрального виду-едифікатора, який суттєво змінює абіо- та біотичне середовище для всіх членів угруповання. Завдяки наявності виду-едифікатора в даному угрупованні з'являються види, які входять до нього тільки через зв'язок з едифікатором. Глибоке дослідження біотичних угруповань неможливе без вивчення ценотичних зв'язків, в тому числі на рівні консорцій.

В прикладному аспекті важливим є те, що саме консортивні угруповання створюють найбільші біологічні перешкоди в роботі обладнання систем водопостачання та гідротехнічного обладнання, в тому числі АЕС [31, 129, 134].

Дослідження процесу формування консортивних угруповань є дуже важливим для обмеження біологічних перешкод систем водопостачання та охолодження АЕС, які викликаються розвитком організмів перифітону та їх угруповань.

Водойми-охолоджувачі являють собою унікальний екологічний об'єкт для фундаментальних гідробіологічних досліджень. Вони є не тільки технічними водними об'єктами спеціального призначення, але і елементами ландшафтних комплексів того чи іншого регіону. Тому їх екологічний стан (екологічний потенціал, згідно Водної Рамкової Директиви ЄС) має бути суттєво не гіршим, ніж у водоймах на прилеглих територіях. Угруповання консортивного типу, в тому числі з домінуванням фільтраторів, відіграють велику роль у біологічному самоочищенні водойм.

Технічні системи водопостачання АЕС відрізняються великою різноманітністю ділянок мешкання для гідробіонтів: просторовою складністю, неоднорідністю термічних, гідродинамічних умов, характером субстрату. В багатьох ділянках умови проживання знаходяться на межі екстремальних, так у теплообмінниках температура води поблизу поверхонь зазвичай більше 40°C, швидкості течії можуть різко мінятися від декількох сантиметрів до метрів в секунду. Крім цього, вся сукупність умов відрізняється великою мінливістю і непередбачуваністю. Системи водоводів можуть багаторазово зупинятися, відключатися.

Консорції – це сукупність особин різних видів, у центрі якої знаходиться особина будь-якого автотрофного або гетеротрофного виду, компоненти якої тісно пов'язані з центром і між собою трофічними, топічними, фабричними або форичними зв'язками [17]. Однією з поширених консорцій в водоймах є консорція дрейсени [134].

Дрейсена бентосу та перифітону відіграє велику роль в процесах модифікації середовища в угрупованнях [6]. Бурхливо розвиваючись в водоймах-охолоджувачах вона створює складну просторову структуру поселень молюсків, де відіграє роль не лише домінуючого виду, а вида-едифікатора, змінюючого

місця мешкання супутніх видів безхребетних. До складу угруповань дрейсени входять організми, які по різному залежать від складності просторової структури її поселень. Дрейсена, створюючи просторово складні конгрегації, активно формує середовище для інших видів в угрупованні, тому угруповання прикріплених молюсків можна розглядати як консорцію [24, 134].

Угрупованням консортивного типу багато уваги приділялося ботаніками та зоологами в наземних екосистемах [8, 13, 43, 50, 51, 106, 114], в той час як, у водному середовищі такі угруповання розглядалися досить мало [99, 136, 138].

У вивченні угруповань консортивного типу ще залишається ряд не розглянутих питань, а саме: не досконало вивчена система взаємодії організмів між собою, залишаються нерозв'язаними питання сезонної, часової динаміки, не вивчено етапи становлення консорції, з чого починається процес її формування (послідовність етапів); важливо з'ясувати особливості консортивних відношень в різних умовах.

Крім того, вивчення угруповань консортивного типу в техно-екосистемах особливо важливо, тому що вони, з одного боку справляють істотний вплив на гідротехнічне обладнання АЕС, створюючи біологічні перешкоди, з іншого – відіграють велику роль у біологічному самоочищенні водойм.

Об'єктом дослідження даної роботи є угруповання перифітону та бентосу з вираженим видом-едифікатором (двостулкові молюски, губка, мохуватка).

Предметом дослідження є закономірності формування структури та ценотичних зв'язків різних консорцій та особливості формування консортивних угруповань.

Мета роботи – встановити закономірності формування структури угруповань консортивного типу в бентосі та перифітоні в умовах водних об'єктів технічного призначення.

Для досягнення мети роботи були поставлені такі **завдання**:

1. Визначити консортивні угруповання в бентосі та перифітоні для подальшого їх дослідження;

2. Дослідити склад та структурні показники (якісні та кількісні) угруповань з різними видами-едифікаторами, та в різних умовах існування;
3. Визначити особливості формування консортивних угруповань у часі, а саме динаміку змін складу угруповань та період формування угруповань, що можуть викликати біоперешкоди;
4. Дослідити популяційні характеристики одного з основних видів-едифікаторів (*Dreissena polymorpha*) в консортивних угрупованнях водойми-охолоджувача АЕС.

Методи дослідження. У роботі використано загальноприйняті методи якісного і кількісного відбору гідробіологічних проб, мікроскопічної обробки, аналізу та математичної обробки матеріалу, а також оригінальні методи відбору проб та експериментальних досліджень. В процесі роботи над дисертацією не були порушені біоетичні норми.

Наукова новизна. Вперше досліджені угруповання консортивного типу у перифітоні в техногенних водоймах, а саме їхнє розповсюдження, структурні показники та системи їх біоценотичних зв'язків. Досліджено бентосні угруповання консортивного типу з рухомим видом-едифікатором у порівняльному аспекті у ВО ХАЕС та малій річці. Вперше встановлено існування консортивних угруповань більш ніж з двома видами-едифікаторами, що формують складне консортивне ядро. При дослідженні формування консортивних угруповань у часі вперше було встановлено поступову заміну одного центру консорції (мохуваток, губок) іншим – дрейсенід. Побудовано графічні ценотичні моделі біоценотичних зв'язків у консортивних угрупованнях у досліджених водоймах.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним науковим дослідженням, виконаним автором. Здійснено збір польового матеріалу, його опрацювання та аналіз. Всього самостійно оброблено 300 кількісних та якісних гідробіологічних проб. Проведено аналіз перифітону 5700 особин дрейсенід та 1225 уніонід. Зібрано колекцію фенотипів черепашок дрейсенід з різних місць

ареалу в кількості 4400 особин. Друковані праці за матеріалами дисертації підготовлено безпосередньо автором, а також у співавторстві з науковим керівником та колегами по роботі. Самостійно проаналізовано літературні джерела та зроблено узагальнення за темою роботи.

Апробація результатів дисертації. Основні результати дисертаційної роботи було представлено та обговорено на міжнародних та вітчизняних наукових і науково-практичних конференціях: IV Міжнародна наукова конференція «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ, 2007), V Міжнародна наукова конференція «Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах» (Дніпропетровськ 2009), I та II Міжнародні школи-конференції «Дрейсеніди еволюція, систематика, екологія» (Борок, 2008, 2013), наукова конференція «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького природного парку» (Львів, 2012), конференція молодих дослідників-зоологів (Київ, Інститут зоології, 2012), V наукова конференція «Фізичні методи в екології, біології та медицині» (Львів–Ворохта, 2014), III науково-практична конференція молодих вчених «Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем» (Київ, 2016).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота виконувалась в Інституті гідробіології НАН України у відділі екологічної гідрології та технічної гідробіології.

Робота виконувалась у рамках наступних тем ІГБ НАНУ: бюджетні теми № 86 «Розробка інтегральних показників еколого-санітарного стану гідроекосистем на основі вивчення біотичної різноманітності» (№ ДР 0101U004990); № 98 «Санітарно-гідробіологічна оцінка стану та прогноз наслідків техногенного впливу на водні екосистеми із застосуванням методології екоіндикації» (№ ДР 0106U002146); № 114 «Особливості функціонування та відновлення прісноводних екосистем в умовах комплексного впливу атомних електростанцій» (№ ДР 0111U000076); госпдоговірні теми: № 11/2005 «Вивчення сучасного стану розвитку біологічних перешкод в роботі систем охолодження та водопостачання

Хмельницької АЕС, виконання прогнозу їх розвитку на наступні роки і розробка практичних рекомендації по їх обмеженню» (№ реєстрації 0106U000761); № 3004/22-2007 «Вивчення гідробіологічних процесів в екосистемі водойми-охолоджувача ХАЕС, що впливають на формування біологічних перешкод в роботі теплообмінного та іншого обладнання, розробка заходів по їх обмеженню» (№ реєстрації 0107U009273); № 14/2008 «Дослідження гідробіологічних процесів в екосистемі водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС, що впливають на формування біологічних перешкод в роботі теплообмінного та іншого обладнання, розробка заходів по їх обмеженню» (№ реєстрації 0108U008360); № 20/2008 «Розробка матеріалів для оцінки впливу на навколишнє середовище (ОВНС) енергоблоків № 3, 4 Хмельницької АЕС» (№ реєстрації 0109U002883); № 7/2010 «Контроль розвитку гідробіологічних процесів в екосистемі водойми-охолоджувача ХАЕС та уточнення рекомендацій по зниженню дії біоперешкод» (№ реєстрації 0111U000079); № 12/2014/37-124-08-14-01058 «Проведення науково-дослідних робіт якості води водойми-охолоджувача і стічних вод та виконання гідробіологічних спостережень» (№ реєстрації 0114U006243); № 20/2014 «Дослідження зооперифітону на експериментальних субстратах (цинкнаповнених поліуретанових покриттів з антисептиками) з метою визначення необростаючих властивостей» (№ реєстрації 0113U007631); конкурсна тема ДФФД № Ф41.4/028 Українсько-Білоруського науково-технічного співробітництва «Розробка принципів і методів оцінки впливу експлуатації АЕС на гідроекосистеми» (№ реєстрації 0111U008308).

Практичне значення отриманих результатів. В теперішній час вкрай важливими є проблеми енергетичної незалежності та енергетичної безпеки України. Рациональне використання водойм-охолоджувачів АЕС, як одних з основних в структурі енерговиробництва є дуже важливим. Результати досліджень є необхідною теоретичною основою для розробки рекомендацій щодо екологічного моніторингу систем водопостачання та систем охолодження АЕС а також ТЕС. Матеріали роботи були використані в підготовці стандарту підприємства СТП 0.03.088-2010 НАЕК

«Енергоатом» «Порядок розробки регламенту гідробіологічного моніторингу водойми-охолоджувача, систем охолодження і системи технічного водопостачання АЕС з реакторами типу ВВЕР. Методичні вказівки». Також результати досліджень були використані для підготовки практичних рекомендацій щодо обмеження біологічних перешкод в роботі гідротехнічних споруд, систем водопостачання та охолодження, які виникають внаслідок розвитку організмів перифітону та їх угруповань. Матеріали дисертаційної роботи можуть бути використані в учбовому процесі в таких курсах як «Загальна гідробіологія», «Технічна гідробіологія», «Гідроекологія».

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота складається з анотації, вступу, восьми розділів, висновків, списку використаних джерел, додатків. Загальний обсяг дисертації становить 194 сторінок машинописних, з яких основний текст викладено на 149 сторінках. Текст ілюстровано 79 рисунками, 5 фото і 44 таблицями. Список використаних літературних джерел нараховує 175 найменувань, з яких 31 англійською мовою.

Подяка

Автор висловлює глибоку шану та щирю вдячність науковому керівнику д.б.н., проф. Протасову О.О. за цінні поради та наукове керівництво роботою, а також Силаєвій А.А., Новосьоловій Т.М., Гур'яновій Г.О., Меньшовій Т.І. за надання консультативної та практичної допомоги у проведенні досліджень за темою дисертаційної роботи.

РОЗДІЛ 1.

СТАН ВИВЧЕННЯ КОНСОРЦІЙ ТА КОНСОРТИВНИХ УГРУПОВАНЬ (ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ)

1.1. Визначення поняття консорції

В основу концепції біоценоза закладені численні емпіричні дані щодо різноманітних і складних відносин між популяціями організмів, трофічними групами, різними життєвими формами тощо [27, 68, 113]. В деяких умовах у біоценозах взаємовідносини особливо ускладнюються і виникають угруповання з чітко вираженим центральним видом угруповання. Ці види-едифікатори значною мірою впливають на формування середовища для інших видів. В зв'язку з цим було введено в систему біоценологічних уявлень поняття консорції [8, 110].

Беклемішев В.М. [8] визначав консорцію як сукупність особин різних видів, котрі трофічно, топічно, фабрично чи форишно пов'язані з одним автотрофним або гетеротрофним організмом, чи популяцією – ядром (центром) консорції. Він писав: «консорція включає як популяції видів, так і особини» ([8], с. 7). Таким чином, консорція може розглядатися як індивідуальна, так і категорія, що включає міжпопуляційні зв'язки.

Раменський Л.Г. писав [110], що при аналізі біоценозів, можна прийти до висновку, що доцільно виділити угруповання різнорідних організмів, тісно пов'язаних один з одним в їх життєдіяльності відомою спільністю їх долі (консортивні групи або консорції).

В подальшому вчення про консорції розробляли Е.М. Лавренко, В.В. Мазинг, Т.А. Работнов, П.М. Рафес, Б.А. Биков, М.А.Голубець та інші [12, 17, 42, 43, 51, 50, 106, 107, 111]. Перші комплексні натурні дослідження консорцій та узагальнення цих робіт було виконано екологами ботанічного профілю [4, 43, 44]. Є.М. Лавренко запропонував центральним ядром консорцій вважати ценотичну популяцію тільки рослини (автотрофних організм), дав визначення консорцій, відмітив необхідність вивчення консорцій в онтогенетичному плані.

Він вважав, що консорція це: «поєднання популяції виду вищої рослини в угрупованні з популяціями нижчих рослин і тварин» [43], (с. 43). Биков Б.О. [12] вважав, що ядрами консорцій можуть бути і автотрофні і гетеротрофні організми.

У розвитку вчення про консорції велике значення мала робота В.В. Мазінга [51]. Він дав розгорнуте визначення консорцій і ввів уявлення про їх поліконцентрову структуру (рис.1.1), ввів терміни «консорт».

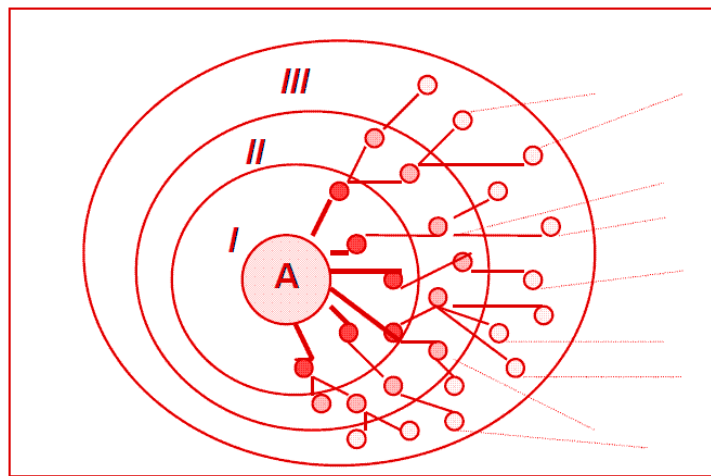


Рис. 1.1. Схема консорції за Мазінгом [51]: А – ядро (детермінант) консорції, I, II, III – концентри: темні кружечки – фітофаги, фітопаразити, симбіонти, епіфіти; світлі – зоофаги і зоопаразити

Мазінг В. В. і Работнов Т. О. вважали, що консорції являють собою як би концентричні кола навколо центрального виду, яким є автотрофна вища рослина [51, 106]. За А. Г. Вороновим призначення поняття консорцій – показати, які і навколо яких організмів фокусуються комплекси прямо пов'язані з ними і залежних від них тварин і рослин [13].

Як вважав В.І. Мальцев консорцію потрібно розглядати як структурну одиницю біогеоценозу, яку слід пов'язувати саме з ценопопуляцією детермінанта. На його думку в консорції потрібно виділяти крім детермінанта, власне консортів, які пов'язані з індивідумом детермінанта і супраконсортів, які пов'язані з його ценопопуляцією. Доцільно, за його думкою, виділити ще одну групу організмів,

які не входять до складу консорції – групу «відвідувачів», які об'єднують консорції різних детермінантів в структуру більш високого рангу – біоценоз [50].

Нами [102] була запропонована «планетарна» модель консорції, яка демонструє основні положення концепції відносно взаєморозположення і взаємовпливу членів консорції і між консорціями. В цій моделі були виділені види-детермінанти (D, рис.1.2), що володіють більшою «гравітаційною силою» і можуть об'єднувати навколо себе великі системи «супутників»-консортів.

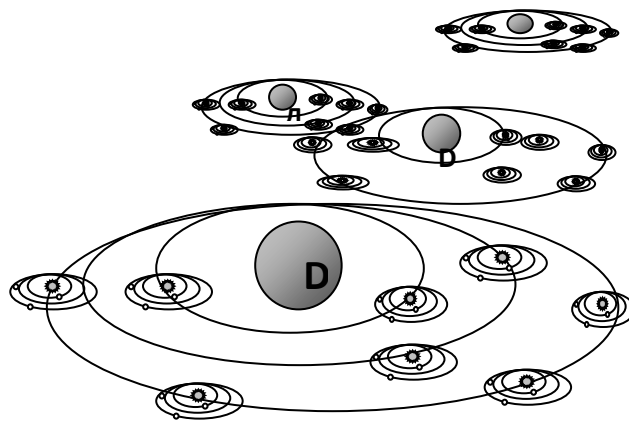


Рис.1.2. Планетарна модель консорцій за [102]

Важливе визначення консорційної системи дав відомий український еколог М.А. Голубець, в своїй монографії «Екосистемологія» у 2000 р. [17]. На його думку – це сукупність особин різноманітних видів, у центрі якої знаходиться особина будь-якого автотрофного або гетеротрофного виду.

1.2. Уявлення про центральний вид консорції

В процесі розвитку поняття «консорція», змінювалося уявлення про центральний вид консорції (вид-детермінант). Так, одні автори [8, 50, 135, 137] вважали, що детермінантом може бути як автотрофний, так і гетеротрофний організм. Інші автори [13, 42, 43, 106, 115] вважали, що видом-детермінантом

може бути тільки автотрофний організм, оскільки гетеротрофний вид завжди є енергетично залежним від вида-автотрофа.

На прикладі даних гідробіологічних досліджень Харченком Т.А та Протасовим О.О. [135] було встановлено, що важливим, є те, яку різноманітну ценотичну роль відіграє даний організм в угрупованні, а не тільки його трофічний статус. Детермінант визначає фізіономію всього угруповання [135]. На нашу думку, такий підхід є цілком вірний і обґрунтований.

1.3. Концепції консортивної структури

Конструктивним, на наш погляд, є введення трьох концепцій щодо структури консорції, а саме: концепції критеріїв консорції, концепції гетероконцентрованої будови консорції та концепції консорційного континуума.

Концепція критеріїв консорції розглядає консорцію на основі чотирьох критеріїв: критерія «живого», речовинно-енергетичного і консортивного контакта і представляє собою еволюційно сформовану структурно-функціональну єдність (систему) детермінанта і консортів, яка заснована на консортивних зв'язках. За думкою В.В. Негрובה, К.Ф. Хмелева [65, 66] критерій «живого» визначає включення в систему консорції лише живих організмів. У цьому зв'язку консорція розглядається як історично сформована структурно-функціональна частина біогеоценозу, яка з'явилася і розвивалася в процесі онтогенезу детермінанта або розвитку популяції і яка руйнується після загибелі організма чи популяції.

Топічний критерій заснований на формуванні детермінантом умов, необхідних для існування зв'язаних з ним консортів. Речовинно-енергетичний критерій включає забезпечення детермінантом енергетичних та речовинних потреб, зв'язаних з ним організмів-консортів. В якості джерела речовини і енергії для трофоконсортів є живі органи і тканини детермінанта та інше. Критерієм консортивного контакта є включення в систему консорції організма на основі його зв'язку (чи комплексу зв'язків) з детермінантом, що має властивості консортивних взаємовідношень. Консортивні контакти кожного консорта з

центральною організмом в суммі утворюють систему зв'язків консорції, яка формує її структуру.

Концепція гетероконцентрної будови консорції була сформуована В.В. Мазингом [51], згодом розширена Т.О. Работновим [106]. Гетероконцентрний принцип полягає в тому, що виділення концентрів в системі консорції проводиться на основі різних груп консортивних зв'язків (топічних, трофічних, форичних та ін.), які присутні в даній консорції [64, 65].

Концепція консорційного континуума. Детермінантом консорції можуть розглядатися рослини, тварини і гриби, які формують відповідні типи консорцій – фітоконсорції, зоо- та мікоконсорції [139]. Всі ці типи консорцій в системі біогеоценозу знаходяться в тісній взаємодії між собою, за допомогою організмів, що входять до їх складу (детермінантів і консортів). При цьому детермінант консорції одного типу може одночасно виступати в ролі консорта другого типу консорції [66].

Особливої актуальності набуває питання про **просторові межі консорції** [17]. Просторові межі консорції можна визначити межами об'єму, зайнятого її центральною особиною (ядром) та її облігатними нерухомими або малорухомими консортами. Факультативні, випадкові, рухомі консорти виходять не лише за межі консорції, але й біогеоценозу та ще більших екологічних систем, тому нема підстав їх прив'язувати до просторового об'єму консорції.

Консорцію слід також розглядати як складну динамічну систему, яка змінюється в часі й просторі під впливом природної та антропогенної динаміки центрального організму, життєвої динаміки консортів і динаміки умов середовища.

1.4. Біоценотичні зв'язки в консорціях

Беклемішев В.М. [8] встановив чотири основні типи біоценотичних зв'язків: топичні, трофічні, фабричні та форичні (які можуть бути прямими та опосередкованими). Трофічні – пов'язані з харчуванням, топичні – пов'язані з

умовами середовища, біотопа, фабричні зв'язки пов'язані з різною діяльністю по будівництву, форичні – пов'язані з переміщенням у просторі. Він розглядав консорції в першу чергу у зв'язку з існуванням прямих топічних контактів. Це абсолютно справедливо, оскільки детермінант консорції в першу чергу створює своєрідні біогенні місцезнаходження. На прикладі двох консорцій, які формували прикріплені організми дрейсена і мохуватка показано, що вид-детермінант пов'язаний з консортами більш, ніж 10 зв'язками, основна частина з яких – топічні [134]. Тривале дослідження різних угруповань перифітона в Азовському морі дозволило встановити понад 230 варіантів різноманітних біоценотичних зв'язків між детермінантом і консортами, з переважаннями топічних зв'язків [80]. Існують і певні обмеження в освоєнні тих чи інших мікромісцезнаходжень консортами. Так, водорості займають в тілі прісноводної губки *Spongilla* в основному поверхневий шар – більше 70% і знаходяться в 3-мм верхньому шарі тіла колонії [134]. Відомо, що для консортивних угруповань для формування топічних зв'язків є дуже важливою просторова структура біотопів та розподіл гідробіонтів в цих біотопах. Просторова неоднорідність перифітону відмічалась багатьма авторами в прісних та морських водоймах [21, 23, 53, 80, 90, 91, 109, 124]. Проведені дослідження показали, що основними факторами, які впливають на просторове розподілення перифітону, є освітлення та гравітація. Інтенсивність сонячної радіації на верхніх поверхнях в прісних та морських водоймах сприятливо впливає на рясний розвиток водоростей, тут їх щільність значно більша, ніж на нижніх поверхнях субстратів [41]. Тут же більше і фітофагів [90]. Встановлено, що різноманітність і щільність хірономід, а часто також і загальна маса і якісний склад значно вище на верхніх горизонтальних поверхнях в порівнянні з вертикальними і нижніми горизонтальними. В річках червоногі молюски займають переважно верхні поверхні каменів. Дрейсена, мохуватки, гідри, деякі види личинок волохокрильців, веснянок, одноденок більшою мірою заселяли нижні субстрати [123].

Фактори кондиціонування середовища детермінантом консорції досить різноманітні (таблиця 1.1.), проте необхідно зазначити, що певні зв'язки існують і між консортами, таким чином, і вони виконують певну функцію з кондиціонування середовища, в тому числі, і для детермінанта консорції. Як видно з таблиці 1.1, найбільш багаті і різноманітні топічні біоценотичні зв'язки.

Таблиця 1.1

**Біоценотичні зв'язки і характер кондиціонування середовища в
консорції та біоценозі**

[99 з доповненнями, 134, 102]

Тип зв'язку	Характер кондиціонування середовища
Топічні	<i>А. Детермінант, що утворює біогенний біотоп</i> Надання для поселення поверхні тіла, колонії. Надання для поселення внутрішніх органів, тканин, між тканинної рідини, клітин. Утворення малих порожнин, ходів, проміжків між частинами тіла або організмами в колоніях і конгрегаціях. Надання поверхні тіла для поселень інших седентарних організмів, що ускладнює просторову структуру для рухомих форм. <i>Б. Детермінант — модифікатор середовища</i> Зміна режиму турбулентності та ін. гідродинамічних умов. Зміна кисневого режиму та інших хімічних характеристик середовища. Затінення, зміна режиму освітленості. Зміна термічних умов. Зміна геометрії, структури основного субстрату, накопичення детриту, фекалій, псевдофекалій, відторгнених покривів і посмертних залишків.
Трофічні	Безпосереднє споживання. Споживання виділень, відторгнених частин тіла. Вплив на ступінь доступності зовнішніх джерел їжі. Трансформація харчових об'єктів, збільшення доступності їжі.

	Накопичення трансформованої їжі (фекалій, псевдофекалій, детриту). Накопичення відмерлих організмів, відторгнених частин тіла, відмираючих тканин, які використовуються як їжа.
Фабричні	Створення притулків за рахунок біологічного матеріалу детермінанта і членів консорції, фабричної діяльності детермінанта і консортів.
Фори́чні	Переміщення, що сприяє розселенню консортів. Переміщення, що сприяє уникненню негативних факторів і умов. Переміщення, що поліпшують трофічні умови для консортів. Переміщення, що забезпечує реалізацію життєвих циклів.

Примітка. А – детермінант, що формує біотоп, сам стає біотопом для консортів; Б – детермінант, що змінює біотоп (не формує його з нуля).

1.5. Поняття та концепція консорції у гідробіології

Поняття консорції у гідробіології було застосовано досить недавно. Були проведені роботи по дослідженню консорції прісноводної губки в каналі Дніпро–Донбас [136], де було встановлено, що центральне ядро консорції складається з двох компонентів – гетеротрофного (губка) і автотрофного (водорості), які знаходяться в симбіотичних взаємовідносинах між собою. Між губкою і її консортами важливу роль відіграють топічні і трофічні зв'язки.

На літоралі Київського водосховища на прикладі консорцій двостулкових молюсків було встановлено [138], що в водних екосистемах формуються консорції гідробіонтів, ядро яких складається з двох видів-едифікаторів (*Unionidae*+*Dreissena*), які знаходяться в взаємовідносинах між собою, створюючи єдину консорцію. За даними багатьох авторів [152, 157, 166] дрейсена утворює складні просторові поселення не лише на інертних субстратах, а і на черепашках живих перлівниць. При цьому дрейсена відіграє основну енергетичну роль (трофічний аспект), а уніоніди, мігруючи по дну водойми (форичний аспект) переміщують всю консортивну систему в сприятливі умови.

Проводилося вивчення угруповань дрейсени у водоймі Криворізької ГРЕС та водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС [125]. Було встановлено, що до складу угруповань дрейсени входять організми, які по-різному залежать від складності просторової структури друз дрейсени. Це зумовлено місцем знаходження та структурою угруповання, екологічними та фізіологічними особливостями організмів. Дрейсена, створюючи просторово складні конгрегації, активно формує середовище для інших видів в угрупованні [88].

Поняття про індивідуальну консорцію у рамках концепції В.М. Беклемішева увійшло у основи біоценології, але стало все більш очевидним, що і у біоценозах структура їх залежить від співвідношення ступеню впливу на середовище окремих видів. Угруповання можуть значно відрізнятися за своєю структурою, у деяких яскраво виражена центральна популяція обумовлює життя всього угруповання. Тому в роботах О.О. Протасова було введено поняття «угруповання консортивного типу» [99, 129]. Під яким треба розуміти такі угруповання, в яких чітко вираженою є популяція центрального виду, що значно модифікує середовище. На думку Т.А. Харченко і О.О. Протасова [134] консортивний підхід конкретизує роль і специфічні особливості вида-детермінанта і консортів в угрупованні.

Консорції за часом свого існування можуть бути постійними та тимчасовими. Наприклад, губка з водоростями які поселяються в ній можуть розглядатися як постійна консорція, а консорція в заростях вищих водяних рослин з її консортами може розглядатися як тимчасова [90].

Як бачимо з огляду, великий вклад у розробку понять про консорцію внесли саме вітчизняні вчені. Серед західних вчених сама ідея тісних консортивних зв'язків стала обговорюватися значно пізніше.

1.6. Споріднені концепції. Концепції «ключових видів» та «екосистемних інженерів»

Однією з концепцій про нерівнозначну роль видів в угрупованнях стала концепція ключових видів («key stone species»), яка активно обговорюється і розвивається в екології і в галузі охорони навколишнього середовища [156, 163, 164]. Спочатку ключові види визначалися як «... види високого трофічного статусу, чия діяльність справляє непорівнянний (за їх невеликою кількістю) вплив на стан видового різноманіття в угрупованні» [148]. Це зберігає високу вирівняність в угрупованні і, як наслідок – високу різноманітність. Було запропоновано для видів, що роблять істотний вплив на екосистему, використовувати поняття «екологічні домінанти» [147].

Широкого визнання серед західних екологів отримала концепція «екосистемних інженерів» [153, 150, 174]. В ній ключовим є положення про значну роль того чи іншого виду як модифікатора середовища для інших видів. «Екосистемні інженери – це організми, які прямо чи опосередковано модифікують (modulate) доступність до ресурсів інших видів» [153, с. 373]. В якості прикладів організмів-інженерів наводяться американські алігатори, бобри, організми морської мейофауни, молюски-фільтратори та ін. Тобто, організми, життєдіяльність яких дійсно істотно змінює середовище проживання інших організмів [19, 102, 154]. Пелагічні умови не є сприятливими для утворення консорцій, але деякі автори розглядають своєрідні пелагічні консорції [67].

1.7. Консортивні угруповання у водоймах різного типу

Як було показано [28, 50] окремі рослинні угруповання стають центрами дуже різноманітних та складних консортивних угруповань штучних та технічних водойм. На літоралі Київського водосховища, інших водосховищ Дніпра формуються консорції двостулкових молюсків *Dreissena*+*Unionidae*, ядро цієї консорції складається з двох видів-детермінантів [138].

У техногенних водоймах, таких як водойми-охолоджувачі ТЕС та АЕС з їх особливим гідродинамічним режимом [15] складаються умови для масового розвитку окремих видів; деякі з них стають центрами консортивних угруповань [129]. Важливим є те, що у водних техноекосистемах ці угруповання можуть стати як фактором покращення водного середовища, так і викликати серйозні біоперешкоди в технічному обладнанні [129]. Значного розвитку дрейсенові угруповання досягають у штучних водотоках [37, 38].

Водойма-охолоджувач та енергетична станція – це єдиний інженерно-екологічний комплекс, в якому, з одного боку, умови середовища детерміновані роботою технічних систем, з іншого – робота станції залежить від біотичних процесів, внаслідок яких часто зменшується виробництво електроенергії [89, 129]. Надходячи у водойму, скидна вода охолоджується і знову подається на теплообмінні агрегати. Максимальні відмічені температури у більшості таких водойм перевищують 30°C [14, 15, 103, 129, 175]. Таким чином, для екологічних умов водойм даного типу характерний градієнт температур на окремих ділянках (від місця скидання підігрітих вод до водозабору) і постійна циркуляція води [15, 87, 129].

Утворення консортивних угруповань в макрзообентосі в водоймах-охолоджувачах може залежати від характеру ґрунту, ступеню проточності, теплового навантаження і забруднення промисловими стоками. Основну кількість м'якого бентосу, як правило, становлять личинки хірономід і олігохети, біомасу ж в цілому визначають молюски, які можуть формувати консорції. Утворення угруповань перифітона залежить від розподілу і якості твердих субстратів, температури води, локалізації та складності просторової структури субстратів в залежності від розташування місць скидання підігрітих вод, освітленості [90, 124, 142].

Аналіз впливу підігріву на розміри донних тварин показав, що слабкий підігрів не справляє помітного впливу на розміри донних організмів. Більш сильний підігрів викликає істотне збільшення розмірів личинок хірономід,

олігохет і ракоподібних. За даними Л.А. Кітїціної і О.А. Сергєєвої в підігрівасій зоні водойми–охолоджувача Кураховської ТЕС розміри черевоногих молюсків *Valvata piscinalis* (O.F.M.) на 22,1%, а ракоподібних *Pontogammarus robustoides* (Grimm) були на 8,3% вище, ніж у контрольній [39]. Підвищення температури води до 30°C позитивно впливає на ріст і розвиток олігохет, личинок хірономід і ручейників. Так, перехід личинок у стадію лялечки в підігрітій воді відбувається на місяць раніше, ніж у природних, більш холодних умовах [113]. Підвищення температури у водоймах-охолоджувачах призводять до суттєвих змін в структурі та розвитку популяцій гідробіонтів [5, 29, 33, 34, 146, 151, 155]. Макробезхребетні перифітона більш стійкі до підвищення температури, ніж бентосні. Так, у літоралі оз. Лукомського під впливом підігріву (на 8,5°C) видове багатство зооперифітона підвищилося з 66 до 76 таксонів рангу виду, в той час як зообентосу навпаки, знизилося з 47 до 39 видів і форм [34, 36].

Формуванню консортивних угруповань у техногенних водах сприяє і досить велике таксономічне багатство бентосу та перифітону. Серед безхребетних у перифітоні водойм-охолоджувачів України зустрічаються губки, мохуватки, малощетинкові черви, ракоподібні, черевоногі молюски.

Отже, аналіз літературних джерел дозволяє зробити такі заключення. Явище «згущення життя» (за виразом В.І.Вернадського) відбувається не тільки за рахунок сприятливих абіотичних умов, а в значній мірі за рахунок біотичних факторів. Концепція консорції та консортивних відносин отримала широке розповсюдження в екології. Ми дотримуємося визначення консорції за В.М. Беклемішевим та М.А. Голубцем. Консортивне угруповання являє собою сукупність популяцій або ценопопуляцій різноманітних видів, у структурно-функціональному центрі якої знаходиться популяція того чи іншого автотрофного або гетеротрофного виду, особини якої, чи популяція вцілому, тісно пов'язані з центром консорції і між собою біоценотичними зв'язками. Угруповання охоплене постійним речовинно-енергетичним та інформаційним обміном і формує своє

специфічне внутрішнє середовище. Консортивні угруповання широко поширені у водоймах різного типу.

Проблема консортивних угруповань дуже важлива в розумінні вивчення розвитку водних екосистем. Існує багато невирішених задач, в першу чергу щодо ролі едифікаторів в тих чи інших умовах. Залишаються не з'ясовані питання формування консортивних відношень при вселенні нових видів-вселенців у водойму, недостатньо вивчена роль консортивних угруповань в водоймах та їх вплив на експлуатацію технічних споруд та створенні біоперешкод.

У водоймах-охолоджувачах, загалом у техноекосистемах формуються досить складні угруповання гідробіонтів. Угруповання консортивного типу у таких умовах вивчені ще недостатньо.

РОЗДІЛ 2.

МАТЕРІАЛ ТА МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Огляд досліджених водних об'єктів

Дослідження консортивних угруповань та індивідуальних консорцій виконано на матеріалі зооперифітону та зообентосу в водоймах різного типу: водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС, на річці Гнилий Ріг (водне джерело водойми-охолоджувача), водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС та Канівському водосховищі (дослідження на останніх двох об'єктах було проведено з метою порівняння).

Водойма-охолоджувач Хмельницької АЕС (ВО ХАЕС) розташована на території західного Полісся. Вона являє собою штучно створений водний об'єкт на р. Гнилий Ріг (рис.2.1). В північній частині водойму обмежує земляна гребля завдовжки близько 7 км, з максимальною висотою 14,7 м, укіс якої укріплений бетоном з боку водосховища. В східній частині водойми є підвідний канал, що з'єднує її з системами охолодження АЕС, довжиною 1,4 км.

За проектними даними об'єм ВО – 120 млн. м³, площа дзеркала – 20 км², протяжність берегової лінії 20,4 км. Рельєф ложа відрізняється нерівністю, середня глибина водойми – 6 м, максимальна – 12 м, глибини до 3 м становлять близько 40% площі акваторії. Перший енергоблок АЕС був введений в експлуатацію наприкінці 1987 р., в цей період термічний режим не відрізнявся високими температурами і був близьким до такого у природних водоймах (за винятком ділянок, розташованих поблизу скидного каналу) [94, 116]. Другий блок АЕС був підключений у 2004 р., термічне навантаження на водойму-охолоджувач зросло [20]. Нами дослідження проводилися в період роботи двох енергоблоків АЕС, лише у 2009 р. в період досліджень працював один енергоблок АЕС. Північний район є найбільш глибоководним. Південний район найбільш мілководний: глибини 0–5 м складають 86,7% загальної площі району, а глибин

більше 7 м тут не зареєстровано. Ґрунти водойми-охолоджувача ХАЕС в цілому являють собою піски різного ступеня замулення.

Температура води у водоймі-охолоджувачі ХАЕС в період досліджень різнилась в окремих районах (табл.2.1–2.3). Кисневий режим, за даними еколого-хімічної лабораторії ХАЕС був достатньо сприятливим (8–9 мг O_2 /дм³).

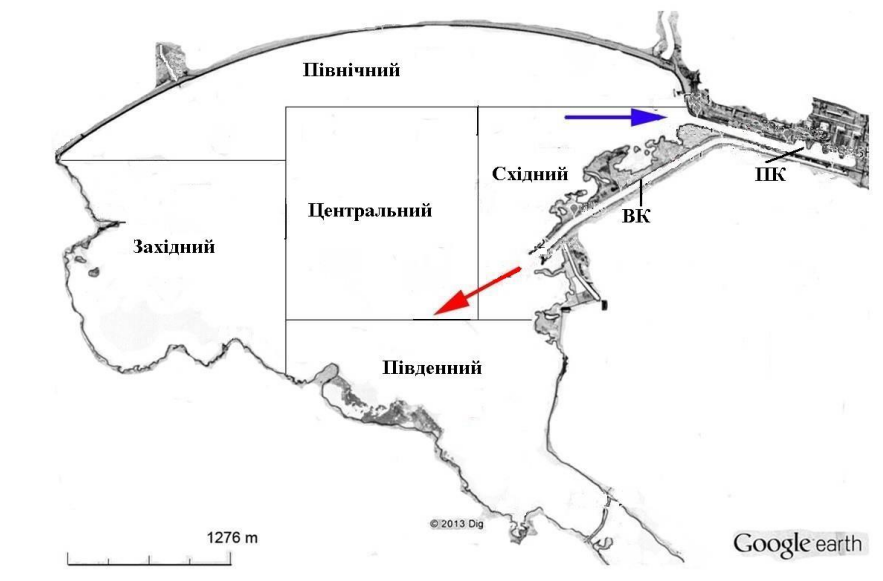


Рис. 2.1. Карта-схема водойми-охолоджувача Хмельницької АЕС.

Річка Гнилий Ріг є лівобережним притоком другого порядку р. Горинь (басейн р. Прип'ять), довжина ріки 28 км, впадає у водойму-охолоджувач ХАЕС. Перед впаданням в охолоджувач річка утворює затоку, відгороджену дамбою, з глибинами 1,0-1,5 м і сильно замулених дном. Вище за течією (в 1,5 км) від затоки починається каналізована (штучно випрямлена) ділянка річки, довжиною 2,8 км, з глибинами 0,2–0,4 м і гравійним дном.

В 4,5 км вище за течією р. Гнилий Ріг від місця впадання в охолоджувач ділянка являє собою мало порушений меандруючу річкову ділянку, яка відчуває вплив стоку з досить великого вищележачого ставка. Нижче шлюзу ставка річка утворює розширення русла розміром 20×40 м. Дно тут крупнопісчане, з

включенням гальки, глибина 0,5–0,6 м, з заростями стрілолиста звичайного (*Sagittaria sagittifolia* L.) і глечиків жовтих (*Nuphar lutea* L. Smith.) [118].

Водойма-охолоджувач Чорнобильської АЕС (ВО ЧАЕС) створена в заплаві р. Прип'ять для охолодження циркуляційних вод АЕС, споруджувалася в два етапи: спочатку його площа складала 12,7 км² при об'ємі 59,2 млн. м³. Направляючою дамбою (НД) водойму розділено на «холодну» (північно-східну) і «теплу» (південно-західну) частини.

При відсутності скидання підігрітих вод температура ВО ЧАЕС не відрізняється від такої природних водойм. У період досліджень зони ВО відрізнялися по температурному режиму незначно. В липні температура води на різних глибинах становила 22,0–23,8°C. Різниця між поверхневою і придонною (до 10 м) температурою досягала 2,0°. Рельєф дна в охолоджувачі нерівний, з численними поглибленнями, близько 28% припадає на глибини більше 10 м. Донні відклади представлені пісками, супісками і суглинками, в глибоких замкнутих улоговинах переважають глинисті мули, основними біотопами перифітону була кам'яна відсипка направляючої дамби [15].

Канівське водосховище заповнене до проектної відмітки у 1976 р. Його площа становить 675 км², об'єм – 2620 млн. м³. Довжина водосховища по фарватеру від Київської до Канівської ГЕС становить 157 км, середня ширина – 5,5 км, максимальна глибина – 21 м, середня – 3,9 м [16]. Дослідження проводили в одній із заток Канівського водосховища на р. Дніпро, нижче за течією від м. Київ.

2.2. Використані матеріали та методи досліджень

Дослідження консортивних угруповань бентосу та перифітону у **ВО ХАЕС** проводили у 2005–2010 рр. по всій акваторії водойми, в східному, південному, західному районах, у підвідному каналі та на греблі, в районі дамби р. Гнилий Ріг (табл. 2.1).

У ВО ХАЕС проби бентосу (перлівниці та друзи дрейсени) відбирали у 2008, 2009, 2010 рр. за допомогою рамок площею 0,145 м² та 0,192 м² (2008 р.), 0,96 м² (2010 р.), у 2009 р. були відібрані якісні проби. Для відбору проб використовували підводне спорядження. Окремі молюски з друзами дрейсени під водою поміщалися в пластикові пакети.

Проби з великими двостулковими молюсками (перлівниці) у **р. Гнилий Ріг** відбирали у 2008 р. – 2010 р., 2012 р., 2014 р. за допомогою рамок 0,08 м² (2008 та 2009 рр.), 0,096 м² (2010, 2012 рр.) та 0,125 м² (2014 р.). Характеристика станції відбору проб бентосу представлена в табл. 2.1.

Таблиця. 2.1.

**Характеристика станцій відбору проб бентосу водойми–охолоджувача
ХАЕС та р. Гнилий Ріг**

Райони	Дата	h, м	t, °C	Домінуючі організми
Західний	27.07.2008	1,2; 3,0	22,0	<i>Unio+Dreissena</i>
Східний	29.07.2008	2,0	22,0	<i>Unio+Dreissena</i>
Східний	29.07.2008	4,0; 6,0	22,0	Друзи дрейсени
Східний	26.06.2009	0,8	27,0	<i>Unio+Dreissena</i>
Східний	26.06.2009	2,0	27,0	Друзи дрейсени
Південний	28.06.2009	1,0	25,2	<i>Unio+Dreissena</i>
Південний	25.09.2010	0,5	21,0	<i>Unio+Dreissena</i>
р. Гнилий Ріг	30.07.2008	0,8	20,5	Unionidae
р. Гнилий Ріг	23.06.2009	0,5	19,5	Unionidae
р. Гнилий Ріг	22.09.2010	0,6	12,1	Unionidae
р. Гнилий Ріг	06.09.2012	0,5	17,4	Unionidae
р. Гнилий Ріг	05.09.2014	0,6	17,0	Unionidae

Для досліджень угруповань перифітону ВО ХАЕС було виділено та обстежено три найбільш важливі техногенні біотопи: бетонні відкоси греблі, підвідного каналу, кам'янисті субстрати відсипки укріплення дамби в районі впадання р. Гнилий Ріг.

Для досліджень угруповань перифітону у **ВО ЧАЕС** було обстежено кам'янисте укріплення направляючої дамби (табл.2.1), яка являла собою складний біотоп для організмів перифітону за рахунок того, що в кам'яній відсипці, крім поверхонь каменів на її зовнішній стороні є багато порожнин. Під 1 м² проективної поверхні дамб може бути до 10 м² заселених субстратів [90]. Кам'яна відсипка на ВО ЧАЕС являла собою багат шаровий біотоп, на відміну від кам'янистої відсипки на ХАЕС, яка була одношарова і складалась з великих каменів [103]. Глибина від поверхні води, на якій відбирали проби перифітону коливалась від 0 до 2 м, температура – від 23,0 до 23,8°C. Проби відбирали в чотирьох частинах водойми (НТ, СТ, НХ, СХ) – табл. 2.2.

Таблиця 2.2

Характеристика досліджених біотопів у водоймах-охолоджувачах

ХАЕС та ЧАЕС

Біотоп	Субстрат	Глибина, м	Температура °С*
Відкоси греблі, ВО ХАЕС	бетон	0–6,0	22,5–25,6
Відкоси підвідного каналу, ВО ХАЕС	бетон	2–6,0	24,0–25,5
Дамба в районі впадання р. Гнилий Ріг, ВО ХАЕС	камінь	0–0,6	19,0–23,5
**Укріплення направляючої дамби ВО ЧАЕС	камінь	0–2,0	23,0–23,8

Примітка. * – Температуру у ВО ХАЕС наведено в період досліджень 2005 та 2007 рр. (літній період). Природна температура в р. Гнилий Ріг в цей період складала 19,5°C. ** – У ВО ЧАЕС температуру наведено в літній період 2013 р.

Перифітон у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС відбирали у 2005 та 2007 рр. на греблі та у підвідному каналі з площі 0,01 м², на кам'яній відсипці південного району скребком з площі 0,003 м², 0,0042 м², 0,0052 м². Всього у перифітоні відібрано 28 проб (табл. 2.3). Перифітон у водоймі-охолоджувачі

Чорнобильської АЕС відбирали у липні 2013 р. за стандартними методиками. Всього відібрано 11 проб. Проби відбирали в чотирьох частинах водойми: СТ – «стара холодна», НТ – «нова тепла», НХ – «нова холодна», СХ – «стара холодна» на глибинах від 0,2 до 2,0 м в «теплій частині» (СТ, НТ) та від 0 до 2,0 м в «холодній частині» (СХ, НХ). Температура була від 23,0 до 23,6°C в «теплій частині», та від 23,0 до 23,8°C в «холодній частині». (Назви «тепла», «холодна» збереглися з періоду, коли існував циркуляційний потік зкидних вод АЕС у ВО).

Таблиця. 2.3

**Характеристика станцій відбору проб перифітону водойми–
охолоджувача ХАЕС у 2005 та 2007 рр.**

Райони	Дата	h, м	t, °C	Субстрат	Домінуючі організми
Гребля	16.06.2005	3,0; 6,0	25,6	Бетон	<i>Dreissena</i>
Підвідний канал	15.06.2005	5,0	25,5	Бетон	<i>Dreissena</i>
Гребля	11.08.2005	0; 0,1; 0,05	23,5	Бетон	<i>Dreissena</i>
Підвідний канал	10.08.2005	2,0; 4,0; 6,0	24,1	Бетон	<i>Dreissena</i>
Південний	09.08.2005	0; 0,1	19,0; 23,5	Камінь	<i>Dreissena</i>
Гребля	11.07.2007	3,0–6,0	22,5–23,5	Бетон	<i>Dreissena</i>
Підвідний канал	11.07.2007	3,0–6,0	23,5–24,1	Бетон	<i>Dreissena</i>
Південний	11.07.2007	0,5–0,7	22,0	Камінь	<i>Dreissena</i>

Дослідження зооперифітону на експериментальних субстратах (ЕС) у ВО ХАЕС проводили протягом 2007–2009 рр. Експериментальні субстрати представляли собою прямокутні пластини розміром 7×2,5 см і були виготовлені з нержавіючої сталі. Пластини були закріплені на спеціальній установці в підвідному каналі на глибині 2, 4 і 6 м [56, 129]. Було проведено чотири серії досліджень: експериментальні субстрати експонували з 21.03.07 р. по 05.03.2008 р. (I серія), з 5.03.2008 по 11.04.2008 р. (II серія), з 11.04.08 по 06.11.2008 р. (III серія), з 5.03.09 р. по 27.08.2009 р. (IV серія). Пластини відбирали під водою в

окремі ємності, максимально зберігаючи просторову структуру обростання, що утворилось. Проміжні відбори пластин в I серії проводили на 35, 111, 179, 350 добу, в II серії – на 37 добу, в III серії – на 40, 61, 95, 131, 178 добу, в IV серії – на 41, 75, 118, 176 добу. Температура води була від 10,6 до 23,9°C (I серія), 15°C (II серія), 15,8–22,9°C (III серія), 10,5–25,3°C (IV серія). Всього було відібрано 122 проби.

Дослідження зооперифітону на експериментальних субстратах на **Канівському водосховищі** проводили у 2014 р. за методом експериментальних субстратів [54]. Субстрати являли собою прямокутні пластини з вініпласту. Експериментальні субстрати експонували з 5.06.2014 по 07.11.2014. Стенд для експонування субстратів в різні періоди являв собою різні модифікації простої рамочної конструкції [104, 105]. Субстрати прикріплювалися дротом із некородіючого матеріалу до стенду. Огляд стенду, відбір пластин в якості проб проводили при короткочасному піднятті стенда з води. На 22 добу (27.06.2014) та 83 добу (26.08.2014) проводили лише візуальну оцінку інтенсивності обростання та фото, а на 57 (зйомка 01.08.2014), 112 (зйомка 26.09.2014) та 156 (зйомка 07.11.2014) добу, крім візуальної оцінки, ще і відбирали проби. Всього було зроблено 5 послідовних відборів проб (табл. 2.5). Температура коливалась від 5,7 до 27,0°C.

Розмірний склад популяції дрейсени у бентосі та перифітоні ВО ХАЕС визначали протягом 2005–2009 рр. на 5 станціях (гребля, підвідний канал, західний район, південний та східний райони) у 248 пробах. Дослідження фенотипової мінливості в популяції *D. polymorpha* проводили в 2006, 2007 і 2009 роках. Досліджували різні частини популяції в основних біотопах, де мешкає цей моллюск: в перифітоній частини – на греблі і в підвідному каналі, в бентосній – у західному, південному та східному районах. На кожній станції було відібрано по 100 особин розміром від 6 мм в природному співвідношенні розмірних груп з кроком 5 мм. Всього опрацьовано 4400 черепашок моллюсків.

Ступінь меланізації (переважання більш світлих (С) або більше темних (D) ділянок в малюнку черепашки [92, 93]) визначали за 7 градаціями за допомогою коефіцієнта меланізації (Км), при описі фенотипів малюнка черепашки використовували літерні позначення: Е – поділ по радіусу; F – зигзагоподібні смуги; G – дугоподібні смуги; Н – великі одиночні зигзаги, спрямовані вперед; І – радіальні смуги; J – хвилеподібні смуги; К – «променевий» малюнок; L – плямистий малюнок; М – скульптура черепашки, обумовлена кільцями зростання; N – нерівна структура черепашки (рис 2.3). Серед морфометричних ознак виділяли наступні фенотипи: низька черепашка – h_1 ; висока черепашка – h_2 ; ліва стулка товще – d_1 ; права стулка товще – d_2 ; наявність рострума (дзьоба) – r ; звивистість абдомінального змикання стулок – s ; загинання заднього кінця черепашки вгору – y ; абдомінальна сторона черепашки у формі «метелика» з подовженням заднього кінця черепашки – z ; абдомінальна сторона черепашки у формі «метелика» без подовження заднього кінця черепашки – z_1 [91, 92, 95] (рис. 2.3). Аналіз даних проводили за методиками, запропонованими Л. А. Животовським – розраховували показники внутріпопуляційного різноманіття, частку рідкісних ознак в популяції [26].

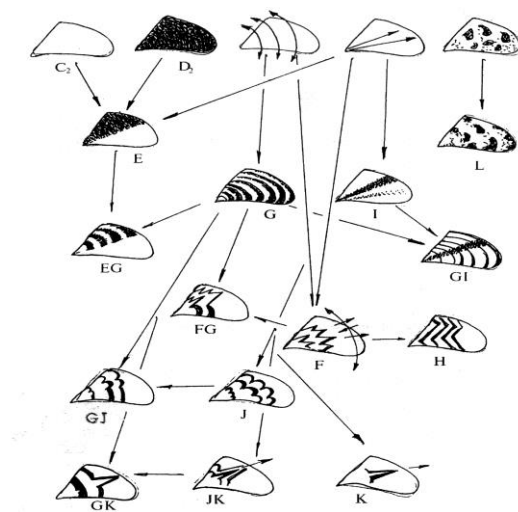


Рис. 2.3. Схема взаємозв'язку елементів малюнка черепашки дрейсени і формування рисункових фенотипів за [93]

За допомогою легководолазної спорядження проводили обстеження гідроспород і дна та візуальне обстеження макроформ в літоральній зоні водойми-охолоджувача ХАЕС. У водолазних зануреннях брали участь водолази станції ГТЦ ХАЕС. Відбір проб зооперифітону та зообентосу під водою проводили згідно методик, описаних в [85, 86]. Огляд дна водойми, оцінка розподілу організмів на пухких субстратах проводили в декількох точках, здійснюючи водолазні занурення з борту катера (проводилося водолазами ХАЕС). Відбір проб проводили скребком і коробчатим пробовідбірником БЦР з робочою площею $0,01 \text{ м}^2$ [85], відбираючи на трансектах матеріал в декількох повторностях (зазвичай в 3-х). Макроформи на пухких субстратах (друзи дрейсени, великі молюски-перлівниці) відбирали вручну з рамок площею $0,25 \text{ м}^2$, $0,08 \text{ м}^2$, $0,096 \text{ м}^2$. У бентосі показники чисельності та біомаси були приведені на площу м^2 дна. Проби перлівниць з друзами дрейсени та консортами відбирали за допомогою рамок, окремо в пластикові пакети.

У р. Гнилий Ріг (вододжерелі ВО ХАЕС) у 2009 р. відбирали великих двостулкових молюсків з їх епізооном, або зооперифітоном на поверхні черепашок. Площа поверхні молюска, що була зайнята консортами (що виходила у воду над поверхнею ґрунту) коливалася від $0,00055$ до $0,00533 \text{ м}^2$. Відсоток площі, яка була зайнята консортами для *Anodonta* sp. становила 34–66% та для *Unio tumidus* – 16–31%. Проби у 2009 р. були обраховані на м^2 поверхні черепашки молюсків та м^2 дна.

Проби зооперифітона у ВО ХАЕС відбирали на відкосах греблі, підвідного та відвідного каналів, з металевих конструкцій у відвідному каналі, з поверхні каміння у південному районі на ділянці впадіння р. Гнилий Ріг; у ВО ЧАЕС проби зооперифітона відбирали на кам'яній відсипці укріплення дамби.

Проби фіксували 4% розчином формальдегіду, надалі обробляли в лабораторії [54]. Частина проб оброблена в умовах польової лабораторії. Показники рясності зооперифітону та зообентосу перераховували на 1 м^2 .

Попередню ідентифікацію та підрахунок кількості організмів бентосу та перифітону проводили під бінокуляром МБС-10. Остаточне визначення до виду здійснювали з використанням мікроскопа Микмед-1 та Olimpus CX21. До виду не визначали: нематод, ракушкових раків, лялечок хірономід та волохокрильців. Ідентифікацію безхребетних здійснювали за відповідними визначниками та посібниками [70–76, 77–79, 82, 123, 127, 131–133, 140, 149, 158, 173]. Для опису таксономічного багатства безхребетних використовували термін НІТ – нижчий ідентифікований таксон [7]. Домінантом вважали таксон, частка якого у показниках рясності була більшою за 50%, до домінуючого комплексу відносили таксони, сумарна частка яких складала 50% і більше, таксони з часткою > 1% належали до групи малозначущих [40]. Середньодобовий приріст чисельності (СПЧ) та біомаси (СПБ) визначали за Луферовим [49]. В таблицях показники чисельності, біомаси та деструкції представлені зі стандартною похибкою.

Для опису безхребетних різних систематичних груп, що мешкають у багат шарових, масових поселеннях дрейсени, на черепашках молюсків Unionidae використовували термін «види-консорти» [134, 138]. Під консортивними угрупованнями в дослідженні бентосу та перифітона ми розуміли типологічні структурно-функціональні утворення, в яких наявний вид-едифікатор. Центром консорції вважали вид з високим домінуванням за біомасою та деструкцією, та який топічно, трофічно або форично модифікує середовище для організмів. Деструкція була обрана як один з основних показників, тому що він відібражає функціональну роль та важливість ценопопуляції того чи іншого виду.

У блок-схемах угруповань консортивного типу пунктиром відмічали трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні, жирними лініями – форичні зв'язки. В дужках надана біомаса, г/м². Сторона квадрата пропорційна логарифму біомаси. В розрахунках кількісних показників гідробіонтів та показника деструкції (R) застосовували оригінальний пакет програм WaCo для ПЕВМ [54, 168], для графічного представлення даних використовували програмний пакет Microsoft Excel. Різноманітність обчислювали за формулою Шеннона [40, 81]:

НІТ-різноманітність визначали за кількісними показниками (чисельність і біомаса), таксономічну – за кількістю НІТ у таксономічних групах [101]. Оскільки різноманітність є двокомпонентною системою, враховували як багатство елементів (НІТ, груп), так і вирівняність [98]. Трофічну структуру угруповань оцінювали за часткою окремої групи (фільтратори, збирачі, хижаки) у загальній деструкції. Дихання гідробіонтів визначали розрахунковим методом на основі коефіцієнтів та з урахуванням температури води [2, 54].

Подібність складу безхребетних зообентосу та зооперифітону визначали за індексами Смірнова [126], Серенсена [81]. Кластерний аналіз проводили за [165]. Виділення угруповань проводили за домінуючими видами з урахуванням подібності таксономічного складу за індексом Серенсена, враховували також біотопічні характеристики [69]. Назву угрупованню давали згідно зі ступенем домінування по деструкції. В назві угруповання на першому місці був вид-едифікатор, на другому місці другий центр консортивного угруповання (при наявності), на третьому місці, в дужках, представлені консорти, які були домінуючими за диханням серед всіх консортів.

При відборі всіх проб вимірювання температури проводили ртутним та електричним термометром з точністю $0,1^{\circ}\text{C}$, прозорість вимірювали за допомогою білого диска (Секкі) діаметром 30 см.

При вимірюванні розмірної структури дрейсени, її розділяли на групи з шагом 5 мм: 1–5 мм, 6–10 мм, 11–15 мм, 16–20 мм, 21–25 мм, 26–30 мм, 31–35 мм. Для кожної розмірної групи дрейсени в середньому аналізувалося по 20 особин. Використовувалися такі розмірні ознаки черепашки молюсків (L) довжина, (d) товщина, (h) висота. Вимір довжини, висоти і товщини раковин молюсків проводили штангенциркулем з точністю 0,1 мм, а також їх індекси: L/d (відношення довжини до ширини), L/h (довжини до висоти), d/h (ширини до висоти), коефіцієнта форми (K_v) – [97].

РОЗДІЛ 3

КОНСОРТИВНІ УГРУПОВАННЯ У БЕНТОСІ ВО ХАЕС

У донних угрупованнях на м'яких ґрунтах великі за розміром двостулкові молюски являють собою специфічний субстрат для мешкання багатьох видів гідробіонтів, формується характерна консортивна система біоценотичних взаємовідносин. Дослідженню консортивних угруповань трьох типів, а саме уніонід з дрейсеною, дрейсена в друзах на ґрунті та дрейсена в друзах в якості центра консорції на відмерлих молюсках присвячений даний розділ.

3.1. Консорції дрейсени на живих перлівницях

У водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС в якості однієї з консорцій розглядалися угруповання, де видами-едифікаторами (центром консорції) виступали – *Unio tumidus* Phillipsson та *Unio pictorum* (L.) (в подальшому центром консорції вважали всіх молюсків цього роду не розділяючи їх до виду), а субедифікатором – *Dreissena polymorpha* Pallas.

У водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС у період дослідження консорції (2005–2010 рр.) був відмічений один вид дрейсени – *D. polymorpha*. Склад представників родини Unionidae на період дослідження не відрізнявся великим видовим багатством: було відмічено два види перлівниць: *U. tumidus* та *U. pictorum*, з них домінуюче положення займав перший вид, другий зустрічався зрідка. Чисельність перлівниць в середньому по досліджених ділянках складала 10 екз/м², біомаса – 309,58 г/м² [117, 170, 171].

Особини перлівниць, з поселенням дрейсени на їх черепашках (фото 3.1), були представлені у 2005–2007 рр. відносно великими молюсками, середній розмір *U. tumidus* був 68,9±4,79 мм (максимальний розмір становив 88,8 мм, мінімальний – 23,5 мм), *U. pictorum* 65,5±3,5 мм (максимальний розмір – 120,5 мм, мінімальний – 26,5 мм).



Фото.3.1. Друзи дрейсени на перлівницях, (східний район ВО ХАЕС, червень 2009).

У 2008–2010 рр. було відмічено переважання в водоймі великих особин перлівниць, *U. tumidus* були представлені середнім розміром $80,5 \pm 1,7$ мм (максимальний розмір становив 101,1 мм, мінімальний – 53,7 мм), *U. pictorum* $80,8 \pm 5,1$ мм (максимальний розмір – 116,1 мм, мінімальний – 56,1 мм).

Важливо відмітити, що у 2005 р. в розмірній структурі перлівниць були відмічені молюски довжиною 20–40 мм і більшого розміру, то починаючи з 2006 р. розмірний спектр перлівниць зрушився в сторону збільшення (рис. 3.1.).

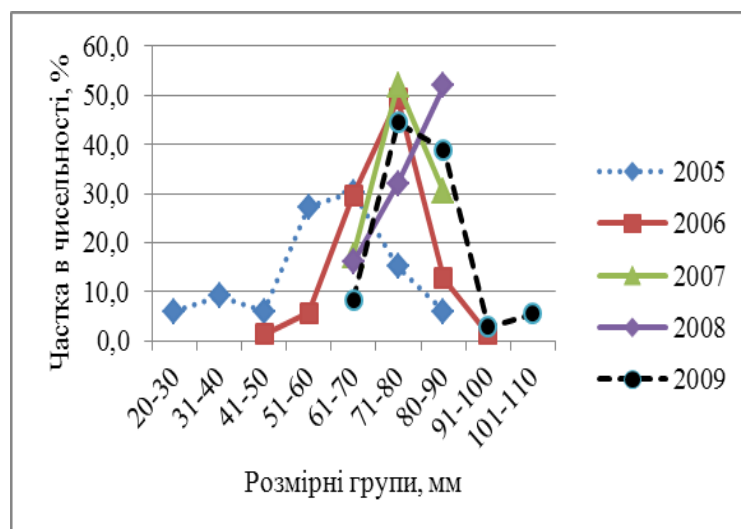


Рис. 3.1. Розмірна структура перлівниць в водоймі-охолоджувачі ХАЕС в період дослідження (2005–2009 рр.)

Поселення дрейсени на живих перлівницях в середньому займали 30% загальної площі черепашки перлівниці. В 2005 р. в середньому маса дрейсени перевищувала в 1,3 рази масу перлівниці, на якій мешкала, при цьому чисельність дрейсени в середньому була 193 ± 57 екз/особину, а маса – $42,30 \pm 6,52$ г/особину (маса перлівниці в середньому була $18,67 \pm 2,82$ г) – рис. 3.2. Максимальна маса поселення дрейсени була відмічена на перлівницях з середньою довжиною біля 60 мм (рис. 3.3). В інших випадках (в основному в південному районі) маса дрейсени становила 8,6–93,2% маси перлівниці (в середньому 51,4%), а чисельність дрейсени в середньому була 92 ± 16 екз/особину (середня маса 11,10 г).

З 2006 по 2010 рр. відносна маса дрейсени знизилась (рис. 3.2) і в 78% і 81% випадків, відповідно становила в середньому від 39% маси особини перлівниці (в 2009 р.) до 70,2% – в 2007 р. Чисельність дрейсени в середньому була 53 екз/особину. Максимальна біомаса дрейсени на живих перлівницях за період досліджень становила 144,95 г/екз (південний район, 2007 р.) [117].

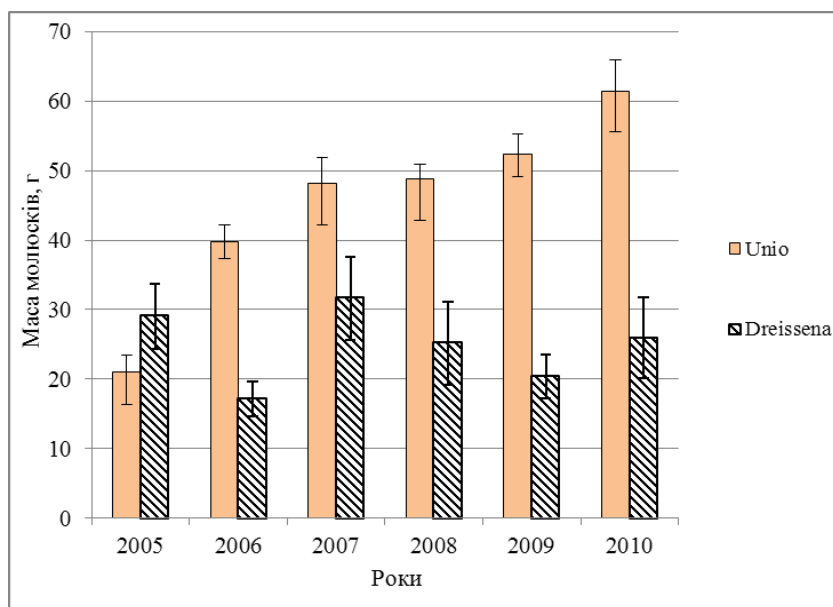


Рис. 3.2. Середня маса дрейсени (г/особину *Unio*) і середня маса перлівниць по рокам дослідження (2005–2010 рр)

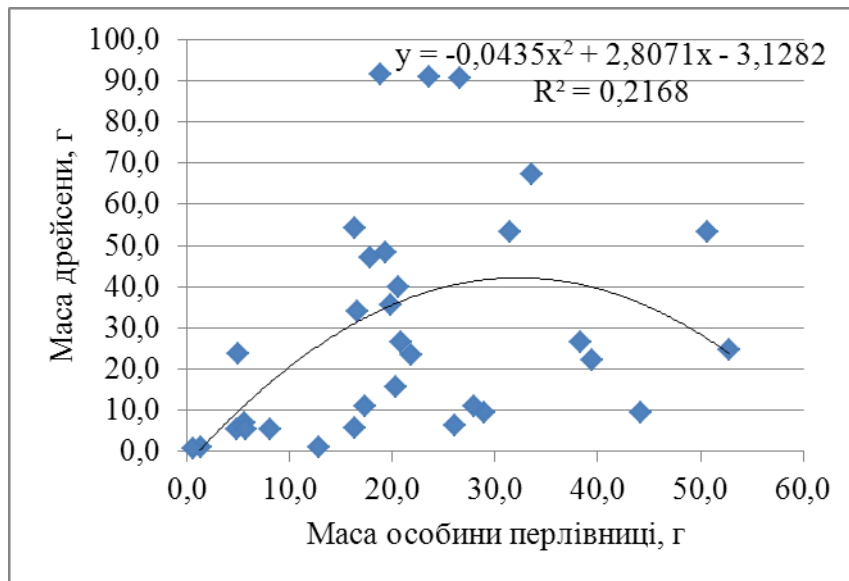


Рис. 3.3. Залежність маси дрейсени від маси особи *Unio* (2005 р.)

У 2008–2010 рр. маса дрейсени в основному не перевищувала масу перлівниці на якій мешкала, за винятком кількісних показників дрейсени у 2008 та 2009 рр. в західному районі [59]. Так, у 2008 та 2009 рр. маса дрейсени на перлівниці перевищувала масу самої перлівниці в 1,2–1,3 рази (табл.3.1). Отже при порівнянні з 2005 р. маса перлівниць зросла в 1,4 рази, а дрейсени – знизилась у 3,1 рази.

Таблиця 3.1

Кількісні характеристики дрейсени на живих перлівницях, ВО ХАЕС

Район	Рік	MaxN _{Dr} , екз/Unio	MaxB _{Dr} , г/Unio	m Unio, г	Сер.N _{Dr} , екз/Unio	Сер.B _{Dr} , г/Unio	Сер.m Unio, г
Західний	2008	579	84,20	64,86	1613±35	16,91±5,20	48,81±2,05
Західний	2009	62	36,20	26,71	31,22±6,7 5	23,22±4,55	41,54±3,75
Східний	2009	93	61,41	42,68	44,5±16,1 2	16,42±6,17	68,32±11,94
Південний	2010	61	85,86	83,00	19±4,0	25,94±5,79	61,40±4,50

Примітка. MaxN_{Dr}, екз/Unio – максимальна чисельність дрейсени на унію; MaxB_{Dr}, г/Unio – максимальна біомаса дрейсени на унію; m Unio, г – маса унію; Сер.N_{Dr},

екз/Unіо – середня чисельність дрейсени на уніо; Сер. V_{Dr} , г/Unіо – середня біомаса дрейсени на уніо; Сер. $m_{Unіо}$, г – середня маса уніо.

Таким чином, показники рясності дрейсени на одній перлівниці коливались в значному ступені. Чисельність дрейсени в середньому знижувалась від 2005 до 2007 р., потім сильно збільшувалась в 2008 р., знижуючись до 2010 р. Мінімальна чисельність складала 2–7 екз/особину, максимальна – 93–1026 екз/особину перлівниці. Біомаса максимальною була в 2007 р. і поступово знижувалась до 2009 р.

Важливим питанням у взаємовідношеннях видів-фільтраторів в одній консорції є оцінка впливу поселення дрейсени на молюска-носія [161]. Зниження розміру, довжини черепашки Unionidae, можна приймати в якості показника негативного впливу. Для цього було досліджено зміни розмірно-вагових характеристик перлівниць. Щодо змін морфометричних показників, то до вселення дрейсени у водойму-охолоджувач ХАЕС коефіцієнт K_v мав нижчий діапазон значень, ніж після вселення (рис.3.4). Окрім того, характер залежності довжина-маса перлівниць за весь період дослідження (рис.3.5) був подібним до даних, наведених в літературі, отриманих в природних умовах [2].

Аналіз морфометричних показників черепашок перлівниць показав (рис. 3.4), що після вселення дрейсени дещо, в дуже незначній мірі збільшився коефіцієнт K_v , в основному за рахунок збільшення показника L/h [170] (рис. 3.6). Таким чином, немає даних щодо значного негативного впливу популяції дрейсени на уніонід.

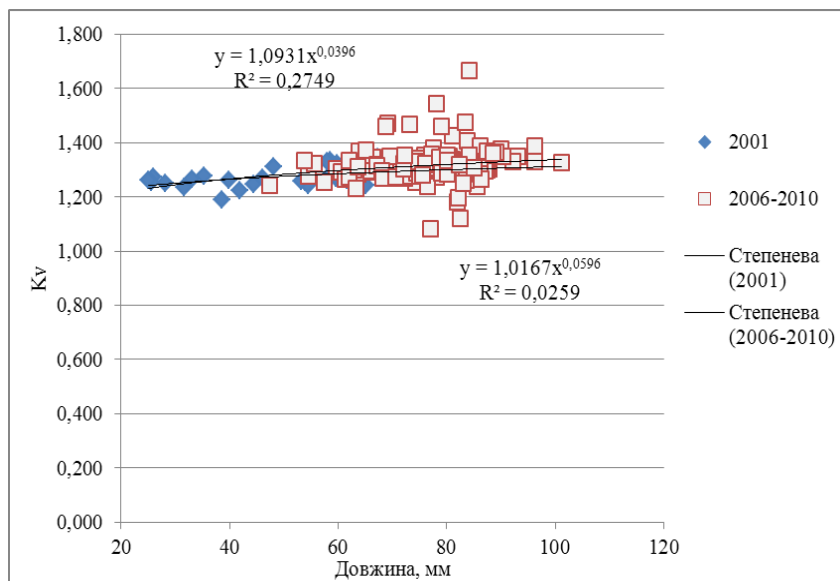


Рис. 3.4. Залежність показника Kv від довжини (L), мм *Unio tumidus* до вселення дрейсени у водойму ХАЕС, 2001 р. (дані Силаєвої А.А.) та після вселення 2006–2010 рр. (наші дані)

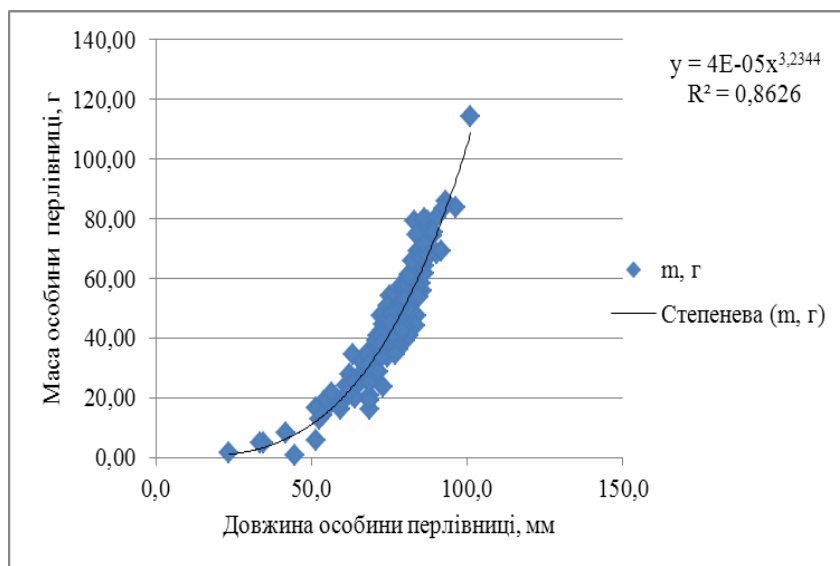


Рис. 3.5. Залежність маси перлівниці від довжини перлівниці (2005–2010 рр.) у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС

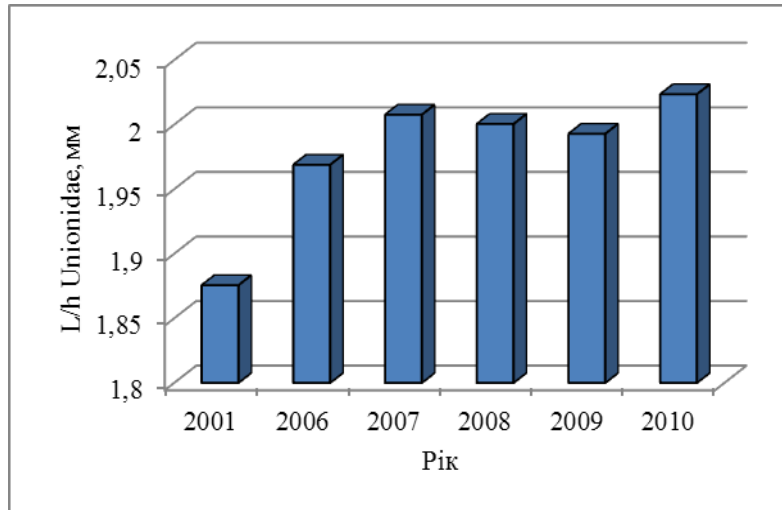


Рис. 3.6. Зміни відношення показника L/h *Unio* (мм) по роках, ВО ХАЕС, 2001, 2006–2010 рр.

На перлівницях дрейсена була зареєстрована в шести розмірних групах – від 1–5 мм до 26–30 мм. В 2005 р. за чисельністю на перлівницях домінувала розмірна група 6–10 мм (в східному районі було відмічено найбільша кількість особин цієї групи), а у 2008 р. – розмірні групи 1–5 і 6–10 мм (західний район). В 2006 р. молюски домінували у розмірних групах 11–15 мм (західний район) та 1–5 і 16–20 мм (південний район). У 2009 р. дрейсена домінувала в розмірних групах 11–15 мм та 16–20 мм (східний район), від 6–10 до 16–20 мм (південний район) та 6–10 і 11–15 мм (західний район). У 2010 р. Відмічено два піки домінування молюсків в південному районі, це розмірні групи 6–10 та 21–25 мм. Дрейсена великих розмірних груп на перлівницях була відмічена лише у 2005 р. (26–30 мм), 2009 р. (31–35 мм – західний, східний та південний райони) та 2010 р. (36–40 мм – південний район) – рис. 3.7.

Наявність великих особин дрейсени на перлівницях свідчить про те, що поселення дрейсени існує досить довго, тобто поселення дрейсени багаторічне [3, 22]. Слід відмітити, що дрейсена найбільших розмірів була відмічена лише в південному районі, а також у закритій затоці східного району які характеризуються відносно невисокими значеннями температури води [129].

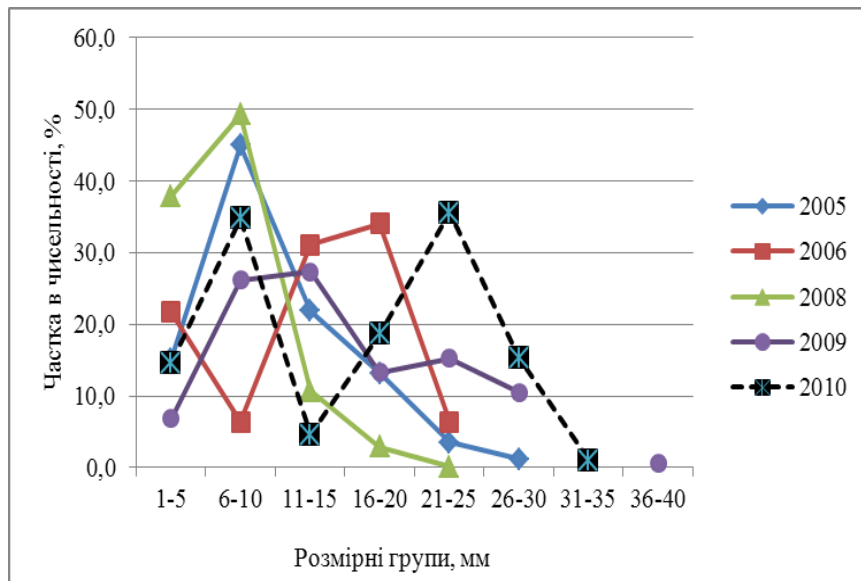


Рис. 3.7. Розмірний склад дрейсени на живих перлівницях

Дрейсена, що формує друзи на перлівницях та перлівниця разом складають своєрідний мікробіотоп, який характеризується унікальною особливістю, а саме – рухливістю, тому що організм-базибіонт є рухливою бентичною формою.

Створюючи поселення консортивного типу, перлівниця та дрейсена сприяють мешканню серед прикріплених моллюсків в друзах представників великої кількості різних таксономічних груп. В угрупованнях дрейсени, що існують тривалий час, було знайдено специфічні види безхребетних, які відсутні в бентосі в цих ділянках водойм [32, 35].

В південному районі (2006 р.) в друзах дрейсени на перлівницях було відмічено 11 НІТ – п'ять видів наїдід, три – личинок хірономід, личинки волохокрильців і *Ceratorogonidae*, черевоногий моллюск *Ferrissia* sp. Практично 100% зустрічальністю характеризувались *Limnochironomus nervosus* (Staeg.) і *Ecnomus tenellus* (Rambur). Кількість НІТ безхребетних в окремій друзі дрейсени на одній особині перлівниці було невисоким – 2–5 [60; 129].

За результатами досліджень протягом 2008–2010 рр. було виділено п'ять варіантів консорцій: у 2008 р. (західний та східний район), 2009 р. (східний та південний район), у 2010 р. (південний район) – табл. 3.2. В консорціях у південному районі (2009 р.) було відмічено 18 НІТ з 5 таксономічних груп, у

2010 р. – 33 НІТ з 10 таксономічних груп (табл. 3.2). Для обох консорцій (2009 та 2010 рр.) у південному районі були відмічені Oligochaeta, Ephemeroptera, Trichoptera, Chironomidae. У 2010 р. в консорції були відмічені такі таксономічні групи, яких не було у 2009 р. (табл. 3.2).

З таблиці 3.2. видно, що кількість таксономічних груп у консорціях у 2008 та 2010 рр. була подібною: 8–11, на відміну від 2009 р., де таксономічних груп було лише 3–5. У 2008 р. було відмічена найбільша кількість таксономічних груп (11) у східному районі. Були відмічені такі групи, що зустрічались в усі роки дослідження: Oligochaeta, Ephemeroptera, Trichoptera, Chironomidae, Heteroptera. Деякі групи зустрічались лише один раз: у 2008 р. – Spongia, Hydracarina, у 2010 р. – Hirudinea. В порівнянні з таксономічним багатством бентичних угруповань в цих районах нових НІТ відмічено не було [129].

Таблиця 3.2

**Кількість НІТ консортів в консорціях в друзах дрейсени на черепашках
живих перлівниць у водоймі-охолоджувачі ХАЕС**

№	Рік	2008		2009		2010
	Район ВО/ Такс. групи	західний	східний	східний	південний	південний
1.	Spongia	–	1	–	–	–
2.	Nematoda	1	1	–	1	–
3.	Oligochaeta	2	3	–	1	13
4.	Hydrozoa	1	2*	–	–	1
5.	Ostracoda	1	1	–	–	1
6.	Isopoda	–	1	–	–	–
7.	Ephemeroptera	–	1	–	2	2
8.	Trichoptera	1	1	2	2	1
9.	Chironomidae	6	6	6	11	11
10.	Ceratopogonidae	–	1	–	–	1
11.	Hydracarina	–	1	–	–	–
12.	Hirudinea	–	–	–	–	1
13.	Gastropoda	1	–	–	–	1
14.	Heteroptera	1	–	1	–	1
	Всього груп / НІТ	8 / 14	11 / 19	3 / 9	5 / 17	10 / 33

Примітка. * – крім Hydra, відмічені Hydracarina

У консорції в західному районі (2008 р.) було відмічено 14 НІТ, з 8 таксономічних груп: Nematoda, Oligochaeta, Hydrozoa (Hydra), Ostracoda, Heteroptera, Trichoptera, Chironomidae, Gastropoda (табл. 3.2). Загальна чисельність організмів-консортів на перлівницях становила 55 екз/м², біомаса – 0,04 г/м². За чисельністю (рис. 3.8) домінували личинки хірономід (*L. nervosus* до 60% від загальної чисельності), за біомасою личинки волохокрильців – *E. tenellus* та *L. nervosus* (18,7 та 40,2% від загальної біомаси).

У консорції в східному районі (2008 р.) було відмічено 18 НІТ з 11 таксономічних груп. В цій консорції були відмічені таксономічні групи, яких не було в консорції в західному районі (2008 р.), а саме: Spongia, Isopoda, Ephemeroptera, Ceratopogonidae, Hydracarina. Кількісні показники консортів на перлівницях були значно більшими ніж в попередній консорції (загальна чисельність становила 922 екз/м², біомаса – 2,83 г/м²). За чисельністю домінували хірономіди (*L. nervosus* – 42,4% від загальної чисельності), *Hydracarina* sp. – 12,4%, Nematoda – 9,6%) – рис. 3.9. За біомасою домінувала губка *Eunapius carteri* (Bowerbank) [130] – 87,4% від загальної біомаси).

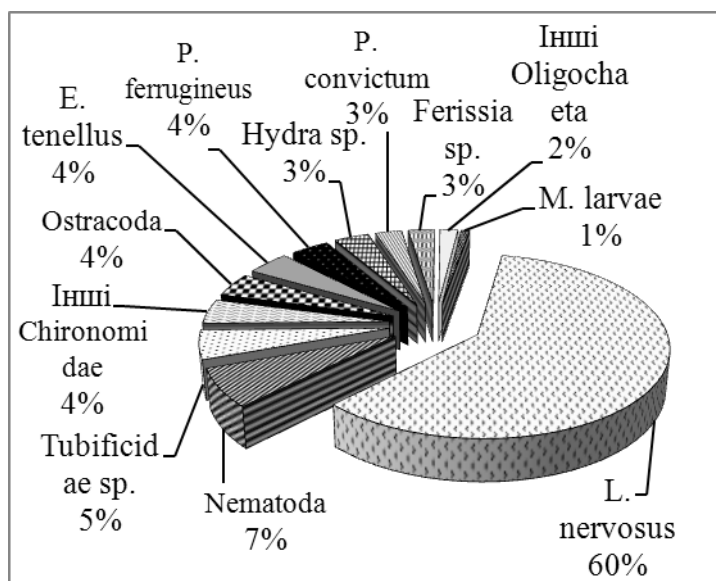


Рис. 3.8. Розподіл за чисельністю видів-консортів (%) в поселенні дрейсени на перлівницях, західний район, липень 2008 р.

В консорції у 2009 р. (східний район) відмічено 10 НІТ, з трьох таксономічних груп. Загальна чисельність консортів на перлівницях була 24944 екз/м², біомаса – 17,77 г/м². Личинки хірономід були представлені найбільшою кількістю НІТ, з яких домінуючим за чисельністю був *L. nervosus* – 65,2% від загальної чисельності. Окрім хірономід за чисельністю переважали личинки волохокрильців *E. tenellus* – 20,2% від загальної чисельності. Кількісні показники консортів на перлівницях у друзях дрейсени в східному районі були наступні: загальна чисельність в середньому у 2009 р. становила 69033 екз/м², біомаса – 17,84 г/м², у 2010 р. загальна чисельність в середньому була нижчою і становила 17391 екз/м², біомаса – 6,73 г/м².

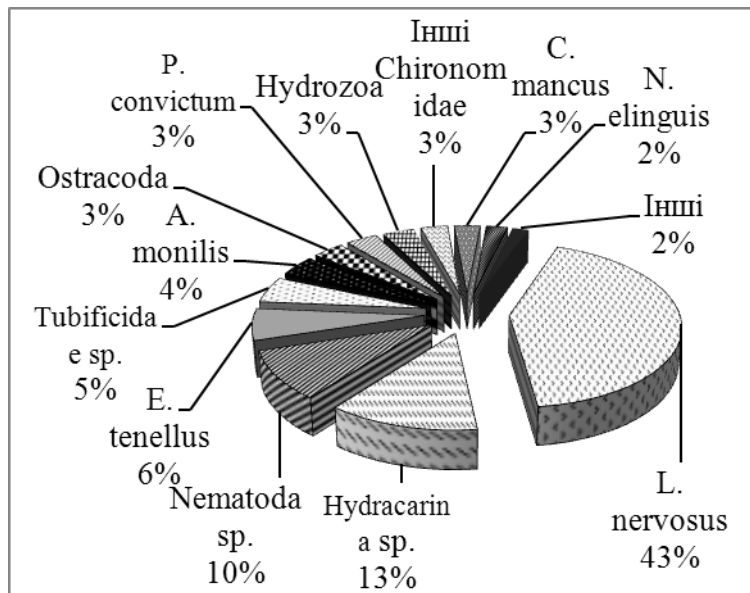


Рис. 3.9. Розподіл за чисельністю видів-консортів (%) в поселенні дрейсени на перлівницях, східний район, липень 2008 р.

У південному районі (2009 та 2010 рр.) було відмічено дві консорції. У 2009 р. було відмічено 5 таксономічних груп, а у 2010 р. – 10. За кількістю НІТ у 2009 р. переважали Chironomidae, у 2010 р. – Chironomidae та Oligochaeta (табл.3.2.). У консорції (2009 р.) за чисельністю домінували личинки хірономід – 42,2%, *Trichoptera* sp. – 19%, малощетинкові черви *Naididae* sp. – 16,2%, (рис. 3.10.). За біомасою – домінували личинки хірономід (*L. nervosus*) та личинки

волохокрильців (*E. tenellus*). Серед консортів (2010 р.) за чисельністю домінували малощетинкові черви (*Stylaria lacustris* (L.), *Nais pardalis* Piguet, *Nais communis* Piguet, Tubificidae sp.), личинки волохокрильців (*E. tenellus* – 13,9%). Личинки однокрильців Ephemeroptera (*Caenis macrura* Stephens, *Caenis horaria* (L.)) – 15,5%, личинки хірономід (*L. nervosus*, *Cricotopus silvestris* (Fabr.) – 13,2%).

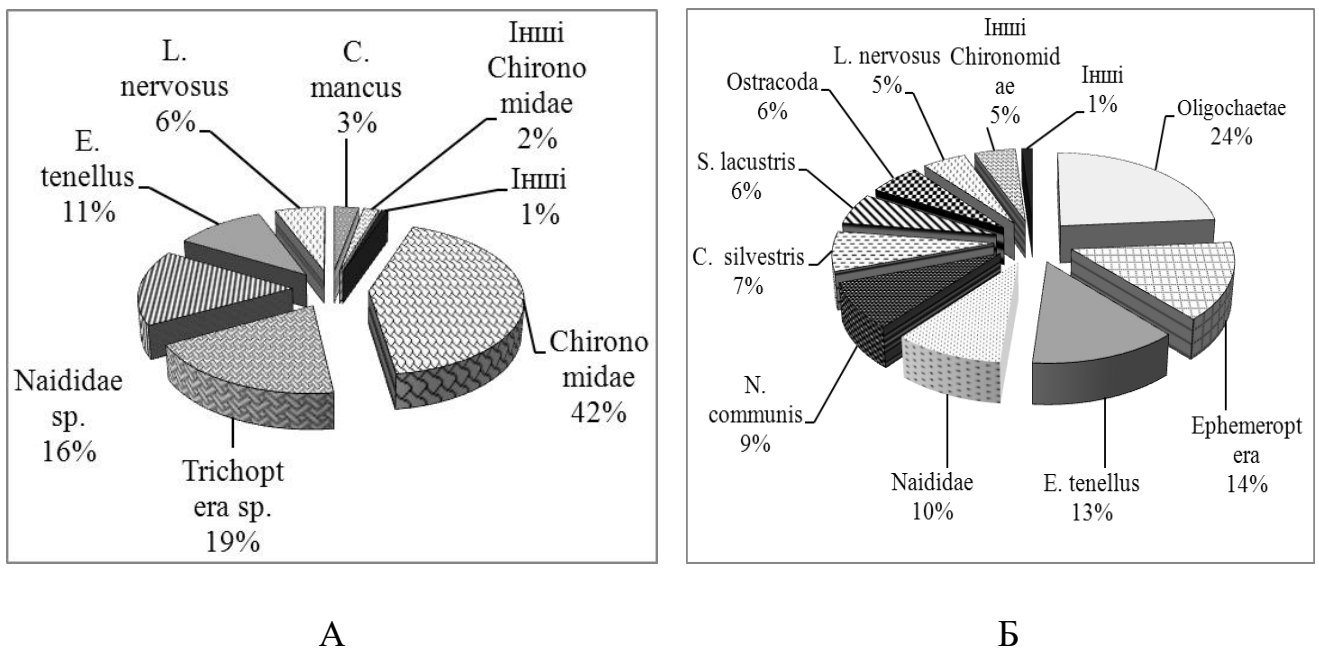


Рис. 3.10. Розподіл за чисельністю видів-консортів (%) у консорціях дрейсени на перлівницях у південному районі: А – 2009 р.; Б – 2010 р.

Таким чином, при порівнянні за кластерним аналізом між консорціями (2008–2010 рр.) було визначено, що кожна виборка консортів має свої особливості, але в цілому п'ять консорцій по роках достатньо подібні за своїм складом (рис. 3.11).

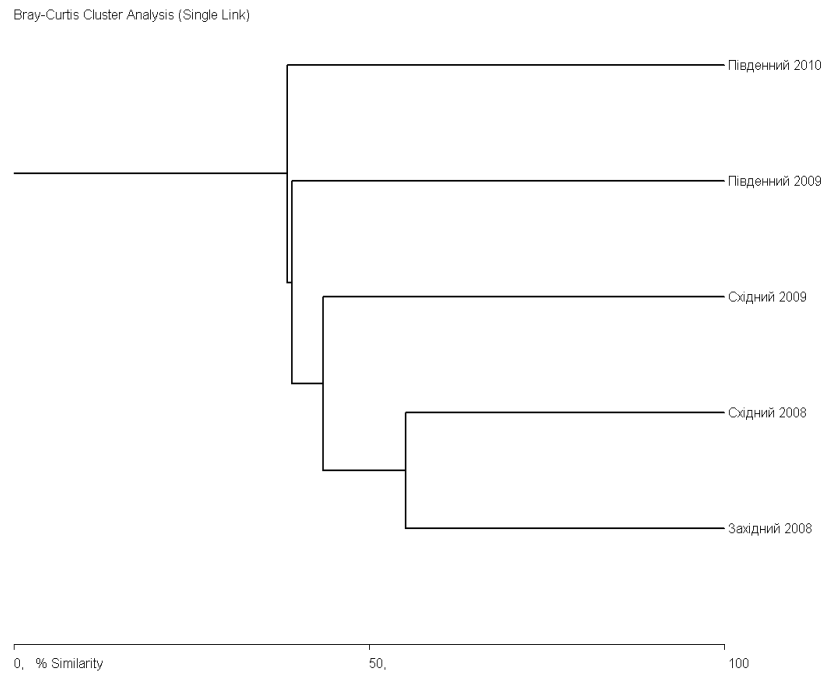


Рис.3.11. Кластерний аналіз між консорціями дрейсени на перлівницях в період досліджень 2008–2010 рр.

Отже отримані результати дозволили дати узагальнену характеристику консортивному угрупованню (табл.3.3). В назві угруповання на першому місці вид-едифікатор *Unio* (сюди ввійшли два види *U. pictorum* та *U. tumidus*), на другому місці другий центр консортивного угруповання – *D. polymorpha*, на третьому місці, в дужках, представлені консорти, які були домінуючими за диханням серед всіх консортів.

Таблиця 3.3.

Кількісні характеристики в консортивному угрупованні на живих перлівницях

Угруповання	<i>Unio</i> + <i>D. polymorpha</i> +(<i>E. carteri</i> + <i>L. nervosus</i>)
Локалізація	західний, східний та південний р-н ВО
Кількість таксономічних груп	15
Кількість НІТ	27
H _N	1,489
H _B	1,436

N <i>Dreissena</i>	1815±1472
N Unionidae	12±9
N консортів	484±433
B <i>Dreissena</i>	385,27±356,71
B Unionidae	492,42±339,92
B консортів	1,43±1,40
R <i>Dreissena</i>	226,05±204,67
R Unionidae	158,96±114,40
R консортів	7,23±6,86

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год; N_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; N_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

Угрупування *Unio*+*D. polymorpha*+(*E. carteri*+*L. nervosus*) було локалізовано в західному, східному та південному районах. Воно нараховувало 27 НІТ з 15 таксономічних груп. Різноманіття за чисельністю було 1,489 біт/екз, за біомасою – 1,436 біт/г. За показниками деструкції (дихання) *D. polymorpha* складала 57,6%, *Unio* – 40,5%. Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 60,3% для губки *E. carteri* та 19,2% для хірономід *L. nervosus*.

3.2. Консорція дрейсени на черепашках відмерлих перлівниць.

Крім розглянутих вище угруповань було відмічені консорції з одним видом-еdifікатором – дрейсеною, яка формувала дружи на черепашках відмерлих уніонід (фото 3.2.).



Фото.3.2. Консорція на черепашках відмерлих перлівниць з одним видом-еdifікатором (дрейсеною).

Візуальне обстеження показало, що черепашки відмерлих перлівниць майже повністю були покриті дрейсеною. Розміри черепашок відмерлих моллюсків були більші, ніж черепашки живих перлівниць: максимальний розмір у 2005–2007 рр. становив 92,5 мм, проти 88,8 мм (для живих перлівниць), мінімальний – 25,6 мм, у 2008 – 2010 рр. – відповідно 75,1 та 48,5 мм. Як було показано К. Левандовським [157], черепашки уніонід є одними за найбільш привабливіших субстратів для поселення дрейсени.

При порівнянні розмірної структури дрейсени на живих перлівницях (рис.3.7) та на черепашках перлівниць (рис.3.12) було відмічено, що розмірний склад в деяких роках був подібним, а в деяких мав свої особливості. У 2005 р. на живих та мертвих перлівницях домінувала дрейсена в розмірній групі 6–10 мм (45 та 50% від чисельності). У 2006 р. на живих перлівницях відмічено дві домінуючі групи 16–20 (34%) та 11–15 (31%), а також молюски малої розмірної групи 1–5 мм (22%), в той час як на черепашках перлівниць у цьому році домінувала розмірна група 11–15 мм (50,8%). У 2008 р. на живих перлівницях та на черепашках перлівниць дрейсена домінувала в розмірній групі 6–10 мм (49,3% та 52,4%). У

2009 р. домінували розмірні групи дрейсени 6–10 та 11–15 мм на живих та на черепашках перлівниць. Особливістю розмірної структури у 2009 р. було те, що на живих перлівницях були відмічені молюски розмірної групи 36–40 мм (0,6% від чисельності), а на черепашках перлівниць – 31–35 мм (0,3% за чисельністю). Також у 2010 р. на живих перлівницях були відмічені дрейсени розмірної групи 31–35 мм (0,98% за чисельністю), на відміну від черепашок перлівниць, де найбільшими були молюски групи 26–30 мм.

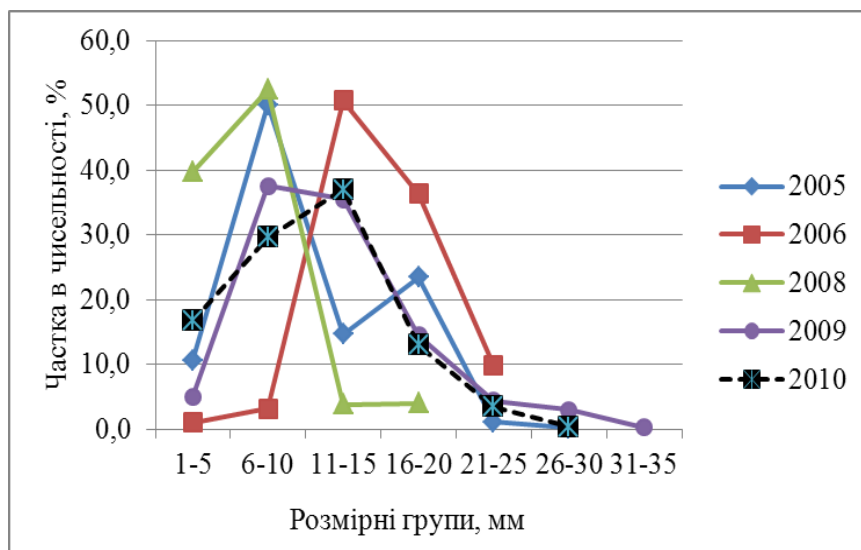


Рис.3.12. Розмірний склад дрейсени на черепашках відмерлих перлівниць

Чисельність дрейсени на черепашках перлівниць в західному районі була 2329 екз/м², біомаса 158,51 г/м², в східному районі кількісні показники дрейсени були 6115 екз/м² та 914,38 г/м².

В консорціях дрейсени на черепашках перлівниць було відмічено 15–17 НІТ. В західному районі – 6 таксономічних груп, в східному – 9 груп. На відміну від східного району в західному були відсутні Nematoda, Hydrozoa, Hirudinea (табл. 3.4). Загальна чисельність консортів на черепашках перлівниць в західному та східному районах відрізнялась. У західному районі чисельність була – 324 екз/м², біомаса – 0,17 г/м², в східному – 1021 екз/м² і 0,35 г/м², відповідно. Таким чином, чисельність в східному районі була в три рази більше, ніж в західному, біомаса – в 2 рази.

Таблиця 3.4.

**Кількість НІТ консортів в друзях дрейсени на черепашках у водоймі-
охолоджувачі ХАЕС**

№	Рік	2008	
		західний	східний
1.	Nematoda	—	1
2.	Oligochaeta	3	3
3.	Hydrozoa	—	1
4.	Ostracoda	1	1
5.	Ephemeroptera	2	1
6.	Trichoptera	2	1
7.	Chironomidae	6	7
8.	Hirudinea	—	1
9.	Gastropoda	1	1
	Всього груп / НІТ	6 / 15	9 / 17

За чисельністю в консорції, що формувалася в західному районі (2008 р.) домінували личинки хірономід (*L. nervosus* – 49,6% від загальної чисельності), а в консорції в східному районі (2008 р.) – *Tubificidae* sp. juv. та *Hydra* sp. (39,6% та 19,3% відповідно) – рис. 3.13 А, Б. За біомасою в західному районі домінували *L. nervosus* (33,3%), *E. tenellus* (20,5%), *Caenis lactea* (Burmeister) – 10,6% від загальної біомаси. В східному районі за біомасою домінували *Tubificidae* sp. juv. (33,6%), *L. nervosus* (19,3%), *E. tenellus* (15,6% від загальної біомаси).

Таким чином, було встановлено, що спільні види-консорти для двох районів на черепашках були наступні: олігохети (*Stylaria lacustris*), *Tubificidae* sp. juv., *Ostracoda*, *C. lactea*, *E. tenellus*, *Cladotanytarsus mancus* Walker, *L. nervosus*, *Polypedilum convictum* (Walker), *Ablabesmia monilis* L., *Procladius ferrugineus* Kieff, *Ferrissia* sp. Були відмічені види, що зустрічались лише в східному районі: *Hydra* sp., *Helobdella stagnalis* (L.), *Limnodrillus clapedeanus* Ratzel, *Tanytarsus gregarius* Kieff., *Parachironomus pararostratus* Harnisch та лише в західному районі: *C. horaria*, *Leptochironomus tener* (Kieff.), *Ortotrichia tetensii* Kolbe.

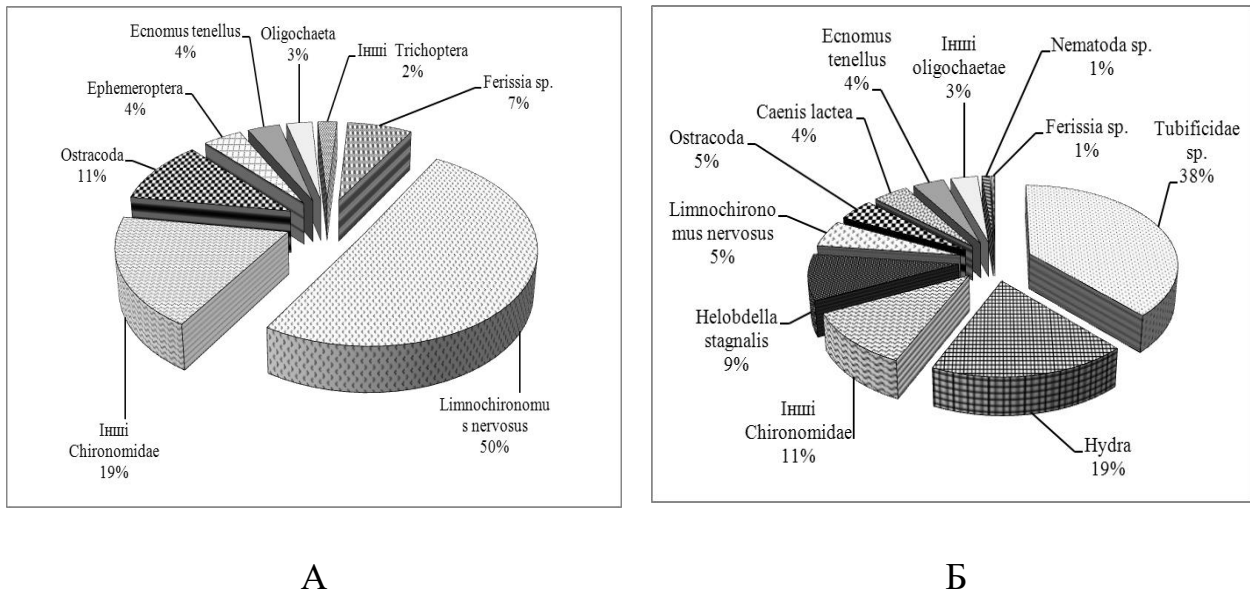


Рис. 3.13. Розподіл за чисельністю видів-консортиїв (%) в консорціях дрейсени на черепашках відмерлих перлівниць: А – західний район, липень 2008 р.; Б – східний район, липень 2008.

Для порівняння консорцій дрейсени на живих перлівницях та на черепашках було проведено аналіз подібності за індексом Серенсена та кластерний аналіз (табл.3.5, табл.3.6). Аналіз подібності за індексом Серенсена показав (табл. 3.5), що в консорціях на живих перлівницях (№ 1–5) були малі зв'язки 0,34–0,52. За чисельністю домінували хірономіди *L. nervosus*. В консорціях на черепашках перлівниць (№ 6–7) зв'язки були трохи більшими: 0,57–0,66. Домінант за чисельністю на черепашках перлівниць *L. nervosus*, *Tubificidae* sp. juv., *Hydra* sp.

Таблиця 3.5.

**Аналіз подібності угруповань на живих перлівницях та на черепашках
за індексом Серенсена**

№	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
1.	1	0,52	0,51	0,34	0,42	0,62	0,60
2.		1	0,41	0,37	0,44	0,47	0,57
3.			1	0,46	0,42	0,37	0,35
4.				1	0,36	0,22	0,33
5.					1	0,38	0,37
6.						1	0,66
7.							1

Примітка. Тут і в табл.3.6.: 1 – живі Unio західний р-н 2008 р.; 2 – живі Unio східний р-н 2008 р.; 3 – живі Unio східний р-н 2009 р.; 4 – живі Unio південний р-н 2009 р.; 5 – живі Unio південний р-н 2010 р.; 6 – черепашки Unio західний р-н 2008 р.; 7 – черепашки Unio східний р-н 2008 р.

Таблиця 3.6.

**Аналіз подібності консортів на живих перлівницях та на черепашках за
кластерним аналізом (за Брай-Куртісом)**

№	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.
1.		55,17	43,48	31,25	35,56	62,07	64,52
2.			33,33	36,36	34,78	53,33	62,50
3.				37,04	35,00	33,33	30,77
4.					36,73	30,30	34,29
5.						43,48	37,50
6.							68,75
7.							

Як бачимо, склад консортів не утворював єдиного континууму. На основі аналізу подібності було виділене консортивне угруповання дрейсени на черепашках перлівниць (табл. 3.7.). Угруповання *D.polymorpha*+(Tubificidae sp.

juv.+*L.nervosus*+*E.tenellus*) розташовувалось в західному та східному районах, нараховувало 22 НІТ, з 10 таксономічних груп. Різноманіття за чисельністю було 1,143 біт/екз, за біомасою – 0,008 біт/г. За показниками деструкції *D.polymorpha* складала 99,1%. Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав для Tubificidae sp. juv 24,6%, для хірономід *L. nervosus* (24,4%), личинок волохокрильців *E. tenellus* (19,3%).

Таблиця 3.7.

Кількісні характеристики в консортивному угрупованні дрейсени на черепашках перлівниць

Угруповання	<i>D. polymorpha</i> + (Tubificidae sp. juv.+ <i>L. nervosus</i> + <i>E. tenellus</i>)
Локалізація	західний, східний райони
Кількість таксономічних груп	10
Кількість НІТ	22
H_N	1,143
H_B	0,008
$N_{Dreissena}$	4222±1893
$N_{консортів}$	673±353
$B_{Dreissena}$	536,44±377,93
$B_{консортів}$	0,26±0,10
$R_{Dreissena}$	362,97±243,84
$R_{консортів}$	3,16±1,12

Примітка. Чисельність та біомаса приведені на площу м² дна. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год; H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

3.3. Консорція у вільних друзах дрейсени на ґрунті

Угруповання консортивного типу з одним видом-едифікатором можуть бути представлені також у вигляді друз дрейсени на донному ґрунті. Початок формуванню друз можуть давати різні предмети (камінчики, фрагменти деревени, і т.п.).

У водоймі-охолоджувачі, у східному районі (2008, 2009, 2010 рр.) та у західному районі (2010 р.) були досліджені консорції з одним видом-едифікатором у вигляді друз дрейсени з населяючими їх видами-консортами. Кількісні характеристики консорцій приведені в таблиці 3.8.

Таблиця 3.8.

Кількісні характеристики вида-едифікатора *D.polymorpha* в друзах

Район	Рік	h, м	MaxN _{Dr} , екз у друзі	MaxB _{Dr} , г у друзі	Сер.N _{Dr} , екз у друзі	Сер.маса Dr, г у друзі
Східний	2008	4	73	16,60	41,77±4,85	9,37±0,98
Східний	2008	6	109	24,57	48,92±7,71	17,23±2,22
Східний	2009	2	284	46,34	89,2±26,1	27,17±5,25
Східний	2010	2,5	46	27,43	24,13±2,70	17,89±1,46
Західний	2010	1,5	57	42,45	29,25±10,49	25,12±8,01

Примітка. MaxN_{Dr}, екз у друзі – максимальна чисельність дрейсени в друзі; MaxB_{Dr}, г у друзі – максимальна біомаса дрейсени в друзі; Сер. N_{Dr}, екз у друзі – середня чисельність дрейсени у друзі; Сер. m Dr, г у друзі – середня маса дрейсени у друзі.

При порівнянні консорцій з одним видом-едифікатором в друзах дрейсени, можна відмітити, що в консорції у 2009 р. (східний район) збільшилась кількість молюсків, в порівнянні з 2008 р. Але, вже у 2010 р. відмічено зниження кількості молюсків 46 екз/друзу (2010 р.) проти 284 екз/друзу (2009 р.) – табл. 3.8.

Максимальний розмір дрейсени у 2009 р. був 31,6 мм, у 2010 р. – 27,5 мм. Тобто в порівнянні з 2008 р. було відмічено збільшення лінійних розмірів молюсків, що може вказувати на довгу тривалість життя дрейсени у друзах.

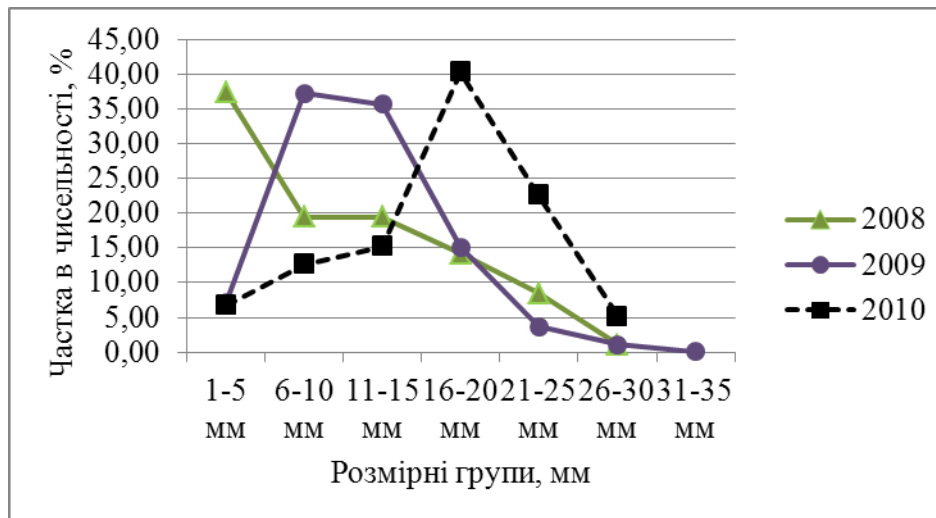


Рис. 3.14. Розмірний склад дрейсени в друзах на ґрунті, ВО ХАЕС

Розмірна структура друз дрейсени на ґрунті у 2008 р. (рис.3.14). відрізнялася від розмірної структури в друзах дрейсени на живих перлівницях та на черепашках. Так, в друзах дрейсени на ґрунті домінувала розмірна група 1–5 мм (37,4%), а також 6–10 та 11–15 мм (по 19,4%). В той час, як в друзах дрейсени на живих перлівницях та на черепашках домінували молюски в розмірній групі 6–10 мм. Також важливо відмітити, що в друзах дрейсени на ґрунті були відмічені всі шість розмірні групи від 1–5 мм до 26–30 мм, а в друзах на живих унію та черепашках 4–5 груп (від 1–5 мм до 16–20 мм або 21–25 мм).

У 2009 р. розмірний склад дрейсени в друзах на ґрунті був такий же самий як і в друзах дрейсени на перлівницях та черепашках, тут також домінували розмірні групи 6–10 та 11–15 мм (рис.3.14). Також тут відмічені молюски розмірної групи 31–35 мм, як і в друзах на перлівницях. У 2010 р. в друзах дрейсени на ґрунті домінували молюски старших розмірних груп: 16–20 мм (40,2%) та 21–25 мм (22,6%). А на черепашках перлівниць домінувала розмірна група 11–15 мм, на живих перлівницях – молюски як малих груп (6–10 мм), так і старших (21–25 мм). Таким чином, можна сказати, що розмірний склад в друзах та на перлівницях мав свої особливості.

Кількість таксономічних груп консортів у 2008–2010 рр. коливалась від 5 до 10 (таблиця 3.9). В усіх досліджених районах зустрічалися Oligochaeta, Trichoptera, Chironomidae. Деякі групи були відмічені лише один раз: у 2008 р. – Hirudinea, Hydracarina, у 2010 р. – Spongia, Nematoda, Heteroptera.

Таблиця 3.9

**Кількість НІТ консортів в консорціях з одним видом-еdifікатором
(дрейссена у друзах) у водоймі-охолоджувачі ХАЕС**

№	Рік	2008	2008	2009	2010	2010
	Район / Такс. групи	Східний, 4 м	Східний, 6 м	Східний, 2 м	Східний, 2,5 м	Західний, 1,5 м
1.	Spongia	—	—	—	1	—
2.	Nematoda	1	—	—	—	1
3.	Oligochaeta	1	1	2	5	5
4.	Hydrozoa	1	1	—	—	—
5.	Ostracoda	1	1	—	1	1
6.	Ephemeroptera	2	—	—	2	1
7.	Trichoptera	1	1	1	1	2
8.	Chironomidae	5	4	5	3	5
9.	Ceratopogonidae	1	—	1	—	—
10.	Hirudinea	1	—	—	—	—
11.	Gastropoda	—	—	1	1	1
12.	Hydracarina	1	—	—	—	—
13.	Heteroptera	—	—	—	—	1
	Всього груп / НІТ	10 / 15	5 / 8	5 / 10	7 / 14	8 / 17

У 2008 р. у східному районі всього на глибині 4 м було відмічено 15 НІТ, з 10 таксономічних груп. Найбільш багато були представлені личинки хірономід і одноденок (таблиця 3.9). За чисельністю переважали гідри (*Hydra* sp. – 39,9% від загальної), тубіфіциди (*Tubificidae* sp. juv. – 13,3%) – рис. 3.15 А. На глибині 6 м було відмічено 8 НІТ, переважали гідри – 30,5%, тубіфіциди (*Tubificidae* sp. juv. –

36,6%), на другому місці були – ракушкові раки (Ostracoda – 12,2%) і хірономіди (*L. nervosus* – 6,0%) – (рис. 3.15 Б). Чисельність дрейсени була 218 екз/м², біомаса – 82,99 г/м². Загальна чисельність організмів-консортів на глибині 4 м була 1045 екз/м², біомаса – 0,26 г/м², на 6 м глибині – 57 екз/м² і 0,03 г/м², відповідно. Спільними видами-консортами, що зустрічалися на вище згаданих станціях були *Hydra* sp., Tubificidae sp. juv, *E. tenellus*, *L. nervosus*.

У 2009 р. на глибині 2 м було відмічено 12 НІТ, за чисельністю на першому місці були личинки волохокрильців *E. tenellus* – 26,6% і хірономід (*L. nervosus* – 20,5%, *Caenis macrura* Stephens – 13,3%), на другому – *Hydra* sp. – 9,9% і черевоногий молюск *Ferrissia* sp. – 6,8% (рис. 3.16). Чисельність дрейсени була 3375 екз/м², біомаса – 1007,46 г/м².

У 2010 р. в східному районі було відмічено 14 НІТ, з 7 таксономічних груп. Домінуючими за чисельністю були *C. macrura* – 31,5%, Ostracoda – 18,4%, Tubificidae sp. juv – 15,8%, *E. tenellus* – 13,3% (рис. 3.17, А). За біомасою домінувала губка *Spongilla lacustris* L. – 97,2%.

У західному районі в 2010 р. відмічено 17 НІТ з 8 таксономічних груп. Домінуючими за чисельністю були *Ferrissia* sp. – 66,9%, *L. nervosus* – 8,4%, Ostracoda – 4,5%, олігохети *S. lacustris* – 4,5%, *E. tenellus* – 4,2% (рис. 3.17, Б). За біомасою домінували черевоногі молюски *Ferrissia* sp. – 73,9%, на другому місці були личинки хірономід *L. nervosus* – 10,5%, олігохети *S. lacustris* – 4,5%, личинки волохокрильців *E. tenellus* – 3,4%.

Таким чином, за допомогою кластерного аналізу у 2008–2010 рр. було визначено, що консорції у східному районі 2008 та 2009 рр. були подібні (52,2% подібності) та консорції у 2010 р (східний та західний райони) – 53,3% подібності (рис. 3.18).

Подібність складу та показників рясності дозволяє виділити консортивне угруповання *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*C. macrura*) – табл. 3.10. Угруповання нараховувало 33 НІТ, з 14 таксономічних груп. Різноманіття за чисельністю тут було найбільшим 2,276 біт/екз, ніж в угрупованні дрейсени на живих перлівницях

та черепашках. За показниками деструкції *D. polymorpha* складала 91,2%. Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 84,7% для губки *S. lacustris* та 4,3% для однокорінь *C. macrura*.

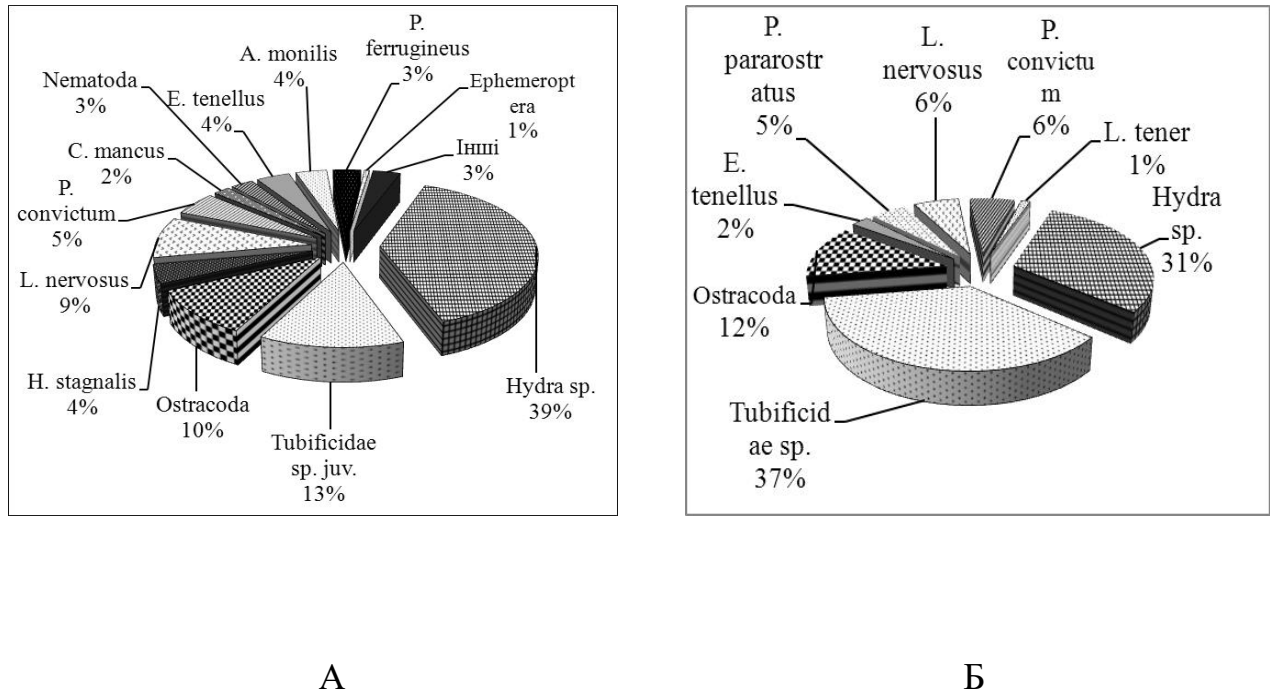


Рис. 3.15. Розподіл за чисельністю видів-консортів (%) в консорціях дрейсени в дризах у східному районі, липень 2008 р.: А – на 4 м глибині, Б – на 6 м глибині.

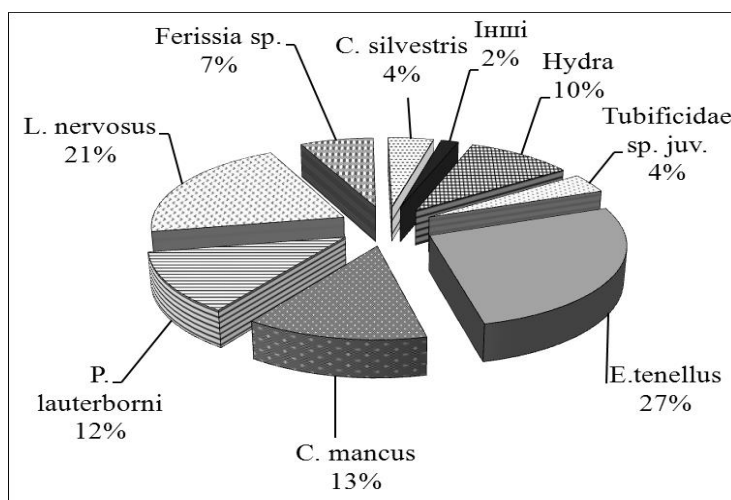


Рис. 3.16. Розподіл за чисельністю видів-консортів (%) в консорції дрейсени в дризах, східний район, вересень 2009 р.

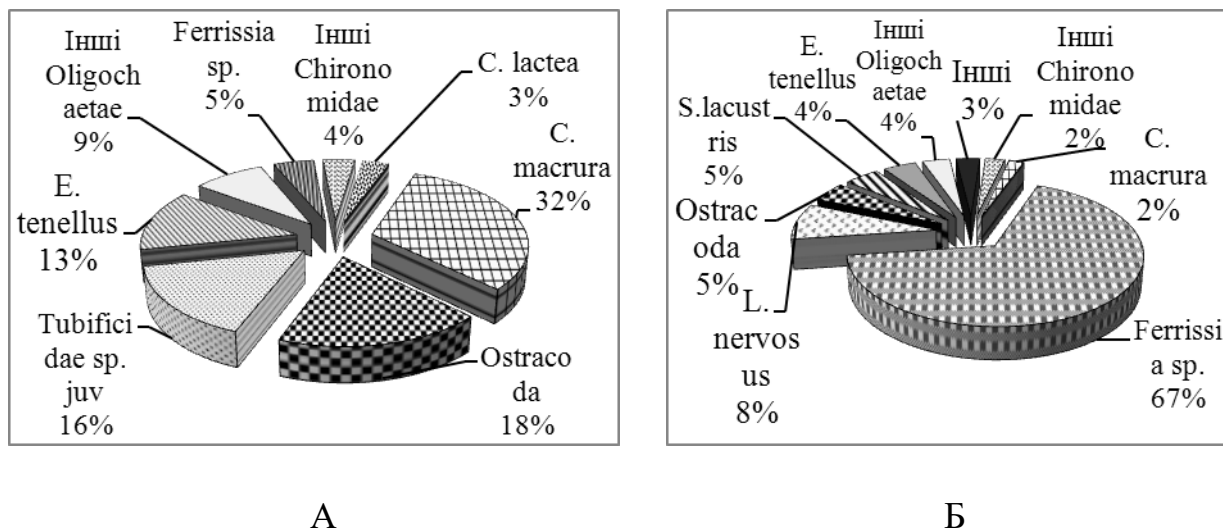


Рис. 3.17. Розподіл за чисельною видів-консортив (%) в консорції дрейсени в другах: А – східний район, 2010 р.; Б – західний район, 2010 р.

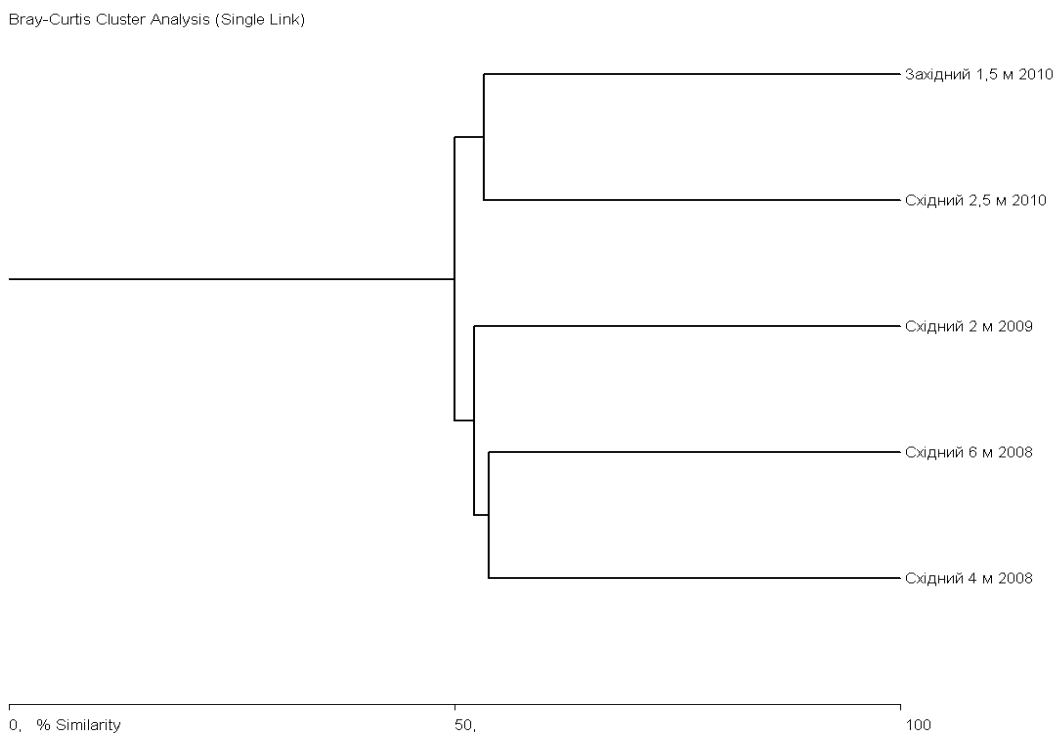


Рис. 3.18. Подібність таксономічного складу в консорціях дрейсени в другах на різних субстратах за кластерним аналізом

Таблиця 3.10.

**Кількісні характеристики в консортивному угрупованні
дрейсени в друзах на ґрунті**

Угруповання	<i>D. polymorpha</i> +(<i>Spongilla lacustris</i> + <i>C. macrura</i>)
Локалізація	західний, східний райони
Кількість таксономічних груп	14
Кількість НІТ	33
H_N	2,276
H_B	0,092
$N_{Dreissena}$	2470±1129
$N_{\text{консортів}}$	1258±706
$B_{Dreissena}$	1008,71±586,22
$B_{\text{консортів}}$	11,27±11,11
$R_{Dreissena}$	431,48±246,56
$R_{\text{консортів}}$	41,48±39,62

Примітка. Чисельність та біомаса приведені на площу м^2 дна. N – чисельність, екз/ м^2 ; B – біомаса, г/ м^2 ; R – деструкція, Дж/ $\text{м}^2 \cdot \text{год}$; H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

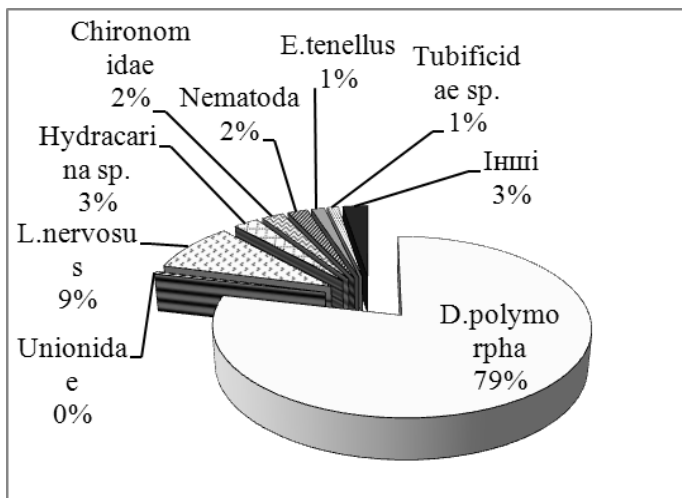
3.4. Порівняння консортивних угруповань у бентосі ВО ХАЕС

Таким чином, у бентосі водойми-охолоджувача ХАЕС було виділено три консортивних угруповання (табл. 3.3; 3.7; 3.10). Показники їх були як подібними, так і суттєво відрізнялися.

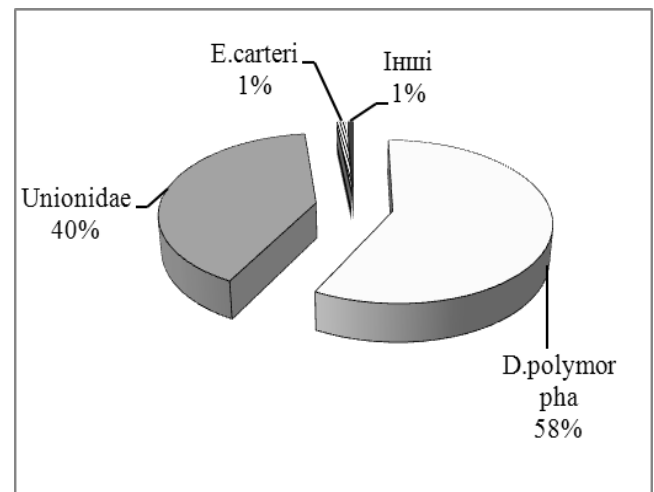
В усіх трьох консортивних угрупованнях за чисельністю домінував вид-едифікатор (*D. polymorpha*) – рис. 3.19–3.21. В угрупованні на живих перлівницях *Unio* + *D. polymorpha* + (*E. carteri* + *L. nervosus*) максимальна частка деструкції належала видам-едифікаторам: *D. polymorpha* – 58%, *Unio* – 40%, тобто 98% від загальної кількості для всього угруповання (рис.3.19). У консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (Tubificidae sp. juv.+ *L. nervosus* + *E. tenellus*) на черепашках відмерлих перлівниць частка в деструкції вида-едифікатора (*D. polymorpha*) складала 99% за диханням, консорти – лише 1% (рис.3.20). У

консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *C. macrura*) дрейсени в друзах на ґрунті 92% належало виду-еdifікатору (*D. polymorpha*), 7% – губці, яка тут може виступати як субедифікатор, та 1% – консортам (рис.3.21).

При порівнянні частки дихання консортів відносно дихання еdifікаторів у трьох угрупованнях було відмічено, що в угрупованні *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*C. macrura*) 10% від дихання еdifікаторів займали консорти. В інших угрупованнях такого не було виявлено.



А



Б

Рис. 3.19. Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *Unio*+*D. polymorpha*+(*E. carteri*+*L. nervosus*) на живих перлівницях: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

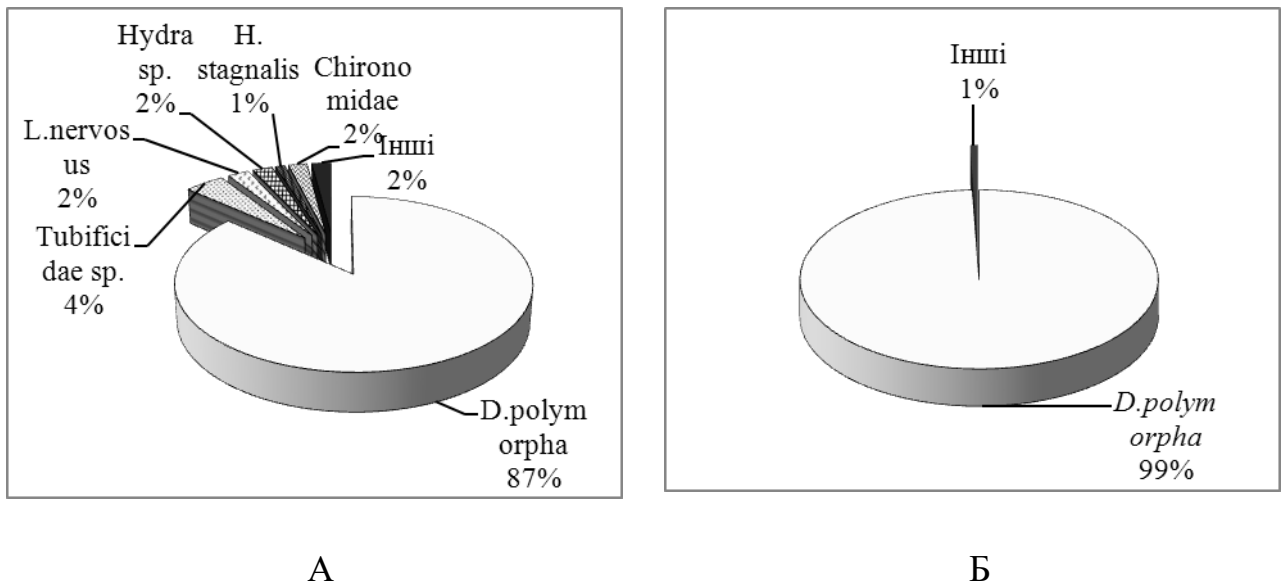


Рис. 3.20. Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні дрейсени на черепашках відмерлих перлівниць *D. polymorpha*+(*Tubificidae* sp. juv.+*L. nervosus*+*E. tenellus*): А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

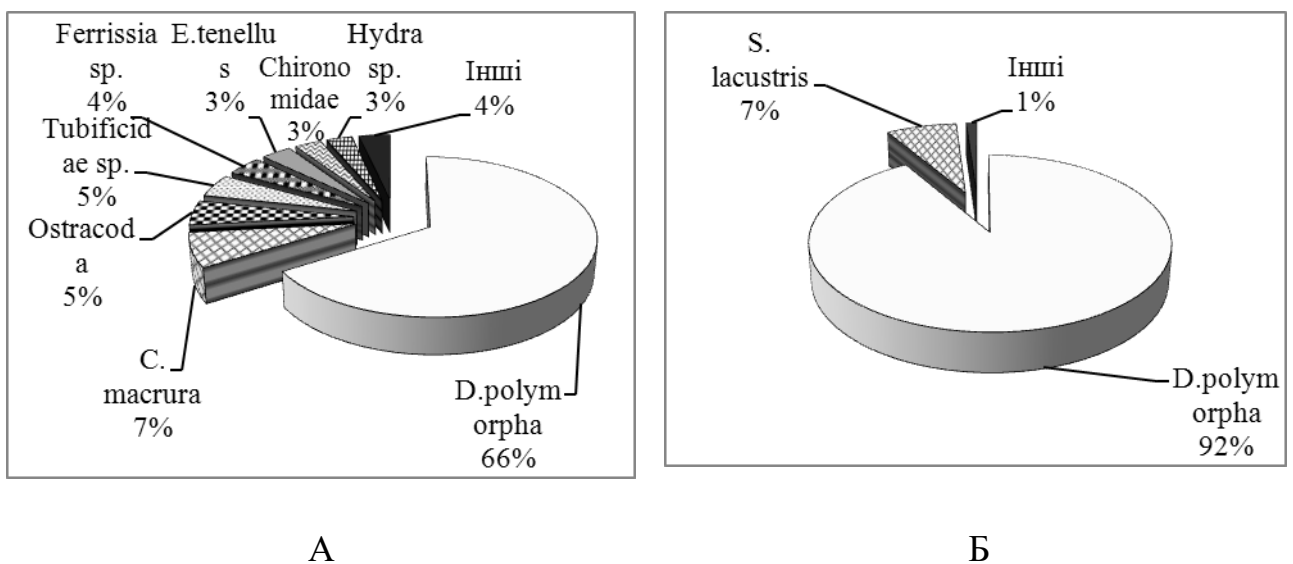


Рис. 3.21. Розподіл видів-консортів (%) в консортивному угрупованні *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*C. macrura*) дрейсени в друзах на ґрунті: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

3.5. Консортивні зв'язки в угрупованнях у бентосі

В данному підрозділі приведено графічні моделі (блок-схеми зв'язків) консортивних угруповань (рис.3.22–3.24, табл. 3.11).

Структура консорції *Unio* + *D. polymorpha* + (*E. carteri*+*L. nervosus*) була представлена 7 елементами консортивної системи і 16 зв'язками (рис.3.22, табл. 3.11). Перлівниця з дрейсеною пов'язана прямими топічними зв'язками (предоставляє субстрат для дрейсени), прямими форичними зв'язками (дрейсена переноситься на перлівниці). Хоча дрейсена та перлівниця живляться сестоном, у них може бути вибірковість до певного типу сестону [159]. Між собою вони були також пов'язані прямими трофічними зв'язками (конкурують за їжу). Прямі топічні зв'язки були відмічені між дрейсеною та хірономідами, личинками волохокрильців, губкою та іншими рухливими організмами (дрейсена представляє для консортів біотоп). Опосередковані трофічні зв'язки були відмічені між Trichoptera та Chironomidae, дрейсеною та губкою *E. carteri*. Вони розглядаються як конкуренти. Опосередкованими трофічними зв'язками дрейсена була пов'язана з усіма своїми консортами (псевдофікалії дрейсени створюють харчовий субстрат для інших організмів). Група «Інші» досить складна, вони пов'язані з центром консорції в першу чергу топічними зв'язками.

Структура угруповання *D. polymorpha* + (Tubificidae sp. juv.+*L. nervosus*+*E. tenellus*) була представлена 9 елементами консортивної системи і 21 зв'язками. Дрейсена була прямими топічними зв'язками була пов'язана з усіма рухливими та прикріпленими гідробіонтами (рис.3.23, табл.3.11). Також дрейсена була пов'язана з *C. lactea*, *P. convictum*, *L. nervosus*, *E. tenellus*, Oligochaetae, Tubificidae, *H. stagnalis* та іншими опосередкованими трофічними зв'язками (псевдофікалії дрейсени створюють харчовий субстрат для інших організмів-детритофагів). Прямі трофічні зв'язки між Trichoptera та Oligochaeta (Trichoptera (*E.tenellus*) використовують олігохет як їжу), між п'явкою *H. stagnalis* та Chironomidae (п'явка живиться личинками хірономід), між *Dreissena* та *Hydra* sp. (гідра може житися велігерами дрейсени), гідра увійшла в категорію «інші», опосередковані трофічні

зв'язки були відмічені між Trichoptera та Chironomidae (конкурують за їжу) – рис.3.23, табл.3.11.

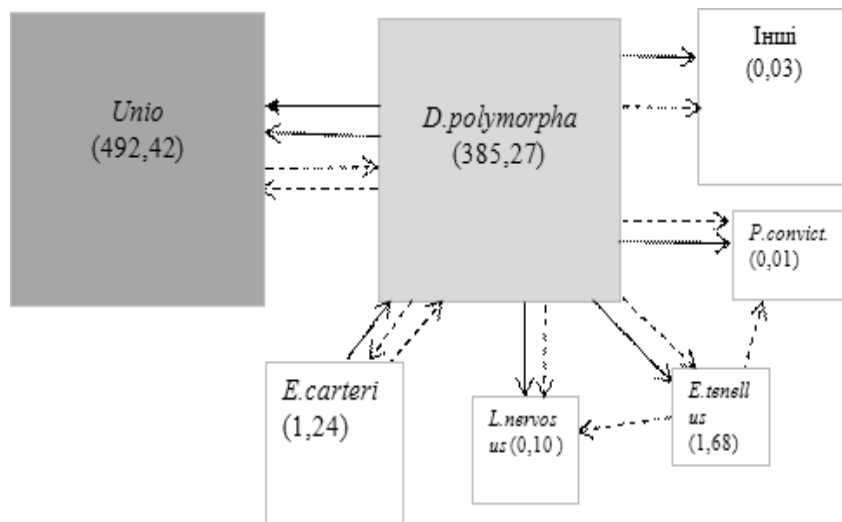


Рис. 3.22. Блок-схема угруповання *Unio* + *D. polymorpha* + (*E. carteri* + *L. nervosus*) з системою біоценотичних зв'язків. Примітка: Тут і в рис. 3.23–3.24 пунктиром – відмічені трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні, жирними лініями – форичні зв'язки. Сторона квадрата пропорційна логарифму біомаси. В дужках надана біомаса, г/м².

Структура угруповання *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *C. macrura*) була представлена 9 блоками-елементами консортивної системи і 20 зв'язками. Дрейсена прямими топічними зв'язками була пов'язана з Ostracoda, Chironomidae, Oligochaetae, Trichoptera, Ephemeroptera, *Ferrissia* sp., губка *S. lacustris* та організмами, що увійшли в групу «інші» (*Hydra* sp., *Ferrissia* sp., *C. horaria*, *O. tetensii*, Ostracoda, *Nematoda* sp., *P. ferrugineus*, *C. mancus*), створюючи для консортів біотоп. Опосередковані трофічні зв'язки були відмічені між Trichoptera та Chironomidae (конкурують за їжу), між дрейсеною *D. polymorpha* та п'явкою *H. stagnalis* (конкуренція за їжу) прямі трофічні зв'язки були між Trichoptera та Oligochaeta (Trichoptera можуть живитися олігохетами), опосередковані трофічні зв'язки відмічені між дрейсеною та всіма її консортами-детритофагами

(псевдофікалії дрейсени створюють харчовий субстрат для інших організмів) – рис. 3.24, табл. 3.11.

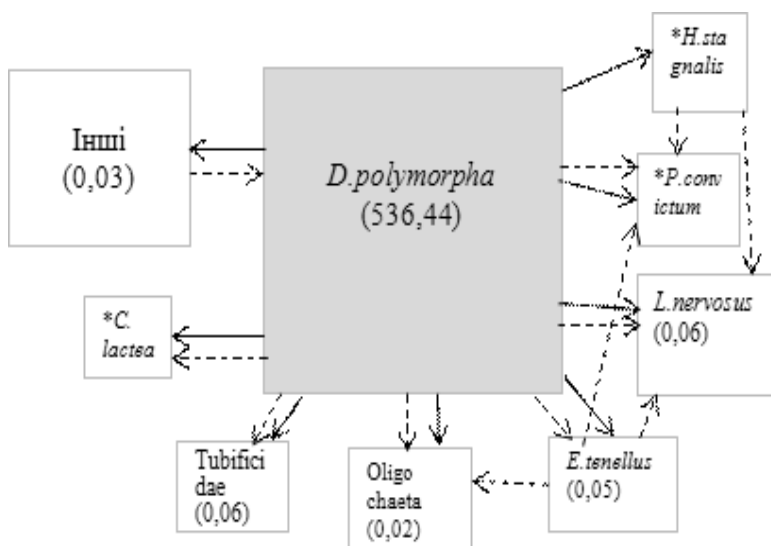


Рис. 3.23. Блок-схема угруповання *D. polymorpha*+(*Tubificidae* sp. juv.+*L. nervosus*+*E. tenellus*) з системою біоценотичних зв'язків. * – Біомаса *C. lactea* – 0,01 г/м², *P. convictum* – 0,01 г/м², *H. stagnalis* – 0,02 г/м².

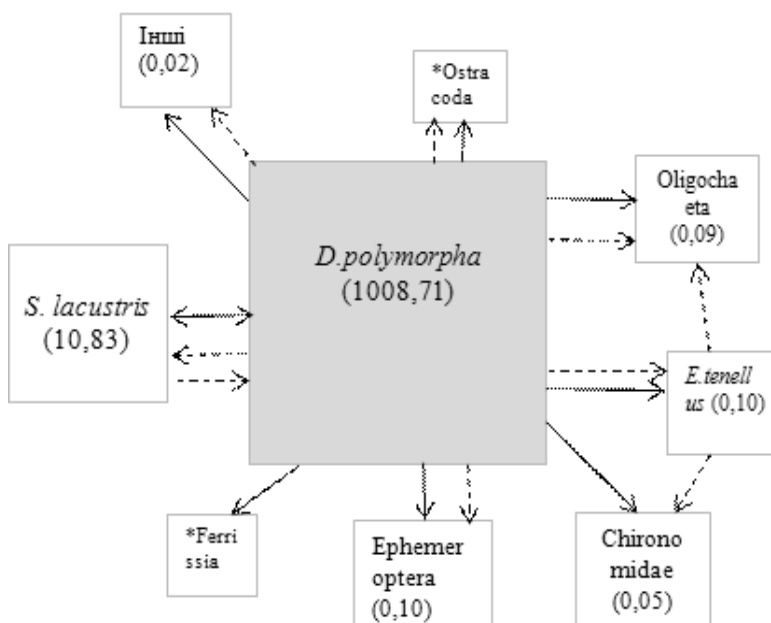


Рис. 3.24. Блок-схема угруповання *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*C. macrura*) з системою біоценотичних зв'язків. Примітка: в «Oligochaeta» увійшли Tubificidae sp. juv. і Tubificidae sp. (volosn.), *S. lacustris*, *Limnodrilus* sp.; в «Ephemeroptera» увійшли *C. horaria*, *C. macrura*, *C. lactea*, *O. tetensii*; в категорію «Chironomidae» увійшли *P. convictum*, *L. nervosus*, *C. mancus*, *A. monilis*, *P. psilopterus*, *P. ferrugineus*, *C. silvestris*; в категорію «Інші» увійшли *Hydra* sp., *H. stagnalis*, *Micronecta* sp. * – Біомаса Ostracoda – 0,02 г/м², *Ferrissia* sp. – 0,04 г/м².

Таблиця 3.11

Консортивні зв'язки в трьох угрупованнях

№	Зв'язки між організмами	П.топ	П.троф	О.троф	П.фор
1.	<i>Unio</i> sp.– <i>D. polymorpha</i>	+	+		+
2.	<i>D. polymorpha</i> – <i>E.carteri</i>	+	+		
3.	<i>D. polymorpha</i> – <i>S.lacustris</i>	+	+		
4.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Hydra</i> sp.	+			
5.	<i>D.polymorpha</i> – Ostracoda	+		+	
6.	<i>D. polymorpha</i> – Oligochaeta	+		+	
7.	<i>D. polymorpha</i> – Tubificidae	+		+	
8.	<i>D. polymorpha</i> – <i>L. nervosus</i>	+		+	
9.	<i>D. polymorpha</i> – <i>P. convictum</i>	+		+	
10.	<i>D.polymorpha</i> – <i>E.tenellus</i>	+			
11.	<i>D. polymorpha</i> – Ephemeroptera	+		+	
12.	<i>D. polymorpha</i> – <i>H. stagnalis</i>	+		+	
13.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Ferrisia</i> sp.	+		+	
14.	<i>Hydra</i> sp. – Oligochaeta		+		
15.	<i>H. stagnalis</i> – Chironomidae		+		
16.	<i>Hydra</i> sp.– Chironomidae		+		
17.	<i>Hydra</i> sp. – Nematoda		+		
18.	<i>E.tenellus</i> – Chironomidae		+		
19.	<i>E.tenellus</i> – Oligochaeta		+		

Примітка. П.топ – прямі топичні зв'язки; П. троф – прямі трофічні зв'язки; О. троф – опосередковані трофічні зв'язки; П. фор – прямі форичні зв'язки.

РОЗДІЛ 4.

КОНСОРТИВНЕ УГРУПОВАННЯ НА ДВОСТУЛКОВИХ МОЛЮСКАХ р. ГНИЛИЙ РІГ (ВОДОДЖЕРЕЛО ВО ХАЕС)

Оскільки в водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС не можливо було знайти великих двостулкових молюсків без поселень дрейсени, було проведено в якості порівняння відбір проб епізоона з великих двостулкових молюсків без дрейсени, у впадаючій в водойму-охолоджувач річку Гнилий Ріг в районі села Білотин. Ділянка, на якій відбирали проби, характеризувалася тим, що тут була відсутня дрейсена, що дало можливість вивчати консортивні угруповання іншої структури.

У 2008 р. у річці Гнилий Ріг були відмічені молюски двох видів *Anodonta* sp. та *U. tumidus*. Максимальна довжина *Anodonta* sp. досягала 98,1 мм, *U. tumidus* – 71,4 мм. В наступні роки були відмічені також *U. pictorum*.

Популяції двостулкових молюсків за період дослідження (2008–2010, 2012 та 2014 рр.) [118, 119, 169] були представлені великими молюсками, максимальний розмір *Anodonta* sp. коливався від 76,2 мм до 101,2 мм (мінімальний розмір – від 30,5 мм до 83,5 мм). Максимальна довжина *U. tumidus* коливалася в межах 71,4–102,3 мм, мінімальна – від 30,3 мм до 68,0 мм. Максимальний розмір *U. pictorum* був 93,1 мм, мінімальний – 71,1 мм. Таким чином, максимальний розмір *U. tumidus* дещо зростав з роками, в той час як для *U. pictorum* та *Anodonta* sp. спостерігалось зниження максимальних розмірів молюсків до 2012 р. і підвищення у 2014 р. (рис. 4.1).

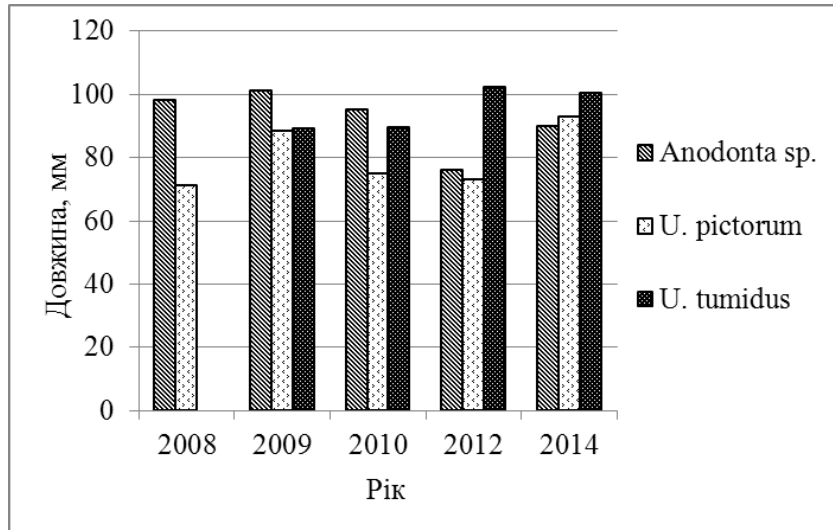


Рис. 4.1. Максимальна довжина молюсків в угрупованнях перлівниць, в р. Гнилий Ріг

Середня довжина *Anodonta* sp. у 2008 та 2009 рр. була $88,48 \pm 1,40$ мм та $91,53 \pm 1,31$ мм, відповідно. В наступні роки спостережень (2010, 2012 та 2014 рр.) середні розміри були нижчими – $73,56 \pm 5,72$ мм, $64,28 \pm 11,93$ мм та $77,88 \pm 3,62$ мм, відповідно. Середні розміри для *U. pictorum* були найбільшими у 2009 р. ($81,97 \pm 3,24$ мм), в наступні роки вони знижувались – до $73,35 \pm 1,03$ мм (2010 р.). В 2014 р. середній розмір був $79,95 \pm 2,80$ мм. Середня довжина *U. tumidus* у 2010 р. була $76,68 \pm 1,58$ мм, з подальшим зростанням до $86,96 \pm 1,26$ мм у 2014 р.

Кількісні характеристики двостулкових молюсків представлені в таблиці 4.1. Як бачимо, чисельність та біомаса для *Anodonta* sp. була найбільшою у 2008 р. (238 екз/м² та $15860,13$ г/м², відповідно). Ці показники поступово знижувались у наступні роки дослідження (до 16 – 20 екз/м² та $338,85$ – $1230,56$ г/м²). Для інших молюсків *U. tumidus* та *U. pictorum* такого не спостерігалось. Відмічено зріст чисельності та біомаси *U. tumidus* з 2009 по 2010 рр., потім зниження до 2012 р. Найбільша чисельність *U. pictorum* спостерігалась у 2010 р. (42 екз/м²), знижуючись в подальшому до 10 – 24 екз/м².

Таблиця 4.1

**Чисельність та біомаса великих двостулкових молюсків по роках,
в р. Гнилий Ріг**

Рік	Кількісні показники	<i>Anodonta</i> sp.	<i>Unio tumidus</i>	<i>Unio pictorum</i>
2008	N, екз/м ²	238	–	13
	B, г/м ²	15860,13	–	403,00
	Середня маса, г/м ²	66,78±3,37	–	31,22±1,03
2009	N, екз/м ²	163	88	38
	B, г/м ²	10317,63	5086,13	1945,88
	Середня маса, г/м ²	63,49±2,53	58,13±6,89	51,89±4,63
2010	N, екз/м ²	146	385	42
	B, г/м ²	7301,04	20761,49	1490,63
	Середня маса, г/м ²	50,06±8,35	53,87±3,09	35,78±2,80
2012	N, екз/м ²	16	172	10
	B, г/м ²	338,85	9850,36	338,75
	Середня маса, г/м ²	32,53±3,92	945,64±368,33	32,52
2014	N, екз/м ²	20	136	24
	B, г/м ²	1230,56	10299,14	1011,60
	Середня маса, г/м ²	153,82±51,23	1287,39±237,94	126,45±54,38

Примітка. N, екз/м² – чисельність, B, г/м² – біомаса.

При порівнянні залежності маси молюска від його довжини на водоймі-охолоджувачі ХАЕС (рис.4.2 А) та у р. Гнилий Ріг (рис.4.2 Б) з літературними даними [2] було виявлено, що значення параметрів рівнянь істотно не розрізнялися, хоча у ВО зростання маси з ростом розмірів було дещо інтенсивнішим.

У 2009 р. відбирали великих двостулкових молюсків з їх епізооном, або зооперифітоном на поверхні черепашок. Відсоток площі, яка була зайнята консортами для *Anodonta* sp. становила 34–66% та для *U. tumidus* – 16–31%. На поверхні черепашок *Anodonta* sp. було знайдено від 2 до 13 НІТ консортів, на *U. tumidus* – 2–5 НІТ (табл. 4.2).

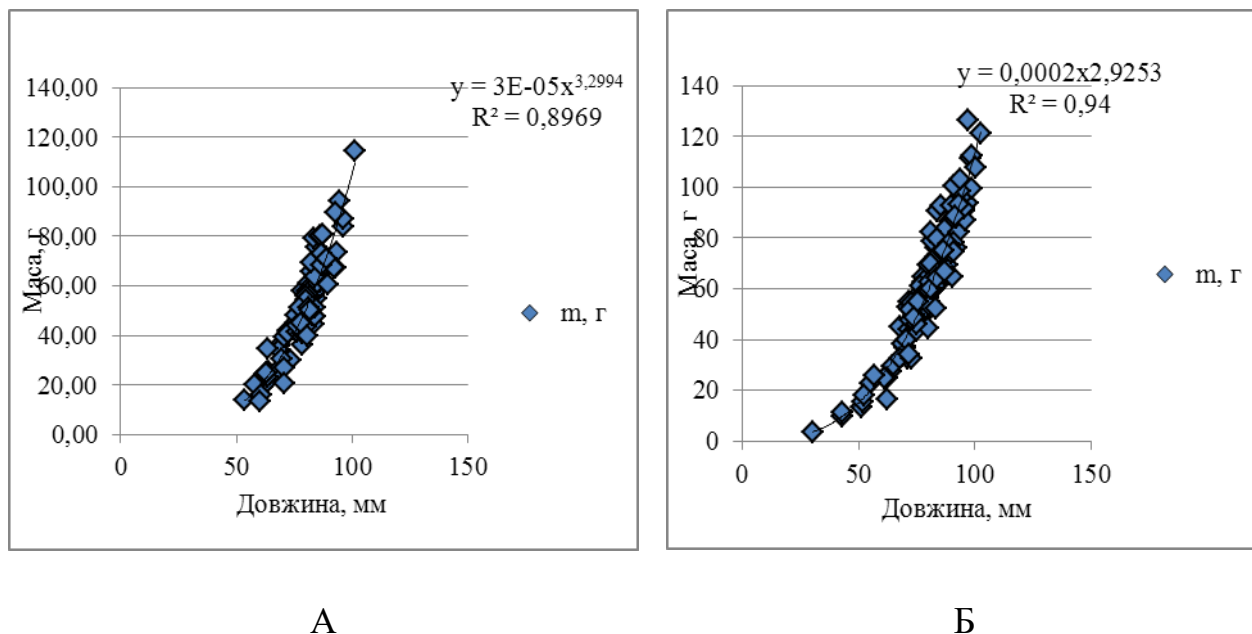


Рис. 4.2. Залежність маси *U. tumidus* від довжини черепашки у молюсків: А – ВО ХАЕС, 2008–2014 рр.; Б – річка Гнилий Ріг., 2008–2014 рр.

Таблиця 4.2.

**Список груп гідробіонтів та кількість НІТ на двостулкових молюсках в
р. Гнилий Ріг, червень 2009 р.**

№	Таксономічні групи	На <i>Anodonta</i> sp.	На <i>U. tumidus</i>
1.	Hydrozoa	1	—
2.	Nematoda	1	—
3.	Oligochaeta	6	3
4.	Ostracoda	1	—
5.	Isopoda	1	—
6.	Hirudinea	3	2
7.	Ephemeroptera	1	—
8.	Trichoptera	1	—
9.	Chironomidae	9	1
10.	Gastropoda	2	1
	Всього груп / НІТ	10 / 26	4 / 7

Загальні показники чисельності та біомаси консортів в р. Гнилий Ріг були наступні: чисельність – 14751 ± 9448 екз/м² та біомаса – $653,41 \pm 609,82$ г/м², велика біомаса була за рахунок молюсків *V. viviparus*. В таксономічному складі переважали п'явки (4 НІТ), олігохети (6 НІТ), личинки хірономід (9 НІТ). Серед Hirudinea найбільш численними були *Glossiphonia heteroclita* (L.), *H. stagnalis*, серед олігохет: *N. communis*, *Nais barbata* O.F.M., *Nais bretscheri* Michaelsen, серед хірономід: *Microtendipes chloris* Mg., *L. nervosus*., *Glyptotendipes griecoveni* Kieff – рис. 4.3.

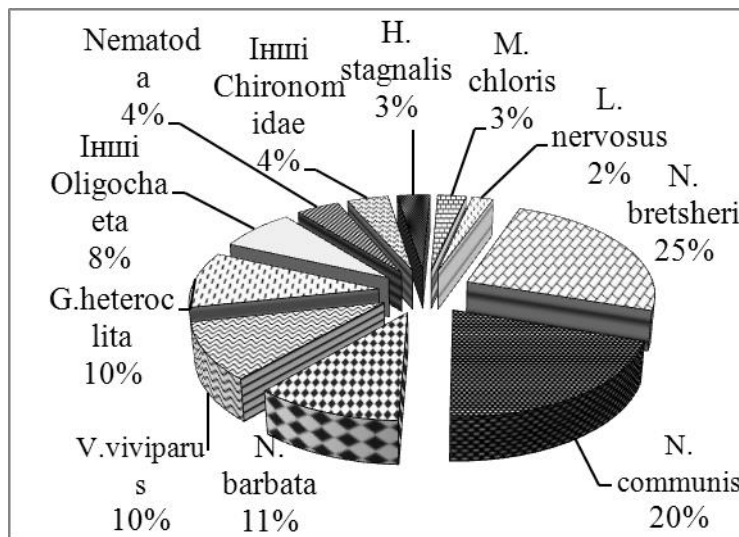


Рис.4.3. Розподіл за чисельністю видів-консортів (%) на беззубках та перлівницях р. Гнилий Ріг, с. Білотин, червень 2009 р.

На підставі подібності за індексом Серенсена та за подібністю домінантів було виділено консортивне угруповання *Anodonta* sp.+(*V. viviparus*+*G. heteroclita*) – табл. 4.3.

Угруповання *Anodonta* sp. + (*V. viviparus* + *G. heteroclita*) було локалізовано в р. Гнилий Ріг, включало 27 НІТ (табл. 4.3). Найбільшим багатством виділялися личинки хірономід – 9 НІТ, малощетинкові черви – 6 НІТ, п'явки – 4 НІТ. Воно характеризувалось великим різноманіттям за чисельністю 3,435 біт/екз, тобто

чисельність була рівномірно розподілена по видам, на відміну від біомаси, яка була 0,053 біт/г. За показниками деструкції *Anodonta* sp. складала 81,9%, *V. viviparus* – 17,8%, тобто 99,7% дихання займали молюски, а консорти – 0,3% (рис.4.4). Відсоток дихання консортив від загального показника деструкції консортив (без *V. viviparus*) складав 18,8% для п'явки *G. heteroclita*, 12,3% для *Erpobdella* sp., 9,9% для *N. barbata*.

Таблиця 4.3.

**Структурно-функціональні характеристики угруповання консортив у р.
Гнилий Ріг, червень 2009 р.**

Угруповання	<i>Anodonta</i> sp. + (<i>V. viviparus</i> + <i>G. heteroclita</i>)
Рік, сезон	2009 р. (червень)
Кількість таксономічних груп	10
Кількість НІТ	28
H_N	3,435
H_B	0,053
N <i>Anadonta</i> sp.	289
B <i>Anadonta</i> sp.	17349,64
R <i>Anadonta</i> sp.	5628,83
N консортив	11179
B консортив	531,22
R консортив	18,08

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год; H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

Але слід зауважити, що *V. viviparus* зустрічався не на всіх молюсках у якості консорта, його домінування слід вважати непостійним. В цьому зв'язку слід згадати термін, що ввів В.І. Мальцев [50] для таких консортив – «відвідувачи». Показники рясноти інших консортив були досить невеликими: загальна чисельність без гастропод була 10809 екз/м², біомаса – 2,22 г/м².

Структура консорції *Anodonta* sp. + (*V. viviparus* + *G. heteroclita*) була представлена 8 елементами консортивної системи і 15 зв'язками (рис.4.5, табл. 4.4). Двостулковий молюск був пов'язаний з усіма своїми консортами прямими

топічними зв'язками (представляє для консортів біотоп) і опосередкованими трофічними зв'язками (фекалії двостулкових створюють харчовий субстрат для інших організмів). П'явки та хірономіди були пов'язані прямими трофічними зв'язками (п'явка живиться личинками хірономід). Група «Інші» досить складна, організми, що входять до цієї групи були пов'язані з центром консорції в першу чергу топічними зв'язками. Анодонта зі своїми консортами була пов'язана прямими фори́чними зв'язками (консрти переносяться на анодонті).

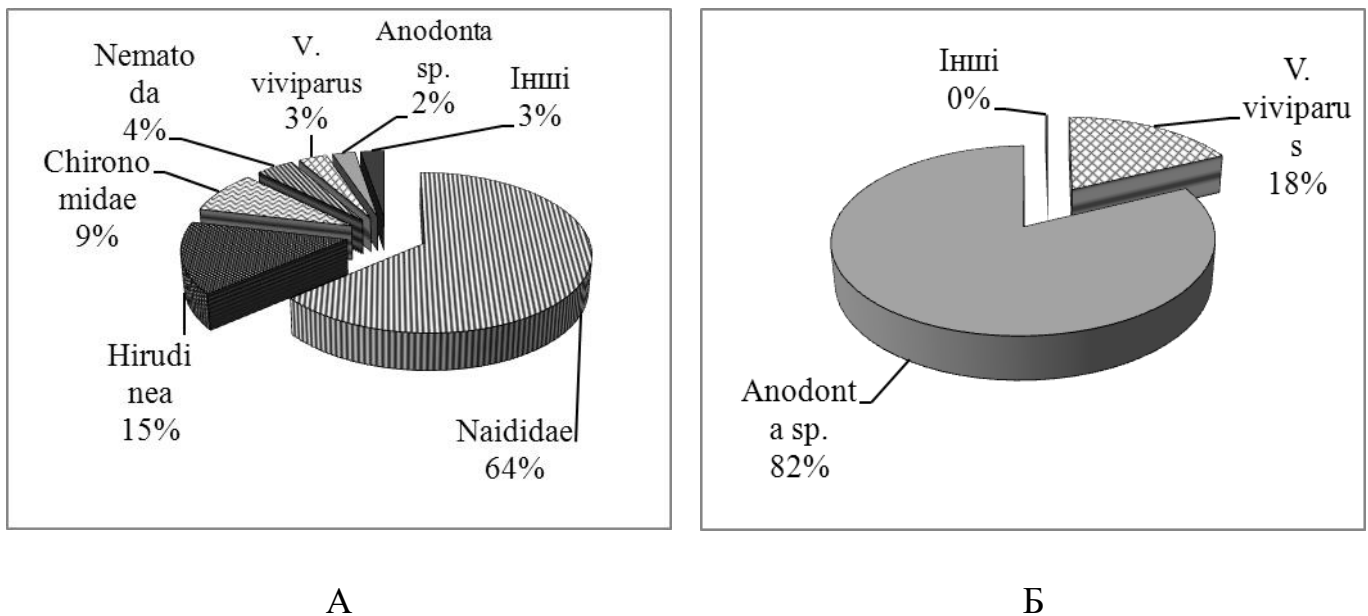


Рис. 4.4. Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *Anodonta* sp.+(*V. viviparus*): А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

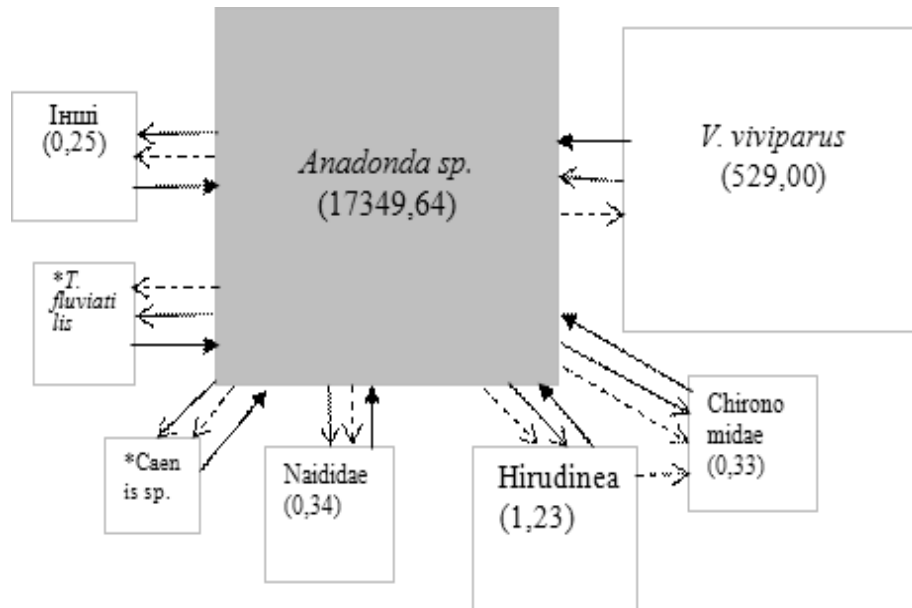


Рис. 4.5. Блок-схема угруповання *Anodonta* sp.+(*V. viviparus*+*G. heteroclita*) з системою біоценотичних зв'язків. В «Hirudinea» увійшли *Hirudinae* juv., *Erpobdella* sp., *H. stagnalis*, *G. heteroclita*; в «Naididae» увійшли *N. barbata*, *N. bretsheri*, *N. communis*, *N. elingus*, *Nais* sp.; в «Chironomidae» увійшли *M. chloris*, *R. exiguus*, *L. nervosus*, *G. gripecoveni*, *T. gregarious*, *L. tritonus*, *C. algarum*; в «Інші» увійшли *Ostracoda*, *Hydra* sp., *Asellus* (*Asellus*) *aquaticus* (Linnaeus, 1758), *Polycentropidae*. * – Біомаса *T. fluviatilis* – 0,02 г/м², *Caenis* sp. – 0,04 г/м². Біомаса, г/м² надана в дужках. Пунктиром – відмічені трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні, жирними лініями – форичні зв'язки.

Таблиця 4.4

Консортивні зв'язки в угрупованні *Anodonta* sp. + (*V. viviparus*)

№	Зв'язки між організмами	П.топ	П.троф	О.троф	П.фор
1.	<i>Anodonta</i> sp.– <i>V. viviparus</i>	+		+	+
2.	<i>Anodonta</i> sp.– <i>T. fluviatilis</i>	+		+	+
3.	<i>Anodonta</i> sp.– <i>Caenis</i> sp.	+		+	+
4.	<i>Anodonta</i> sp.– <i>Naididae</i>	+		+	+
5.	<i>Anodonta</i> sp.– <i>Hirudinea</i>	+		+	+
6.	<i>Anodonta</i> sp.– <i>Chironomidae</i>	+		+	+
7.	<i>Hirudinea</i> – <i>Chironomidae</i>		+		

Примітка. П.топ – прямі топічні зв'язки; П. троф – прямі трофічні зв'язки; О. троф – опосередковані трофічні зв'язки; П. фор – прямі форичні зв'язки.

РОЗДІЛ 5

КОНСОРТИВНІ УГРУПОВАННЯ У ПЕРИФІТОНІ

У водоймах-охолоджувачах, взагалі у технічних водоймах, угруповання перифітону відіграють особливу роль. У цих водоймах, як правило, існує значна кількість різних техногенних твердих субстратів, на яких розвиваються організми з досить високими показниками рясності [16, 62, 90].

Підводні обстеження різних біотопів у водоймі-охолоджувачі і каналах, проведені в період експлуатації двох блоків і вселення дрейсени, починаючи з червня 2005 р. показали, що розподіл і просторова структура перифітону в цей період були досить складними, тобто в угрупованнях перифітону відбулися суттєві зміни [129]. Угруповання дрейсени мали складну просторову структуру і формували угруповання консортивного типу, в яких дрейсена виступала в ролі вида-едифікатора, центра консортивного угруповання. Таким чином, як показали дослідження, роль консортивних угруповань перифітону значно зросла в період появи дрейсени у ВО ХАЕС [129].

5.1. Просторовий розподіл перифітону у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС

У підвідному каналі у червні 2005 р. на підставі візуальних підводних досліджень було виділено кілька поясів розподілу перифітону (табл. 5.1.)¹ [129].

На вертикальній бетонній поверхні опор моста в каналі від самого дна до глибини 1,3–1,5 м від поверхні води зафіксовано обростання дрейсною у вигляді агрегатів друз з 100% покриттям субстрату. Цей розподіл було характерно для вертикальних поверхонь як на освітленій (південній), так і затіненій стороні опори.

¹ Обстеження та опис було зроблено О.О. Протасовим та водолазами ГТЦ ХАЕС

Таблиця 5.1

**Характеристики поясів перифітону в підвідному каналі ВО ХАЕС,
червень 2005 р.**

№ пояса	Глибина, м	Пояс, домінант	Характеристики
1	до 1,3 м	Нитчасті зелені водорості	Водорості прикріплялись до субстрату, у вигляді щільного мату
2	4 м	Нитчасті зелені водорості	Пояс розташовувався на суцільному поселенні дрейсени, більша частина якої була загиблою
3	6 м	Друзи дрейсени	Покриття субстрату друзами дрейсени становило 80–100%
4	на дні	Друзи дрейсени	Дрейсена у вигляді окремих друз займала близько 60%.

Таким чином, для угруповань перифітону тут було характерно досить значне домінування дрейсени, максимальна біомаса якої досягала 20,4 кг/м². Найбільший розвиток дрейсени спостерігався на глибині від 3 м до 6 м. Розподілення поясів на греблі в червні 2005 р. було досить складним (табл. 5.2.).

Таблиця 5.2.

**Характеристики поясів перифітону на греблі ВО ХАЕС,
червень 2005 р.**

№ пояса	Глибина, м	Домінант	Характеристики
1	Уріз–0,3 м	Зелені нитчасті водорості	100% покриття водоростей (<i>Cladophora</i> sp.)
2	0,3–0,6 м	Зелені нитчасті водорості	Зелені нитчасті водорості, дрібна дрейсена
3	1,9–2,5 м	Дрейсена	Покриття дрейсною 100 %, в невеликій кількості зелені нитчасті водорості
4	3,0–3,5 м	Нитчасті водорості, дрейсена	Скупчення нитчастих водоростей (<i>Ulothrix</i> sp.), під ними дрейсена 80% покриття субстрату
5	4 м	Дрейсена	Покриття становить 80%

6	5–6 м	Дрейсена	Покриття до 50%
7	7 м, біля дна	Друзи дрейсени	Покриття дрейсною 15%, нитчастих водоростей немає
8	8–9 м, дно	Друзи дрейсени	Покриття дрейсною 10%

Угрупування характеризувались значним домінуванням дрейсени, пік рясноти якої приходився на глибини від 3 до 4 м. Тому для відбору проб та аналізу були обрані саме ці глибини. В угрупованнях перифітону на кам'яній відсипці в червні 2005 р. був лише один пояс – дрейсеновий, з невеликими скупченнями нитчастих водоростей в приурізній зоні. Для дослідження угруповань зі значним домінування окремих видів, угруповання яких можуть розглядатися як консортивні, проби відбирали на глибині від 0 до 0,6 м.

Біотопи у водоймі-охолоджувачі ХАЕС досить сильно розрізнялися між собою. Район греблі характеризується лентичними умовами, дія гідродинамічного фактору і хвильовий вплив на глибині більш 3–4 м мало позначився на умовах існування тут перифітону. На відміну від греблі, в підвідному каналі, умови лотичні. Тут спостерігаються не тільки спрямовані течії вздовж каналу, але існують і турбулентні перемішування по перетину каналу. Термічні умови на всіх глибинах достатньо схожі. В південному районі глибини на котрих знаходяться тверді субстрати (камінь) не перевищують 1,5–2,0 м, тут спостерігається температура на 2–3 градуса нижче (див. розділ 2, табл.2.1.).

5.2. Таксономічний склад та кількісні характеристики перифітону по біотопам

Усього в перифітоні було зареєстровано 63 нижчих ідентифікованих таксони, що належать до 13 груп. До видового рівня було визначено 44 НІТ. Найбільшою кількістю таксонів характеризувалися олігохети (23 НІТ, з них 12 видів) та личинки хірономід (22 НІТ, з них 17 видів).

В усіх трьох біотопах зустрічалися *Hydra* sp., малощетинкові черви (*S. lacustris*), одноденки (*C. horaria*), личинки волохокрильців (*E. tenellus*) та

хірономід (*L. nervosus*, *C. silvestris*, *P. convictum*, *P. pararostratus*), молюски (*Ferrissia* sp., *D. polymorpha*). Були відмічені такі види, що зустрічалися на греблі та в підвідному каналі, а в північному районі біля р. Гнилий Ріг, відмічені не були. До них відносилися: *Tubificidae* sp. juv, *A. monilis*, *Aulodrilus limnobius* Bretsch, *Potamotrix hammoniensis* (Michaelson), Ostracoda, *P. bicrenatum*, що становило 13 % від загальної кількості НІТ. Тільки в південному районі були відмічені наступні види: губка (*E. carteri*), малощетинкові черви (*N. communis*), одноденки (*C. lactea*, *C. robusta*), комахи (*Sisyra fuscata* (Fabricius)), личинки хірономід (*M. chloris*). Тільки на греблі зустрічалися: *H. stagnalis*, *Nais* sp., *P. ferrugineus*. Тільки в підвідному каналі були відмічені: *N. pardalis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede. На греблі домінуючими за чисельністю були *S. lacustris*, Ostracoda, *Tubificidae* sp. juv., *L. nervosus*, *P. bicrenatum*, *P. convictum*, *D. polymorpha*. В підвідному каналі домінуючими були олігохети (*S. lacustris*, *Tubificidae* sp. juv.), *Hydra* sp., *E. tenellus*, *A. monilis*, *Ferrisia* sp. В південному районі біля р. Гнилий Ріг за чисельністю домінували *Hydra* sp., *E. tenellus*, *L. nervosus*, *Ferrisia* sp. та *D. polymorpha*. Таким чином, можна сказати, що склад домінантів по біотопах був подібним, за виключенням одного-двох видів.

Загальна чисельність перифітону була найбільшою у підвідному каналі – 116125 екз/м², на греблі та у південному районі, біля р. Гнилий Ріг чисельність коливалась від 27250 до 30722 екз/м², відповідно. Біомаса, в основному за рахунок дрейсени, у всіх біотопах була значною від 3946,0 г/м² на греблі до 11865,0 г/м² у підвідному каналі. Таким чином, як бачимо з вище описаного, в усіх біотопах за чисельністю та біомасою домінувала дрейсена.

Біомаса дрейсени по трьом біотопах у 2005 та 2007 рр. поступово збільшувалась до глибини 3 м, пік біомаси спостерігався на 5–6 м глибинах і досягав 20 кг/м² у окремих ділянках (рис. 5.1).

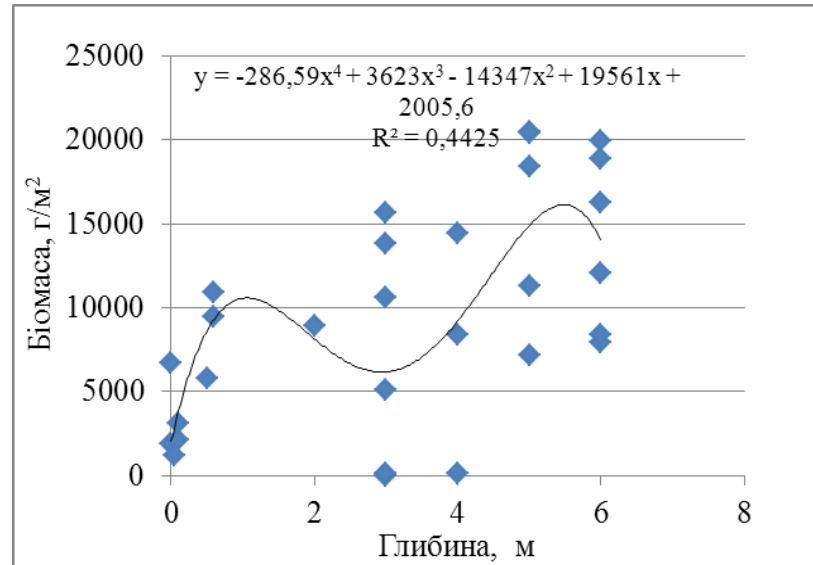


Рис. 5.1. Розподіл показників біомаси дрейсени на різних глибинах в трьох біотопах водойми-охолоджувача ХАЕС, 2005 та 2007 рр.

Найбільшу кількість видів було відмічено в приурізній зоні, що було пов'язано, очевидно, з біотопами, що мали різноманітні умови, та за рахунок нитчастих водоростей. Істотно модифікуючою середовище для інших організмів була і дрейсена. Найбільша чисельність консортів спостерігалася при біомасі дрейсени близько 10000 г/м². В інших випадках, як при збільшенні, так і при зменшенні біомаси дрейсени, чисельність консортів знижувалася (рис.5.2).

При порівнянні подібності за індексом Серенсена було відмічено, що у 2005 р. подібність між угрупованнями перифітону окремих біотопів була невеликою, лише 27% складали зв'язки більше 50 (гребля та підвідний канал). У 2007 р. подібність між угрупованнями перифітону різних біотопів була 57%. Окремо виглядав в цьому аспекті південний район міст р. Гнилий Ріг, тут зв'язки були менше за 50. Крім цього можна відмітити, що угруповання перифітону у 2005 та у 2007 рр. були подібні за кількістю видів, що зустрічались в цих роках.

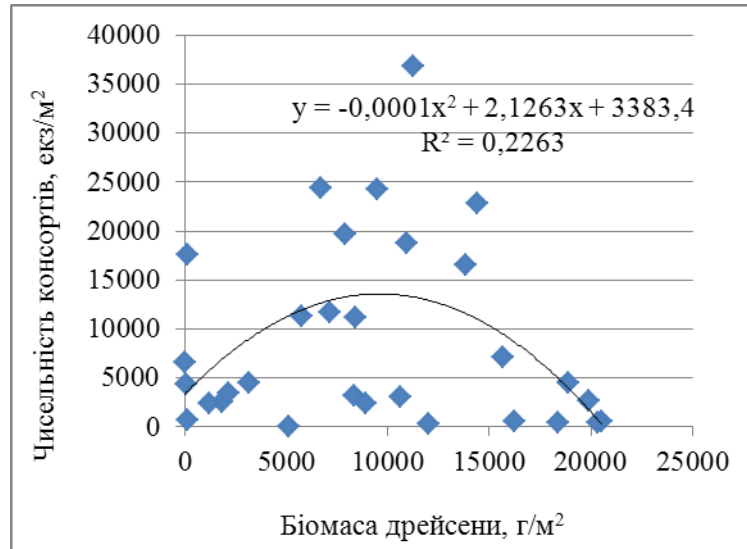


Рис.5.2. Залежність чисельності консортів (N , екз/м²) від біомаси домінанта – дрейсени (B , г/м²) в трьох біотопах водойми-охолоджувача ХАЕС.

5.3. Угрупування з домінуванням *D. polymorpha* у різних біотопах

Зважаючи на те, що біотопічні умови (гребля, підвідний канал та кам'яна відсипка південного району) були достатньо різні, було виділено три біотопічні угруповання, з домінуванням *D. polymorpha* в літній період у 2005 та 2007 рр. Таксономічне багатство в цих угрупованнях було досить значним (табл. 5.3).

Таблиця 5.3.

Багатство таксономічних груп (кількість НІТ) перифітону в угрупованнях дрейсени різних біотопів

№	Групи	ПК 06/ 2005	Гр. 06/ 2005	ПК 08/ 2005	Гр. 08/ 2005	Півд. 08/ 2005	ПК 07/ 2007	Гр. 07/ 2007	Півд 07/ 2007
1.	Spongia	—	—	—	—	1	—	—	1
2.	Nematoda	—	—	—	1	—	1	—	—
3.	Oligochaeta	2	4	5	7	6	9	8	4
4.	Hydrozoa	—	1	—	—	1	1	1	1
5.	Hirudinea	—	1	1	—	2	—	1	—
6.	Ostracoda	—	1	1	—	1	1	1	—
7.	Isopoda	—	—	1	—	1	1	1	1

8.	Ephemeroptera	–	1	2	1	1	1	1	3
9.	Trichoptera	1	1	2	1	3	2	2	3
10.	Chironomidae	2	10	5	3	3	7	8	9
11.	Hydracarina	–	1	–	–	1	–	–	–
12.	Dreissenidae	1	1	1	1	1	1	1	1
13.	Gastropoda	–	1	1	–	–	3	1	1
14.	Heteroptera	–	–	–	–	1	–	–	–
15.	Neuroptera	–	–	–	–	–	–	–	1
	Всього груп / НІТ	4/6	10/22	9/19	5/14	12/22	11/27	10/25	10/25

Примітка. ПК – підвідний канал; Гр. – гребля; Півд. – кам'яна відсипка південного району поблизу р. Гнилий Ріг

Середня чисельність безхребетних на греблі як у червні, так і у серпні була подібною і складала 61545 ± 6034 екз/м², знижуючись у липні до 35933 ± 9134 екз/м² (табл. 5.4.). В підвідному каналі у червні 2005 р. спостерігалась велика чисельність – 96200 ± 10464 екз/м², яка у серпні знизилася в 2 рази, з подальшим зростанням у липні 2007 р. до 116075 ± 14084 екз/м². В угрупованнях на кам'яному субстраті в південному районі біля р. Гнилий Ріг у серпні 2005 р. велика чисельність спостерігалась за рахунок дрейсени. Тут були відмічені види, що не зустрічалися на греблі та у підвідному каналі, а саме губки *S. lacustris* (серпень 2005 р.) та *E. carteri* (у липні 2007 р.).

Таблиця 5.4.

Структурно-функціональні характеристики угруповань з домінуванням *D. polymorpha* у ВО ХАЕС в літній період 2005 та 2007 рр.

Локалізація, рік	N±m	B±m	R±m	B'	H _N	H _B	НІТ
ПК, 06/2005	96200±10464	19751,4±686,5	18857,3±822,3	4221,2	0,056	0,000	6
Гребля, 06/2005	60166±19167	14415,6±3939,2	12482,2±2970,5	2775,2	0,982	0,004	22
ПК, 08/2005	42350±39950	4178,1±4176,3	5206,3±5178,9	1189,2	0,604	0,010	19

Гребля, 08/2005	61545± 6034	1738,3± 281,3	1515,2± 237,7	545,6	0,410	0,012	14
Півд.,08/2005	113976± 20309,5	4971,7± 1776,8	4005,8± 204,4	1828,6	1,027	0,119	22
ПК, 07/2007	116075± 14084	11865,0± 1475,6	12935,4± 2278,6	3122,1	1,505	0,013	27
Гребля, 07/2007	35933± 9134	5228,4± 2573,1	3267,3± 1536,1	1235,5	2,388	0,026	25
Півд., 07/2007	30658± 5756	8876,1± 1469,8	4581,3± 479,2	1721,8	2,687	0,135	25

Примітка. ПК – підвідний канал; Півд. – південний район біля р. Гнилий Ріг; N – чисельність, екз/м²; В – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·час; В' – енерговміст, кДж/м²; N_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; N_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

В угрупованнях з домінуванням дрейсени у червні 2005 р. на греблі та у підвідному каналі за трофічними групами домінували фільтратори (дрейсена). Угруповання характеризувались дуже малим різноманіттям за чисельністю (0,056 біт/екз в підвідному каналі та 0,982 біт/екз на греблі). В угрупованнях у серпні 2005 р. за трофічними групами домінували фільтратори (дрейсена та губка). Різноманіття за чисельністю було невисоким на греблі та у підвідному каналі (N_N – 0,410 та 0,604 біт/екз), на кам'яній відсипці південного району біля р. Гнилий Ріг різноманіття було вище – 1,027 біт/екз. Угруповання у липні 2007 р. відрізнялися високим різноманіттям за чисельністю (1,505 біт/екз – в підвідному каналі, 2,388 біт/екз – на греблі та 2,687 біт/екз на кам'яній відсипці південного району поблизу р. Гнилий Ріг), що говорить про більш рівномірне розподілення

організмів. Серед трофічних груп за чисельністю переважали фільтратори та збирачі, на відміну від попередніх угруповань, де переважали лише фільтратори.

Чисельність дрейсени в угрупованнях у 2005 та 2007 рр. коливалась в межах 22333–58741 екз/м² на греблі, в підвідному каналі 39550–95700 екз/м², та на кам'яній відсипці південного району – 12652–98952 екз/м² (рис.5.3). Найбільша біомаса дрейсени в угрупованнях спостерігалась в підвідному каналі та на греблі в червні 2005 р. – 19750,7 та 14411,3 г/м², відповідно. В серпні 2005 р. вона знизилась у 8 разів на греблі та у 5 разів в підвідному каналі (рис.5.3). На кам'яній відсипці південного району біля мосту р. Гнилий Ріг біомаса дрейсени була 4911,6 г/м² в серпні 2005 р. та 8723,1 г/м² в липні 2007 р.

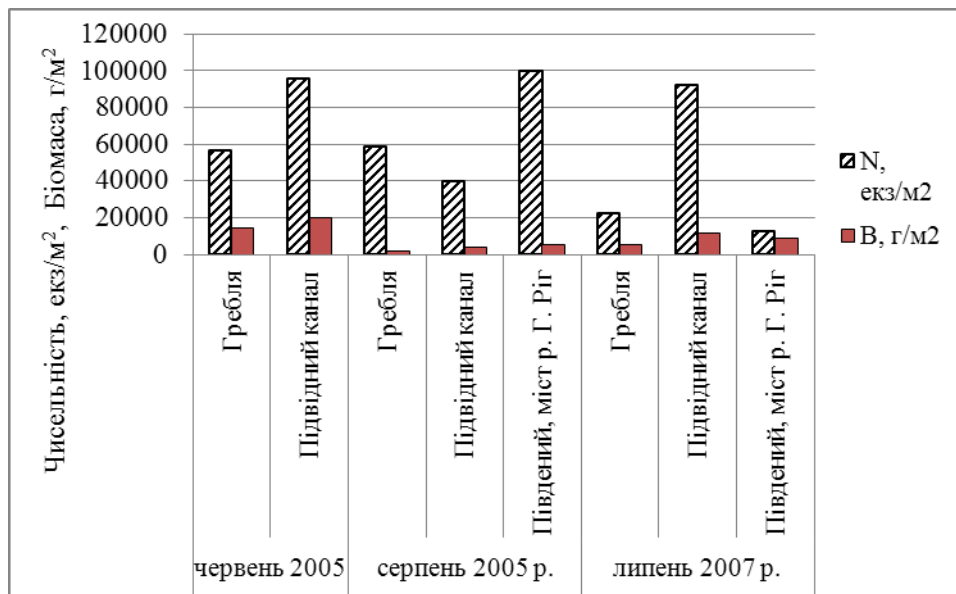


Рис.5.3 Кількісні характеристики дрейсени в угрупованнях на ВО ХАЕС, в літній період 2005 та 2007 рр.

Чисельність консортів в угрупованнях з домінуванням дрейсени на греблі в червні та серпні 2005 р. була подібною і складала 2–3 тис. екз/м², в липні значно зросла до 13 тис. екз/м² (рис. 5.4).

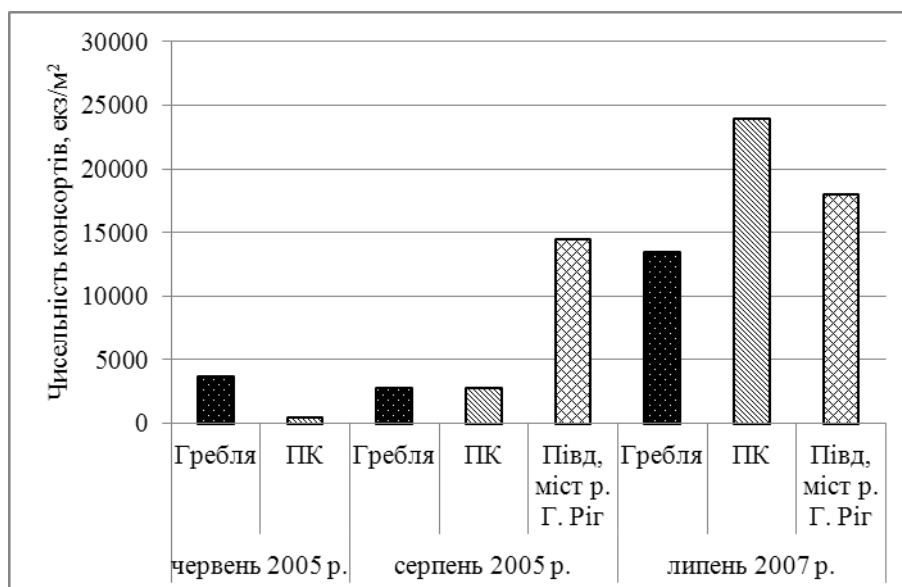


Рис.5.4. Чисельність консортиів в угрупованнях з домінуванням дрейсени, ВО ХАЕС, літній період 2005 та 2007 рр.

Розподілення чисельності консортиів в угрупованнях з домінуванням дрейсени представлено (додаток1).

Таким чином, ми бачимо, що склад консортиів в угрупованнях не був постійним. Ранжування за чисельністю показало, що в домінуючий комплекс в угрупованнях входили різні консорти, які рідко повторювалися. Незважаючи на це, були відмічені види, які зустрічались в усіх угрупованнях. До них відносилися *L. nervosus* та *S. lacustris* (рис. 5.5–5.76).

Ракушкові раки (*Ostracoda*), як і личинки волохокрильців (*E. tenellus*) та хірономід (*P. convictum*) були відмічені майже в усіх угрупованнях, за виключенням підвідного каналу (червень 2005 р.) та греблі (серпень 2005 р.). Найбільша їх чисельність спостерігалась у серпні 2005 р. у підвідному каналі – 12,5% (рис.5.7).

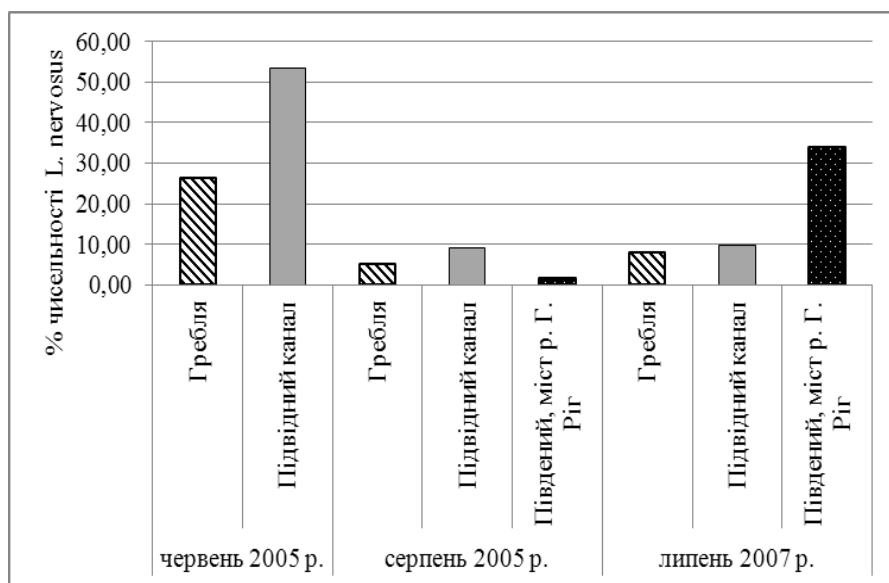


Рис. 5.5. Частка (% від загальної чисельності консортів) чисельності *L. nervosus* в угрупованнях з домінуванням дрейсени

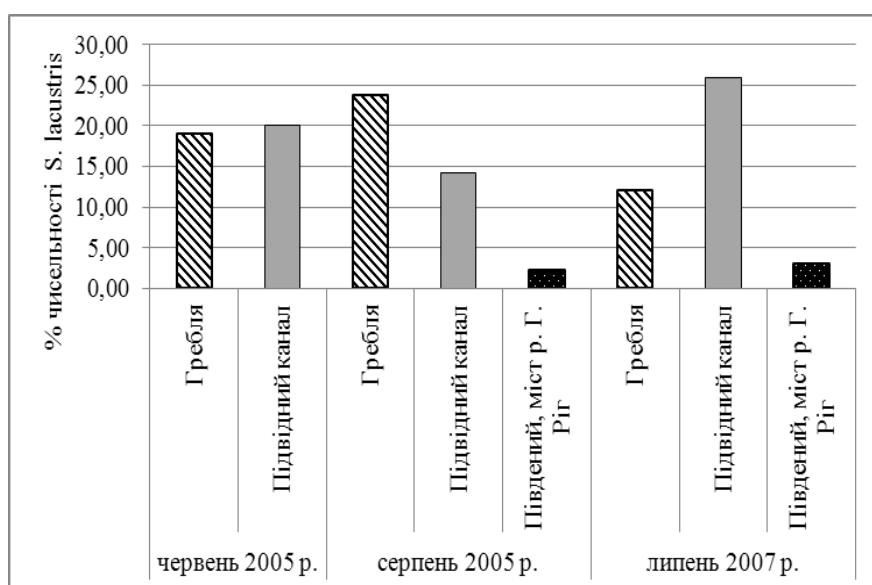


Рис. 5.6. Частка (% від загальної чисельності консортів) чисельності *S. lacustris* в угрупованнях з домінуванням дрейсени

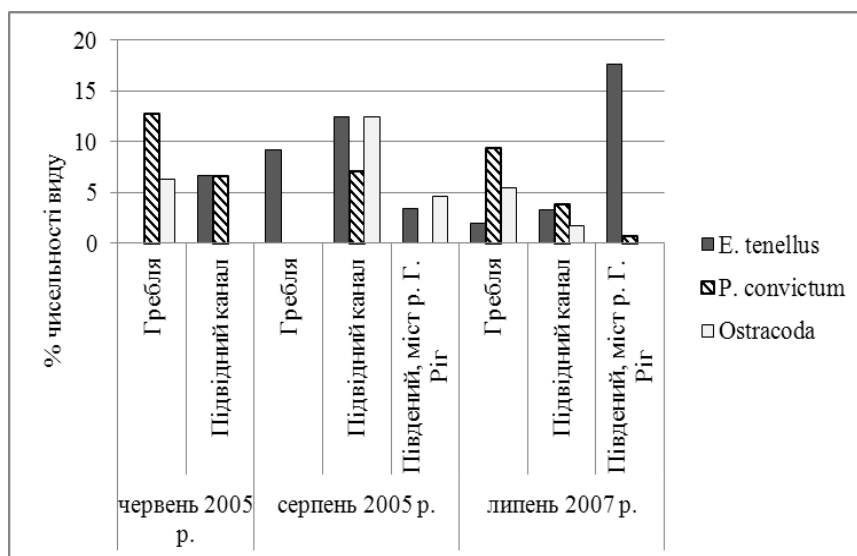


Рис.5.7. Частка (% від загальної чисельності консортів) чисельності видів *E. tenellus*, *P. convictum* та *Ostracoda* в угрупованнях з домінуванням дрейсени

Аналіз подібності за індексом Серенсена показав (табл. 5.5), що відносно значні зв'язки були між підвідним каналом та греблею, греблею та південним районом (липень 2007 р.), греблею (липень 2007 р.) та підвідним каналом (серпень 2005 р.), греблею (червень 2005 р.) та південним районом (серпень 2005 р.), греблею (серпень 2005 р.) та південним районом (серпень 2005 р.), тобто ці райони були подібні між собою

Таблица 5.5.

Аналіз подібності між угрупованнями з домінуванням *D. polymorpha* за індексом Серенсена

№	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
1.	1	0,26	0,44	0,43	0,43	0,36	0,37	0,52
2.		1	0,37	0,32	0,30	0,40	0,48	0,28
3.			1	0,73	0,52	0,30	0,53	0,45
4.				1	0,55	0,26	0,48	0,37
5.					1	0,34	0,43	0,36
6.						1	0,36	0,50
7.							1	0,43
8.								1

Примітка. 1 – гребля, червень 2005 р.; 2 – підвідний канал, червень 2005 р.; 3 – гребля, липень 2007 р.; 4 – підвідний канал, липень 2007 р. ; 5 – південний р-н, р. Г. Ріг, липень 2007 р.; 6 – гребля, серпень 2005 р.; 7 – підвідний канал, серпень 2005 р.; 8 – південний р-н, р. Г. Ріг, серпень 2005 р.

На основі аналізу подібності було виділено три консортивних угруповання (табл.5.6.): *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + Tubificidae sp.+ *L. nervosus*), *D. polymorpha*+(*P. convictum* + *E. tenellus* + Tubificidae sp.), *D. polymorpha* + (*E. carteri* + *E. tenellus*). Вони відрізнялися біотопічною локалізацією.

Таблиця 5.6.

**Кількісні характеристики консортивних угруповань дрейсени
в трьох біотопах ВО ХАЕС, липень 2007 р.**

Угруповання	<i>D.polymorpha</i> +(<i>S. lacustris</i> +Tubificidae sp.+ <i>L. nervosus</i>)	<i>D.polymorpha</i> +(P.convictum+ <i>E.tenellus</i> +Tubificidae sp.)	<i>D.polymorpha</i> + (<i>E.carteri</i> + <i>E.tenellus</i>)
Локалізація	ПК	Гребля	Півд.
Кількість таксономічних груп	11	10	10
Кількість НІТ	27	25	25
H _N	1,505	2,388	2,687
H _B	0,013	0,026	0,135
N <i>Dreissena</i>	90975	22333	12652
N консортів	24	14	18
B <i>Dreissena</i>	11854,05	5218,97	8723,05
B консортів	10,73	9,49	153,02
R <i>Dreissena</i>	12779,01	3157,26	3931,41
R консортів	155,18	110,02	649,94

Примітка. ПК – підвідний канал; Півд. – Південний р-н, р. Гнилий Ріг;

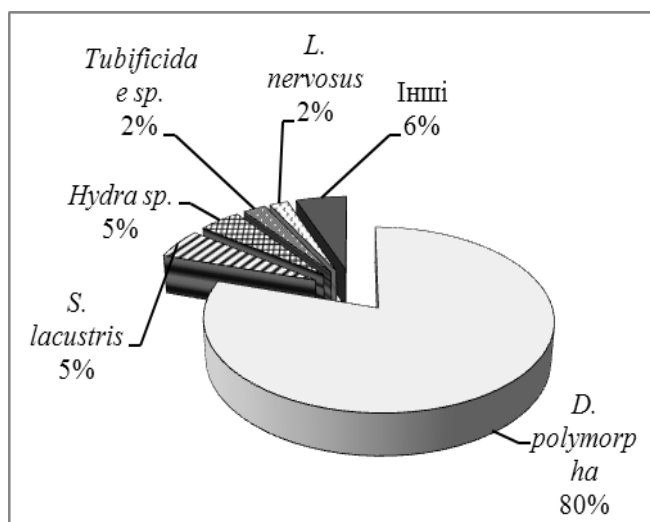
N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год;

H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

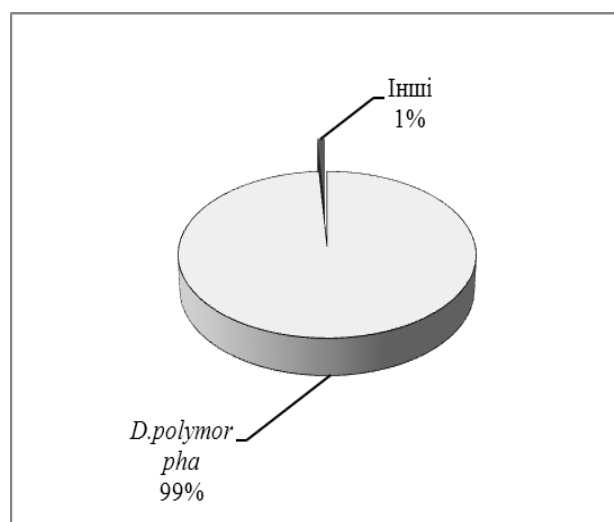
5.4. Порівняння консортивних угруповань у перифітоні ВО ХАЕС

В усіх трьох консортивних угрупованнях за чисельністю, біомасою та диханням значно домінувала *D.polymorpha*. За показниками деструкції *D. polymorpha* у консортивних угрупованнях складала 98,8% (ПК), 96,6% (гребля) та 85,8% (південний район) – рис. 5.8–5.10. Значне домінування та створення дрейсною просторово складних біогенних біотопів вказує на її роль едифікатора в угрупованнях.

В консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *Tubificidae* sp. + *L. nervosus*) відсоток дихання окремих ценопопуляцій консортів від загального показника деструкції консортів складав 33,7% та 18,0% для олігохет *S. lacustris* та *Tubificidae* sp., 11,5% для *L. nervosus*. В наступному консортивному угрупованні *D.polymorpha* + (*P. convictum* + *E. tenellus* + *Tubificidae* sp.) відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 13,8% для *P. convictum*, 9,7% (*E. tenellus*), 8,3% (*Tubificidae* sp.). В консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*E. carteri* + *E. tenellus*) відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 76,5% для губки *E. carteri* та 11,1% для личинок волохокрильців *E. tenellus*.



А



Б

Рис. 5.8 Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + Tubificidae sp. + *L. nervosus*) у ПК: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

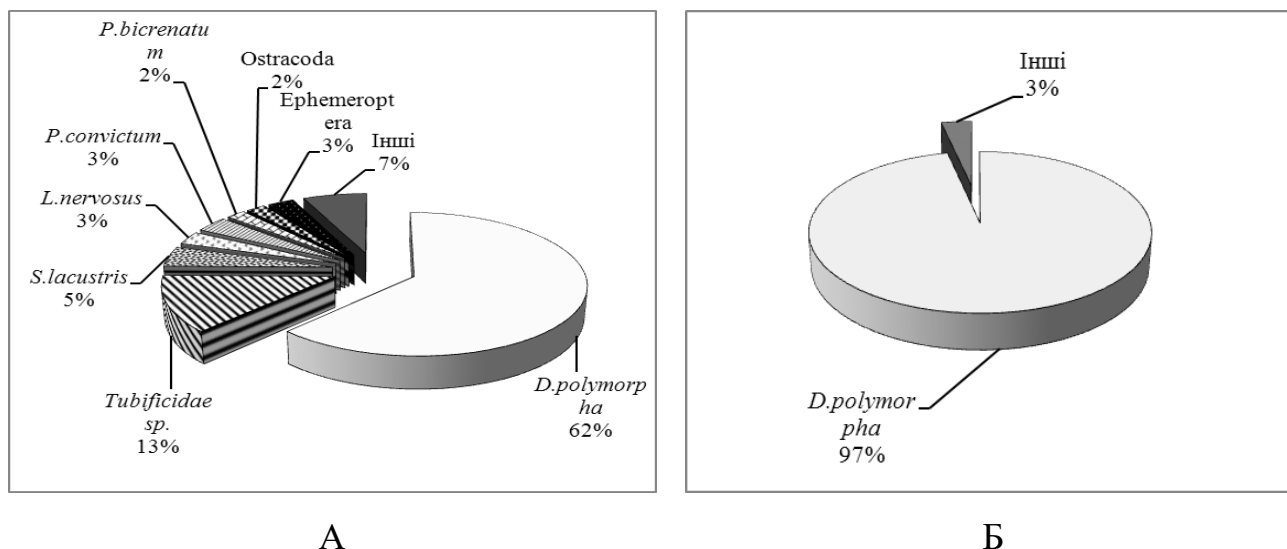


Рис. 5.9. Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*P. convictum* + *E. tenellus* + Tubificidae sp.) на греблі: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

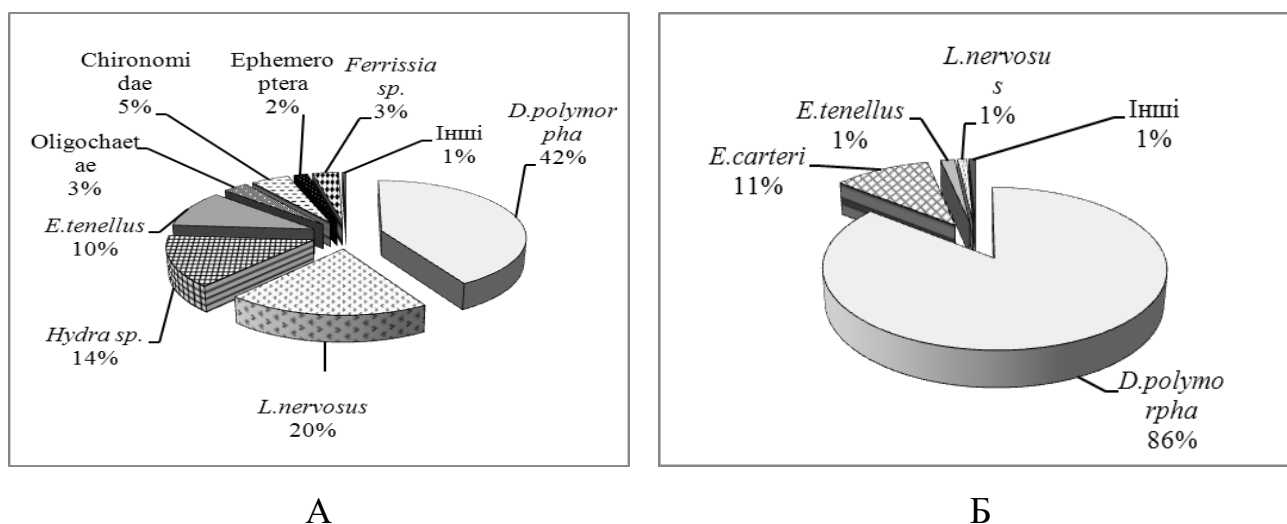


Рис. 5.10. Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*E. carteri* + *E. tenellus*) у Південному районі, р. Гнилий Ріг: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

При порівнянні частки показників дихання консортів відносно дихання едифікаторів у трьох угрупованнях було відмічено, що в консортивному угрупованні у південному районі 17% від дихання едифікаторів займали консорти, це відбувалось за рахунок губки *E. carteri*. В інших угрупованнях такого виявлено не було.

5.5. Консортивні зв'язки в угрупованнях перифітону ВО ХАЕС

В даному підрозділі приведено графічні моделі (блок-схеми зв'язків) консортивних угруповань (рис. 5.11–5.13, табл. 5.6, табл.5.7).

Структура угруповання *D. polymorpha* + (*P. convictum*+*E. tenellus*+Tubificidae sp.) була представлена 9 елементами консортивної системи і 20 зв'язками. Дрейсена прямими топічними зв'язками та опосередкованими трофічними зв'язками була пов'язана зі всіма своїми консортами (дрейсена дає притулок та створює псевдофекаліями харчовий субстрат для інших організмів-детритофагів та поліфагів). Опосередковані трофічні зв'язки були відмічені між Trichoptera та Chironomidae (конкурують за їжу), прямі трофічні зв'язки були між Trichoptera та Oligochaeta (хижі Trichoptera можуть житися олігохетами). Між Hydra та Chironomidae і Oligochaetae були прямі трофічні зв'язки (гідра живиться цими організмами) – табл. 5.7, рис.5.11.

Наступне консортивне угруповання *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+Tubificidae sp. + *L. nervosus*) (рис.5.12, табл. 5.7.) розташовувалось у підвідному каналі водойми-охолоджувача ХАЕС, його блок-схема складалась з 7 елементів консортивної системи та 16 зв'язків. Це угруповання відрізнялось від попереднього тим, що тут серед гастропод, окрім *Ferrisia* sp., яка зустрічалася в усіх трьох угрупованнях, були відмічені *Lymnaea auricularia*, *Planorbidae* sp. У цьому консортивному угрупованні прямі трофічні зв'язки були відмічені між Trichoptera та Oligochaetae, Hydra та Chironomidae, Hydra та Oligochaetae (личинки волохокрильців та гідра живляться олігохетами та хірономідами). Опосередковані топічні зв'язки були між Trichoptera та Chironomidae (конкуренція за субстрат).

Також дрейсена з своїми консортами була пов'язана прямими топічними зв'язками та опосередкованими трофічними зв'язками, як і в попередньому угрупованні.

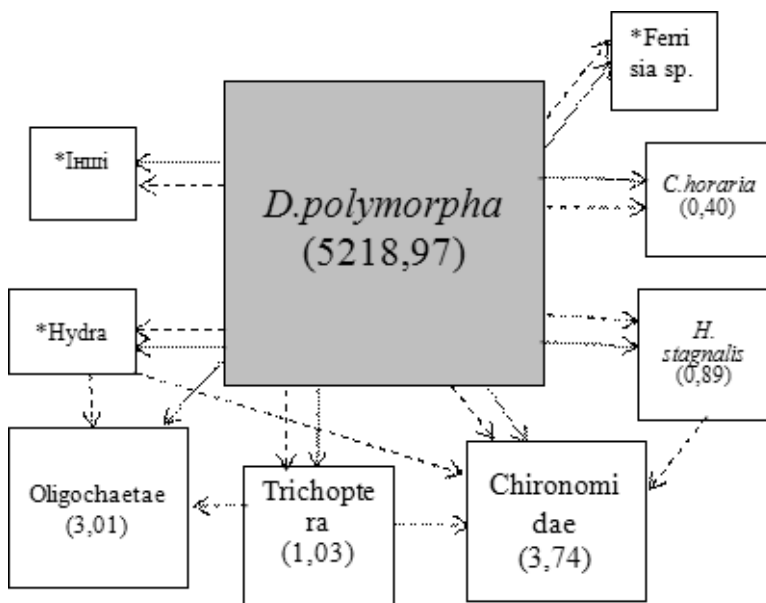


Рис. 5.11. Блок-схема угруповання *D. polymorpha* + (*P. convictum* + *E. tenellus* + *Tubificidae* sp.) на греблі водойми-охолоджувача ХАЕС з системою біоценологічних зв'язків. Примітка: в «Oligochaetae» увійшли *S. lacustris*, *Tubificidae* sp. juv, *Tubificidae* sp. (volosn), *Dero* sp., *A. limnobius*, *L. clapparedae*; в «Trichoptera» увійшли *E. tenellus*, *O. tetensii*; в «Chironomidae» увійшли *C. silvestris*, *L. nervosus*, *P. convictum*, *P. bicrenatum*, *P. pararostratus*, *P. choreus*, *P. ferrugineus*, *A. monilis*; в «Inshi» увійшли *Ostracoda*, *A. aquaticus*. * – Біомаса *Hydra* sp. – 0,03 г/м², *Ferrisia* sp. – 0,05 г/м², Інші – 0,02 г/м².

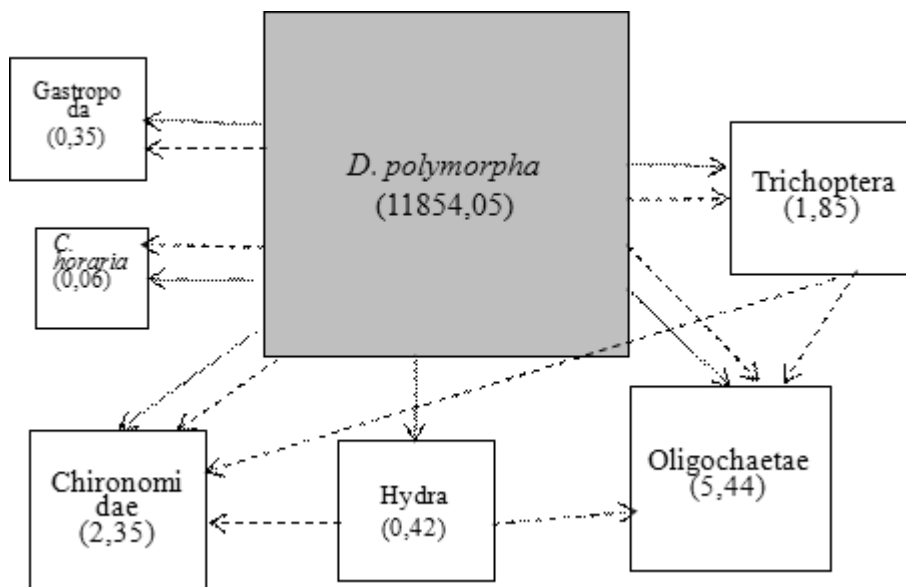


Рис. 5.12. Блок-схема угруповання *D. polymorpha*+(*S. lacustris*+*Tubificidae* sp.+*L. nervosus*) у підвідному каналі водойми-охолоджувача ХАЕС з системою біоценотичних зв'язків.

Третє консортивне угруповання *D. polymorpha*+(*E. carteri*+*E. tenellus*) було розташовано у південному районі, біля моста р. Гнилий Ріг водойми-охолоджувача ХАЕС (рис. 5.13). Воно складалось з 10 елементів консортивної системи та 27 зв'язків. Між дрейсною та губкою були відмічені негативні («-») топічні зв'язки, тому, що ці два види конкурують за субстрат. Це угруповання відрізнялося від попередніх тим, що тут була відмічена губка та сітчастокрилі (*S. fuscata*), між якими були існують топічні та трофічні зв'язки. Також серед *Ephemeroptera* були відмічені ті види, що не зустрічались у попередніх угрупованнях, а саме *C. lactea* та *C. robusta*.

Прямі топічні зв'язки були між дрейсною та *Gastropoda* (*Ferrisia* sp.), *Ephemeroptera*, *Chironomidae*, *Hydra*, *Oligochaetae*, *Trichoptera*, *Neuroptera*, *A. aquaticus*, тому, що дрейссена у своїх поселеннях топічно модифікує середовище як більш різноманітне, зі складною просторовою структурою. Негативні прямі топічні зв'язки були відмічені між дрейсною та губкою (*E. carteri*), які

конкурують за субстрат. Прямі трофічні зв'язки були між Trichoptera та Oligochaetae, Hydra та Oligochaetae, Hydra та Chironomidae, опосередковані трофічні зв'язки між Trichoptera та Chironomidae, прямі трофічні та прямі топічні зв'язки були між *D. polymorpha* та Hydra, *D. polymorpha* та *E. carteri*. Негативні прямі трофічні зв'язки були відмічені між *S. fuscata* та *E. carteri*, так як цей вид є паразитом губки і живиться її тканинами [55].

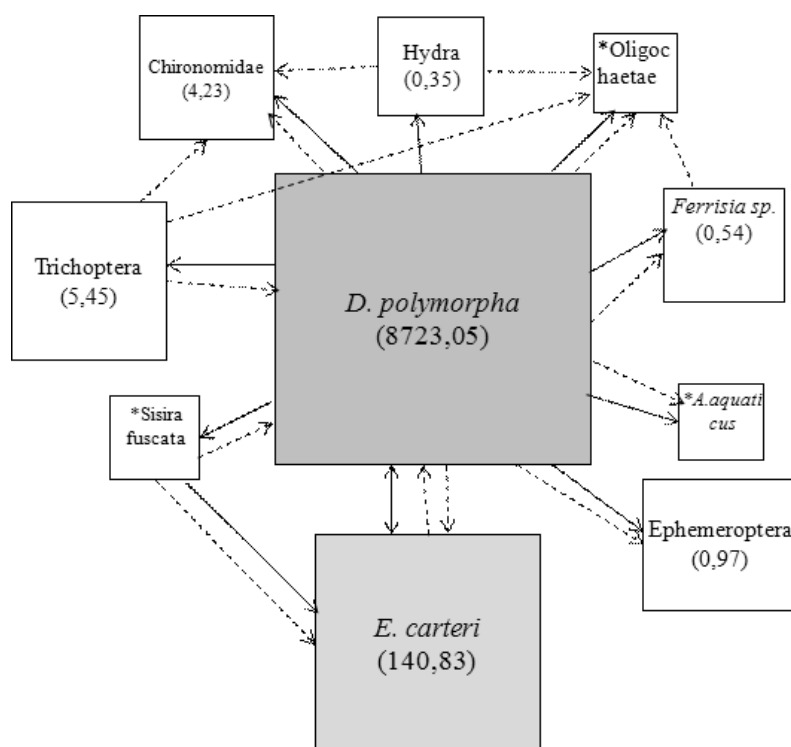


Рис. 5.13. Блок-схема угрупування *D. polymorpha*+(*E. carteri*+*E. tenellus*) у південному районі, біля моста р. Гнилий Ріг водойми-охолоджувача ХАЕС з системою біоценотичних зв'язків. Примітка. *– Біомаса *A. aquaticus* – 0,06 г/м², Oligochaetae – 0,09 г/м², Neuroptera – 0,11 г/м². Пунктиром – відмічені трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні. Сторона квадрата пропорційна логарифму біомаси.

Таблиця 5.7.

Консортивні зв'язки в трьох угрупованнях ВО ХАЕС

№	Зв'язки між організмами	П.топ	О.топ	П.троф	О.троф
1.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Hydra</i> sp.	+			
2.	<i>D. polymorpha</i> – <i>H. stagnalis</i>	+			+
3.	<i>D. polymorpha</i> – Ostracoda	+			+
4.	<i>D. polymorpha</i> – Oligochaeta				+
5.	<i>D. polymorpha</i> – Chironomidae	+			+
6.	<i>D. polymorpha</i> – Trichoptera	+			+
7.	<i>D. polymorpha</i> – Ephemeroptera	+			+
8.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Ferrisia</i> sp.	+			+
9.	<i>Hydra</i> sp. – Chironomidae			+	
10.	<i>Hydra</i> sp. – Oligochaeta			+	
11.	<i>H. stagnalis</i> – Chironomidae			+	
12.	Trichoptera – Chironomidae				+
13.	Trichoptera – Oligochaeta			+	
14.	<i>D. polymorpha</i> – <i>S. fuscata</i>		+		
15.	<i>D. polymorpha</i> – <i>A. aquaticus</i>	+			+
16.	<i>D. polymorpha</i> – <i>E. carteri</i>	+		+	
17.	<i>S. fuscata</i> – <i>E. carteri</i>	+		+	

Примітка. П.топ – прямі топичні зв'язки; О. топ – опосередковані топичні зв'язки;
П. троф – прямі трофічні зв'язки; О. троф – опосередковані трофічні зв'язки.

5.6. Особливості зооперифітону водойми-охолоджувача Чорнобильської АЕС

Всього в перифітоні Чорнобильської АЕС у 2013 р. було зареєстровано 35 НІТ, з 12 груп. До видового рівня було визначено 28 НІТ. Найбільшою кількістю таксонів характеризувалися олігохети (11 НІТ, з них 8 видів) та личинки хірономід (10 НІТ, з них 10 видів). На відміну від ВО ХАЕС, тут були відмічені такі таксономічні групи ракоподібних, як Gammaridae та Corophiidae, які були відмічені в усіх частинах водойми і завдяки яким угруповання консортивного типу були іншими, ніж у ВО ХАЕС. Дрейсена була представлена двома видами –

D. polymorpha та *Dreissena bugensis* Andr., за біомасою переважала *D. bugensis* [120, 121]. За біомасою в усіх частинах водойми домінувала *D. bugensis* (87–93,5%). За чисельністю – Naididae (*Nais bretscheri*) та *D. bugensis*.

При порівнянні подібності складу між угрупованнями перифітону за індексом Серенсена було відмічено достатньо велику подібність між угрупованнями у старій теплій (СТ) та старій холодній (СХ) частинах водойми, тут зв'язки досягали 81%. Між угрупованнями у новій теплій (НТ) та новій холодній (НХ) частинах водойми зв'язки сягали 66%. Між собою угруповання у теплій та холодній частинах водойми були подібні на 73–75%.

На основі подібності за індексом Серенсена було виділено два перифітонних угруповання з домінуванням дрейсени бузької – *D. bugensis* + *C. silvestris* + *N. bretscheri* та *D. bugensis* + *N. bretscheri* (табл. 5.8), які знаходились в різних зонах водойми і мали свої біотопічні особливості, виокремлені як біотопічні угруповання.

Таблиця 5.8

**Характеристики угруповань перифітону з домінуванням *D. bugensis*
у водоймі-охолоджувачі ЧАЕС**

Угруповання	<i>D. bugensis</i> + <i>C. silvestris</i> + <i>N. bretscheri</i>	<i>D. bugensis</i> + <i>N. bretscheri</i>
Глибина, м	0,5	2
Кількість НІТ	26	28
H_N	3,227	3,004
H_B	0,481	0,247
$N \pm m$	51173 $\pm$ 13488	78474 $\pm$ 19651
$B \pm m$	6169,73 $\pm$ 869,42	12762,3 $\pm$ 1132,8
$R \pm m$	5,087 $\pm$ 0,693	11,08 $\pm$ 0,11
B'	1334,14 $\pm$ 173,3	2560,2 $\pm$ 439,8

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; B' – енерговміст, кДж/м²; R – деструкція, Дж/м²·час; H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

Угрупування *D. bugensis* + *N. bretscheri* було локалізовано на 2 м глибині і нараховувало 28 НІТ. Найбільшим багатством характеризувались олігохети – 9 НІТ, гаммариди – 4 НІТ, личинки хірономід – 7 НІТ, дрейсена була представлена двома видами. Різноманіття за чисельністю було 3,004 біт/екз, за біомасою – 0,247 біт/г. Чисельність консортів складала 34687 екз/м². Чисельність *D. bugensis* в 7 разів перевищувала чисельність *D. polymorpha* і складала 37114 екз/м² (біомаса *D. bugensis* була 12298,64 г/м², *D. polymorpha* – 425,96 г/м²). Серед домінантів за чисельністю були *N. bretscheri* – 21,4%, *Chaetogammarus ischnus* – 14,43%, *Gammaridae* sp. – 13,7%, *Corophium robustum* Ealton – 10,8%. За біомасою домінували *S. lacustris* – 18,3%, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald) – 38,2%, *D. villosus* – 21,2% (рис. 5.14). За трофічними групами по показникам рясності домінували фільтратори.

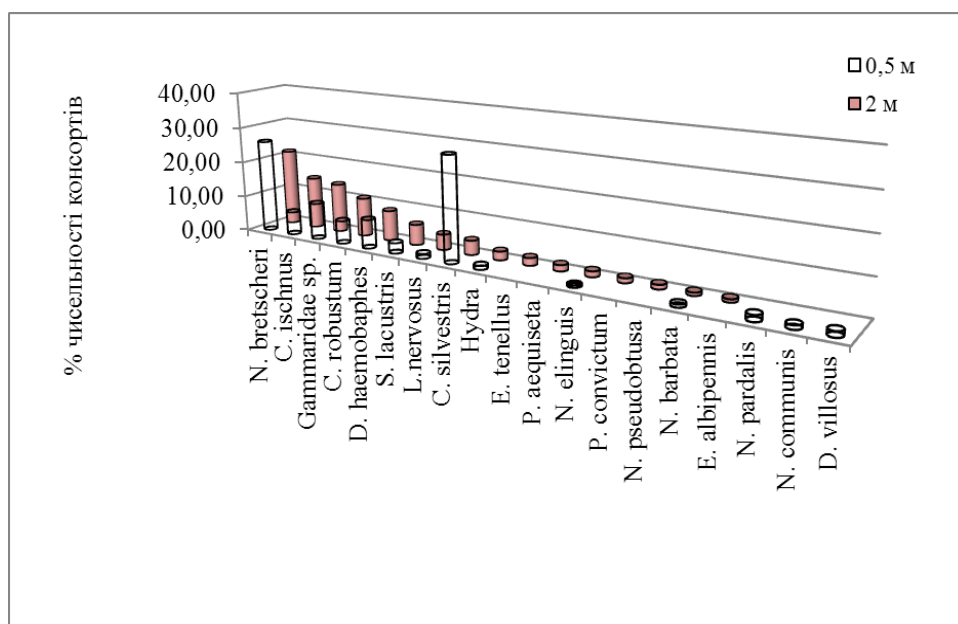


Рис. 5.14. Розподілення чисельності консортів (% від загальної чисельності консортів) в угрупованнях на ВО ЧАЕС, липень 2013 р.

Перифітонне угруповання *D. bugensis* + *C. silvestris* + *N. bretscheri* було локалізоване на глибині 0,5 м, його таксономічне багатство було подібним до попереднього – 26 НІТ. Найбільшою кількістю видів характеризувались олігохети

– 7 НІТ, гаммаріди – 4 НІТ, личинки хірономід – 7 НІТ, відмічено 2 види двостулкових молюсків. Різноманіття за чисельністю було 3,227 біт/екз, за біомасою – 0,481 біт/г. Чисельність консортів була подібною до попереднього угруповання і складала 37881 екз/м² (біомаса *D. bugensis* була 5664,70 г/м², *D. polymorpha* – 438,63 г/м²). Домінуючими за чисельністю були *C. silvestris* – 29,3%, *N. bretscheri* – 26,0%, *Gammaridae* sp. – 10,2%. За біомасою домінували *D. haemobaphes* – 38,5%, *C. robustum* – 25,6%, *C. ischnus* – 20,3%. За чисельністю домінували збирачі, за біомасою та деструкцією – фільтратори.

При порівнянні угруповань перифітону з домінуванням *D. bugensis* за індексом Серенсена була виявлена велика подібність цих топічних угруповань, зв'язки досягали 73%. На основі цього було виділено одне консортивне угруповання (табл.5.9, рис. 5.15).

Таблиця 5.9.

**Кількісні характеристики консортивного угруповання
у ВО ЧАЕС, липень 2013 р.**

Угруповання	<i>D. bugensis</i> + <i>D. polymorpha</i> + (<i>D. haemobaphes</i> + <i>C. robustum</i>)
Локалізація	НХ, НТ, СХ, СТ
Кількість таксономічних груп	10
Кількість НІТ	28
H _N	3,131
H _B	0,435
N <i>D. bugensis</i>	18203±3640
N <i>D. polymorpha</i>	2695±539
N консортів	32603±6520
B <i>D. bugensis</i>	6494,01±1298,80
B <i>D. polymorpha</i>	464,47±92,89
B консортів	53,57±10,71
R <i>D. bugensis</i>	4719,60±943,92
R <i>D. polymorpha</i>	436,47±87,29
R консортів	575,77±115,15

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год;

H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

Консортивне угруповання *D. bugensis* + *D. polymorpha* + (*D. haemobaphes* + *C. robustum*), нараховувало 28 НІТ, з 10 таксономічних груп (табл.5.9). Різноманіття за чисельністю було 3,131 біт/екз, за біомасою – 0,435 біт/г, тобто більше ніж у консортивних угрупованнях у перифітоні ВО ХАЕС. За показниками деструкції *D. bugensis* складала 82,3%, а *D. polymorpha* – 7,6% (рис.5.15). Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 40,8% для гаммарид *D. haemobaphes* та 15,2% для корофіїд *C. robustum*. За чисельністю домінували *D. bugensis* (33,8%), *N. bretscheri* (15,1%) та *C. silvestris* (15,4%).

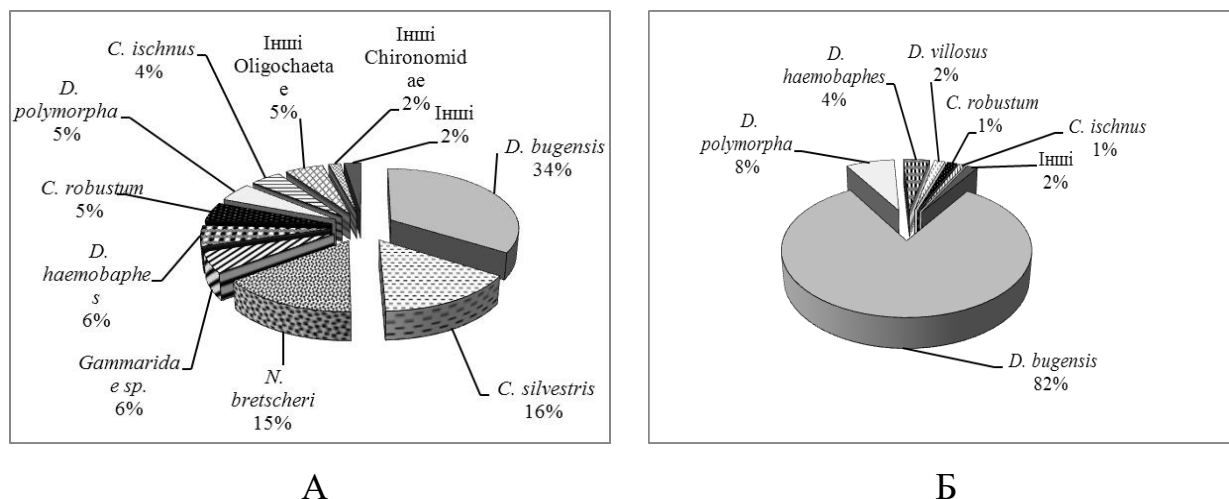


Рис. 5.15 Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *D. bugensis* + *D. polymorpha* + (*D. haemobaphes* + *C. robustum*), у перифітоні ВО ЧАЕС: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

Структура угруповання *D. bugensis* + *D. polymorpha* + (*D. haemobaphes* + *C. robustum*) була представлена 10 елементами консортивної системи і 39 зв'язками ЧАЕС (рис. 5.15, табл. 5.9, табл.5.10). Дрейсена обох видів прямими топічними зв'язками та опосередкованими трофічними зв'язками була пов'язана зі всіма своїми консортами. Таким чином, це консортивне угруповання має два види-едифікатори. Опосередковані трофічні зв'язки були відмічені між Trichoptera та Chironomidae (конкурують за їжу), прямі трофічні зв'язки були між Trichoptera та

Oligochaeta (Trichoptera можуть жититися олігохетами). Між Hydra та Chironomidae і Oligochaetae були прямі трофічні зв'язки (гідра живиться цими організмами). Прямі трофічні зв'язки були відмічені між гаммарідами та корофіїдами, які конкурують за їжу (рис.5.15).

Цікаво, що в консорції дрейсени топічно пов'язані один з одним представники самого виду-детермінанта, оскільки дорослі особини служать субстратом для прикріплення молоді. В наземних консорціях такого не відбувається [25].

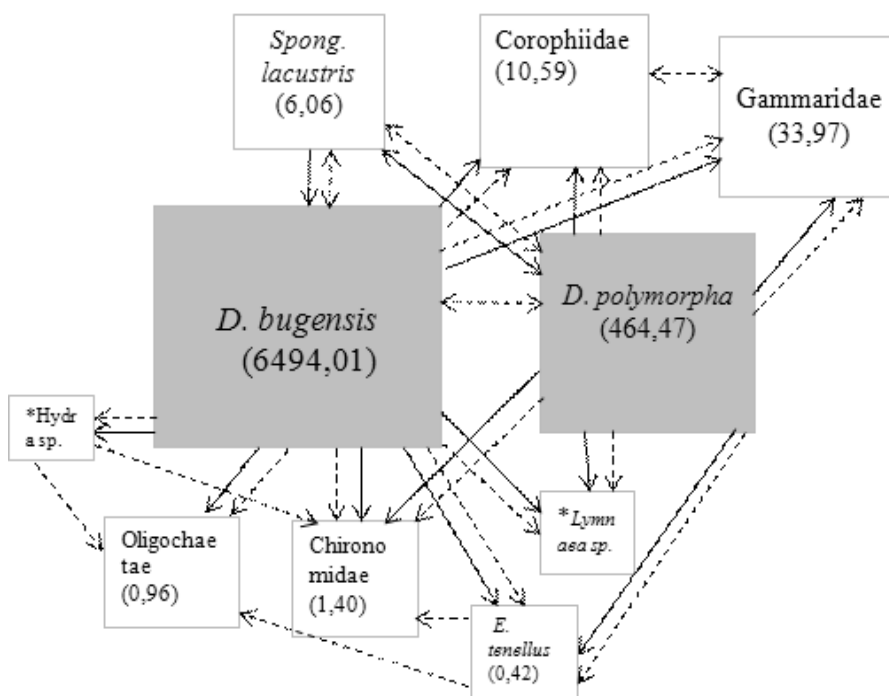


Рис.5.16 Блок-схема угрупування *D. bugensis* + *D. polymorpha* + (*D. haemobaphes* + *C. robustum*) у водоймі-охолоджувачі ЧАЕС з системою біоценотичних зв'язків. Примітка. * – Біомаса *Hydra* sp. – 0,03 г/м², *Lymnaea* sp. – 0,12 г/м². Пунктиром – відмічені трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні. Сторона квадрата пропорційна логарифму біомаси.

Таблиця 5.10.

Консортивні зв'язки в угрупованні*D. bugensis* + *D. polymorpha* + (*D. haemobaphes* + *C. robustum*)

№	Зв'язки між організмами	П.топ	П.троф	О.троф
1.	<i>D.bugensis</i> – <i>D.polymorpha</i>	+	+	
2.	<i>D.bugensis</i> – Gammaridae	+		+
3.	<i>D.polymorpha</i> – Gammaridae	+		+
4.	<i>D.bugensis</i> – Corophiidae	+		+
5.	<i>D.polymorpha</i> – Corophiidae	+		+
6.	<i>D.bugensis</i> – <i>Lymnaea</i> sp.	+		+
7.	<i>D.polymorpha</i> – <i>Lymnaea</i> sp..	+		+
8.	<i>D.bugensis</i> – Oligochaeta	+		+
9.	<i>D. polymorpha</i> – Oligochaeta	+		+
10.	<i>D.bugensis</i> – Chironomidae	+		+
11.	<i>D. polymorpha</i> – Chironomidae	+		+
12.	<i>D.bugensis</i> – <i>Hydra</i> sp.	+		
13.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Hydra</i> sp.	+		
14.	<i>D.bugensis</i> – <i>E.tenellus</i>	+		
15.	<i>D.polymorpha</i> – <i>E.tenellus</i>	+		+
16.	<i>D. polymorpha</i> – <i>S. lacustris</i>	+	+	
17.	<i>Hydra</i> sp. – Oligochaeta		+	
18.	<i>Hydra</i> sp. – Chironomidae		+	
19.	<i>E.tenellus</i> – Chironomidae			+
20.	<i>E.tenellus</i> – Oligochaeta		+	
21.	Gammaridae – Corophiidae		+	

Примітка. П.топ – прямі топічні зв'язки; П. троф – прямі трофічні зв'язки; О. троф – опосередковані трофічні зв'язки.

Таким чином, консортивні угруповання перифітону у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС та водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС розрізнялись, перш за все, видом-еdifікатором. У водоймі-охолоджувачі ХАЕС видом-еdifікатором була *D. polymorpha*, на відміну від водойми-охолоджувача ЧАЕС, де видом-еdifікатором виступав другий вид дрейсени – *D. bugensis* разом з субедифікатором *D. polymorpha*. За диханням *D. bugensis* займала 82,3%, *D.*

polymorpha – 7,6%. Отже, у ВО ХАЕС в угрупованнях був один вид-едифікатор, а у ВО ЧАЕС – два види-едифікатори.

Серед видів-консортів на ЧАЕС зустрічалися такі групи гідробіонтів і види, яких немає у ВО ХАЕС. До них відносяться Gammaridae (*D. haemobaphes*, *D. villosus*, *C. ischnus*) та корофіїди (*C. robustum*). На відміну від ВО ХАЕС, у ВО ЧАЕС серед таксономічних груп не були виявлені одноденки (Ephemeroptera). У блок-схемах було відмічено топічні та трофічні консортивні зв'язки, як і на ВО ХАЕС.

РОЗДІЛ 6

ФОРМУВАННЯ КОНСОРТИВНИХ УГРУПОВАНЬ ПЕРИФІТОНУ НА ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ СУБСТРАТАХ

Дослідженням формування консортивних угруповань перифітону за допомогою експериментальних субстратів, що були експоновані у підвідному каналі Хмельницької АЕС та на Канівському водосховищі присвячено даний розділ роботи.

Як відомо за літературними джерелами [10, 11, 23, 30, 37, 112, 124, 141], нові субстрати, занурені у воду, швидко заселяються організмами перифітону. Безперечно консортивні угруповання формуються не тільки в підвідному каналі ВО, але і в системах водопостачання АЕС. Зокрема, у 2004–2006 рр. спостерігалися дуже великі біоперешкоди від поселень дрейсени та сформованих нею угруповань. Але дослідження процесу формування тих угруповань є дуже важкими, тому була поставлена задача вивчити динаміку формування угруповань на експериментальних субстратів у підвідному каналі, що безпосередньо пов'язаний з системами водопостачання АЕС.

Процес формування угруповань зооперифітону поділяється на два етапи: якісного формування угруповань та кількісного розвитку [23, 30]. Згодом формуються угруповання з чітко вираженими домінуючими формами, які значно впливають на інші популяції [10]. Після первинної колонізації [109] в подальшому на перший план виступають конкурентні відношення в боротьбі за життєвий простір.

Використання експериментальних субстратів (ЕС) показало [141], що для початкової стадії колонізації характерні угруповання, які можна назвати піонерними або ювенільними. За даними багатьох авторів [18, 23, 45, 141, 145, 160] найбільш інтенсивний період насичення видами експериментальних субстратів відбувається на 8–12 добу. Таким чином, заселення нових субстратів

відбувається досить швидко, але в різних водоймах і умовах сукцесійний процес має свої особливості [23, 52, 53, 90, 108].

На прикладі розвитку зооперифітону на Канівському водосховищі в районі Трипільської ТЕС О.О. Протасовим було досліджено сукцесійні процеси в перифітоні. Встановлено, що в різних термічних зонах в техногенній водоймі формуються консортивні угруповання з домінуванням мохуваток та дрейсени [38, 83, 84, 90, 103]. Тобто консортивне угруповання формувалося за участю прикріплених форм або ефаптону, а склад консортів за рахунок рухомих форм або планону [1].

6.1. Таксономічний склад зооперифітону на експериментальних субстратах (підвідний канал ХАЕС)

Склад організмів зооперифітону загально на експериментальних субстратах в серіях I–IV складав 45 НІТ безхребетних (додаток 2), список організмів у першій серії складав 38 НІТ, другої – 12 НІТ (невеликий, тому що експозиція була лише 37 діб), третьої – 24 НІТ, четвертої – 25 НІТ. Найбільшою кількістю НІТ були представлені личинки хірономід – 17, олігохети – 9, кишковопорожнинні, губки, личинки волохокрильців і одноденок, молюски, мохуватки – двома. У чотирьох серіях таксономічний склад перифітону був досить подібний (табл. 6.1).

Таблиця 6.1

Аналіз подібності таксономічного складу зооперифітону на ЕС за індексом Серенсена

Серії	I	II	III	IV
I	1	0,44	0,72	0,63
II		1	0,61	0,51
III			1	0,70
IV				1

Примітка. Жирним шрифтом виділені максимальні значення індекса Серенсена.

При всіх зйомках 100% зустрічальністю (були зафіксовані при всіх зйомках) були відмічені *L. nervosus* та *E. tenellus*. Таким чином, тільки 4% з загального списку були ті НІТ, які заселяли субстрати при всіх експозиціях. Крім того, було відмічено 18 видів, які зустрічалися лише 1–2 рази за весь період дослідження.

За таксономічним складом, найбільш багата була перша серія. Найбільшою кількістю НІТ були представлені личинки хірономід – 17, олігохети – 9 НІТ, личинки волохокрильців були представлені 2–3 НІТ – *Trichoptera* sp., *O. tetensii*, *E. tenellus*. Hydrozoa для всіх серій були представлені двома видами – *Hydra* sp. та *C. sowerbii*. Губка була представлена в перших двох серіях 1-м видом – *S. lacustris*, в подальшому в третій та четвертій серіях експериментальних субстратів з'являється ще один вид губки – *E. carteri*. Велика кількість НІТ у I серії могла бути і наслідком сезонного зростання видового багатства.

На експериментальних субстратах видовий склад був досить значний – 45 НІТ, але на відкосах греблі і в підвідному каналі було відмічено (за період з 2005 по 2008 рр.) 95 НІТ [129]. Тобто, на невеликих за розміром субстратах мешкає мало видів, на відміну від ділянок, з великою площею. Аналіз подібності таксономічного складу за індексом Серенсена (табл. 6.1., рис. 6.1) в 1–4 серіях показав, що на ЕС формуються достатньо подібні угруповання. Таким чином підтверджується положення, що таксономічна структура угруповань формується вже на перших етапах сукцесії.

Для всіх чотирьох серій у таксономічних групах за чисельністю переважали Hydrozoa (*Hydra* sp.) від 61,6% до 78,7% (додаток 3). В 1, 3 та 4 серіях на другому місці була *Dreissena* (від 12,7 до 24,8%). В другій серії на другому місці були Nematoda (13,8%). За біомасою розподіл за таксономічними групами був іншим. В першій серії ЕС домінувала дрейсена 98,9%, в другій серії за біомасою домінували гідри (59,5%), на другому місці були Trichoptera та Chironomidae (додаток 4. А, Б). В третій та четвертій серіях домінувала Spongia (60,4% та 52,3%) – (додаток 4. В, Г). Також в третій серії на другому місці була дрейсена (38,9%).

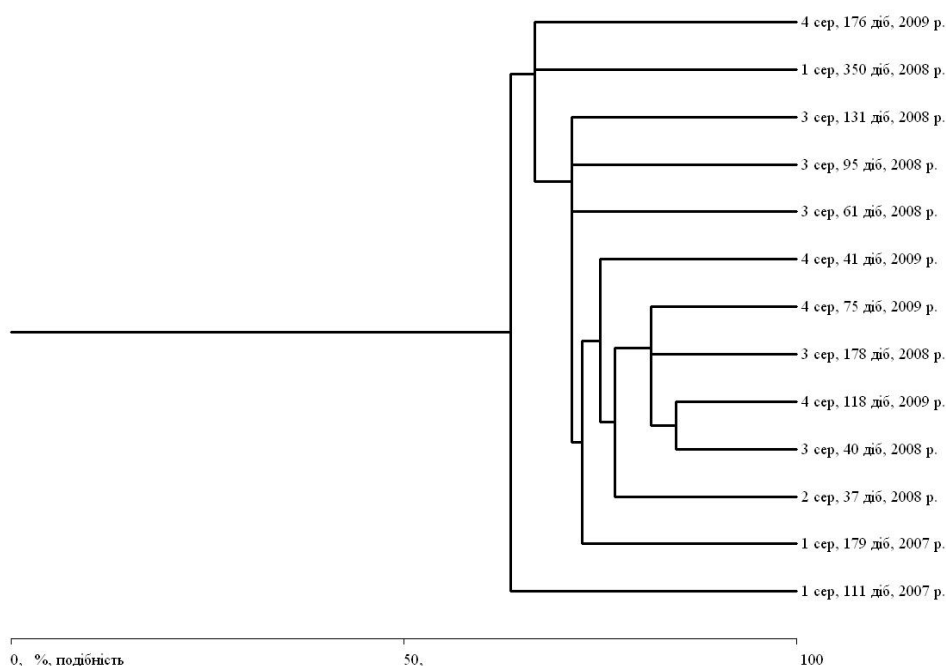


Рис. 6.1. Подібність таксономічного складу зооперифітону (Bray-Curtis Cluster Analysis [158]) в чотирьох серіях експериментальних субстратів

6.2. Зміни якісних та кількісних характеристик перифітону на ЕС в процесі розвитку угруповань

При першій зйомці в серії I (експозиція 35 діб, дата зйомки 25.04.2007) на всіх глибинах на експериментальних субстратах були присутні личинки хірономід, малощетинкові черви і личинки волохокрильців. Велігери або дорослі особини дрейсени відмічені не були (фото.6.1). В інших серіях вигляд обрастання був подібним. Взагалі кількісний розвиток організмів при малих експозиціях є незначним [61].



Фото 6.1. Експозиція 35 діб в першій серії експериментальних субстратів, ВО ХАЕС, 2007 р. (підводне фото)

Таким чином, в весняний період кількість НІТ в усіх серіях була 12–15, тобто невеликою. Лише в I серії на 35 добу кількість НІТ досягала 21. Сумарні показники рясності для весняного періоду представлені в табл. 6.2.

Таблиця 6.2

**Середні показники рясності на експериментальних субстратах
в весняний період**

Серія, дата зйомки	Доба	N, екз/м ² ±m	B, г/м ² ±m	R, Дж/м ² · год.±m
I (25.04.2007)	35	95972±11127	19,40±2,63	53,43±10,68
II (11.04.2008)	37	19312±13371	6,83±4,38	24,11±4,82
III (20.05.2008)	40	14623±3926	32,65±12,11	159,91±31,98
IV (14.04.2009)	41	1772±261	10,60±6,65	8,45±1,69
IV (18.05.2009)	75	57137±18232	10,31±3,36	33,68±6,73

Примітка. N – загальна чисельність, B – загальна біомаса, R – загальне дихання.

На 35 та 37 добу перших двох серій домінувала гідра 91,0 та 74,7% чисельності, 84,5 та 58,9% біомаси. В основному в весняний період формуються угруповання (які ще не можна назвати консортивними) з домінуванням гідр, в деяких випадках дрейсени та губки.

В літній період в першій серії експериментальних субстратів (експозиція 111 діб, зйомка 11.07.2007 р.) на субстратах відмічена дрейсена (фото 6.2). Окрім

дрейсени, відмічено колонії мохуваток. На всіх глибинах відмічені нитчасті водорості. Значно знизилася чисельність гідр. На всіх глибинах відмічені велігери дрейсени що осідають. На субстратах, вкритих губкою, дрейсена практично була відсутня. Таким чином, поселення губки на відміну від першої серії в попередньому році, очевидно, завадило осіданню велігерів та поселенню дрейсени. Наприкінці літа (131 доба, зйомка 20.08.2008 р.) на експериментальних субстратах була відмічена досить велика дрейсена (18–20 мм) і колонії губки (товщина колонії в деяких випадках досягала 2,0–2,5 см).



Фото 6.2. Експозиція 111 діб в першій серії експериментальних субстратів, ВО ХАЕС, 2007 р.

Таким чином, в літній період кількість НІТ була подібною до такої в весняний період. В третій та четвертій серіях коливалась від 13 до 17 НІТ, а в першій серії, так само як і в весняний період, було відмічено 21 НІТ. Сумарні показники рясності представлені в табл. 6.3. Як видно з таблиці, біомаса у більшості випадків була порядку 1000 г/м². В літній період була вже сформована консортивна структура за рахунок дрейсени та губки.

Таблиця 6.3

**Середні показники рясності на експериментальних субстратах
в літній період**

Серія, зйомки	дата	Доба	N, екз/м ² ±m	B, г/м ² ±m	R, Дж/м ² · год.±m
I (11.07.2007)		111	120952±28292	1133,70±357,58	1638,37±327,67
III (10.06.2008)		61	7804±4124	844,38±419,58	2750,80±550,16
III (15.07.2008)		95	17672±4035	1900,58±1198,67	6282,15±1256,43
III (20.08.2008)		131	11550±6048	1217,92±296,01	2625,97±525,19
IV (30.06.2009)		118	61984±11239	134,65±55,67	316,80±63,36
IV (27.08.2009)		176	19682±9313	1786,47±396,69	4971,34±994,27

Примітка. N – загальна чисельність, B – загальна біомаса, R – загальне дихання.

При дослідженнях на експериментальних субстратах в осінній період в першій серії ЕС (експозиція 179 діб, зйомка 17.10.2007 р.) склад перифітону змінився. Олігохети практично були відсутні, відмічено велику кількість личинок волохокрильців *E. tenellus*. Друзи дрейсени склалися з особин старших розмірних груп, на яких відмічено досить багато дрібних молюсків (1–2 мм) і осілих велігерів. Друзи дрейсени були досить великі (в середньому 24800 мг) і звисали з субстратів. Поряд з друзами дрейсени, субстрати були вкриті губкою. В іншій серії губка практично була відсутня, були відмічені у великій кількості гідри та дрейсена. В осінній період за чисельністю в першій та третій серії домінувала гідра (64,9% та 80,2%, відповідно), за біомасою – дрейсена (99,2% та 97,2%, відповідно). Середні показники рясності представлені в табл. 6.4.

Таблиця 6.4

**Середні показники рясності на експериментальних субстратах
в осінній період**

Серія, дата зйомки	Доба	N, екз/м ² ±m	B, г/м ² ±m	R, Дж/м ² · год.±m
I (17.10.2007)	179	219029±20419	13860,89±3292,44	5497,83±1099,56

III (6.11.2008)	178	169206±46421	1206,70±280,14	480,57±96,11
-----------------	-----	--------------	----------------	--------------

Примітка. В дужках показано дату зйомки субстратів; N – загальна чисельність, B – загальна біомаса, R – загальне дихання.

Таким чином, усереднені показники чисельності за весняний та літній період були близькими: середня чисельність в весняний період була $35,13 \pm 18,27$ тис. екз/м², в літній період – $39,94 \pm 18,07$ тис. екз/м², хоча максимум сягав 120952 екз/м². В осінній період середня чисельність збільшилася в 4 рази порівняно з літнім. Щодо біомаси, то зміни були значними – в весняний період в середньому по всіх серіях було $15,95 \pm 4,65$ г/м², в той час як в літній період біомаса досягла $1169 \pm 264,28$ г/м², а у осінній період зросла в 6 разів, у порівнянні з літнім. Збільшення чисельності та біомаси в осінній період відбувалось за рахунок гідри та дрейсени. Показники дихання в середньому також зазнали істотних змін, в весняний період складала $56,11 \pm 11,18$ Дж/м²·год, збільшившись літом до $3097,57 \pm 619,51$ Дж/м²·год та зупинившись на цьому рівні восени. Такі суттєві зміни обумовлені значним розвитком в літній період дрейсени та губок *S. lacustris* та *E. carteri*, біомаса яких досягала 98,7% та 50,2% від загальної. Сформувалися консортивні угруповання, близькі за структурою домінування з тими, що були в підвідному каналі.

6.3. Динаміка кількісних показників перифітону на ЕС в процесі розвитку угруповань

Для розгляду сезонних аспектів розвитку зооперифітонних угруповань потрібно мати на увазі тривалість експозиції. В різних серіях вона розрізнялася. В зв'язку з цим були розраховані середньодобовий приріст чисельності (СПЧ) та біомаси (СПБ) для подальшого порівняння.

При порівнянні динаміки розвитку угруповань в різних серіях було відмічено, що при невеликих експозиціях 35–41 діб середня величина за добу

була 909 ± 603 екз/добу. При збільшенні експозиції 61–176 діб кількість організмів знизилася і в середньому за добу становила 203 ± 238 екз/добу. Це пов'язано з тим, що в цей період на субстратах з'явилася губка, яка не сприяла значному заселенню субстратів організмами. При тривалій експозиції 178–179 діб швидкість заселення організмами субстратів збільшується (середня величина досягала 2398 ± 956 екз/добу). Це було пов'язано з відмиранням губки та формуванням консортивного угруповання з домінуванням дрейсени. При загальному розгляді змін СПЧ слід зазначити, що в першій серії експериментальних субстратів значний підйом був відмічений весною 2007 р. (експозиція 35 діб). В третій серії субстратів – наприкінці осені 2008 р. (178 доба), в четвертій – наприкінці весни 2009 р. – 75 діб (рис.6.2).

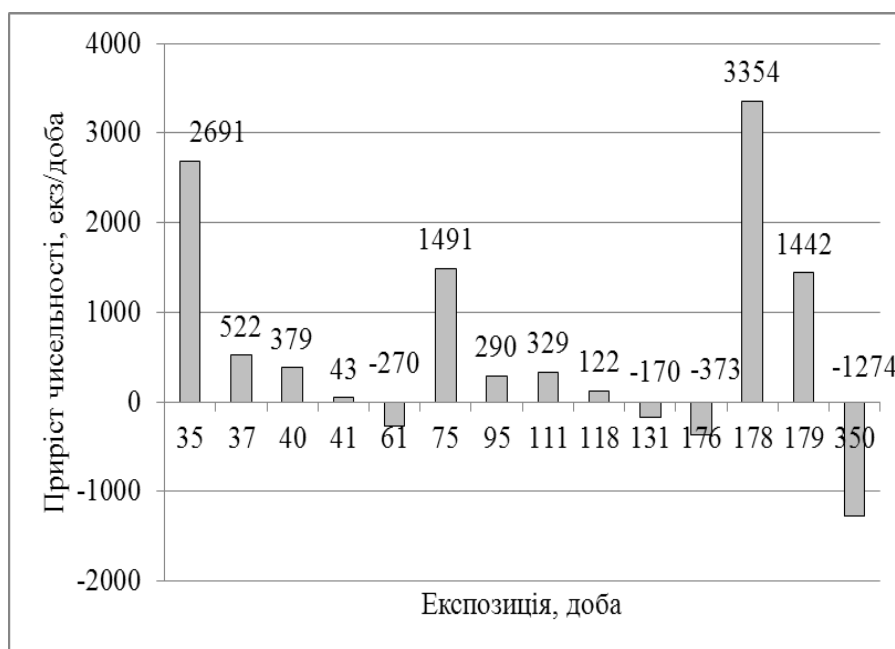


Рис. 6.2 Середньодобовий приріст/зниження чисельності (СПЧ, екз/доба) організмів перифітону на експериментальних субстратах для 1–4 серії експериментальних субстратів.

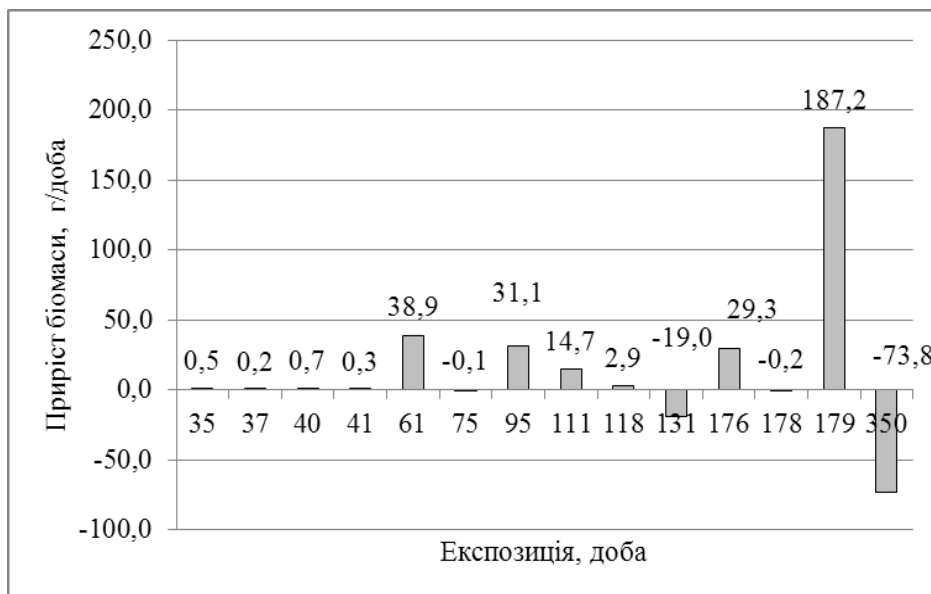


Рис.6.3. Середньодобовий приріст/зниження біомаси (СПБ, г/доба) організмів перифітону на експериментальних субстратах для 1–4 серії пластин в підвідному каналі.

Окрім підйому добового приросту, також було відмічено зниження добового приросту чисельності на 350 добу в першій серії субстратів (2007 р.) та у третій серії на початку та наприкінці літа (61 та 131 доба). В той час, як в четвертій серії – наприкінці осені (178 доба). Таке явище зниження рясності за літературними даними [37] було названо «розсіювання» і спостерігалось при дослідженні розвитку перифітону у каналах. Тобто від’ємні значення СПЧ означають відмирання та розсіювання організмів, що пов’язане скоріш з сезонними факторами.

При розгляді характеру зміни середньодобового приросту біомаси було відмічено зниження на 350 добу, та 131 добу. Найбільший приріст біомаси спостерігався у середині осені 2007 р. і становив $187,2 \text{ г/м}^2$ на добу. В наступні роки (2008–2009 рр.) приріст біомаси зменшився в 4–6 разів у порівнянні з 2007 р. і становив до $38,9\text{--}29,3 \text{ г/м}^2$ на добу. За період експозиції змінювались не тільки чисельність і біомаса, а і структура угруповань, що впливало на показники різноманіття. На рис. 6.4 та рис. 6.5 представлено зміну НІТ різноманіття за чисельністю (H_N) та біомасою (H_B) в 1, 3 та 4 серії експериментальних субстратів.

НІТ (видове) різноманіття за чисельністю для першої серії експериментальних субстратів збільшувалось з збільшенням експозиції. Так, з 0,67 біт/екз (35 діб) воно виросло до 1,52 біт/екз при експозиції 179 діб. Для третьої та четвертої серії субстратів H_N було великим в весняний період 2,15 біт/екз та 3,11 біт/екз, відповідно. В інші періоди досліджень НІТ різноманіття за чисельністю було меншим (рис. 6.4).

За біомасою НІТ різноманіття було декілька іншим (рис.6.5). Найбільше H_B було відмічено в четвертій серії субстратів на 75 добу – 2,38 біт/г. В першій та третій серії субстратів H_B найбільшим було в весняний період 1,07 та 1,30 біт/г, в подальшому зі збільшенням експозиції цей показник знижувався, але згодом на 111–131 добу знову підвищувався в третій серії (1,05 біт/г) – рис. 6.5.

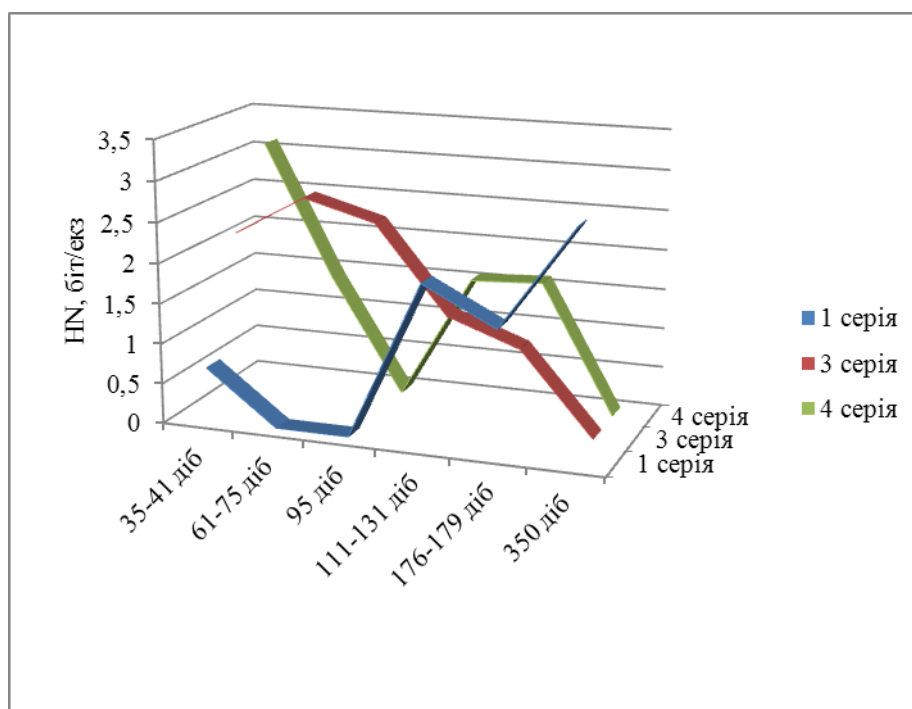


Рис.6.4 НІТ різноманіття H_N (біт/екз) в угрупованнях зооперифітону на експериментальних субстратах

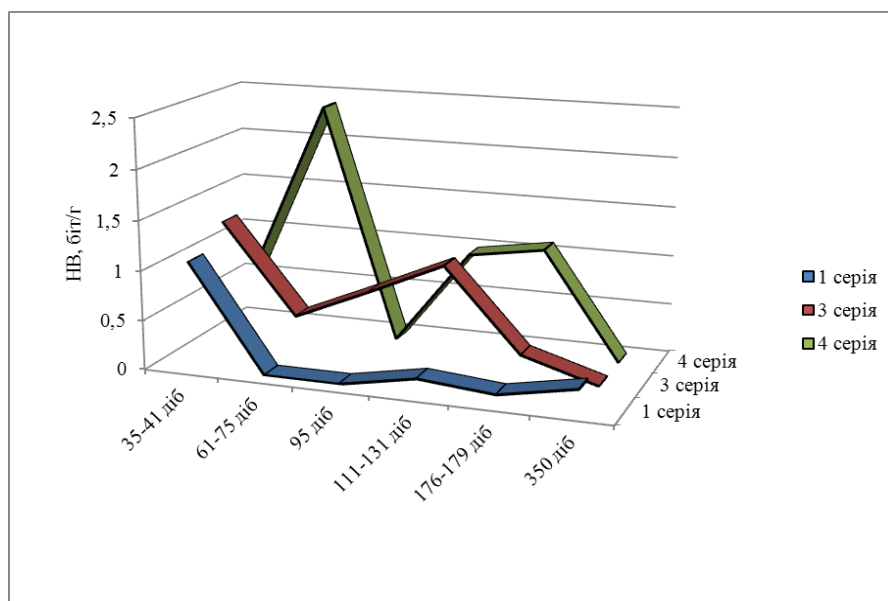


Рис.6.5. НІТ різноманіття H' (біт/г) в угрупованнях зооперифітону на експериментальних субстратах

Різнноманіття залежить від багатства та вирівняності, тому важливо розглянути структуру домінування. На рис. 6.6 та рис. 6.7 представлена структура домінування угруповань (які були проранжировані) за чисельністю та біомасою для трьох серій експериментальних субстратів.

Встановлено, що характер розподілу кривих був подібним для трьох серій субстратів, але домінанти були різні (рис.6.6, 6.7). Так, у першій серії на 35 добу спостерігалась велика чисельність за рахунок *Hydra* sp., яка займала 1 ранг. Другий ранг займали Chironomidae, 3-й – Oligochaetae. На 111 добу з'явилась дрейсена яка займала 1 ранг, другий ранг – *Hydra* sp., 3-й – Chironomidae, 4-й – Oligochaetae, 5-й Trichoptera. На 179 та 350 добу перший ранг займали *Hydra* sp., другий – *Dreissena*. В третій серії експериментальних субстратів перший ранг займала *Hydra* sp. (40 діб, 178 діб), Chironomidae (61 діб), *Dreissena* (95 та 131 доба). Другий ранг займали Chironomidae (40 діб, 131 діб), *Dreissena* (61 доба) та *Hydra* sp. (95 діб). В четвертій серії субстратів в перший ранг займала *Hydra* sp. на 75,118 добу, другий – Chironomidae (75 доба) та *Dreissena* (118 доба), третій – Chironomidae (118, 176 доба), четвертий – Trichoptera (118, 176 доба).

Таким чином, в першій серії субстратів в угрупованнях до появи дрейсени основним домінантом були тимчасово прикріплені *Hydra* sp., та рухомі форми, такі як Chironomidae, Trichoptera, Oligochaetae. З появою дрейсени на 111 добу з'явилися інші рухливі організми, такі як Nematoda та Ephemeroptera. На 179 добу відмічена поява інших прикріплених форм – Spongia, та рухомих – Gastropoda та Ostracoda. Саме з появою губки можемо спостерігати як розвивалося консортивне угруповання, в якому домінантом стає губка, а її содомінантом – дрейсена.

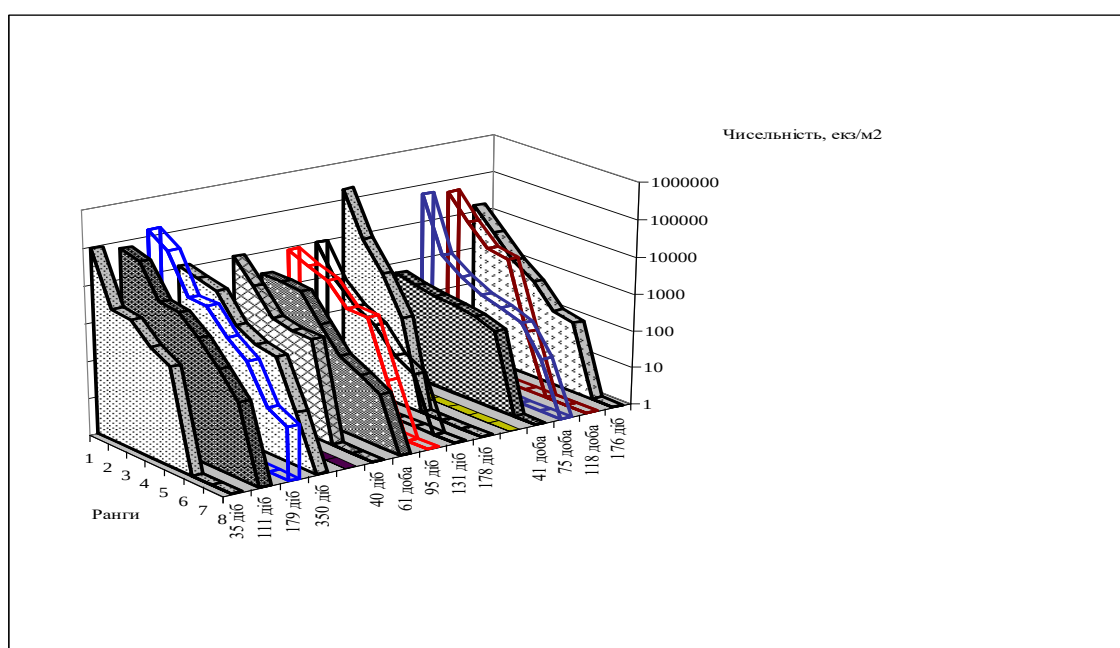


Рис. 6.6. Структура домінування угруповань за чисельністю (екз/м²) в 1, 3 та 4 серіях експериментальних субстратів

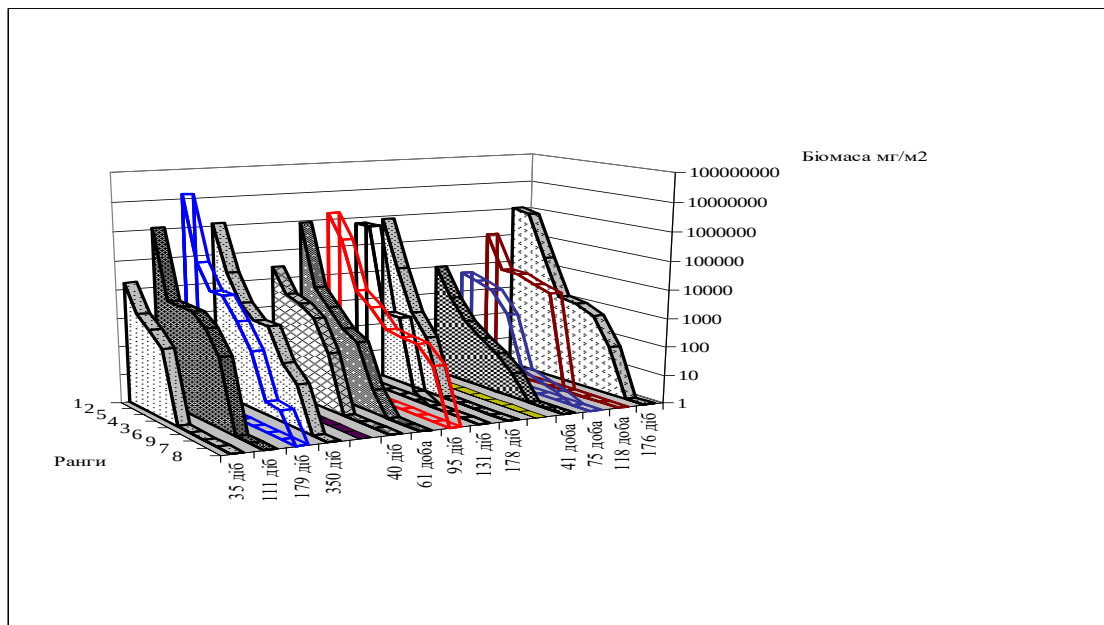


Рис.6.7. Структура домінування угруповань за біомасою (мг/м²) в 1, 3 та 4 серіях експериментальних субстратів

За біомасою (рис.6.7) в першій серії експериментальних субстратів 1 ранг займала *Hydra* sp. (35 доба) та *Dreissena* (111, 179, 350 доба). Другий ранг – *Chironomidae* (35 доба) та *Hydra* sp. (111 доба), в подальшому (179 та 350 доба) другий ранг займала *Spongilla*.

Таким чином, ми бачимо, що при малих експозиціях (35–41 діб) приріст біомаси незначний, на субстратах мало видів, вираженого домінанта немає (рис.6.3.). Структура угруповання рівномірна, НІТ різноманіття 2,154–3,113, а видів мало. При великих експозиціях (176–179 діб) швидкість накоплення біомаси зростає майже в 1000 разів в 1 серії (2007 р.) порівняно з 2 серією (2008 р.) та розсіюються в 3 серії (2008 р.) – рис. 6.3.

Динаміка росту чисельності та біомаси на експериментальних субстратах представлена на рис.6.8 , рис.6.9.

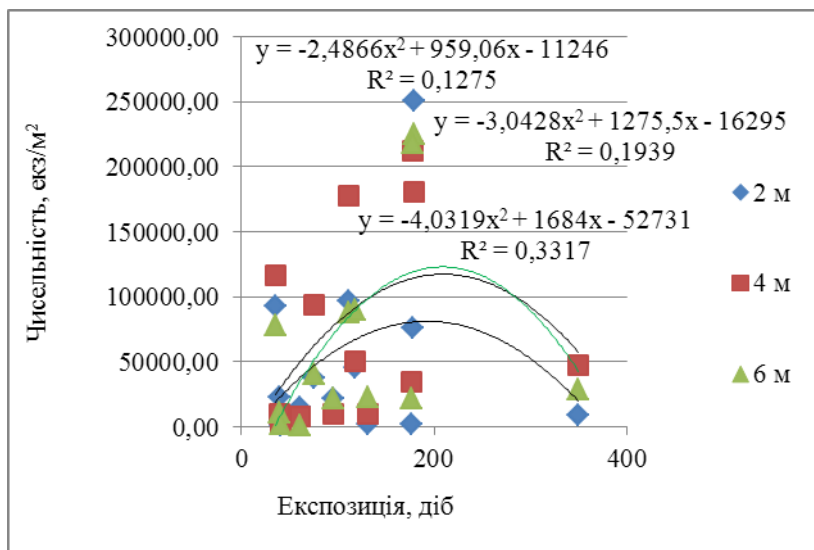


Рис.6.8. Динаміка росту чисельності на ЕС ВО ХАЕС на 2, 4, 6 м глибині по всім серіям.

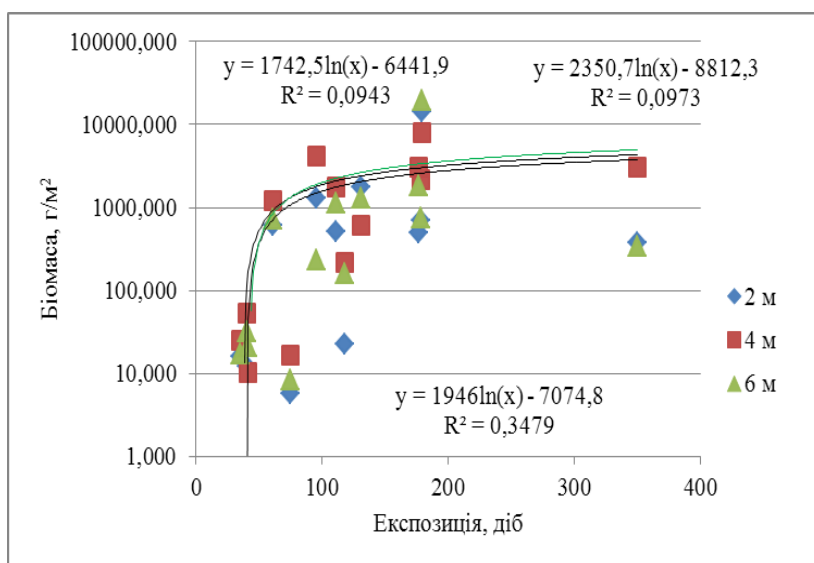


Рис.6.9 Динаміка росту біомаси на ЕС ВО ХАЕС на 2, 4, 6 м глибині по всім серіям.

Чисельність поступово наростала до 250714 екз/м² на 179 добу, далі знижувалась. Біомаса швидко наростала до 7868 г/м², згодом сповільнюючись до 3035 г/м². Ця динаміка була характерна для першої серії ЕС.

Отже ми визначили, що угруповання консортивного типу формуються повільно, протягом 2–3 місяців. Особливості таких угруповань в тому, що

спочатку на субстратах поселяється губка, потім відбувається зміна домінанта на дрейсену. Окрім дрейсени на субстратах може домінувати інший вид губки (*E. carteri*). Але в цілому загальний характер консортивних угруповань має подібні риси.

Отримані дані дозволяють зробити практичні висновки. Протягом першого періода (35–41 діб) субстрати не заселяються прикріпленими формами. Таким чином, можна прогнозувати, що вільні від обростань системи водопостачання не будуть заселятися принаймні взимку та до травня значною кількістю організмів. В якості гідробіонта, що спричиняє біоперешкоди в системах водопостачання спочатку виступає губка, а потім дрейсена. В цілому для масивних поселень дрейсени знадобиться приблизно 150 діб. Тобто на кінець літнього періоду та восени треба планувати заходи щодо усунення обростань з систем водопостачання АЕС.

6.4. Консортивні зв'язки в угрупованнях перифітону на експериментальних субстратах у ВО ХАЕС

На експериментальних субстратах нами було виділено формування консортивних угруповань з наступними видами-едифікаторами: дрейсною *D. polymorpha* та губкою *S. lacustris*. Кількісні характеристики угруповань представлені в таблиці 6.5.

Таблиця 6.5.

Кількісні характеристики консортивних угруповань на ЕС у ВО ХАЕС

Угруповання	<i>D. polymorpha</i> +(<i>S. lacustris</i> + <i>E. tenellus</i>)	<i>S. lacustris</i> +(<i>D. polymorpha</i> + <i>E. carteri</i>)
Локалізація (доба, рік)	179 діб, 2007 р.	95 діб, 2008 р.
Кількість таксономічних груп	9	8
Кількість НІТ	18	17

H _N	1,521	2,421
H _B	0,077	0,707
N <i>D.polymorpha</i>	50434±6786	8175±1876
N консортів	155627±14633	9444±3628
B <i>D.polymorpha</i>	13750,45±3324,34	239,54±133,47
B <i>S.lacustris</i>	82,98±35,31	2433,73±1641,67
B <i>E.carteri</i>	–	46,35±34,44
B консортів	25,51±2,78	1334,61±1328,15
R <i>D.polymorpha</i>	5119,62±1182,84	214,73±105,77
R <i>S.lacustris</i>	210,89±89,75	8837,77±5961,49
R <i>E.carteri</i>	–	168,31±125,08
R консортів	161,81±19,01	31,12±9,55

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год;

H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

Консортивне угруповання *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *E. tenellus*) нараховувало 18 НІТ, з 9 таксономічних груп (табл.6.6). Різноманіття за чисельністю було 1,521 біт/екз, за біомасою – 0,077 біт/г. За показниками деструкції *D. polymorpha* складала 93,2%, губка *S. lacustris* – 3,8%, *E. tenellus* – 1,9%, консорти – 1,0% (рис.6.10). Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 56,6% для губки *S. lacustris* та 28,4% для *E. tenellus*. За чисельністю домінували *Hydra* sp. – 64,9%, *D. polymorpha* – 23,0%.

Консортивне угруповання *S. lacustris* + (*D. polymorpha* + *E. carteri*) нараховувало 17 НІТ, з 8 таксономічних груп (табл.6.6). Різноманіття за чисельністю було 2,421 біт/екз, за біомасою – 0,707 біт/г. За показниками деструкції губка *S. lacustris* складала 93,8%, *D. polymorpha* – 3,4%, *E. carteri* – 1,8%, консорти – 1% (рис.6.11). Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 28,9% для губки *E. carteri* та 55,3% для *D. polymorpha*. За чисельністю домінували *D. polymorpha* – 46,3% та *Hydra* sp. – 21,6%.

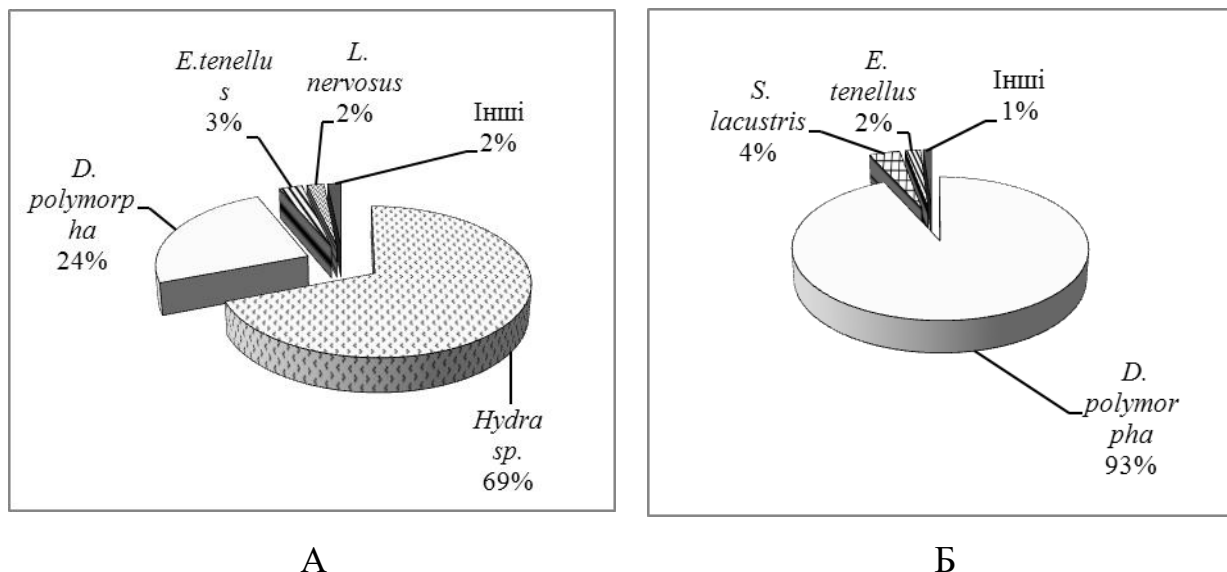


Рис. 6.10 Розподіл видів-консортив (%) у консортивному угрупованні *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *E. tenellus*) на ЕС, ВО ХАЕС: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

Добре виражене консортивне угруповання з домінуванням одного вида-ефікатора (*D. polymorpha*) було відмічено при шестимісячній експозиції (179 діб) в першій серії експериментальних субстратів у 2007 р. (рис. 6.12, табл.6.6, табл.6.7). Його структуру можна представити графічною моделлю (блок-схемою) з 8 блоків та 20 зв'язків. В цьому угрупованні був чітко виражен вид домінант-ефікатор *D. polymorpha*. Субдомінантом була губка *S. lacustris*. Це угруповання можна вважати консортивним, тому що домінант дійсно був ефікатором середовища. Поселення дрейсени мали досить складну просторову структуру.

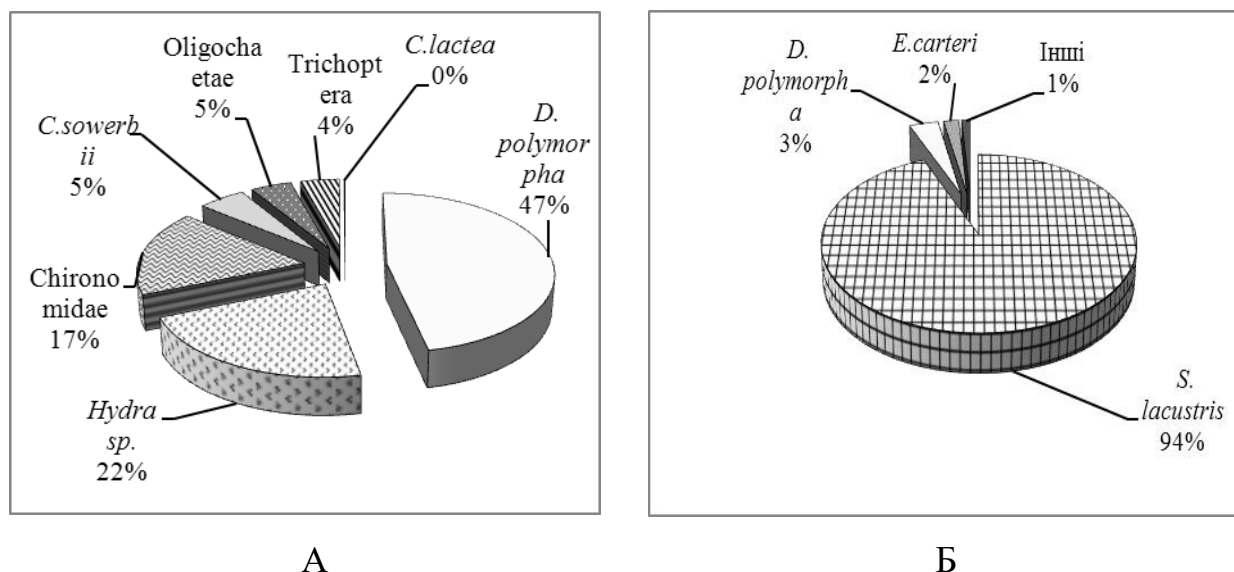


Рис. 6.11. Розподіл видів-консортиїв (%) у консортивному угрупованні *S. lacustris* + (*D. polymorpha* + *E. carteri*) на ЕС, ВО ХАЕС: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

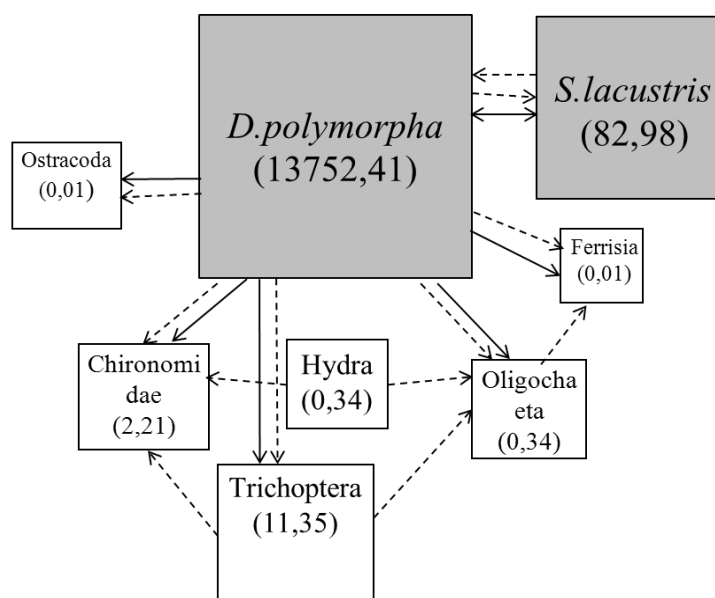


Рис.6.12. Блок-схема угруповання *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *E. tenellus*) з системою біоценотичних зв'язків. Примітка: в дужках приведена біомаса, в г/м².

Рис. 6.13. Блок-схема угруповання *S. lacustris* + (*D. polymorpha* + *E. carteri*) з системою біоценотичних зв'язків. Примітка: в дужках приведена біомаса, в г/м². Пунктиром – відмічені трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні. Сторона квадрата пропорційна логарифму біомаси.

Таблиця 6.7.

**Консортивні зв'язки в угрупованнях на експериментальних субстратах
у ВО ХАЕС**

№	Зв'язки між організмами	П.топ	П.троф	О.троф
1.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Hydra</i> sp.	+		
2.	<i>D. polymorpha</i> – <i>C. sowerbii</i>	+		
3.	<i>D. polymorpha</i> – <i>S. lacustris</i>	+		+
4.	<i>D. polymorpha</i> – <i>E. carteri</i>	+		+
5.	<i>D. polymorpha</i> – <i>P. emarginata</i>	+		+
6.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Oligochaeta</i>	+		+
7.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Chironomidae</i>	+		+
8.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Trichoptera</i>	+		+
9.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Ferrisia</i> sp.	+		+
10.	<i>D. polymorpha</i> – <i>Ostracoda</i>	+		+
11.	<i>E. carteri</i> – <i>S. lacustris</i>	+		+
12.	<i>P. emarginata</i> – <i>E. carteri</i>	+		+
13.	<i>P. emarginata</i> – <i>S. lacustris</i>	+		+
14.	<i>Hydra</i> sp. – <i>Chironomidae</i>		+	
15.	<i>Hydra</i> sp. – <i>Oligochaeta</i>		+	
16.	<i>Trichoptera</i> – <i>Chironomidae</i>			+
17.	<i>Trichoptera</i> – <i>Oligochaeta</i>		+	
18.	<i>Hydra</i> sp. – <i>C. sowerbii</i>	+		+

Примітка. П.топ – прямі топічні зв'язки; П. троф – прямі трофічні зв'язки; О. троф – опосередковані трофічні зв'язки.

6.5. Особливості перифітону та консортивних угруповань на експериментальних субстратах у Канівському водосховищі

Розвиток угруповань перифітону на експериментальних субстратах в умовах водосховища, в тому числі в умовах впливу теплової електростанції та без такого проводили зокрема у Канівському водосховищі [63, 90, 103, 104, 105]. Ми поставили для себе завдання, дослідити, як розвивалися консортивні угруповання в техноекосистемі Канівського водосховища, де були відмічені інші домінуючі види. В 2014 р. було проведено дослідження в період з 05.06.2014 по 07.11.2014 в 5 експозиціях ЕС.

Склад організмів зооперифітона загально на експериментальних субстратах (вініпласт) за період дослідження в 2014 р. дорівнював 21 НІТ. Список НІТ в період першої зйомки був 11 НІТ, другої – 12 НІТ, третьої – 19 НІТ. Найбільшою кількістю НІТ були представлені личинки хірономід – 10, олігохети – 3, молюски – 2. При всіх зйомках 100% зустрічальністю (були зафіксовані при всіх зйомках) були відмічені наступні види: *L. nervosus*, *E. tenellus*, губка *S. lacustris*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*, *P. fungosa*, *Gammaridae* sp., олігохети (*Naididae* sp., *S. lacustris*). Таким чином, 43% з загального списку були ті НІТ, які заселяли субстрати при всіх експозиціях. Види, що були відмічені тільки в одній зйомці складали 38% від загального списку НІТ. До них відносилися *G. gripecoveni*, *Endochironomus albipennis* Mg. *C. silvestris*, *P. lauterborni*, *G. glaucus*, *P. convictum*, *Hydra* sp., *Corophiidae* sp.

При порівнянні таксономічного складу на експериментальних субстратах ХАЕС та Канівського водосховища за індексом Серенсена було відмічено, що 3 серія ЕС (2008 р.) на ХАЕС була на 52% подібна за чисельністю з Канівським водосховищем (2014 р.). По таксономічним групам за чисельністю на 57 добу експозиції домінували *Oligochaetae* та *Dreissenidae*, а за біомасою домінувала мохуватка (92,3%) – рис. 6.14.

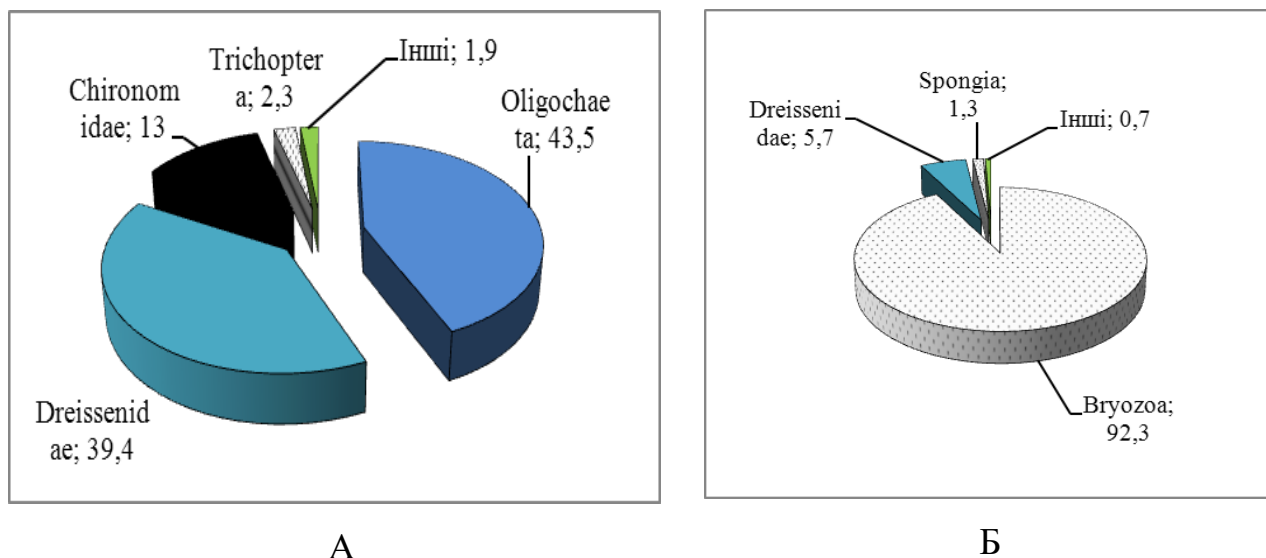


Рис.6.14 Розподіл чисельності та біомаси за таксономічними групами при експозиції 57 діб (А – чисельність, Б – біомаса) експериментальних субстратів в Канівському водосховищі, 2014 р.

В першій зйомці (експозиція 22 діб, зйомка 27.06.2014) субстрати були практично позбавлені організмів перифітону. В наступній зйомці (експозиція 57 діб, зйомка 01.08.2014) в видовому складі домінували личинки хірономід – 3 НІТ, олігохети – 2. Дрейсена була представлена двома видами. Субстрати всі були покриті колоніями мохуваток *P. fungosa* (фото 6.3).



Фото 6.3. Обростання на субстратах (вініпласт), експозиція 57 діб (дата зйомки 01.08.2014).

На ЕС, де чисельність була найбільшою домінували малощетинкові черви (11,7 тис. екз/м²) і дрейсеніди (10,6 тис. екз/м²). Два види дрейсени (*D. polymorpha* та *D. bugensis*) були представлені майже порівну. Біомасу визначала мохуватка *P. fungosa* – 1,0 кг/м², 92,3%.

Таким чином, показники чисельності зростали з 57 діб до 112 діб з 27000 екз/м² до 42000 екз/м², а потім знову знижувалась до 36000 екз/м² на 156 добу. Що стосується динаміки показників біомаси, то тут слід зазначити, що при експозиції 57 діб біомаса на вініпласті була найбільшою (1167,24 г/м²). При збільшенні експозиції біомаса знизилася до 290,59 г/м² (156 діб) – табл.6.8.

Таблиця 6.8.

Показники рясності на експериментальних субстратах в 2014 р.

Дата зйомки	Доба	N, екз/м ²	B, г/м ²	R, Дж/м ² · год
01.08.2014	57*	27000	1167,24	10865,73
26.09.2014	112*	42000	554,43	835,87
07.11.2014	156	36000±11295	290,59±58,62	104,56±30,10

Примітка. N – загальна чисельність, B – загальна біомаса, R – загальне дихання.

* – відібрано всього по одній пробі на добу.

Видове різноманіття за чисельністю зменшувалось зі збільшенням експозиції з 2,78 біт/екз (57 діб) до 2,43 (112 діб), в подальшому знову підвищилось. За біомасою НІТ різноманіття, навпаки підвищувалось зі збільшенням експозиції (з 0,53 до 1,09 біт/г).

При ранжуванні за чисельністю на 57 добу в усіх трьох зйомках перший ранг займали різні таксономічні групи: на 57 добу – Bryozoa, на 112 добу – Chironomidae, на 156 добу – Oligochaeta. Дрейссена займала 2–3 ранги, гаммаріди були відмічені на 5–6 рангах, хірономіди – на 3–4 рангах. При ранжуванні за біомасою перший ранг займали Bryozoa (57 діб) та Dreissenidae (112 та 156 діб).

На другому на 156 діб були Spongia. Були відмічені Corophiidae на 112 добу і займали 8 ранг.

Таким чином, за біомасою в кінці літа та на початку вересня (на 57 та 112 добу) домінували мохуватки та дрейссена, а в листопаді (156 діб) – дрейссена. В осінній період була також відмічена губка в невеликій кількості. За чисельністю домінували мохуватки та рухомі форми, такі як олігохети та хірономіди. Також в кінці осені за чисельністю, домінувала і дрейссена.

На експериментальних субстратах нами було відмічено формування консортивного угруповання з одним видом-едифікатором. Кількісні характеристики угруповання представлені в таблиці 6.9.

Таблиця 6.9

**Кількісні характеристики консортивного угруповання на ЕС
у Канівському водосховищі**

Угруповання	<i>P. fungossa</i> + (<i>D. polymorpha</i> + <i>S. lacustris</i>)
Локалізація (доба, рік)	57 доба (серпень 2014 р.)
Кількість таксономічних груп	7
Кількість НІТ	11
H_N	2,783
H_B	0,529
$N_{D.polymorpha}$	5500
$N_{\text{консортів}}$	20,50
$B_{P.fungossa}$	1077,25
$B_{D.polymorpha}$	56,13
$B_{S.lacustris}$	15,00
$B_{\text{консортів}}$	18,65
$R_{P.fungossa}$	10495,50
$R_{D.polymorpha}$	121,87
$R_{S.lacustris}$	79,10
$R_{\text{консортів}}$	167,95

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год;

H_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; H_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

Консортивне угруповання *P. fungossa* + (*D. polymorpha* + *S. lacustris*) нараховувало 11 НІТ, з 7 таксономічних груп (табл.6.9). Різноманіття за чисельністю було 2,783 біт/екз, за біомасою – 0,529 біт/г. За показниками деструкції *P. fungossa* складала 96,7%, а *D. polymorpha* – 1% (рис.6.15). Відсоток дихання консортів від загального показника деструкції консортів складав 22,0% для губки *S. lacustris* та 33,9% для дрейсени *D. polymorpha*. За чисельністю домінували Oligochaetae (*Naididae* sp., *S. lacustris*) – 46,3%, *D. polymorpha* (21,7%).

Консортивне угруповання *P. fungossa* + (*D. polymorpha* + *S. lacustris*) з одним видом-еdifікатором було відмічено на 57 добу (зйомка 1.08.2014 р.) – рис. 6.16. Угруповання складалось з 8 блоків та 34 зв'язків. В цьому угрупованні був чітко виражен вид домінант-еdifікатор *P. fungossa*. В цьому угрупованні відмічено два види дрейсени та губка. Між ними існують топічні та трофічні зв'язки (табл. 6.10).

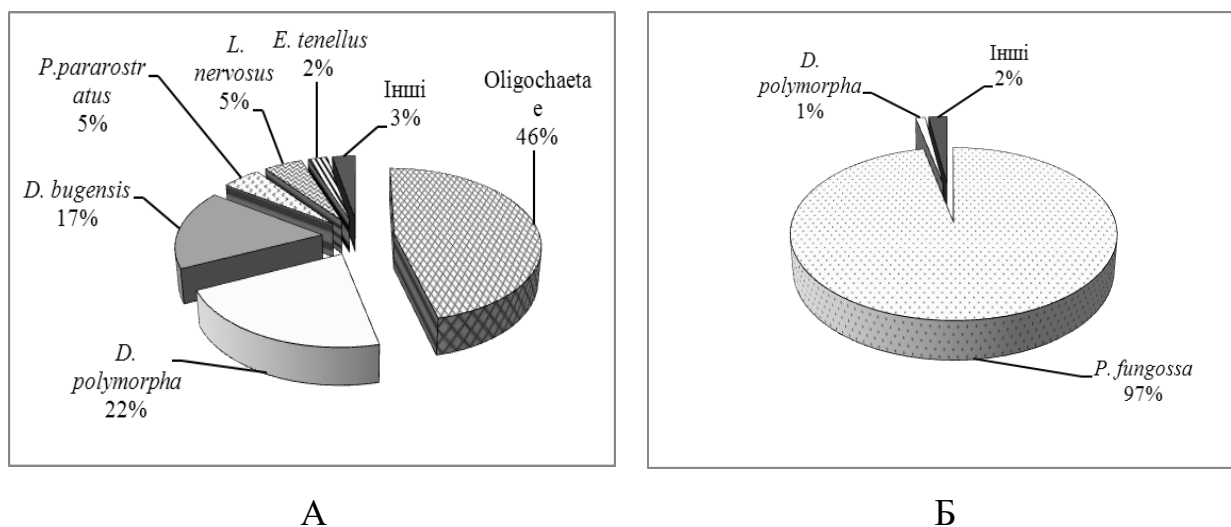


Рис. 6.15 Розподіл видів-консортів (%) у консортивному угрупованні *P. fungossa* + (*D. polymorpha* + *S. lacustris*) у перифітоні Канівського водосховища: А – від суммарної чисельності, Б – від суммарного дихання.

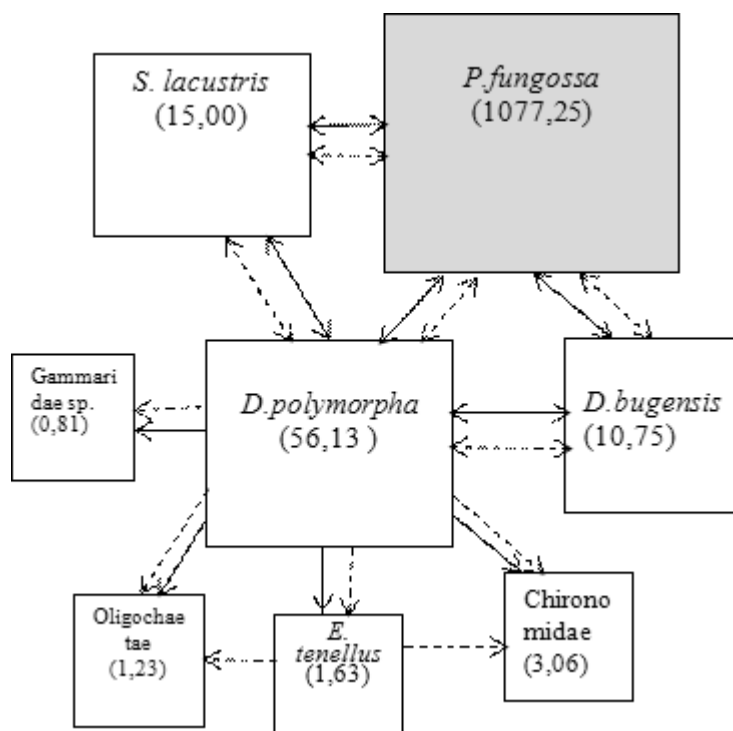


Рис. 6.16. Блок-схема угруповання *P. fungossa* + (*D. polymorpha* + *S. lacustris*) з системою біоценотичних зв'язків. Примітка: в дужках приведена біомаса, в г/м². Пунктиром – відмічені трофічні зв'язки, суцільною лінією – топічні. Сторона квадрата пропорційна логарифму біомаси.

Таблиця 6.10.

Консортивні зв'язки в угрупованні на експериментальних субстратах у Канівському водосховищі

№	Зв'язки між організмами	П.топ	П.троф	О.троф
1.	<i>D. polymorpha</i> – <i>D. bugensis</i>	+		
2.	<i>D. polymorpha</i> – <i>P. fungosa</i>	+		+
3.	<i>D. bugensis</i> – <i>P. fungosa</i>	+		+
4.	<i>D. polymorpha</i> – <i>S. lacustris</i>	+		+
5.	<i>D. bugensis</i> – <i>S. lacustris</i>	+		+
6.	<i>D. polymorpha</i> – Oligochaeta	+		+
7.	<i>D. polymorpha</i> – Chironomidae	+		+
8.	<i>D. polymorpha</i> – Trichoptera	+		+
9.	<i>D. polymorpha</i> – Gammaridae	+		+
10.	Trichoptera – Chironomidae			+
11.	Trichoptera – Oligochaeta		+	

Примітка. П.топ – прямі топічні зв'язки; П. троф – прямі трофічні зв'язки; О. троф – опосередковані трофічні зв'язки.

Таким чином, порівняння результатів обох циклів досліджень показало, що:

Таксономічний склад в обох водоймах показав відмінності. Так на ВО ХАЕС кількість НІТ була вдвічі більшою, ніж на Канівському водосховищі, 45 НІТ проти 21 НІТ.

Просторова структура. У водоймі-охолоджувачі ХАЕС формування угруповань відбувалось декількома шляхами: в весняний період обростання формувалось в основному за рахунок гідр, які в літній період змінилися на дрейсену, яка і формувала дане угруповання. Або, в весняний період на субстратах з'являється гідра, а в літній період розвивається на губка. Остання щільним ковром покриває субстрати, не даючи осісти та розвиватися дрейсені. Лише в осінній період, в зв'язку з відмиранням колоній губки, на субстратах з'являється дрейсена.

На Канівському водосховищі формування обростання відбувалось подібно, лише замість губки на субстратах були відмічені колонії мохуватки.

Слід відмітити, що в більш стаціонарних умовах, на корпусі баржи в Канівському водосховищі формувалося досить стабільне консортивне угруповання з домінуванням дрейсенід, з біомасою, близькою до біомаси на стаціонарних субстратах у ВО ХАЕС.

РОЗДІЛ 7

ХАРАКТЕРИСТИКА ПОПУЛЯЦІЙ ВИДІВ-ЕДИФІКАТОРІВ КОНСОРТИВНИХ УГРУПОВАНЬ

За період досліджень у ВО ХАЕС, ВО ЧАЕС, р. Гнилий Ріг, Канівському водосховищі в якості центра консорції було виявлено наступні види-едифікатори: *D. polymorpha*, *D. bugensis*, *S. lacustris*, *P. fungosa*, *Anodonta* sp., *Unio tumidus*, *Unio pictorum*.

За літературними даними [138] перлівниці, як центри консорцій зустрічалися на мілководних Дніпровських водосховищах, вони були представлені у вигляді «симбіотичного угруповання», як називають автори, *Dreissenidae*+*Unionidae*. В якості центра консорції у водотоках України також було виявлено губку *S. lacustris* [136] та мохуватку *P. emarginata* [134].

У наших дослідженнях найбільш поширеними центрами консорцій були перлівниці та дрейсени, в данному розділі ми розглянемо деякі їх популяційні характеристики.

7.1. Характеристика розмірних показників перлівниць та беззубок.

В період досліджень з 2005 по 2010 рр. у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС були відмічені два види перлівниць – *U. tumidus*, *U. pictorum*, а у р. Гнилий Ріг – ще і беззубка (*Anodonta* sp.). Порівняльна характеристика перлівниць та беззубок у ВО ХАЕС та вододжерелі р. Гнилий Ріг представлені у табл.7.1.

Таблиця 7.1.

Порівняльна характеристика великих двостулкових молюсків у ВО ХАЕС та р. Гнилий Ріг

Район	<i>Unio tumidus</i>	<i>Unio pictorum</i>	<i>Anodonta</i> sp.
ВО ХАЕС			

Мах L, мм	101,1	120,5	–
Мін L, мм	23,5	26,5	–
Середній розмір, мм	74,71±5,81	73,15±7,65	–
Мах m, г	114,29	91,12	–
Мін m, г	22,18	17,04	–
Середня маса, г	52,56±2,40	38,17±8,72	–
р. Гнилий Ріг			
Мах L, мм	102,3	93,1	101,2
Мін L, мм	30,3	71,1	21,3
Середній розмір, мм	81,82±5,14	77,64±4,34	77,90±13,63
Мах m, г	126,23	68,15	100,4
Мін m, г	11,6	29,4	10,35
Середня маса, г	60,45±5,15	43,05±4,86	55,83±9,57

Примітка. Мах L, мм – максимальна довжина; Мін L, мм – мінімальна довжина;

Мах m, г – максимальна маса; Мін m, г – мінімальна маса.

У водоймі охолоджувачі Хмельницької АЕС довжина перлівниць коливалась від 23,5 до 101,1 мм (*U. tumidus*) та від 26,5 до 120,5 мм (*U. pictorum*). Маса перлівниць коливалась в межах 22,18–114,29 г (*U. tumidus*) та 17,04–91,12 г (*U. pictorum*). У р. Гнилий Ріг довжина перлівниць коливалася в межах 30,3–102,3 мм (*U. tumidus*), 71,1–93,1 мм (*U. pictorum*) та 21,3–101,2 мм (*Anodonta* sp.). Маса особини коливалася від 11,16 до 126,23 г (*U. tumidus*), від 29,4 до 68,15 г (*U. pictorum*) та від 10,35 до 100,4 г (*Anodonta* sp.). Отже розміри довжини та маси двостулкових моллюсків у ВО ХАЕС та р. Г. Ріг істотно не розрізнялись.

7.2. Характеристика популяції дрейсени в техноекосистемі ХАЕС

В зообентосі ВО ХАЕС дрейсена була поширена практично по всій водоймі [103]. Доля дрейсени в загальній чисельності в західному, східному та південному районах в середньому складала 60,7%, а в загальній біомасі – 80,7%. Особливістю літнього періода 2005 р. була висока доля осівших велігерів в чисельності дрейсени – в середньому 62,4%.

В західному районі біомаса зообентосу, яка на 97–99% складалася з дрейсени в 2005 р. досягала 900 г/м², до літа 2006 р. цей показник зріс до 1,2 г/м², а в жовтні

– до 2 кг/м². В 2007 р. максимальна біомаса дрейсени літом і восени спостерігалася на глибині 3–4 м і складала 2,8–3,3 кг/м². В 2008 та 2009 рр. в цьому районі на глибині 2–4 м біомаса в середньому була близько 3 кг/м². Глибини 1,5 м в 2008–2010 рр. характеризувалися набагато меншою біомасою дрейсени – порядку 100–200 г/м² [103]. В східному районі рівень розвитку дрейсени в 2005 р. і до літнього періода 2006 р. змінювався незначно – біомаса була в середньому більше 2,5 кг/м², максимально – до 8 кг/м². До квітня 2007 р. значення біомаси знизились до 1 кг/м², а в літній період відмічено більш значне зниження біомаси на деяких ділянках. В 2008 р. на глибині 2–5 м біомаса складала в середньому 1,4 кг/м², а в 2009 р. – знизилась до 338,9 г/м².

В серпні 2005 р. на всіх біотопах за чисельністю та біомасою в перифітоні переважала дрейсена. В підвідному каналі чисельність досягала 67760 екз/м², біомаса – 9622,2 г/м². На греблі чисельність складала 61544 екз/м², біомаса – 1738,3 г/м². Біля моста р. Гнилий Ріг чисельність складала 93666 екз/м², біомаса – 36748,5 г/м².

В липні 2006 р. на греблі на 3 м глибині дрейсена була відсутня, переважали значні скупчення черепашок відмерлих моллюсків (до 24100 г/м²). Таке скупчення черепашок моллюсків могло відбуватись в результаті значного розвитку дрейсени, з подальшим масовим відмиранням, як, наприклад, таке явище спостерігалось в підвідному каналі в 2005 р. Середня біомаса дрейсени на глибині 4–6 м складала 7129,7 г/м². В липні 2008 р. на греблі в середньому на глибині 3 м чисельність дрейсени складала 28900 екз/м², біомаса – 5253,6 г/м². Максимальні показники рясності дрейсени були відмічені на правому відкосі підвідного каналу на глибині 4 м, в середньому вони складали 15090,5 г/м², при чисельності 46190 екз/м². В липні 2009 р. в підвідному каналі біомаса дрейсени була значно меншою від маси черепашок (2547,0 та 17867,0 г/м², відповідно). Чисельність дрейсени складала 16500 екз/м². На греблі максимальні показники біомаси були відмічені на глибині 4 м – 14740 г/м² при чисельності 4000 екз/м².

7.2.1. *Зміни розмірної структури популяції дрейсени*

Розмірна структура популяції дрейсени свідчить про процеси збільшення та зменшення чисельності популяції за рахунок народжуваності та смертності [2]. Переважання малорозмірних молодих особин є показником зростання популяції, при переважанні великих старих особин, йдеться про скорочення і старіння популяції. Підтримання стабільної вікової структури можливо за рахунок надходження молодих особин та помірного відмірання старих особин.

Всього за період з 2005 по 2009 рр. було проведено визначення розмірного складу популяції дрейсени у 248 пробах на 5 станціях (гребля, ПК, західний район, південний та східний райони). Характер розподілу відносної чисельності окремих розмірних груп відрізнявся великим різноманіттям (рис.7.1-7.7).

При типізації перифітона по окремих біотопах (бетоні субстрати відкосів греблі, підвідного каналу і кам'яної відсипки дамби в районі р. Гнилий Ріг) та в бентосі – на дні в західному, східному та південному районах водойми-охолоджувача було виділено 7 типів розмірної структури дрейсени в бентосі і перифітоні [58, 100, 129].

Перший тип характеризувався значним домінуванням малорозмірних (1–5 мм) особин і був відмічений на греблі в серпні 2005 року та в жовтні 2006 р., в підвідному каналі в лютому 2006 р. (рис.7.1). Домінування становило 55–80%. За весь період дослідження, такий розподіл зустрічався три рази, що може свідчити про достатню рідкість ситуації масового осідання личинок і високого домінування молоді. Сезони, в яких були відмічено такі розподілення – це серпень 2005 р., лютий та жовтень 2006 р. Якщо для літнього періоду можливо зробити припущення, що личинки почали осідати за місяць, в середині липня, то для лютого цей період, можливо, був достатньо більшим. В лютому, як показали дослідження зоопланктону в центральному районі чисельність велігерів складала до 500 екз/м³ [129]. В жовтні велігери з чисельністю до 500 екз/м³ зустрічалися в підвідному каналі, більш ніж 370 екз/м³ – в районі греблі. Таким чином, слід припустити, що переважання малорозмірних груп моллюсків в лютому, було

наслідком пізньоосіннього осідання велігерів з їх подальшим повільним ростом при низьких температурах.

Другий тип характеризувався домінуванням малих розмірних груп, також було відмічено розподіл з двома содомінантами – 1–5 і 6–10 мм (II тип розподілу розмірних груп – рис. 7.2.). Такий розподіл зустрічався лише в літній період.

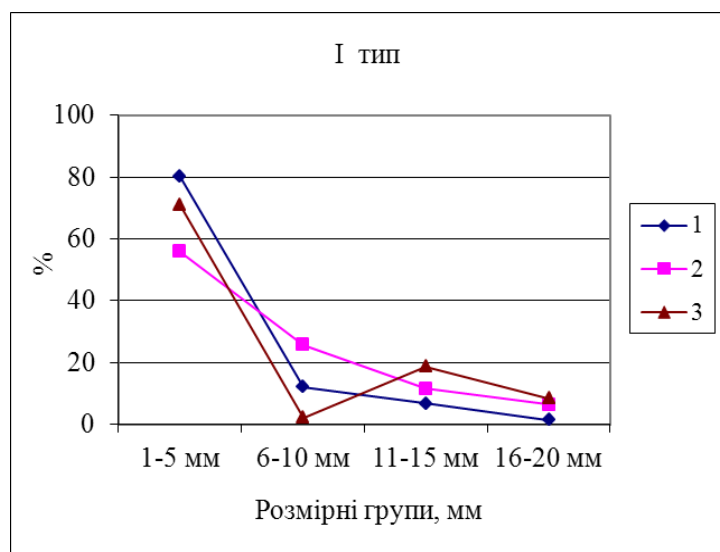


Рис. 7.1. Перший тип розмірної структури дрейссени. 1 – гребля 08/2005, 2 – підвідний канал 02/2006, 3 – гребля 07/2006

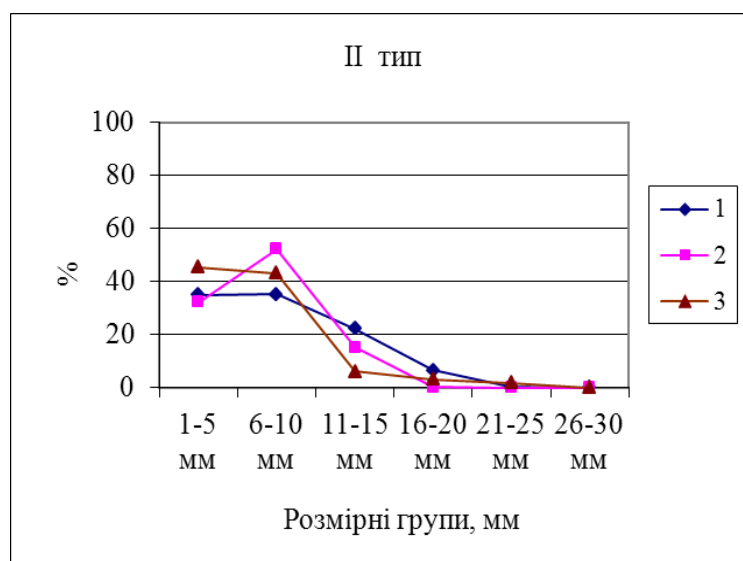


Рис. 7.2. Другий тип розмірної структури дрейссени. 1 – східний район, 02/2006, 2 – південний район, 08/2005, 3 – підвідний канал, 10/2006

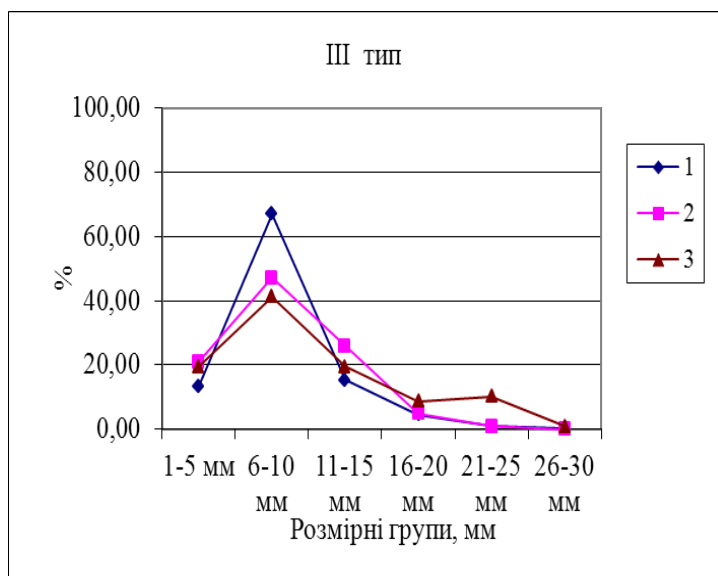


Рис. 7.3. Третій тип розмірної структури дрейсени: 1 – східний, 06/2005, 2 – підвідний канал, 08/2005, 3 – гребля, 06/2005

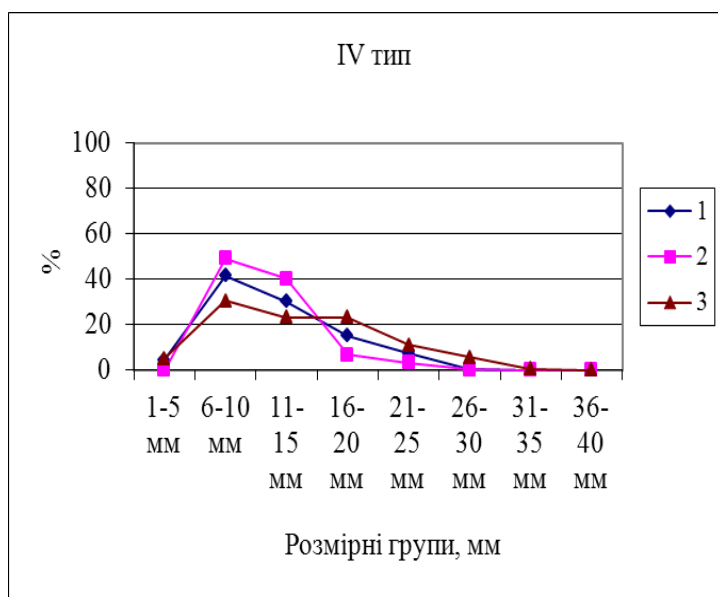


Рис. 7.4. Четвертий тип розмірної структури дрейсени: 1 – гребля, 06/2009, 2 – підвідний канал, 04/2007, 3 – західний район, 06/2009.

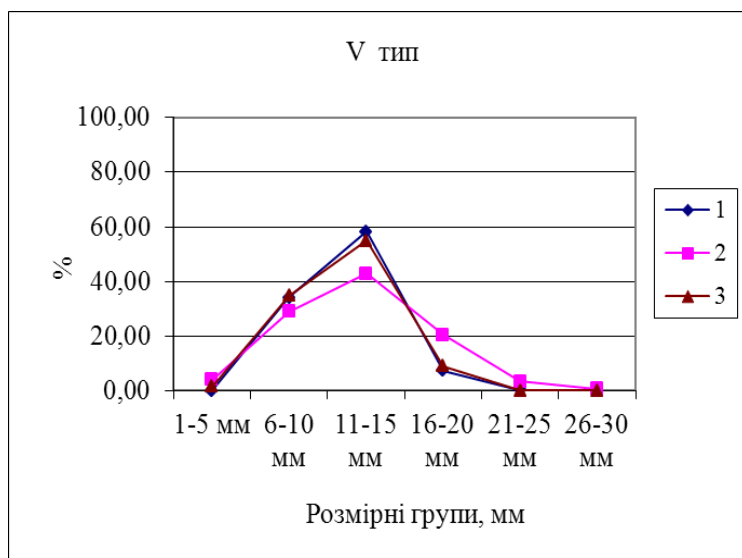


Рис. 7.5. П'ятий тип розмірної структури дрейсени: 1 – підвідний канал, 07/2007, 2 – гребля, 07/2007, 3 – західний район, 07/2007.

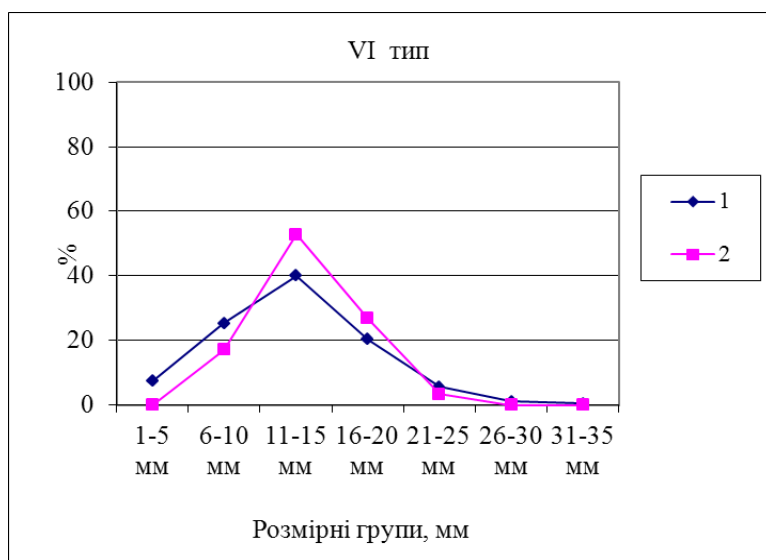


Рис. 7.6. Шостий тип розмірної структури дрейсени: 1 – східний район, 06/2009, 2 – підвідний канал, 07/2007.

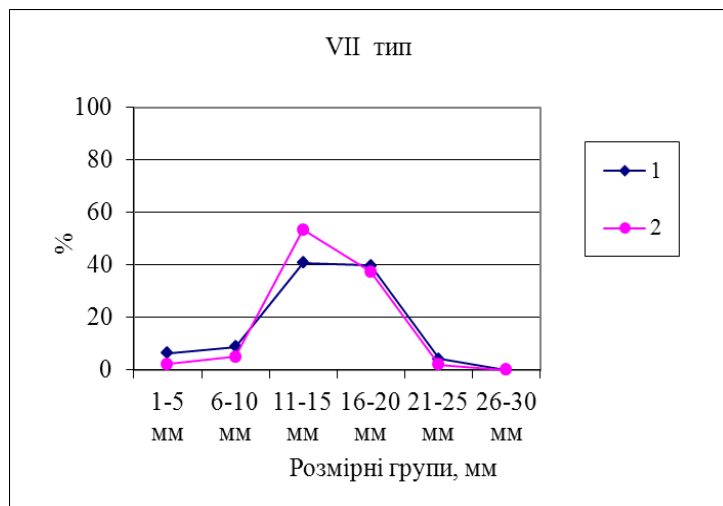


Рис. 7.7. Сьомий тип розмірної структури дрейсени: 1 – східний район, 07/2007, 2 – південний район, 04/2007.

Третій тип розподілення моллюсків був відмічений в червні 2005 р. (західний р-н, східний район), у підвідному каналі (червень, серпень 2005 р.), у 2008 р. в східному р-ні в липні (рис. 7.3). Розподіл з домінуванням розмірної групи 6–10 мм характеризує, очевидно, стан популяції, коли порівняно недавно велігери, що осідають, вирости до розмірів цієї групи, що може відбуватися протягом двох місяців або навіть всього літнього періоду.

Четвертий тип характеризувався наявністю моллюсків 2-х розмірних груп 6–10 і 11–15 мм, з переважанням першої і був відмічений 4 рази в перифітоні (підвідний канал і гребля) і 1 раз в бентосі (західний район) – рис. 7.4. Крім розподілів з чітко вираженим домінуванням однієї групи, відмічені нечисленні проміжні з содомінуванням сусідніх розмірних груп. Найбільше число розподілів (по 35% від усіх випадків) пов'язане з домінуванням груп 6–10 і 11–15 мм. Це стосується і п'ятого типу (рис. 7.5). Він характеризувався наявністю розмірних груп 6–10 і 11–15 мм, з переважанням другої розмірної групи і був відмічений як в бентосі, так і в перифітоні в 2006 і 2007 році.

Шостий тип характеризувався домінуванням групи 11–15 мм і зустрічалися в бентосі (південний і східний райони) та в перифітоні (на греблі) в середині літа (рис. 7.6.). Сьомий тип з домінуванням моллюсків розмірних груп 11–15 і 16–20 мм

був відмічений один раз в перифітоні (підвідний канал, липень 2009 року) і два рази в бентосі (східний район, липень 2007 р. і південний район, червень 2009 р.) – рис. 7.7. Зустрічальність всіх типів по роках представлено в таблиці 7.2. У всій водоймі в різних біотопах в окремий рік (сезон) були представлені типи достатньо близькі за своїм характером, тобто фактор часу розмноження та швидкість росту відігравала більше значення, ніж біотопічні умови [58, 100].

Таблиця 7.2.

Розподіл типів (I-VII) розмірної структури дрейсени поліморфної по районах та біотопах ВО Хмельницької АЕС у літній сезон

Район/біотоп	Західний	Південний	Східний	Гребля	Підвідний канал
Рік	Типи розмірної структури				
2005	III	II	III	I	III
2006	V	VI	V	V	II
2007	V	—	VII	VI	IV
2008	II	—	III	IV	IV
2009	IV	VII	VI	IV	VII

Примітка. «—» відсутність даних.

За весь період дослідження не було виявлено розподілів з різким домінуванням щодо великих (21 і більше мм) молюсків. Тобто був відсутній розподіл, характерний для «старіючих» популяцій. У водоймі існувала мозаїчна структура поселень дрейсени з переважанням того чи іншого типу поселень з явним переважанням типів, характерних для стійкого стану популяції. У бентосі (західний, південний, східний райони), так як і в перифітоні розподіл типів розмірної структури суттєво не розрізнявся.

7.2.2 Динаміка показників максимального розміру молюсків

Одним з важливих показників розмірної структури є максимальний розмір особини, який вказує на швидкість росту та тривалість життя особин в даних умовах. За даними [15], в водоймах-охолоджувачах в зонах підвищених

температур та на акваторії водойми в цілому відбувається значне зниження середніх та максимальних розмірів молюсків, в порівнянні з умовами природних температур. Дослідження динаміки розмірної структури популяції дрейсени в водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС показали, що за певний проміжок часу відбувались дещо різні процеси в бентосі та перифітоні. Максимальні розміри молюсків в перифітоні мали тенденцію до зменшення, в той час як в бентосі дещо збільшувалися після 2007 р. (рис. 7.8., рис. 7.9., табл. 7.3).

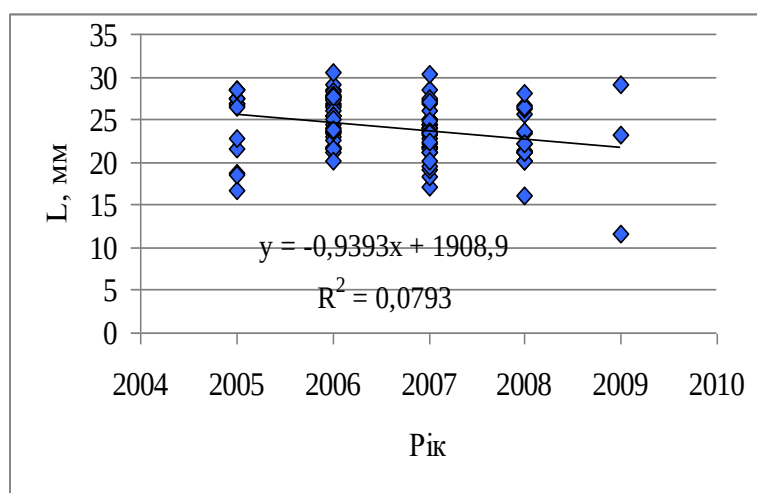


Рис. 7.8. Динаміка максимального розміру (мм) дрейсени поліморфної в перифітоні 2005–2009 рр.

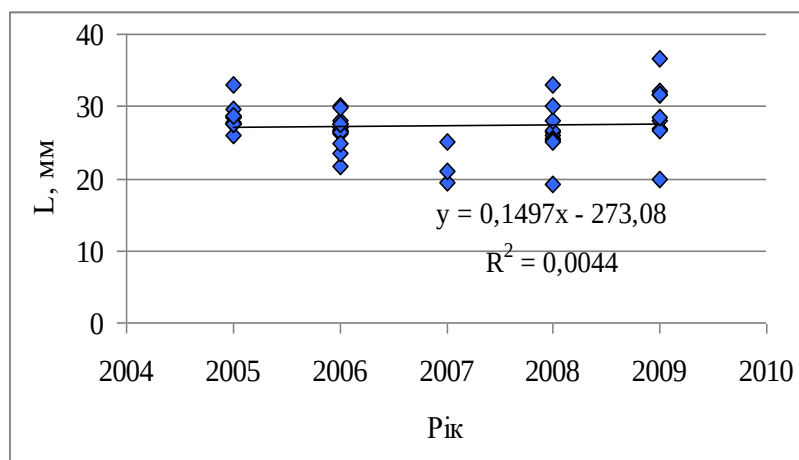


Рис. 7.9. Динаміка максимального розміру дрейсени в бентосі 2005–2009 рр.

Таким чином на відміну від раніш отриманих даних [15], хоча і зберігається тенденція зниження максимального розміру молюсків популяції з часом її існування у водоймі, існує також певна залежність від біотопічних умов в перифітоні і бентосі.

Таблиця 7.3.

**Максимальний розмір дрейсени в бентосі та перифітоні в різних біотопах
ВО ХАЕС в літній період**

Рік	Бентос			Перифітон	
	Західний	Східний	Південний	Гребля	Підвідний канал
2005	26,6±0,26	27,5±0,55	30,1±1,60	28,0±0,22	26,8±0,06
2006	27,1±0,37	25,0±1,04	28,3±1,73	26,3±1,01	25,1±1,92
2007	20,3±0,8	—	—	22,4±1,28	25,1±0,76
2008	25,0±2,26	28,1±1,31	—	23,4±1,59	23,4±1,25
2009	30,2±1,70	30,4±1,17	30,6±3,06	22,6±3,23	—

Примітка. «—» – дані відсутні. Максимальний розмір зі стандартною похибкою

7.3. Фенотипова структура популяції дрейсени

Згідно літературних джерел [46, 48, 96] у багатьох водоймах формується досить складна структура популяції дрейсени, що можливо, є одним з факторів формування досить різноманітних за своєю структурою консортивних угруповань. Важливим фактором однорідності є те, що личинки, що ведуть планктонний спосіб життя, можуть розноситися течіями на великі відстані, осідаючи на субстрат, входять до нових популяцій. З іншого боку, неоднорідність умов, певна ізоляція (як просторова, так і факторіальна) може призводити до формування окремих внутрішньопопуляційних груп.

Фенотипова структура є важливим інструментом виявлення неоднорідностей популяцій. Мінливість інтенсивності забарвлення, малюнка та скульптури черепашки досліджувалась раніше в різних водоймах [9, 92, 93, 167]. Є дані про складну фенотипову обумовленість малюнка черепашки і її кольору [128, 161]. З цього випливає, що рисунковий фенотип може бути основою для порівняння різних популяційних груп, їх взаємозв'язків, оскільки є не випадковим набором

елементів, а обумовлений генетично і пов'язаний з факторами середовища. Відомо, що ступінь меланізації, переважання в популяціях більш або менш темних особин пов'язані з характером середовища проживання, зокрема з освітленістю [143]. Як фенотипова характеристика, рівень меланізації може бути важливим показником умов середовища [93, 144].

Характер і ступінь темного чи світлого забарвлення черепашки, переважання темного малюнка або світлого фону були різними в бентосній і перифітонній частинах популяції дрейсени у ВО ХАЕС (рис.7.10). У бентосі 2006 р. часто зустрічалися молюски з переважанням більш темного кольору черепашки (фенотип C_1D_2) [57]. У 2009 р. в західному, південному та східному районах ВО ХАЕС переважали молюски з однаковим поєднанням світлого і темного кольору черепашки (C_1D_1) – від 50% в західному і до 63% в південному районах. У перифітоні у 2006 р. переважали молюски з однаковим поєднанням світлого і темного кольору черепашки (C_1D_1), в той час як в 2007 р. переважали молюски з більш темним кольором (градація C_1D_2). Коефіцієнт меланізації був найбільшим (0,670) в південному районі в 2006 р., в інших біотопах коливався від 0,530 до 0,550, що в цілому вказує на зміщення всієї популяції в сторону переважання особин з більш темним малюнком.

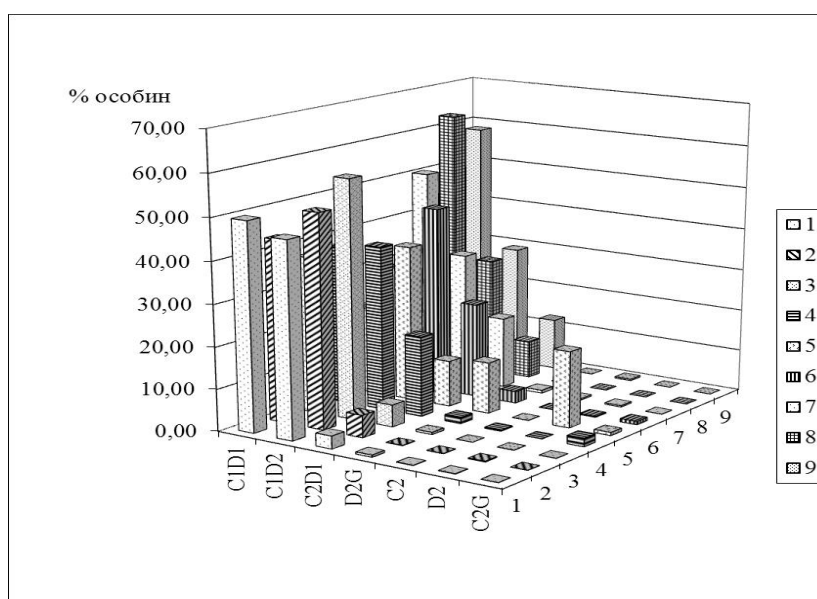


Рис. 7.10. Мінливість ступеня меланізації (%) *D. polymorpha* в бентосі та перифітоні водойми-охолоджувача ХАЕС, липень 2006 і 2009 рр.: 1 – перифітон, гребля; 2 – перифітон, підвідний канал; 3 – перифітон дамба р. Гнилий Ріг; 4 – бентос, західний район, 2006 р.; 5 – бентос, південний район, 2006 р.; 6 – бентос, східний район, 2006 р.; 7 – бентос, західний район, 2009 р.; 8 – бентос, південний район, 2009 р.; 9 – бентос, східний район, 2009 р.

При описі фенотипів рисунку черепашки було встановлено, що в бентосі та перифітоні найбільш часто зустрічаються черепашки з дугоподібним (G), хвилеподібним (J) і «променевим» (K) елементами малюнку. Як в бентосі, так і в перифітоні молюски з хвилеподібним (G) малюнком по зустрічальності були на першому місці: у бентосі частка цього фенотипу складала 24–35%, в перифітоні – 29–38% [57, 60]. Представленість фенотипів була різною для бентосу та перифітону (рис. 7.11). У бентосі на другому місці були відмічені молюски з «променевим» (K) малюнком, в той час як в перифітоні цей фенотип був відмічений на четвертому місці. У перифітоні друге місце займали молюски з хвилеподібним (J) малюнком, у бентосі – третє. У бентосі більшою частотою відмічалися фени I (малюнок з радіальними смугами), L (плямистий малюнок), F (малюнок з зигзагоподібними смугами), на відміну від перифітону.

Молюски зі скульптурою черепашки (M), яка визначається факторами росту, в 2009 році були добре виражені в південному, західному і східному районах водойми. Їх частка зустрічальності коливалася від 22% в південному районі до 24% у східному. У 2006 році в східному і західному районах цей показник коливався від 6% до 9%, відповідно. У південному районі він був схожим з таким у 2009 році і становив 20%. Крім цього, для 2006 р. відмічені черепашки з плямистим малюнком у південному і західному районах – 3,8% і 6,8% [129].

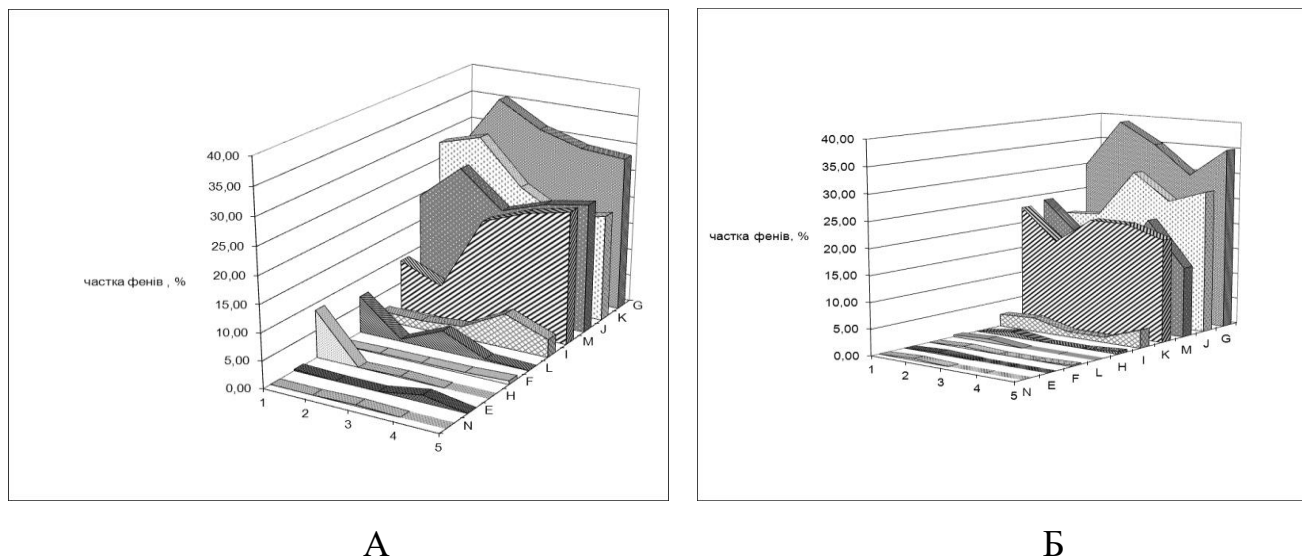


Рис.7.11. Розподіл частот фенів малюнка черепашки в бентосной (А) і перифітоній (Б) частинах популяції дрейсени у водоймі-охолоджувачі ХАЕС. А: 1 – західний р-н, 2006 р.; 2 – східний р-н, 2006 р.; 3 – південний р-н, 2006 р.; 4 – західний р-н, 2009 р.; 5 – східний р-н, 2009 р.; Б: 1 – гребля, 2006; 2 – гребля 2007; 3, 4 – дамба, р. Гнилий Ріг, 2007; 5 – підвідний канал, 2007.

Таким чином, порівняння малюнкових фенотипів показало, що частини популяції дрейсени, як в бентосі, так і в перифітоні, відрізнялися розподіленням послідовності найбільш часто зустрічальних фенотипів малюнка [129].

Внутріпопуляційна різноманітність і частка рідкісних ознак для бентосу і перифітона була подібною (табл. 7.4), проте в бентосі показник внутріпопуляційної різноманітності (μ) був дещо нижче, ніж в перифітоні (відповідно $4,95 \pm 0,15$ і $5,51 \pm 0,11$).

Що стосується ознак форми черепашки, то у перифітоній частині популяції найбільш часто зустрічалися молюски з піднесеним заднім краєм черепашки (фен у) – [129]. Частка таких особин досягала від 40% в підвідному каналі до 58% в південному районі (рис. 7.12). У перифітоні кількість добре виражених ознак морфологічної мінливості черепашки було набагато менше, ніж у бентосі.

На другому місці за зустрічальності були молюски з наявністю «рострума, г» – від 9% в підвідному каналі до 22% на греблі. Молюски з ознакою «s» (звивистість абдомінального змикання стулок) зустрічалися в найменшій кількості від 4% в південному районі до 9% в підвідному каналі і на греблі. Решта морфометричні ознаки були представлені в одиничних відсотках (рис.7.12.А). У бентосі у 2009 році морфометричні ознаки дрейсени були представлені більш різноманітно. Тут можна відмітити домінування молюсків з ознаками «h₁», «d₁», «d₂», «s», «y», «r» (рис. 7.12., Б).

Таблиця 7.4.

**Внутрипопуляційна різноманітність (μ) і частка рідкісних ознак (h')
черепашок дрейсени в бентосі та перифітоні**

Біотоп ВО	Глибина, м	μ	h'
Бентос			
Липень, 2006 р.			
Західний	4,3	4,79	0,47
Південний	4,8	5,36	0,41
Східний	2,5	4,31	0,52
Липень, 2009 р.			
Західний	1,0	5,27	0,41
Південний	2,0	2,03	0,42
Східний	1,0	4,95	0,45
Перифітон			
Липень, 2006 р.			
Гребля	5,2	4,68	0,48
Південний	3,0	4,72	0,48
Підвідний канал	5,3	4,89	0,46
Квітень, 2007 р.			
Гребля	3,6	5,51	0,39
Південний	1,8	5,62	0,38
Підвідний канал	4,0	5,27	0,41

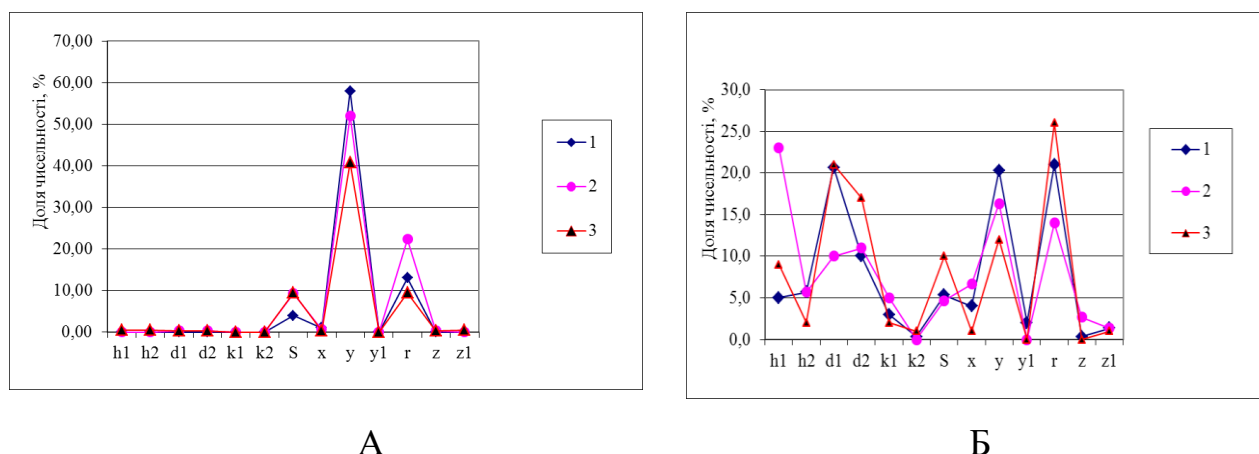


Рис 7.12. Морфометричні ознаки дрейсени (%) в перифітоні (А, квітень 2007 р.) і бентосі (Б, червень, 2009 р.). А: 1 – південний район водойми-охолоджувача; 2 – гребля; 3 – підвідний канал. Б: 1 – західний; 2 – східний; 3 – південний райони водойми-охолоджувача.

За даними Д. В. Лукашева (2001) у ВО Чорнобильської АЕС були чітко виділені відмінності в зміні висоти черепашки для двох районів. Відмічено, що в «холодній» частині водоймища переважали молюски з морфометричною ознакою h_2 (висока черепашка), в той час як у більш «теплій» частині водоймища були відмічені молюски з низькою черепашкою (h_1) [47].

У водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС не виділялися чіткі відмінності в зміні висоти черепашки молюсків в залежності від умов існування. Так, у більш «теплому» східному районі переважаючими були молюски з низькою черепашкою – h_1 (23%), у той час, як у більш «холодному» (південному і західному) районах такого явища не спостерігалось (h_1 для цих районів становив 9% і 5%).

Таким чином, вивчення таких показників структури популяції дрейсени, як розподіл розмірного складу, максимального розміру молюсків, фенотипової структури показали дещо відмінні результати. Розподіл розмірних груп показав скоріш достатньо велику однорідність популяції. Найбільш розповсюдженим був тип розподілу розмірних груп з домінуванням середньорозмірних особин. Це

свідчить про сталий стан популяцій дрейсени в період досліджень і є передумовою розвитку консортивних сталих угруповань консортивного типу.

Було виявлено різні тенденції у динаміці такого показника як максимальний розмір особини у виборці. Виявилось, що перифітонна та бентосна частини популяції мають різну динаміку. Хоча з ростом часу існування популяції в умовах водойми-охолоджувача максимальний розмір (особливо у перифітоні) зменшувався, з підвищенням температури була відмічена тенденція збільшення найбільшого розміру. Аналіз даних щодо фенотипової структури популяції показав, що також досить значно відокремлюються перифітонна та бентосна частини популяції. Вірогідно, що цьому сприяє значна відмінність умов життя, і це є маркером того, що і структура консортивних угруповань має бути досить різноманітною.

РОЗДІЛ 8.

УЗАГАЛЬНЕННЯ

В результаті дослідження угруповань у бентосі та перифітоні в чотирьох водних об'єктах (водоймах) було виділено 11 консортивних угруповань. Ці угруповання мають між собою певну подібність, тому їх було об'єднано в декілька типів (табл. 8.1).

Перший тип – угруповання з одним, або двома видами-едифікаторами (один з яких є рухливим). Другий тип – угруповання з одним видом-едифікатором, що створює конгрегації (друзи) в біотопі, що пов'язаний з донними ґрунтами. Третій тип – угруповання з одним видом-едифікатором, що створює конгрегації в біотопах, які пов'язані з техногенними субстратами.

В першому типі консортивних угруповань була достатньо близька кількість таксономічних груп та кількість НІТ. Чисельність перлівниць у ВО ХАЕС була набагато нижчою (в 24 рази), ніж у р. Гнилий Ріг. Чисельність та біомаса консортів також дуже сильно відрізнялася, діапазон значень був в межах від 100 до 10 тисяч екз/м². Така велика відмінність в значеннях відбувалась тому, що щільність великих двостулкових моллюсків у р. Гнилий Ріг значно вище, ніж у ВО ХАЕС.

Другий тип консортивних угруповань також характеризувався достатньо близькою кількістю таксономічних груп та кількістю НІТ. Чисельність дрейсени коливалась в межах 2–4 тисяч екз/м², чисельність консортів також не сильно відрізнялась і коливалась в межах 600–1000 екз/м².

В третьому типі консортивних угруповань була близька кількість таксономічних груп та кількість НІТ. Різноманіття за чисельністю коливалося в межах 1,505–3,131 біт/екз і було достатньо великим. Чисельність дрейсени коливалась в межах 12–90 тис. екз/м². Така велика чисельність дрейсени (90975 екз/м²) була відмічена в угрупованні у підвідному каналі ВО ХАЕС. Чисельність

консортів у ВО ХАЕС була достатньо близькою 14–24 екз/м², на відміну від ВО ЧАЕС, де сягала 32603 екз/м². Така велика чисельність консортів у ВО ЧАЕС була за рахунок Oligochaetae (*S. lacustris*, *N. bretscheri*), Chironomidae (*C. silvestris*), Gammaridae (*D. haemobaphes*, *C. ischnus*), та Corophiidae (*C. robustum*).

Таблиця.8.1

Типи консортивних угруповань в досліджених водоймах

Тип угруповання	I	II	III
Угруповання, що ввійшли в тип	<i>Unio</i> + <i>D.pol.</i> +(<i>E.carteri</i> + <i>L.nerv.</i>); <i>Anodonta</i> sp.+(<i>V.viviparus</i> + <i>G.heteroclita</i>)	<i>D.pol.</i> +(<i>Tubif. sp. juv.</i> + <i>L. nerv.</i> + <i>E. tenel.</i>); <i>D.pol.</i> +(<i>S. lac.</i> + <i>C.macrura</i>)	<i>D.pol.</i> +(<i>S.lac.</i> + <i>Tubificidae sp.</i> + <i>L. ner.</i>); <i>D.pol.</i> +(<i>P.conv.</i> + <i>E.tenel.</i> + <i>Tubif. sp.</i>); <i>D.pol.</i> +(<i>E.carteri</i> + <i>E.tenel.</i>); <i>D. bug.</i> + <i>D.pol.</i> +(<i>D. haem.</i> + <i>C. rob.</i>)
Локалізація	Бенталь ВО ХАЕС, р. Г. Ріг	Бенталь ВО ХАЕС	Перифіталь ВО ХАЕС та ЧАЕС
Кількість таксономічних груп	10–15	10–14	10–11
Кількість НІТ	27–28	22–33	25–28
H _N	1,489–3,435	1,143–2,276	1,505–3,131
H _B	0,053–1,436	0,008–0,092	0,013–0,435
N Dreissenidae	1472	2470–4222	12652–90975
N Unionidae	12–289	–	–
N консортів	484–11179	673–1258	14–32603
B Dreissenidae	385,27	536,44–1008,71	5218,97–11854,05
B Unionidae	492,42–17349,64	–	–
B консортів	1,43–531,22	0,26–11,27	9,49–153,02

R Dreissenidae	226,05	362,97–431,48	3157,26–12779,01
R Unionidae	158,96–5628,83	–	–
R консортів	7,23–18,08	3,16–41,48	110,20–649,94

Примітка. N – чисельність, екз/м²; B – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год;

N_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; N_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

На експериментальних субстратах було виділено три типи угруповання (табл. 8.2). Перший – угруповання з одним видом-едифікатором, що створює конгрегації (друзи дрейсени), другий тип – угруповання з видом-едифікатором – колонія губки. Третій тип – угруповання з видом-едифікатором – губчастою колонією моховатки. Це угруповання було цікаве тим, що формувало консортивне ядро.

Ці угруповання знаходилися в динаміці свого розвитку, тому їх не об'єднували в один тип.

Таблиця.8.2.

Типи консортивних угруповань в перифіталі на ЕС

Угруповання	<i>D.polymorpha</i> + (<i>S.lacustris</i> + <i>E.tenellus</i>)	<i>S.lacustris</i> + (<i>D.polymorpha</i> + <i>E.carteri</i>)	<i>P.fungossa</i> + (<i>D.polymorpha</i> + <i>S.lacustris</i>)
Локалізація	Перифіталь ВО ХАЕС	Перифіталь ВО ХАЕС	Перифіталь Канівського водосховища
Кількість таксономічних груп	9	8	7
Кількість НІТ	18	17	11
N _N біт/екз	1,521	2,421	2,783
N _B біт/г	0,077	0,707	0,529
N <i>D.polymorpha</i>	50434±6786	8175±1876	5500
N консортів	155627±14633	9444±3628	20,5
B <i>D.polymorpha</i>	13750,45±3324,34	239,54±133,47	56,13
B <i>S.lacustris</i>	82,98±35,31	2433,73±1641,67	15
B <i>E.carteri</i>	–	46,35±34,44	–
B <i>P. fungossa</i>	–	–	1077,25

В консортів	25,51±2,78	1334,61±1328,15	18,65
R <i>D.polymorpha</i>	5119,62±1182,84	214,73±105,77	121,87
R <i>S.lacustris</i>	210,89±89,75	8837,77±5961,49	79,1
R <i>E.carteri</i>	–	168,31±125,08	–
R <i>P. fungossa</i>	–	–	10495,5
R консортів	161,81±19,01	31,12±9,55	167,95

Примітка. N – чисельність, екз/м²; В – біомаса, г/м²; R – деструкція, Дж/м²·год;

N_N – різноманіття за чисельністю, біт/екз; N_B – різноманіття за біомасою, біт/г.

В консортивних угрупованнях на експериментальних субстратах у двох водоймах кількість таксономічних груп та кількість НІТ були близькими. Різноманіття за чисельністю та за біомасою також сильно не розрізнялись (табл. 8.2). Чисельність *D. polymorpha* була близькою в угрупованнях, де дрейсена виступала в ролі субедифікатора або консорта і коливалась в межах 5–8 тис екз/м², а в угрупованні, де дрейсена була видом-едифікатором її чисельність досягала 50434 екз/м². Стосовно біомаси та дихання дрейсени, також були великі показники в тому угрупованні, де дрейсена була видом-едифікатором і малі, там де виступала в ролі субедифікатора.

Найбільша чисельність консортів спостерігалась в угрупованні з видом-едифікатором дрейсною – 155627±14633 екз/м² (рис.8.1). В угрупованні з едифікатором губкою чисельність консортів була нижчою – 9444±3628 екз/м², а в угрупованні з видом-едифікатором моховаткою – найменшою (20,5 екз/м²).

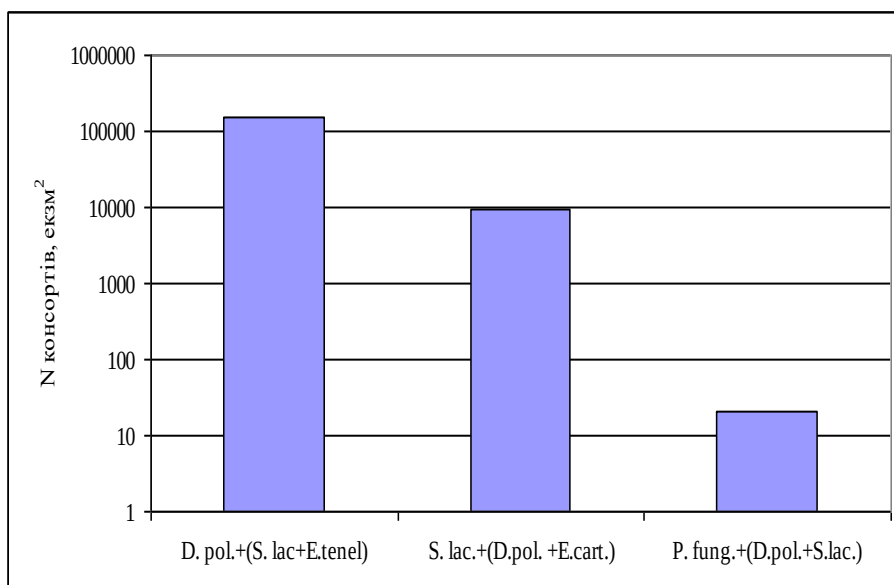


Рис. 8.1. Чисельність консорців в трьох угрупованнях на ЕС.

Біомаса консорців була найбільшою в угрупованні з видом-еdifікатором губкою *S. lacustris* – $1334,61 \pm 1328,15$ г/м². В угрупованнях з видами еdifікаторами *D. polymorpha* та *P. fungossa* біомаса була $25,51 \pm 2,78$ г/м² та $18,65$ г/м² (рис 8.2).

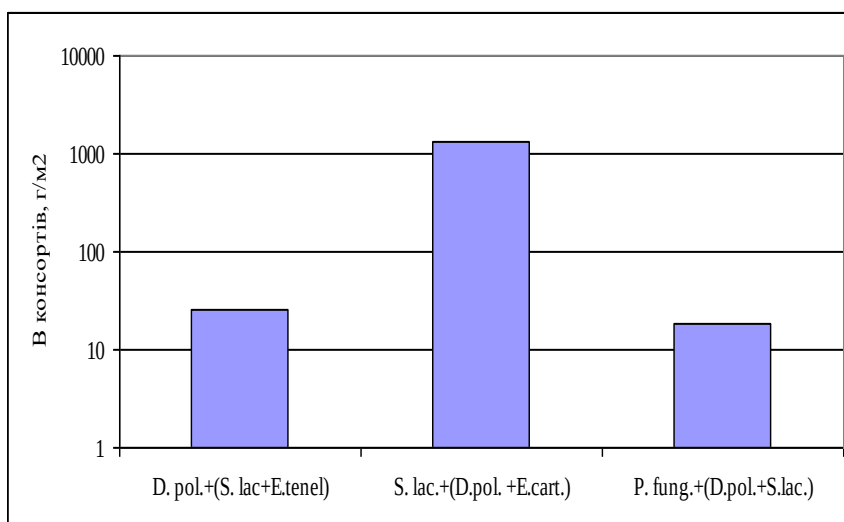


Рис. 8.2. Біомаса консорців в трьох угрупованнях на ЕС.

Біомаса та дихання губки *S. lacustris* були найбільшими в угрупованні, де губка виступала видом-едифікатором (2433,73 г/м² та 8837,77 кДж/м²·год.), в двох інших угрупованнях в межах 15,00–82,98 г/м² та в межах 79,10–210,89 кДж/м²·год.

При порівнянні угруповань, що були об'єднані в третій тип і локалізувались у перифіталі ВО ХАЕС та ЧАЕС і угруповання у ПК ВО ХАЕС на експериментальних субстратах було відмічено що кількість таксономічних груп близька, кількість НІТ була також одного порядку. Чисельність вида-едифікатора дрейсени була близькою до чисельності дрейсени у ВО ЧАЕС (50434 екз/м² у ВО ЧАЕС та 90975 екз/м² у ВО ХАЕС на субстратах). В той час, як чисельність консортів була набагато більшою на субстратах, ніж у водоймі-охолоджувачі на бетоні (155627 екз/м² проти 32603 екз/м²). Це може пояснюватися тим, що угруповання на експериментальних субстратах відбирали з маленької площі субстрата. Виходячі з цього припущення, формувалися подібні консортивні угруповання (в підвідному каналі ВО ХАЕС та на субстратах) з видом-едифікатором дрейсною, які кардинально не відрізнялися між собою.

ВИСНОВКИ

В результаті дослідження структурних показників, системи біоценотичних зв'язків та динаміки у часі у природних та модельних умовах з'ясовано закономірності формування структури угруповань консортивного типу, а також їх поширення в бентосі та перифітоні у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС.

1. При дослідженні техногенних водойм (водойми-охолоджувачі АЕС, водосховища) та водотоку, що є вододжерелом водойми-охолоджувача, виявлено 11 угруповань, в яких едифікаторами були такі види безхребетних: *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, *Spongilla lacustris*, *Plumatella fungosa*, *Unio tumidus*, *Unio pictorum*, а також *Anodonta* sp.
2. В консортивних угрупованнях всього зареєстровано 102 види та надвидові таксони гідробіонтів.
3. Центральними видами-едифікаторами, які створюють ядро консорції, можуть бути від одного до трьох видів, едифікуюча роль яких різна.
4. У водоймі-охолоджувачі ХАЕС найбільш поширені угруповання консортивного типу, локалізовані на гідроспорудах: *D. polymorpha* + (*S. lacustris* + *Tubificidae* sp. juv. + *L. nervosus*) у підвідному каналі, *D. polymorpha* + (*P. convictum* + *E. tenellus* + *Tubificidae* sp. juv.) на греблі та *D. polymorpha* + (*E. carteri* + *E. tenellus*) у південному районі.
5. В результаті типізації угруповань виділено 6 типів, що відрізнялися за складом та кількістю видів-едифікаторів, а також складністю ценотичних зв'язків.
6. Основні характеристики виявлених у досліджених водоймах угруповань були наступними. Перший тип – з одним або двома видами-едифікаторами, один з яких є рухливим базибіонтом (*Unionidae*), що визначає форичні та топічні зв'язки в угрупованнях. Другий тип – угруповання з одним видом-едифікатором (*Dreissena*), що створює конгрегації (друзи) в біотопі, пов'язаному з донними ґрунтами. Третій тип – угруповання з одним едифікатором (*Dreissenidae*), що створює конгрегації в біотопах, які пов'язані з техногенними субстратами.

7. На експериментальних субстратах виділено три типи угруповань: з одним видом-едифікатором, що створює конгрегації (друзи дрейсени); з едифікатором – масивною колонією губки *S. lacustris* та з едифікатором – губчастою колонією мохуватки (*P. fungosa*).
8. Формування консортивних угруповань відбувається досить швидко: угруповання з домінуванням мохуваток досягали максимуму розвитку за 2–3 місяці, угруповання з домінуванням дрейсенід – за півроку, тобто за один вегетаційний сезон. При дослідженні формування угруповань було встановлено явище поступової заміни одного консортивного угруповання (з домінуванням мохуваток, губок) іншим – з домінуванням дрейсенід.
9. Аналіз графічних моделей ценотичних зв'язків показав, що найбільш важливими і поширеними з них є топічні та трофічні зв'язки. Всього в угрупованнях виділено від 15 до 39 біоценотичних зв'язків.
10. Багаторічні дослідження популяцій одного з основних консорціоутворюючих видів – *D. polymorpha* дозволили виявити 7 типів розмірної структури, які можуть відігравати роль індикаторів стану популяцій.
11. На основі досліджень фенотипової структури дрейсени встановлено, що у дослідженій водоймі-охолоджувачі популяція однорідна і не має чітких субпопуляційних груп.
12. Встановлено, що у водоймі-охолоджувачі саме консортивні угруповання перифітону досягають найбільшого розвитку, що може бути передумовою виникнення біологічних перешкод, обмеження яких необхідно спрямовувати на вид- чи види-едифікатори.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка. 1986. 423 с.
2. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. С. 9–11.
3. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем, СПб., 2000.
4. Арнольди Л.В., Борисова И.В., И.С. Скалон. Биоконплексная характеристика основных ценообразователей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969. С.21–26.
5. Афанасьев С.А. Структура сообществ зооперифитона водоемов-охладителей атомных электростанций. Автореферат / дис. канд. биол. наук. Киев, Ин-т гидробиологии АН УССР. 1986. 20 с.
6. Афанасьев С.А., Протасов А.А. Особенности популяции дрейссены в перифитоне водоема-охладителя АЭС // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6. С. 44-51.
7. Баканов А. И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М., 1997. С. 278–282.
8. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. 1951. Т. 56, вып.5. С. 3–30.
9. Биочино Г.И. Полиморфизм и географическая изменчивость / Дрейссена. *Dreissena polymorpha* (Pall) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1982. С. 38–45.
- 10.Брайко В.Д., Долгопольская М.А. Основные черты формирования ценоза обрастания // Гидробиол. журн., Т.Х, №1. 1974. С. 11–18.
- 11.Брайко В. Д. Обрастание в Черном море. Киев: Наук. думка, 1985. 123 с.
- 12.Быков Б.А. Геоботанический словарь. Алма-Ата.: Наука, 1973. 216 с.

- 13.Воронов А.Г. К понятию о консорциях // Журнал общей биологии. Т. XXXV, № 2. Изд-во: Наука. 1974. С. 236-241.
- 14.Водоем-охладитель Ладыжинской ГРЭС / Отв. ред. О. Г. Кафтанникова. Киев: Наук. думка, 1978. 132 с.
- 15.Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И. и др. ответственный ред. М.Ф. Поливанная; АН УССР. Ин-т гидробиологии. Киев: Наук. Думка, 1991. 192 с.
- 16.Гидрология и гидрохимия Днестра и его водохранилищ [А. И. Денисова, В. М. Тимченко, Е. П. Нахшина]; отв. ред. М. А. Шевченко. Киев: Наук. думка, 1989. 216 с.
- 17.Голубець М.А. Екосистемологія. Львів. 2000. 316 с.
- 18.Громов В.В. Гидрофауна затопленной древесины Сыктывинского залива Камского водохранилища // Зоол. журн. 1961. Вып. 3. С. 309–316.
- 19.Гутельмахер Б.А., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона. Итоги науки и техники. ВИНТИ. 1988. 156 с.
- 20.Дем'яненко С.О. Тепловий вплив атомних електростанцій на навколишнє середовище (на прикладі Хмельницької АЕС) // Екологічна географія: історія, теорія, методи, практика: матеріали II міжнар. наук. конф. Тернопіль, 2004. С. 101–103.
- 21.Довгаль И. В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания // Палентол. журн. 1998. № 6. С. 12–15.
- 22.Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / Ред. Я.И. Старобогатов. М.: Наука, 1994. 240 с.
- 23.Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона. // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1933. Вып.16. С. 3–160.
- 24.Дылис Н. В. Межбиогеоценотические связи, их механизмы и изучение // Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973. С. 71–79.

25. Жадин В.И. Общие вопросы, основные понятия и задачи гидробиологии пресных вод // Жизнь пресных вод СССР. М. Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т.3. С. 7–112.
26. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. 1982. С. 38–45.
27. Зернов С.А. Общая гидробиология. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 587 с.
28. Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ // Киев: Наук.думка. 1981. 213 с.
29. Золотарева В.И. К вопросу о влиянии Приднепровской ГРЭС на биологию *Pontogammarus crassus* (Grimm) // Симпозиум по влиянию подогретых вод теплоэлектростанции на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1971. С.23–25.
30. Ивлев В.С. К изучению обрастаний Поликарповского пруда // Тр. Гидробиол. станции на оз. Глубоком. 1930. Т.6, вып. 5. С. 70–85.
31. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии // А.А. Протасов. К.: Академперіодика, 2011. 704 с.
32. Каратаев А.Ю., Тищиков Г.М., Каратаева И.В. Население друз *Dreissena polymorpha* Pallas как специфическое сообщество донных животных // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1983. №61. С. 18–21.
33. Каратаев А.Ю., Каратаева И.В. Влияние сброса теплых вод на макрозообентос литорали водоема-охладителя // Вестн. Белорус. ун-та. Сер.2: Хим. Биол. Геогр. 1987. №1. С.46–49.
34. Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П., Гурьянова Л.В. и др. Изменения в экосистеме эвтрофного озера вследствие превращения его в водоем-охладитель ТЭС // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: матер. 22 науч. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс. 1987. С.74.
35. Каратаев А.Ю. Экология макробеспозвоночных водоемов-охладителей Белоруссии. Минск. Деп. в ВИНТИ, №8758-В88. 1988. 178 с.

- 36.Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П. Тепловое воздействие и его место в общем комплексе антропогенного влияния на водные экосистемы // Тез. докл. всес. конф. X объединенный пленум Советского и республиканского комитетов по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера». Алма-Ата. 1988. С. 36.
- 37.Кафтанникова О.Г., Шевцова Л.В., Протасов А.А. Интенсивность развития животных в обрастаниях искусственных водоемов. // В кн: Биологическое самоочищение и формирование качества воды. М. 1975. С. 68–71.
- 38.Кафтанникова О.Г., Протасов А.А. Зоологические обрастания бетонных сооружений в районе сброса подогретых вод тепловой электростанции // Освоение теплых вод энергетических объектов. Киев: Наук. думка, 1979. С. 112–116.
- 39.Китицина Л.А., Сергеева О.А. Влияние подогрева на размеры и вес некоторых популяций беспозвоночных в водоеме-охладителе Кураховской ГРЭС // Экология. 1976. №5, С. 99–102.
- 40.Количественные методы экологии и гидробиологии: сб. науч. тр., посвященный памяти А.И.Баканова; отв. ред. Г. С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. 404 с.
- 41.Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск, 2004. 182 с.
- 42.Корчагин А.А. Строение растительных сообществ. Ленинград: Наука, 1976. 320 с.
- 43.Лавренко Е. М. Полевая геоботаника / Е. М. Лавренко М.-Л.: АН СССР, 1959. Т. 1., 444 с.
- 44.Лавренко Е.М. // В кн.: Программно-методические записки по биокomплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. М.-Л. Изд. АН СССР. 1959
- 45.Лебедева Г.Д., Дмитриева А.Г., Кривенко М.С. Обрастание в Бисеровом озере // IV съезд ВГБО: Тез. докл. Киев, 1981. Ч.1. С. 127–128.
- 46.Лукашев Д. В. Современное состояние популяций дрейссены в водоеме-

- охладителе Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37, № 3. С. 40–45.
47. Лукашев Д.В., Балан П.Г., та інш. Модельні групи безхребетних тварин як індикатори радіоактивного забруднення екосистем. Київ. Фітосоціоцентр. 2002. С. 204.
48. Лукашев Д. В. Пресноводные двусторчатые моллюски как седиментаторы радиоактивных взвесей в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39, № 4. С. 99–107.
49. Луферов В.П. Сезонные изменения скорости заселения эпибионтами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища / Тр. Ин-та биологии внутр. вод. 1965. Вып.8, т.11. С.144–150.
50. Мальцев В.И. Место консортивности в системе экологических отношений // журнал «Биологические науки» 8 (284). М.: Высш. сш. 1987. С. 46–50.
51. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. Моск. об-ва испыт. природы. 1966. Т. 27. С. 117—127.
52. Мессинева М.А., Успенская В.И. Специальные приемы и методы количественной характеристики биоценозов обрастаний // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя (новый способ предварительной очистки воды для целей водоснабжения): Сб. ст. под ред. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во МГУ, 1961. С. 117–142.
53. Мессинева М.А., Успенская В.И. Развитие биоценозов обрастаний в зависимости от качества и формы искусственной поверхности // Биоценозы обрастаний в качестве биопоглотителя (новый способ предварительной очистки воды для целей водоснабжения): Сб. ст. / под ред. С.Н. Скадовского. М.: Изд-во МГУ, 1961. С. 181–197.
54. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод; за ред. В. Д. Романенка. К.: Логос, 2006. 408 с.
55. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998.

56. Морозовская И.А., Бабарига С.П. Динамика размерного состава *Dreissena polymorpha* Pall. на экспериментальных субстратах в водоеме-охладителе ХАЭС // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2008. № 3 (37). С.117–120.
57. Морозовская И.А., Протасов А.А. Изменчивость популяции *Dreissena polymorpha* Pallas по характеру рисунка раковины и меланизации в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: V междунар. науч. конф. «ZOOCENOSIS-2009», Днепропетровск, 2009 г. С. 73–75.
58. Морозовская И.А., Протасов А.А. Динамика изменения размерного состава дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) и фенотипической изменчивости в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2010. № 2 (43). С. 364–366.
59. Морозовская И.А., Протасов А.А., Силаева А.А. О структуре консорции донных двустворчатых моллюсков // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2012. № 2 (51). С. 193–197.
60. Морозовська І.О., Протасов О.О. Відмінності популяційної структури *Dreissena polymorpha* Pallas в перифітонній та бентосній частинах її популяції у водоймі-охолоджувачі Хмельницької АЕС // Стан і біорізноманіття екосистем Шацького природного парку: матер. наук. конф. 2012 р., смт. Шацьк. Львів: СПОЛОМ, 2012. С. 50.
61. Морозовская И.А. Консорции в водних екосистемах // тез. докл. конф. молодих дослідників-зоологів. 2012 р. Київ, Ін-т зоології НАНУ. С. 25.
62. Морозовская И.А., Протасов А.А. Влияние гидрофизических факторов на зооперифитон в водоемах технического назначения // Матеріали V наук. конф. «Фізичні методи в екології, біології та медицині». 2014 р., Львів–Ворохта. С. 96–98.
63. Морозовская И.А. Формирование сообществ дрейссены и мшанки на экспериментальных субстратах в перифитоне Каневского водохранилища //

- Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: наук.-практ. конф. молодих вчених, 2016 р. С. 39–41.
64. Негрбов В.В., Хмелев К.Ф. Популяционно-консортивный анализ представителей семейства Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона: автореф. дисс. канд. биол. наук. Воронеж, 1998. 24 с.
 65. Негрбов В.В., Хмелев К.Ф. Консорционный анализ семейства кувшинковых Nymphaeaceae Salisb. бассейна Среднего Дона: Воронеж, Изд-во ВГТУ. – 1999. 184 с.
 66. Негрбов В.В., Хмелев К.Ф. Современные концепции консорциологии. – Вест. ВГУ. Серия химия, биология. 2000. С. 118-121.
 67. Николаев И.И. О консорциях в лимническом зоопланктоне // Морской и пресноводный планктон. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. 1987. С. 134–141.
 68. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
 69. Окснюк О. П., Шевцова Л. В. О методах выделения биоценозов в каналах / Биогеоэкологические исследования на Украине: тез. докл. III респуб. совещ., (Львов, 18–19 дек., 1984 г.). Львов, 1984. С. 155–156.
 70. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 2: Свободноживущие беспозвоночные. Ракообразные. Киев: Наук. думка. 1969. 536 с.
 71. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3: Свободноживущие беспозвоночные. Членистоногие (кроме ракообразных), моллюски, иглокожие, щетинкочелюстные, хордовые. Киев: Наук. думка, 1972. 340 с.
 72. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 570 с.
 73. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1: Низшие беспозвоночные. СПб., 1994. 395 с.
 74. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб., 1995. 439 с.
 75. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3: Паукообразные. Низшие насекомые. СПб., 1997. 439 с.

- 76.Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. СПб., 1999. 999 с.
- 77.Панкратова В. Е. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae). Л.: Наука. 1970. 344 с.
- 78.Панкратова В. Е. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Л.: Наука, 1977. 341 с.
- 79.Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae=Tendipedidae). Л., Наука, 1983. 296 с.
- 80.Парталы Е.М. Обрастание в Азовском море. Мариуполь: Рената, 2003. 378 с.
- 81.Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 188 с.
- 82.Попченко В.И. Водные малощетинковые черви севера Европы. Л.: Наука, 1988. 288 с.
- 83.Протасов А.А. Некоторые закономерности развития зоообрастания на Каневском водохранилище в районе Трипольской ГРЭС // Биол. повреждения промышленных и строительных материалов. Киев: Наук. думка, 1978. С. 117–122.
- 84.Протасов А.А. Динамика видового богатства зооперифитона на экспериментальных субстратах в условиях влияния подогретых вод ТЭС // Гидробиол. журн. 1979. Т.15, №4. С. 47–49.
- 85.Протасов А. А., Стародуб К. Д., Афанасьев С. А. Водолазный метод исследований пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18, № 4. С. 91–93.
- 86.Протасов А.А. Перифитон: терминология и основные определения // Гидробиол. журн., Т. XVIII, №1. 1982. С. 9–13.
- 87.Протасов А.А., Слепнев А.Е. Использование экспериментальной модели для изучения влияния подогретых сбросных вод ТЭС и АЭС на

- жизнедеятельность гидробионтов водоемов-охладителей // Вопросы гидробиологии водоемов Украины. Киев: Наук. думка, 1988. С.112-114.
- 88.Протасов А.А., Афанасьев С.А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне // Гидробиол. журн. 1990. Т.26, №4. С.15–22.
- 89.Протасов А.А., Сергеева О.А., Кошелева С.И. и др. Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины. Киев. Наук. думка. 1991. 192 с.
- 90.Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. 307 с.
- 91.Протасов А.А., Синицына О.О. О пространственной структуре перифитона // Гидробиол. журн., Т.32, №2. 1996. С. 11–22.
- 92.Протасов А.А., Горпинчук Е.В. О фенотипической структуре популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Гидробиол. журн. 1997. Т.33, № 2. С. 19 – 22.
- 93.Протасов А.А. Интенсивность окраски раковин как фенотипическая характеристика популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) (bivalvia, mollusca) // Экология. 1998. № 6. С. 479–482.
- 94.Протасов А. А., Синицына О. О., Калиниченко Р. А. и др. Планктон, бентос и перифитон водоема-охладителя Хмельницкой АЭС // Гидробиол. журн. 2000. Т. 36, № 1. С. 14–29.
- 95.Протасов А.А., Синицына О.О. Биотопическая изменчивость и феногеография *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Экология. 2000. № 6. С. 449-455.
- 96.Протасов А.А. Фенотипическое разнообразие популяции *Dreissena polymorpha* в озерной системе, используемой в качестве охладителя тепловых электростанций // Вестн. зоол. 36 (4). 2002. 23-33 с.
- 97.Протасов А.А. Некоторые особенности фенотипической структуры популяции *Dreissena bugensis* Andr. в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження

- молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Житомир: Волинь, 2004. С. 158–160.
98. Протасов А. А., Силаева А. А. О взаимосвязи некоторых аспектов разнообразия сообществ зоопланктона и зообентоса // Динамика биологического разнообразия фауны, проблемы и перспективы устойчивого использования и охраны животного мира Беларуси: тез. докл. IX зоол. науч. конф. (Минск, 20–22 окт. 2004 г.). Минск : Мэджик Бук, 2004. С. 207–209.
 99. Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах. Сибирский экол. журн. 2006. № 1. С. 97—103.
 100. Протасов А.А., Морозовская И.А. Размерная и фенотипическая структура популяции *Dreissena polymorpha* Pallas в водоеме-охладителе ХАЭС // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. IV межд. науч. конф. «ZOOCENOSIS-2007», Днепропетровск, 2007 г. С. 99–101.
 101. Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиконология. Киев, 2008. 106 с.
 102. Протасов А.А., Юришинец В.И., Морозовская И.А. Консорция и консортивные отношения в гидробиоценозах // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46, №3. С. 3–18.
 103. Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС // Институт гидробиологии НАН Украины. Киев, 2012. 274 с.
 104. Протасов А.А., Морозовская И.А., Гурьянова Г.А., Ласковенко Н.Н. Исследования полимерных необрастающих покрытий в условиях Каневского водохранилища. // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2015. № 3–4 (64). С. 561–564.
 105. Протасов А.А., Морозовская И.А., Ласковенко Н.Н. Использование метода экспериментальных субстратов в мониторинге биологических помех в работе систем водоснабжения и тестировании необрастающих покрытий. // Ядерна енергетика та довкілля. №1 (11). 2018. С. 54–58.

106. Работнов Т.А. О консорциях // Бюлл. МОИП. Новая серия, отд. биол., 1969. №74. Т.4, С.109–116.
107. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения консорций // Журнал общей биологии. 1973. Т. XXXIV, № 3. С. 407–416.
108. Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от обрастания // СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. ун-та, 1988 б. 272 с.
109. Раилкин А.И. Колонизация твердых тел бентосными организмами // СПб: Изд-во С.-Петерб. гос. ун-та, 2008. 427 с.
110. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журн. 1952. Т. 37, № 2. С.181–201.
111. Рафес П. М. Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. М. 1996. С. 5–74
112. Резниченко О. Г. Классификация и пространственно-масштабная характеристика биотопов обрастания // Биология моря. 1978. № 4. с. 3–15.
113. Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. К.: Генеза. 2004. С. 664
114. Селиванов И. А. Некоторые вопросы учения о консорциях / Микоризы и другие формы растительных консорций // Уч. зап. Перм. пед. ин-та. Пермь, 1974. С. 5–14.
115. Селиванов А.И. Консорция в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // Уч. зап. Пермск. пед. ин-та. 1976. Т. 150. С. 11–17.
116. Силаева А.А., Протасов А.А. Зообентос водоема-охладителя // Гидробиол. журн. 2002. Т. 38, № 6. С. 46–59.
117. Силаева А.А., Протасов, А.А. Морозовская И.А., Бабарига С.П., Куриленко О.Г. Раковины *Unionidae* как субстрат для поселения дрейссены в водоеме-охладителе // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. I-ой Междунар. Школы-конф. Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С.128–131.

118. Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А. Обнаружение массовых поселений двустворчатых моллюсков. // Вестн. зоологии. 2009. Т. 43, № 5. С. 448.
119. Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А. Особенности поселений двустворчатых моллюсков в реке-водоисточнике водоема-охладителя // Наук. зап. Терноп. пед. ун-ту. Сер. Біол. 2012. № 2 (51). С. 236–240.
120. Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А. О многолетней динамике сообществ дрейссенид в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и матер. докл. II-ой межд. шк.-конф. Борок. Ярославль: Канцлер, 2013. С. 96–101.
121. Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А. Многолетняя динамика популяций и сообществ дрейссенид (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в бентосе и перифитоне водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС // Поволжский экол. журн. 2015. № 1. С. 80–90.
122. Скальская И.А. Сезонные аспекты биоценозов обрастания // Гидробиол. журн. Т. XII, №4. 1976. С. 49–54.
123. Скальская И.А. Распространение мшанок в Волжских водохранилищах / фауна и морфология водных беспозвоночных // Ин-т биологии внутр. вод, 1986. 43 с. Деп в ВИНТИ № 306-B86.
124. Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 2002. 256 с.
125. Слепнев А.Е., Протасов А.А., Виденина Ю.Л. Формирование сообщества *Dreissena polymorpha* Pall. в экспериментальных условиях // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, №1. С. 24–30.
126. Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969. 187 с.
127. Стадниченко А.П. Прудовиковые и чашечковые (*Limnaeidae*, *Acroloxidae*) Украины // Киев: Центр учебной литературы, 2004. 327 с.

128. Столбова Н.Г, Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. Наследование цвета раковины у мидии *M. galloprovincialis* Lam. // Цитология и генетика. 1996. 30, № 6. С. 62–65.
129. Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки // Протасов А.А., Семенченко В.П., Тимченко В.М., Бузевич И.Ю., Гулейкова Л.В., Дьяченко Т.Н., Морозова А.А., Юришинец В.И., Ярмошенко Л.П., Примак А.Б., Морозовская И.А., Масько А.Н., Голод А.В. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины, 2011. 234 с.
130. Трилис В.В., Бабарига С.П., Протасов А.А. Первая находка пресноводной губки *Eunapius carteri* (Porifera, Spongillidae) в водоеме-охладителе Хм ельницкой АЭС (Украина) за пределами ее природного ареала // Вестн. зоол., 43 (4) 2009. С. 347–350.
131. Фауна СССР. Ручейники. Т. 2. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia). М. Л.: Наука, 1964. – 560 с.
132. Фауна Украины. Т. 29 : Моллюски. Вып. 9: Перловицевые. Шаровковые (Unionidae, Cycladidae). Киев : Наук. думка, 1984. 384 с.
133. Фауна Украины. Т. 29: Моллюски. Вып. 1: Класс Панцирне или Хитоны, класс Брюхоногие (часть). Киев: Наук. думка, 2001. 240 с.
134. Харченко Т. А., Протасов А. А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 4. С. 15–19.
135. Харченко Т.А., Протасов А.А. К вопросу о детерминантах консорций // Гидробиологические исследования водоемов юго-западной части СССР. Киев: Наук. думка. 1982.С.124–126.
136. Харченко Т.А., Ляшенко А.В., Давыдов О.А. Консорция пресноводной губки в канале Днепр-Донбасс // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1. С. 31–35.
137. Харченко Т.А. Значение вида-эдификатора в образовании консорции водных беспозвоночных в каналах // Экология. 1989. №6. С. 63–67.

138. Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. 2000. Т. 36, № 5. С. 9–17.
139. Хмелев К.Ф., Афанасьев А.А., Негробов В.В. // Геоботаника XXI века: мат. всерос. научн. конф. Воронеж. 1999. С. 45–47.
140. Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР / О. В. Чекановская. – М. ; Л. : Наука, 1962. – 411 с.
141. Шарапова Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири Новосибирск: Наука, 2007. 167 с.
142. Шарапова Т.А. Некоторые факторы, влияющие на развитие зооперифитона водоема-охладителя. тез.конф. «Перифитон и обрастание: теория и практика». С.-Петербург. 2008. С.75-77.
143. Шлехтин Г.В., Сидорова Т.И. Популяционные особенности окраски и рисунка дрейссены верхней зоны Волгоградского водохранилища // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1990. С. 319.
144. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. школа. 1986. 159 с.
145. Artificial substrates / Ed. J. Cairns. Coolingwood (Michigan): AnnArbor Scie. Publ., 1982. 279 p.
146. Aston R. J. The effects of dissolved oxygen concentration on reproduction in *Limnodrilus hoffmeisteri* (Claparede) and *Tubifex* (Muller) (Oligochaeta, Tubificidae) // Symp.freshwat.biol.and electr.power gener. 1971. Part II. P.161–172.
147. Davic R.D. Ecological dominants vs. keystone species: a call for reason // Conservation Ecology. 4 (1): r2. 2000. [online] URL: <http://www.consecol.org/vol4/iss1/resp2>

148. Davic R.D. 2003. Linking keystone species and functional groups: a new operational definition of the keystone species concept // Conservation Ecology 7(1): r.11. 2000. URL: <http://www.consecol.org/vol7/iss1/resp11>
149. Edington J. M. Caseless Caddis larvae of the British Isles / J. M. Edington, A. G. Hildrew // Freshwater biological assoc. scient. publ. 1983. P. 43–92.
150. Gutierrez J., Jones C. Ecosystem engineers // Encyclopedia of Life Sciences (ELS). John Wiley & Sons. Ltd.Chichester.2008, December. www.els.net
151. Hillman R.E., Morgan R.P. The ecological effect of thermal discharges.Energy and Environ.: Intewract / Boca Raton, Fla. 1980. V.1 Pt.B. P.137-150.
152. Hunter, R. D. and J. E Bailey. 1992. *Dreissena polymorpha* (zebra mussel): Colonization of soft substrata and some effects on unionid bivalves. The Nautilus 106:60-67.
153. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // Oikos 1994. 69. P. 373-386.
154. Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Impacts of Zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publ. 2002. P. 433-446.
155. Kornobis S. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Dreissenidae, Bivalvia) in lakes reciving heated discharges /Pol. Arch. Hydrobiol. 1977. V.24, N.4 P. 531–545.
156. Lamont B.B. 1992. Functional interactions within plants — the contribution of keystone and other species to biological diversity / Biodiversity in Mediterranean ecosystems of Australia. R. J. Hobbs, editor. Surrey Beatty, Chipping Norton, Australia. 1992. P: 95-127.
157. Lewandowski K. Unionidae as a substratum for *Dreissena polymorpha* Pall // Polish. Archives of Hydrobiology, 1976. 23. S. 409–420.

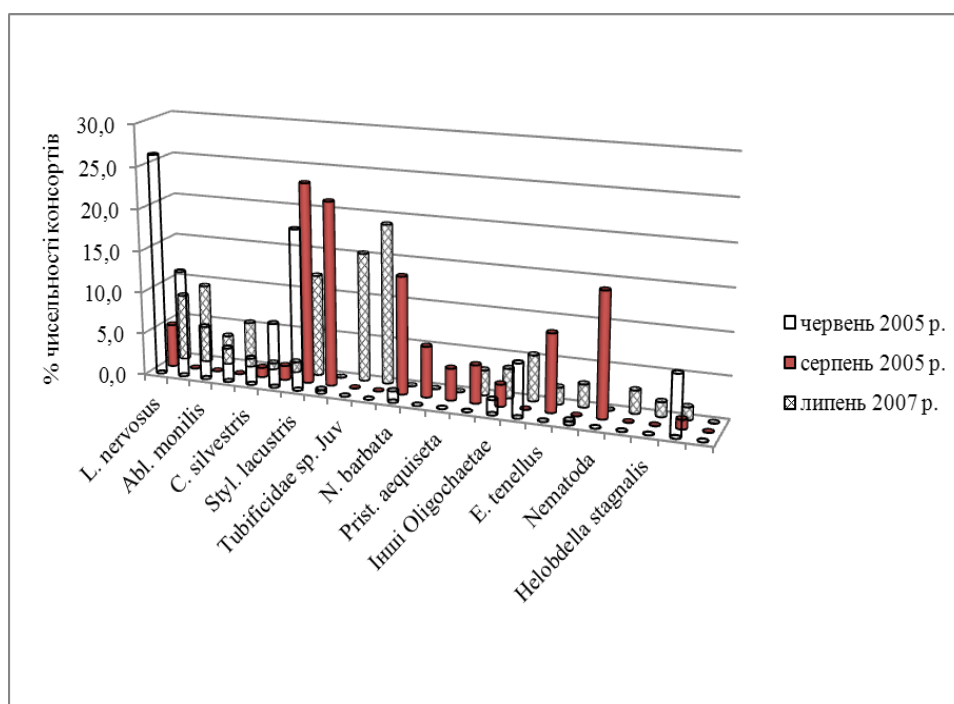
158. Macan T. T. A key to the nymphs of the British Ephemeroptera // Freshwater biological assoc. scient. publ. 1979. P. 20–80.
159. Makhutova O.N., Protasov A.A., Gladyshev M.I., Sylvaieva A.A., Sushchik N.N., Morozovskaya I.A., Kalachova G.S. Feeding spectra of bivalve mollusks *Unio* and *Dreissena* from Kanevskoe Reservoir, Ukraine: are they food competitors or not? // Zoolol. studies. 2013. Vol. 52, N 56. P. 1–10.
160. Markosova R. Development of the periphytic community on artificial substrates in fish ponds // Int. Rev. gesamt. Hydrobiol. 1979. Vol. 64, N 6. P. 811–825.
161. Newkirk G.F. Genetics of shell color in *Mytilus edulis* (L.) and the association of growth rate with shell color // J. Exp. Mar. boil. ecol. 1980. 47, №1. P. 89–94.
162. Odum E.P. 1971. Fundamentals of ecology. Third edition. Philadelphia: W. B. Saunders, 1971. 725 p.
163. Paine R.T. A note on trophic complexity and community stability // American Naturalist. 1969a. 103. P: 91–93.
164. Paine R.T. The *Pisaster-Tegula* interaction: prey patches, predator food preference, and intertidal community structure // Ecology. 1969b. 50. P. 950–961.
165. Pielou E. C. The interpretation of Ecological Data / E. C. Pielou. New York: Wiley, 1984. – 25 p.
166. Protasov A., Afanasiev S., Zdanowski B. Znaczenie Anodonta sp. w procesach samooczyszczania wód jezior Koniskich // XVI Zjazd Hydrobiologów Polskich, Wrocław, 5-8 września, 1994. S.119.
167. Protasov A. The phenotype diversity of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas) populations from Ukraine, Byelorussia and Poland // Seventh International Zebra Mussel and Aquatic Nuisance Conference (28–31 January, 1997, New Orleans). New Orleans, 1997. P. 139–145.
168. Protasov A. A., Sinitsina O. O., Kolomiets A.V. Use of the WaCo (Water Communities) package to process the hidrobiological samples and create the

- databases on zoology and algology (FoxPro) // Тр. Зоол. ин-та РАН. СПб., 1999. Т. 278. С. 132.
169. Protasov A., Sylaiava A., Morozovska I., Lopes-Lima M., Sousa R. A massive freshwater mussel bed (Bivalvia: Unionidae) in a small river in Ukraine // *Folia malacologica*. 2015. Vol.23. P. 273–277.
 170. Silayeva A.A., Protasov A.A., Morozovskaya I.A. Epibiotic Communities of *Dreissena polymorpha* Pall. on the Shells of Unionidae // *Hydrobiol. J.* 2011. Vol. 47, N 1. P. 15–28.
 171. Silayeva A.A., Protasov A.A., Morozovskaya I.A. Interrelation between Unionids and its epibionts in cooling pond of nuclear power plant // *Vestn. Zool.* 2012. T. 46, № 6. С. 533–538.
 172. Sylaiava A.A., Protasov A.A., Morozovskaya I.A. The dynamic of congregation of bivalves in the small river // *Vestn. Zool.* 2014. Vol. 48, Iss. 5. P. 476.
 173. Tonczyk G. Wodne pluskwiaki roznoskrzydla (Heteroptera aquatica and semiaquatica). Ciazen, 2003. 15 s.
 174. Wright J., Jones C. The concept of organisms as ecosystems engineers ten years on: progress, limitations, and challenges // *BioScience*. — 2006. — Vol. 56, N 3. — P. 203—209.
 175. Zebra mussels: biology, impacts, and control / edited by Thomas F. Nalepa and Don Schloesser. Lewis Publishers. 1993. P.112

ДОДАТКИ

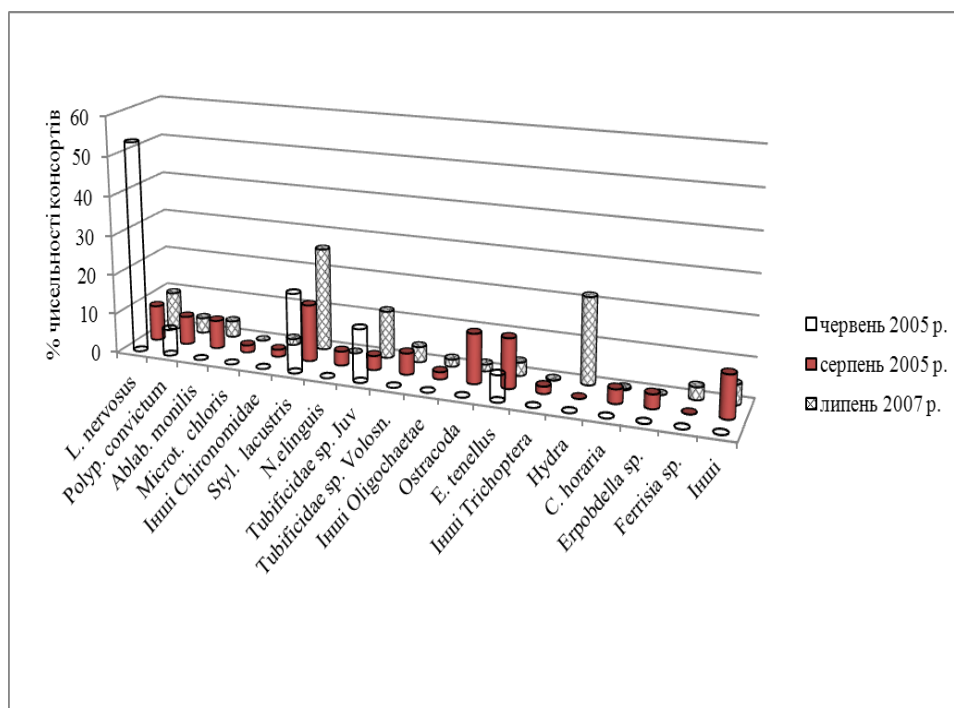
ДОДАТОК 1.

Розподілення чисельності консортів (% від загальної чисельності консортів) в угрупованнях з домінуванням дрейсени: А – *D. polymorpha* (гребля); Б – *D. polymorpha* (підвідний канал); В – *D. polymorpha* (кам'яна насипка південного району біля р. Г. Ріг).

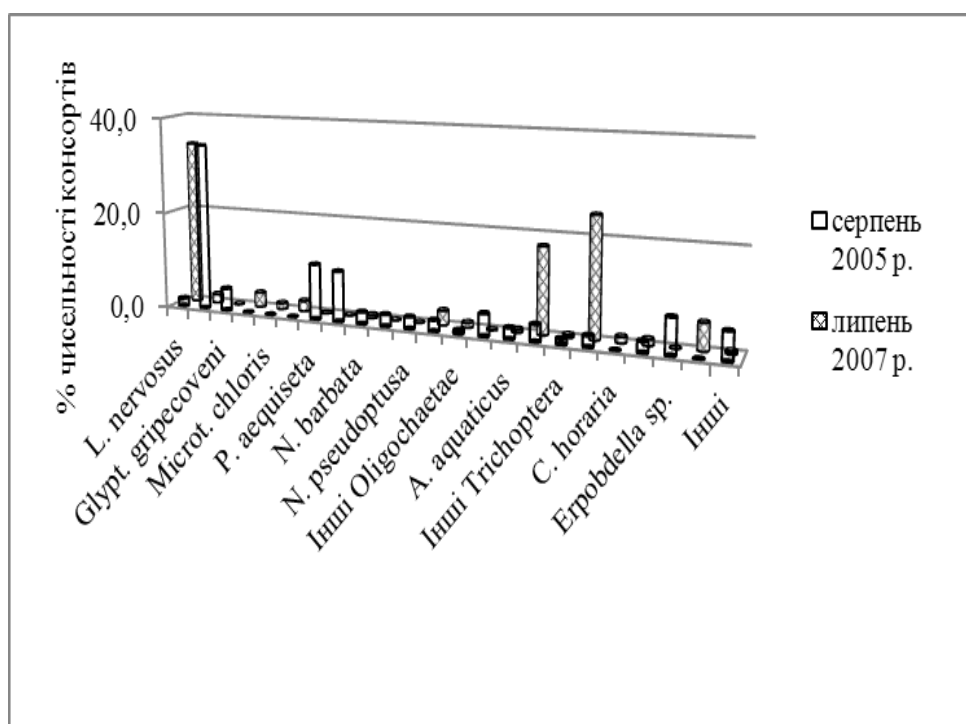


А

Продовження додатку 1



Б



В

ДОДАТОК 2.

Таксономічний склад безхребетних зооперифітону на експериментальних субстратах в I – IV серіях експозиції

№	Таксони	I	II	III	IV
Spongia					
1.	<i>Spongilla lacustris</i> L.	+	+	+	+
2.	<i>Eunapius carteri</i> (Bowerbank)	–	–	+	+
Hydrozoa					
3.	<i>Hydra</i> sp.	+	+	+	+
4.	<i>Craspedacusta sowerbii</i> Lankester	+	+	+	+
Nematoda					
5.	Nematoda sp.	+	+	+	+
Oligochaeta					
6.	<i>Chaetogaster limnaei</i> Baer	–	–	–	+
7.	<i>Chaetogaster</i> sp.	+	–	–	+
8.	<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	+	–	+	+
9.	<i>Nais</i> sp.	+	–	–	–
10.	Naididae sp.	–	–	–	+
11.	<i>Nais pseudobtusa</i> Piguet	+	+	–	–
12.	<i>Nais barbata</i> O.F.M.	+	–	–	+
13.	<i>Nais elinguis</i> O.F.M.	+	+	+	–
14.	<i>Nais pardalis</i> Piguet	+	–	–	–
15.	<i>Nais bretscheri</i> Michaelsen	+	–	–	–
16.	<i>Nais communis</i> Piguet	+	–	–	–
17.	Ostracoda gen. sp.	+	–	+	+
Ephemeroptera					
18.	<i>Caenis lactea</i> (Burmeister)	+	–	+	
19.	<i>Caenis horaria</i> (L.)	+	–	–	–
20.	<i>Ephemeroptera</i> sp.	–	–	–	+
Trichoptera					
21.	<i>Trichoptera</i> sp.	+	–	+	+
22.	<i>Orthotrichia tetensii</i> Kolbe	+	+	+	+
23.	<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)*	+	+	+	+
Chironomidae					
24.	<i>Procladius ferrugineus</i> Kieff.	+	–	–	–
25.	<i>Procladius choreus</i> Mg	+	–	–	–
26.	<i>Ablabesmyia</i> gr. <i>monilis</i> L.	+	–	–	–
27.	<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> (Fabr.)	+	–	+	+
28.	<i>Cricotopus</i> gr. <i>algarum</i> Kieff.	+	–	–	–
29.	<i>Eukiefferiella</i> sp.	+	–	–	–

Продовження додатку 2

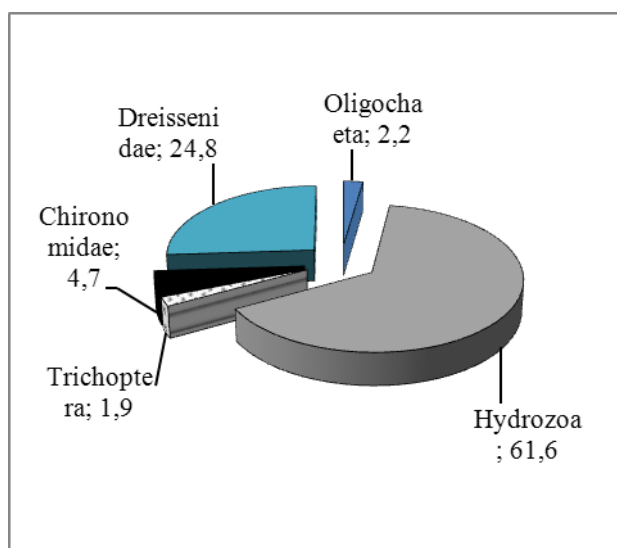
№	Таксони	I	II	III	IV
30.	<i>Tanytarsus gregarius</i> Kieff.	+	—	—	+
31.	<i>Cladotanytarsus mancus</i> Walker	+	—	+	—
32.	<i>Paratanytarsus lauterborni</i> Kieff.	+	+	+	+
33.	<i>Rheotanytarsus exiguus</i> Johannsen	+	—	+	—
34.	<i>Parachironomus pararostratus</i> Harnisch	+	—	+	+
35.	<i>Psectrocladius psilopterus</i> Kieff.	+	+	+	+
36.	<i>Glyptotendipes gripecoveni</i> Kieff.	+	—	—	—
37.	<i>Limnochironomus nervosus</i> Staeg.*	+	+	+	+
38.	<i>Limnochironomus tritonus</i> Kieff.	+	—	—	+
39.	Chironomidae sp. larvae	+	—	+	+
40.	<i>Polypedilum</i> gr. <i>convictum</i> (Walker)	+	—	+	—
Mollusca					
41.	<i>Ferrissia</i> sp.	+	—	—	—
42.	<i>Dreissena polymorpha</i> Pallas	+	+	+	+
Bryozoa					
43.	<i>Plumatella emarginata</i> Allman	—	—	+	—
44.	<i>Plumatella casmiana</i> Oka	—	—	+	—
45.	<i>Plumatella</i> sp.	—	—	—	+
	Всього	37	11	23	24

Примітка. * – відмічені НІТ, що мали 100% зустрічальність експозиції.

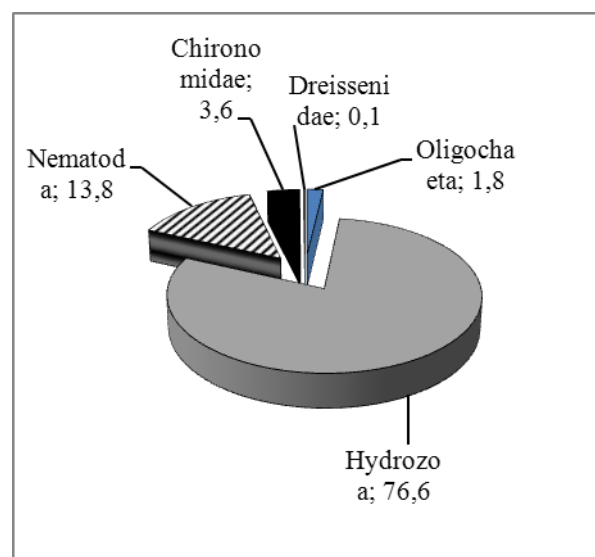
I – перша серія ЕС (21.03.2007 р. – 5.03.2008 р.), II – друга серія ЕС (5.03.2008 р. – 11.04.2008 р.), III – третя серія ЕС (11.04.2008 р. – 06.11.2008 р.), IV – четверта серія ЕС (5.03.2009 р. – 27.08.2009 р.).

ДОДАТОК 3

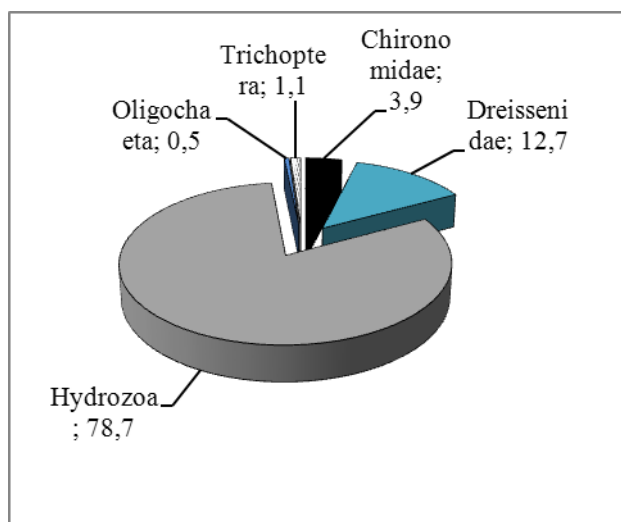
Розподіл чисельності за таксономічними групами в 1–4 серії: А – 1 серія (21.03.2007 р. – 5.03.2008 р.), Б – 2 серія (5.03.2008 р. – 11.04.2008 р.), В – 3 серія (11.04.2008 р. – 06.11.2008 р.), Г – 4 серія (5.03.2009 р. – 27.08.2009 р.) експериментальних субстратів ВО ХАЕС, 2007–2009 рр.



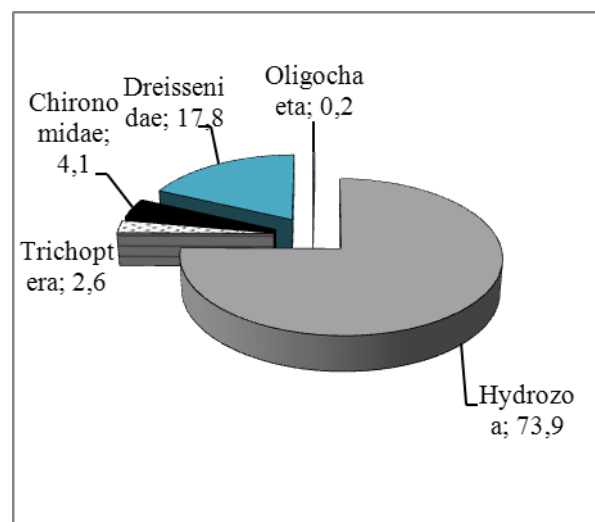
А



Б



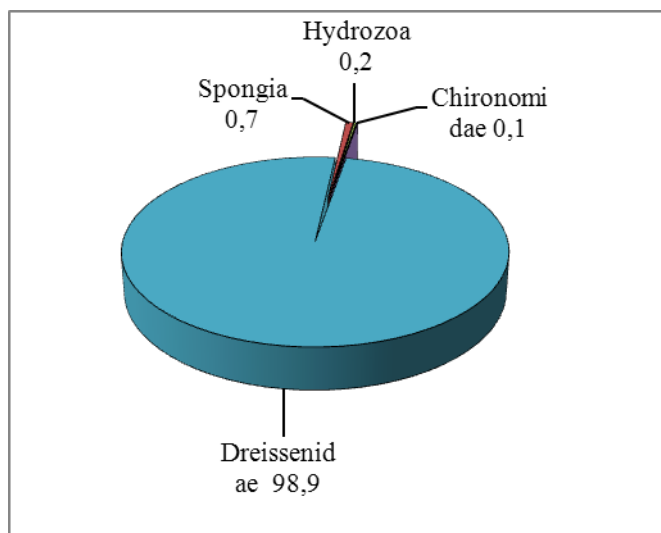
В



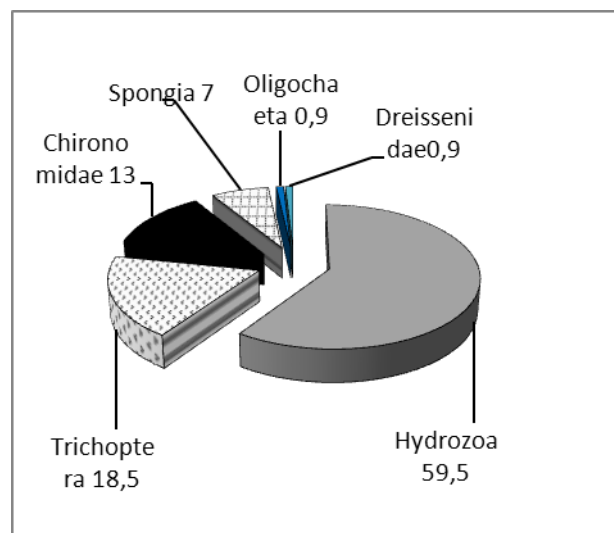
Г

ДОДАТОК 4

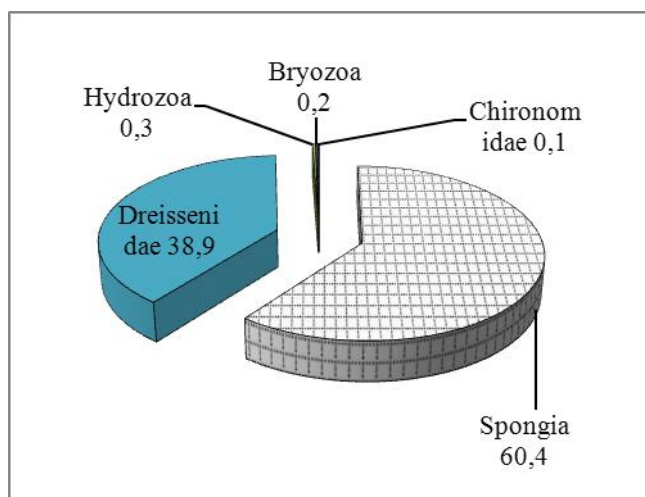
Розподіл біомаси за таксономічними групами в 1–4 серії (А – 1 серія, Б – 2 серія, В – 3 серія, Г – 4 серія) експериментальних субстратів ВО ХАЕС, 2007–2009 рр.



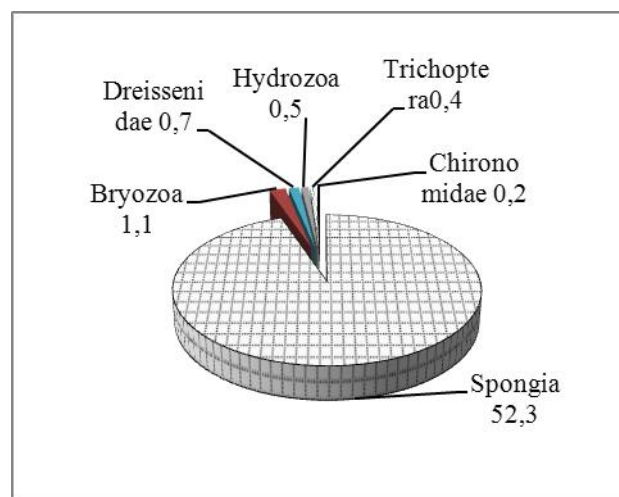
А



Б



В



Г