

УДК 591.524.11:591.553:556.155(282.247.32)

Ю.В. ПЛІГІН, к. б. н., ст. наук. співроб., ст. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна
e-mail: yurii.pligin.igb@gmail.com

В.М. ЯКУШИН, д. б. н., ст. наук. співроб., пров. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна

М.І. ЛІНЧУК, мол. наук. співроб.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна

Н.І. ЖЕЛЕЗНЯК, інж.,
Інститут гідробіології НАН України,
просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна

СТІЙКІСТЬ ЦЕНОЗІВ МАКРОЗООБЕНТОСУ ВОДОСХОВИЩ ДНІПРА ЯК РЕЗУЛЬТАТ РЕАЛІЗАЦІЇ ГОМЕОСТАТИЧНИХ МЕХАНІЗМІВ

На прикладі ценозів макрозообентосу ділянок водосховищ Дніпра з контрастними гідрохімічними та едафічними умовами розглянуто приклади функціонування гомеостатичних механізмів, які забезпечують стійкість ценозів на різних рівнях організації біосистем. На генетичному рівні відбувається природний добір безхребетних, здатних існувати у певних умовах водного середовища. На фізіологічному рівні виявлено формування трофічної структури ценозів різного ступеня складності у залежності від характеру їхнього «енергетичного субсидування». На популяційному рівні реалізується відтворювальний механізм підтримки кількісного розвитку певного виду після впливу порушуючого чинника середовища. На ценотичному рівні виявлено механізм відтворення видової структури ценозу, що сформувався у певних абіотичних умовах. На екосистемному рівні завдяки міграційному механізму відновлюється ценотична структура макрозообентосу у локалітетах, де угруповання були порушені внаслідок впливу несприятливих чинників середовища.

Ключові слова: макрозообентос, ценози, стійкість, дніпровські водосховища, забруднення, рівні організації біоти, енергетичне субсидування, механізми гомеостазу.

Сутність поняття водної екосистеми цілком відповідає екологічному визначенню біокосної системи як такої, що утворюється елементами біо-

Ц и т у в а н н я: Плігін Ю.В., Якушин В.М., Лінчук М.І., Железняк Н.І. Стійкість ценозів макрозообентосу водосховищ Дніпра як результат реалізації гомеостатичних механізмів. *Гідробіол. журн.* 2022. Т. 58. № 3. С. 19—32.

тичної природи на різних рівнях організації із включенням косних (фізичних, хімічних, технічних) елементів [22].

Одним із найактуальніших завдань, що виникають у процесі експлуатації і збереження водних екосистем, зокрема їхніх біологічних складових, є оптимізація та підвищення стійкості якісної структури і кількісного розвитку цих компонентів за впливу руйнівної дії різноманітних природних і антропогенних чинників [2, 3, 44, 46, 48]. Найбільш помітні наслідки таких впливів у водосховищах комплексного призначення. Вони створюються з певним переліком вимог щодо різних аспектів використання як до природних водних об'єктів — річок, *істотно змінених у природно-техногенні* екосистеми, яким немає аналогів у природі [6, 9].

Для водосховищ, особливо створених на крупних рівнинних річках, зазвичай планувався певний перелік *вимог*, які людина бажала б отримати у процесі їх експлуатації: вироблення електроенергії, регуляція повеней, забезпечення потреб водного транспорту, створення запасів води для стабільного водопостачання промисловості, побутових потреб, зрошення, використання акваторій водосховищ для промислового рибництва, рекреації тощо [10, 30, 47]. Проте в останні роки на тлі всебічної «екологізації» природокористування такі *вимоги* щодо віддачі екосистем для потреб людини трансформувалися у комплекс *екологічних послуг*, які *надає* екосистема (у конкретному випадку — водосховища) [50]. Тобто історично традиційна концепція природокористування «людина бере, вимагає» змінилася на більш природоошадливу — *природа надає, пропонує*. Але такий режим *послуг* може бути отриманий лише за умов стабільного функціонування гідроекосистем, у тому числі такої важливої складової, як біотичні компоненти.

Стабільний та передбачуваний розвиток компонентів водної біоти забезпечується їхнім *функціонуванням*, під яким розуміється процес змін якісних та кількісних характеристик цих компонентів у часі та просторі у результаті реакції на дію зовнішніх чинників та взаємодії між внутрішніми елементами. Стабільність і стійкість екосистеми чи її певної підсистеми, що виражається у спроможності протистояти змінам з боку навколишнього середовища і зберігати динамічну рівновагу, забезпечується механізмами *гомеостазу*, які також спричиняють відновлення стану, що існував до збурення чи зсуву системи [13, 18, 35].

У модифікованих природно-техногенних екосистемах (водосховищах) формуються і функціонують численні компоненти гідробіоти, зокрема угруповання макрозообентосу (МЗБ). МЗБ становить значну частку у біорізноманітті екосистем, бентосні безхребетні формують кормову базу багатьох видів риб, у тому числі промислових, виконують функцію активного біофільтра як компонента системи самоочищення водних мас від розчинених і завислих речовин, слугують біологічними індикаторами якості води тощо. Прогнозованість і стабільність реалізації цих функцій угрупованнями МЗБ за умов можливої порушуючої дії природних і антропогенних чинників залежить від стабільності їхніх якісних та кількіс-

них характеристик, що забезпечується певними *гомеостатичними механізмами*.

Мета цієї роботи — на основі дослідження змін якісного складу і кількісного розвитку ценозів МЗБ дніпровських водосховищ за природних умов та під впливом порушуючих чинників виявити гомеостатичні механізми, що формують і підтримують стійкість цих ценозів.

Концептуальною базою для пошуку і встановлення цих механізмів обрано трактування сутності явища гомеостазу біологічних компонентів екосистем, запропоноване І.І. Дедю [13]. За ним гомеостаз визначається як здатність організмів чи систем організмів підтримувати стійку (динамічну) рівновагу в умовах середовища, що змінюється. Гомеостаз системи підтримується, як правило, її внутрішніми механізмами, зокрема генетичним складом видових ценопопуляцій, метаболізмом, стійкими інтегративними зв'язками між її компонентами (трофічними, топічними, поведінковими та енергетичними взаємодіями тощо).

Матеріал і методика досліджень

У статті використано результати аналізу проб МЗБ, відібраних на акваторіях Київського та Канівського водосховищ Дніпра у липні — серпні 2015—2019 рр. Відбір та обробку проб МЗБ виконували стандартними методиками [19]. Для отримання значень споживання і витрат енергії на дихання безхребетними використано формули розрахунків інтенсивності дихання [1, 21, 34]. При ідентифікації гідробіонтів у деяких випадках використовували поняття «нижчий ідентифікований таксон» (НІТ). Також у статті використано ретроспективні дані щодо розвитку МЗБ на ділянках Канівського і Кременчуцького водосховищ [15, 25, 28]. Якість водного середовища визначали за методикою [20].

Результати досліджень та їх обговорення

Одним із найбільш поширених порушуючих впливів антропогенного характеру на ценотичні угруповання МЗБ є скид господарсько-побутових стоків різного ступеня очищення із певним залишковим вмістом забруднюючих речовин.

Ценози МЗБ, що формуються і функціонують у таких умовах, за складом докорінно відрізняються від ценозів на ділянках водосховищ, де такий вплив відсутній. Прикладом таких ценозів можуть бути угруповання бентосних організмів на «забрудненій» Бортницькій ділянці Канівського водосховища нижче м. Києва (50°18'58.94"N, 30°37'54.63"E) і на умовно «чистій» Ровжівській ділянці Київського водосховища (координати: 50°53'11.03"N та 30°34'35.42"E). До Бортницької ділянки надходять скидні води Бортницької станції аерації (БСА), де відбувається очищення господарсько-побутових стоків Києва і деяких навколишніх населених пунктів. Скидні води мають підвищену концентрацію розчинених і завислих органічних речовин, вуглекислоти, деяких біогенних елементів, понижений вміст розчиненого кисню (табл. 1). При відборі бентосних проб відбувається виділення газів із шару донних відкладів [27].

Тут сформувався ценоз *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. + *Chironomus plumosus* (L.) / пелофільний, який за багаторічними спостереженнями нарахував лише шість — сім видів і НІТ олігохет родини Tubificidae, личинок хірономід і мух р. *Eristalis*. Втім, чисельність бентонтів ценозу становила 8—15 тис. екз/м² (переважно за рахунок олігохет), біомаса 30—55 г/м². Індекс Шеннона у цьому ценозі коливався у межах 0,9—1,2 біт/екз., а індекс сапробності за методикою Пантле і Букка досягав 3,2—3,4, що, згідно з [20], характеризувало водну масу у цій зоні Канівського водосховища як «брудну» IV класу, 6-ї категорії якості.

Ценоз МЗБ на Ровжівській ділянці Київського водосховища із сприятливим гідрохімічним режимом дуже відрізняється від вищезгаданого за якісними та кількісними показниками [17]. Ценоз *Dreissena polymorpha* (Pall.) + *Dreissena bugensis* (Andr.) / пелопсамоконхіофільний у різні періоди досліджень налічував 25—30 видів і НІТ безхребетних, включаючи 8—10 представників оксифільних понто-каспійських організмів, зокрема гамарид і мізид [28]. Внаслідок значної агрегованості популяції дрейсен, його біомаса у різні роки досліджень коливалась у межах 2,5—4,6 кг/м², чисельність 6,8—11,5 тис. екз/м² [28, 33]. Індекс Шеннона становив 1,3—1,8 біт/екз, індекс сапробності — 1,6—2,0, тобто водна маса на цій ділянці водосховища характеризувалась як «досить чиста» II класу, 3-ї категорії якості. Про значну відмінність якісного складу ценозів МЗБ на цих ділянках свідчать дуже низькі показники видової подібності за Серенсенном, що становлять 0,10—0,15.

Як вже згадувалося, наведені ценози МЗБ існують вже багато років. Організми, що входять до їх складу, сповна пристосовані до успішного існування за відповідних екологічних умов. Така диференціація забезпечується спадковими ознаками цих безхребетних, що визначають межі норми реакції на мінливі умови середовища внаслідок реалізації механізму природного добору на генетичному рівні і за фізіологічними характеристиками [12]. Тобто в обох цих випадках спрацьовує гомеостатичний механізм на генетичному і фізіологічному рівнях, що забезпечує стабільне існування ценозів МЗБ на біотопах з контрастними якісними характеристиками.

Таблиця 1

Гідрохімічні показники на ділянках Київського і Канівського водосховищ
(липень 2019 р.)

Ділянки	O ₂		ПО	БО	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	PO ₄ ³⁻
	мг/дм ³	% насич.	мг O/дм ³		мг N/дм ³			мг P/дм ³
Ровжівська	9,0	102,0	13,12	23,28	0,13	не знайдено	0,06	0,11
Бортницька	6,5	75,0	20,42	35,20	1,66*	0,15*	3,66*	0,26

* За даними [8].

Помічено, що наявність антропогенного навантаження у вигляді органічного забруднення водойм зумовлює формування олігомікських за складом угруповань МЗБ із спрощеною трофічною структурою [11, 24, 37, 41]. Саме вищезгадане угруповання такого типу — *L. hoffmeisteri* Clar. + *Ch. plumosus* (L.) / пелофільний, що складається із організмів, пристосованих за фізіологічними характеристиками до існування у несприятливих екологічних умовах, сформувалося та існує вже багато років вздовж лівого берега Канівського водосховища нижче скиду вод БСА.

Значна відмінність параметрів середовища на досліджених ділянках Київського та Канівського водосховищ призводить до формування ценозів МЗБ, що істотно відрізняються за таксономічним складом і чисельністю популяцій гідробіонтів, що відмічено і на інших водних об'єктах [17]. Дослідження видового складу ценозів Ровжівської та Бортницької ділянок виявило, що організми, з яких вони сформовані, істотно розрізняються за типом живлення. На «чистій» Ровжівській ділянці домінують фільтратори-фітодетритофаги (дрейсени) і збирачі (гамариди, поліхети, личинки хірономід і волохокрильців), які споживають фіто-, зоопланктон у складі сестону, бентосні водорості, детрит. Тобто у цьому ценозі трофічна мережа є достатньо розгалуженою і значною мірою розподіляє первинну продукцію на вищі трофічні рівні, забезпечуючи го-меостатичну стабільність існування ценозу МЗБ на *трофічному рівні* завдяки реалізації механізму *трофічної диференціації* (табл. 2).

У трофічній структурі ценозу МЗБ на «забрудненій» Бортницькій ділянці повністю домінують олігохети-тубіфіциди (грунтоїди) із незначною часткою хірономід (збирачів-фільтраторів). За такої трофічної структури відсутнє споживання продукції фітопланктону, яка транзитом надходить до нижчерозташованих частин водосховища, і лише незнач-

Таблиця 2

Структура витрат енергії в угрупованнях МЗБ на досліджених ділянках Київського і Канівського водосховищ¹

Групи первинних продуцентів і споживачів	Ділянки	
	Ровжівська	Бортницька
Продукція фітопланктону, кДж/м ² ·доба	53,69	22,94
Витрати на дихання фільтраторами-фітодетритофагами (дрейсени, сферіїди), кДж/м ² ·доба	18,43 (34,33 %)	0
Продукція фітобентосу, кДж/м ² ·доба	74,43	38,28
Витрати на дихання пасовищними збирачами-фітодетритофагами (черевоні моллюски, амфіподи, поліхети, хірономіди), кДж/м ² ·доба	7,17 (9,63 %)	0,46 (1,20 %)
Грунтоїди-детритофаги (тубіфіциди)	—	—

¹ Автори висловлюють подяку д. б. н. В.І. Щербаку та к. б. н. Е.Ш. Козійчук за надані матеріали з первинної продукції фітопланктону і мікрофітобентосу.

ною мірою споживається первинна продукція, синтезована фітомікробентосом (див. табл. 2).

Із цих прикладів можна зробити висновок, що завдяки *еколого-фізіологічному механізму гомеостазу* у ценозах МЗБ сформувалися різні за структурою трофічні мережі, які цілком відповідають контрастним едафічним та гідрохімічним умовам локалітетів [41], що також можна трактувати як *функціональний гомеостаз* [23].

Відомо, що абіотичні умови середовища (гідрохімічний та гідрологічний режим) виступають як лімітуючі, так і регулюючі чинники розвитку і функціонування компонентів гідробіоценозів, що сприяє формуванню *стійкого гомеостазу* [23, с. 151]. Водна маса, що рухається, виконує більшу частину «роботи» щодо вимивання відходів, переносу поживи, біогенних речовин. За таких умов прикріплені та малорухомі організми не потребують значних енергетичних витрат на екскрецію і вловлення поживи [23, с. 464].

Наведені спостереження можуть свідчити, що відмінності структурно-функціональних показників ценозів МЗБ «чистої» і «забрудненої» ділянок значною мірою спричинені якістю *біокосного тіла* — водної маси, що надходить до ділянок. У цьому аспекті важливим чинником може слугувати *алогенне енергетичне субсидування* угруповань МЗБ у вигляді складу цих водних мас як певна *компенсація* негативного впливу середовища [37, 42, 43]. Якщо до зони Ровжівської ділянки Київського водосховища з піщаними донними ґрунтами надходять води з високим рівнем розчиненого кисню (близько 100 % насичення) і помірним вмістом легкоокиснюваних речовин, зокрема завислих, то на Бортницькій ділянці насичення не перевищує 75 %, а вміст легкоокиснюваних речовин зазвичай дуже високий (див. табл. 1).

Таким чином, подібна *енергетична субсидія* у вигляді високої концентрації кисню та помірної кількості поживних речовин, рівень якої визначається за вмістом деяких компонентів [20], виступає у ролі механізму гомеостазу екосистемного рівня [42] та зумовлює розвиток на Ровжівській ділянці Київського водосховища багатого за видовим складом та кількісним розвитком ценозу МЗБ. На Бортницькій ділянці *енергетична субсидія* має форму надходження в екосистему значної кількості розчиненої та завислої органічної речовини як харчового ресурсу (див. табл. 1), що створює умови для існування угруповань бентосних безхребетних із високою толерантністю до значного органічного забруднення води та донних відкладів, забезпечуючи гомеостаз саме такого спрощеного за якісним складом і трофічною структурою угруповання. Стабільність якісного складу та кількісного розвитку ценозів МЗБ у багаторічному аспекті свідчить, що вони перебувають у *гомеостазі*.

Багаторічна стабільність такого *субсидування* з *різним рівнем енергетичного навантаження* розглядається як механізм забезпечення гомеостазу також на прикладі озерних екосистем [41]. Такий підхід до визначення стану стабільності як результату реалізації гомеостатичних ме-

ханізмів доказово використано при дослідженні фітоепіфітону дніпровських водосховищ [32].

Важливим гомеостатичним механізмом збереження популяцій організмів МЗБ є *відтворювальна функція*, реалізація якої яскраво проявилася на популяціях оксифільних гамарид і дрейсен після потужної задухи на Київському водосховищі взимку 2009—2010 рр. Після масової загибелі гамарид і частково дрейсен у нижній та середній частинах водосховища, після покращення кисневого режиму чисельність їх популяцій почала відновлюватись завдяки поширенню планктонних личинок дрейсен, а згодом і розмноження основного субдомінанта дрейсенових ценозів — гамарид, що відбувалося і у наступні роки (табл. 3).

Аналіз архівних матеріалів щодо якісної структури та кількісних характеристик ценозу *Dreissena bugensis* + *Dreissena polymorpha* / пелопсамоконхіофільний, що існує у субліторалі Оболонської затоки Канівського водосховища, виявив значну динаміку цих показників у сезонному аспекті та тлі істотних коливань таких абіотичних характеристик, як вміст розчиненого кисню і температура води у придонному шарі. Першими субдомінантами у цьому ценозі були гамариди *Chaetogammarus ischnus* (Stebb.) і *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.) При одночасному зниженні вмісту розчиненого кисню і підвищенні температури води у літні місяці чисельність популяції гамарид зменшується до повного зникнення (табл. 4). Лише восени після зниження температури води і підвищення вмісту кисню їх чисельність різко зростає за рахунок дорослих особин, що мігрують із зон зі сприятливими умовами існування, і їхнього подальшого розмноження.

У популяціях дрейсен після весняного періоду розмноження на початку літа за таких умов припинилося осідання велігерів і відбулося незначне зниження чисельності за рахунок відмирання особин старших

Таблиця 3

Відновлення структури популяцій понто-каспійських видів ценозу *Dreissena bugensis* + *Dreissena polymorpha* / пелопсамоконхіофільний Київського водосховища після гострої гіпоксії взимку 2009—2010 рр.

Склад ценозу	Кількісні зміни складу ценозу по роках, екз/м ²				
	1992, 1994, 2007—2009	2010	2011	2012	2013
<i>Hypania invalida</i> Grube	729	49	50	57	492
<i>Dreissena bugensis</i> (Andr.)	7874	227	178	214	1908
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	519	191	528	1021	967
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichw.)	314	0	14	57	100
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebb.)	471	0	21	28	808
<i>Corophium curvispinum</i> G.O. Sars	229	49	285	243	283

вікових груп. При настанні більш сприятливих умов наприкінці літа та восени їхня чисельність дещо підвищилась. Як відомо, елімінація особин із популяції, зокрема дорослих, призводить до посиленого відновлення її кількісного складу за рахунок активізації процесу розмноження [41]. Як видно з табл. 4, відновлення чисельності популяцій організмів як відгук на покращення умов середовища має певний часовий крок, що найбільш помітно у популяціях дрейсен і пов'язано із особливостями їх розмноження.

З перебігу наведеного процесу зміни структури ценозу *Dreissena bugensis* + *Dreissena polymorpha* / пелопсамоконхіофільний можна зробити висновок, що відбулася істотна деградація його структури і подальше відновлення після зникнення негативного впливу середовища завдяки реалізації гомеостатичних механізмів: на фізіологічному рівні — *відтворювального* та на популяційно-етологічному рівні — *міграційного*.

В умовах Київського водосховища механізми підтримки гомеостазу у популяціях гамарид виявлено у вигляді *термотаксису*, коли при перегріві води у літоралі частина гамарид мігрувала у більш глибокі зони з пониженою температурою води, а інша частина знаходила прихисток у затінку між коріннями прибережних дерев і після зниження температури води вони знов поширились по літоралі [28, 31].

Таблиця 4

Динаміка чисельності гамарид і дрейсен за умов тимчасового дефіциту кисню в Оболонській затоці Канівського водосховища (1999 р.)

Дата	O ₂ , мг/дм ³	Чисельність, екз/м ²		t °C
		гамарид	дрейсен	
14.04	9,70	1250	1100	11,0
13.05	8,44	3200	2250	12,4
20.05	8,00	550	3440	15,5
04.06	7,17	850	5600	18,6
17.06	5,19	55	5800	23,6
01.07	5,63	40	5200	24,6
14.07	4,55	0	4050	25,4
28.07	6,26	0	3900	25,6
12.08	6,27	180	3950	22,6
26.08	5,96	240	4880	21,0
09.09	6,40	1100	4910	20,2
22.09	7,04	2950	5200	16,8
06.10	8,52	2850	5800	17,0
25.10	11,71	3050	6100	8,7

Певна стійкість популяцій гамарид із залученням гомеостатичних механізмів на *фізіолого-біохімічному* рівні виявилася в умовах експерименту, коли для стабільного енергозабезпечення їхньої життєдіяльності за умов штучного дефіциту кисню були задіяні запаси глікогену та білків [16]. Аналогічний гомеостатичний механізм підтримки життєдіяльності на *фізіолого-біохімічному* рівні реалізується і в організмі дрейсен за умов існування у гіпоксичному середовищі [7].

Надзвичайно ефективно на екосистемному рівні функціонує *міграційний* механізм підтримки існування ценозу *Pontogammarus maeoticus* (Sow.) + *Lipiniella arenicola* Shilova / псамофільний у літоралі Кременчуцького водосховища. У літні місяці у вузькій прибережній смузі чисельність *P. maeoticus* досягає 100—150 тис. екз/м², біомаса — 150—200 г/м² [25, 26]. Кременчуцьке водосховище є основним регулятором водного балансу в Дніпровському каскаді [30]. Відповідно до регламенту, в осінньо-зимовий період впродовж шести — семи місяців рівень води поступово знижується на 3—4 м із осушенням піщаної літоралі, у деяких місцях завширшки 3—5 км і більше з утворенням численних залишкових водойм у заглибленнях рельєфу. За таких умов піщані відклади висихають, промерзають, вкриваються снігом. Частина гамарид гине, а інша — мігрує на більші глибини і у залишкові водойми. У квітні — травні завдяки водопіллю рівень води підіймається до нормального підпірного рівня (НПР) і гамариди мігрують у звичні біотопи з глибинами близько 20—30 см. Вже у травні ми знаходили у зоні заплеску копулюючих особин *P. maeoticus*. Субдомінанти цього ценозу — *L. arenicola*, *Cladotanytarsus gr. tancus* V. d. Wulp та *Stictochironomus crassiforseps* (Kieff.) частково можуть зберігатися у стані анабіозу у складі пагону [25], а також відновлювати свою чисельність за рахунок відкладки яєць імаго цих видів, що у личинковій стадії мешкали у неосушеній зоні водосховища.

Міграційний механізм також відіграє значну роль у збереженні популяцій двостулкових молюсків родини Unionidae, які зазвичай несуть на поверхні стулок поселення численних епібіонтів: дрейсен, гамарид, корофід, поліхет, личинок хірономід та інших безхребетних і водоростей, формуючи *консорції*, які можна розглядати як багатовидові симбіотичні угруповання [40, 33] із топічними та трофічними взаємодіями за типом коменсалізму. У літоралі середньої і нижньої частин Кременчуцького водосховища чисельність цих молюсків знаходиться в межах 0,07—0,40 екз/м² [15], проте в зимово-весняний період за умов зниження рівня води на 2—3 м нижче НПР у відшнурованій водоймі на піщаній літоралі водосховища ми знаходили консорції уніонід із чисельністю 2,2 екз/м². Після підйому рівня води навесні ці «мобільні» симбіоценози знову розселяються по літоралі водосховища.

Чи можна стверджувати, що подібні ценози та популяції знаходяться у стані гомеостазу? Ми вважаємо, що таке твердження достатньо об'єктивне. Згідно з [48], стабільною може вважатися біосистема, в якій наявні *стабільні лімітовані цикли змін*, які у наведеному випадку являть собою зумовлені динамікою рівневого режиму водосховища *сезонні циклічні*

зміни бентосних ценозів, що забезпечуються міграційним механізмом підтримки.

Міграційну функцію як гомеостатичний механізм підтримки структури популяції гамарид також було відмічено у природних умовах на гірських річках, коли спостерігалась активна міграція цих рачків у звичні локалітети після їхнього зливого руйнування [4].

Цікавим проявом *етологічного механізму* підтримання гомеостазу популяції організмів МЗБ у природних біотопах є ефект «зворотних висхідних міграцій імаго водних комах» [5], що також спостерігається на гірських річках. Внаслідок дрейфу по руслу річки яйця, личинки та німфи комах можуть зноситися стрімкою течією у нижню частину русла. Після вильоту комахи мігрують у зворотному напрямку, щоб опинитися у тих самих локалітетах, де вони починали свій життєвий цикл на стадії гідробіонта, і саме там вони відкладають яйця. Багаторічна реалізація цього процесу становить складову гомеостазу в угрупованнях гетеротопних комах на *екосистемному рівні*.

Абіотичним елементом *екосистемного механізму*, що забезпечує довгостроковий гомеостаз ценозів МЗБ на *ценотичному рівні*, в якому приймає участь *біокосне тіло* — *водна маса*, становить зменшення щорічного рівня мулонакопичення внаслідок скорочення масштабів абразійних процесів на узбережжі водосховищ і транзиту завислих речовин по Дніпровському каскаду [8, 14, 39], оскільки саме едафічний чинник є одним із найголовніших, що визначає специфіку та різноманітні характеристики угруповань бентосних організмів.

Висновки

Розглянуті приклади існування ценозів МЗБ у контрастних абіотичних умовах водосховищ Дніпровського каскаду свідчать, що багаторічна стійкість цих угруповань становить собою зовнішній прояв реалізації гомеостазу, гармонізований з умовами середовища, який забезпечується функціонуванням певних механізмів. Ці механізми реалізуються у широкому діапазоні організації — від *генетичного рівня* до *екосистемного*.

На *генетичному рівні* реалізується механізм природного якісного добору видів МЗБ із різних таксономічних груп, толерантних за фізіологічними характеристиками до існування у певних гідрохімічних і едафічних умовах.

На *фізіолого-біохімічному рівні* гомеостатичний механізм підтримки стабільного існування популяцій деяких безхребетних у ценозах МЗБ проявляється, коли додаткова енергія для життєдіяльності цих популяцій надходить за рахунок використання накопичених у тканинах глікогену та білків при зниженні концентрації розчиненого у воді кисню. Цей механізм компенсації гіпоксії притаманний представникам таких масових груп безхребетних у дніпровських водосховищах, як гамариди і мюлюски.

На *фізіологічному рівні* гомеостатичний механізм забезпечення стабільності проявляється у формуванні трофічної структури ценозів МЗБ

залежно від якості «енергетичного субсидування», яке спостерігається у певних зонах водосховищ. За сприятливої «кисневої субсидії» і оптимальній «харчовій (детритній) субсидії» формується високопродуктивний ценоз МЗБ з високими показниками видового багатства, біомаси і розгалуженою трофічною мережею консументів. При різкому дефіциті «кисневої субсидії» і надлишковій «харчовій» — детритній формується олігоміксний пелофільний ценоз із спрощеною трофічною структурою при повному домінуванні детритної ланки консументів.

На *популяційному* рівні спрацьовує механізм відтворювального потенціалу популяцій певних видів у структурі ценозів МЗБ для відновлення їхньої чисельності, яка могла різко знизитися внаслідок негативного впливу чинників зовнішнього середовища, наприклад тимчасової гіпоксії або забруднення.

На *ценотичному* рівні проявляється механізм відновлення у структурі ценозів МЗБ популяцій видів, що зазнали елімінації внаслідок негативного впливу, за рахунок осідання з товщі води, у тому числі зі складу дрифту, як дорослих організмів, так і личинок та яєць.

На *екосистемному* рівні реалізується етологічний механізм підтримки якісної структури ценозів МЗБ та чисельності їхніх популяцій, коли через вплив негативного чинника середовища (дефіцит O_2 , підвищення температури, забруднення, гідрологічні порушення) рухливі гідробіонти можуть мігрувати у зони водойм з оптимальними екологічними умовами, а згодом, після завершення його дії, повертатись у покинуті оселища і відновлювати структуру тимчасово порушених ценозів.

Підсумовуючи огляд різноманітних проявів реалізації механізмів підтримки стабільності ценозів МЗБ, зокрема в умовах водосховищ, можна констатувати, що їх гомеостаз слід визначати як інтегральну дію механізмів функціонування на різних рівнях організації — від генетичного до екосистемного.

Список використаної літератури

1. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Ленинград : Гидрометиздат, 1989. 152 с.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб : Наука, 2000. 147 с.
3. Алимов А.Ф. Стабильность и устойчивость водных экосистем. *Гидробиол. журн.* 2017. Т. 53, № 1. С. 3—15.
4. Афанасьев С.О. Структура біотичних угруповань та оцінка екологічного статусу річок басейну Тиси. Київ : Інтертехнодрук, 2006. 101 с.
5. Афанасьев С.О. Структура біоти річкових систем як показник їх екологічного стану: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. Київ, 2011. 36 с.
6. Афанасьев С.О. Проблеми і розвиток досліджень екологічного стану гідроекосистем України в аспекті імплементації директив ЄС в галузі довкілля. *Гидробиол. журн.* 2018. Т. 54, № 6. С. 3—17.
7. Биргер Т.И., Маляревская А.Я., Арсан О.М. и др. Физиологические аспекты адаптации моллюсков к абиотическим и биотическим факторам среды, обусловленным синезелеными водорослями. *Моллюски, их систематика и роль в природе : авторефераты докладов.* Сб. 5. Л. : Наука, 1975. С. 91—94.

8. Вишневський В.І. Гідролого-гідрохімічний режим дніпровських водосховищ. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 57, № 2. С. 103—120.
9. Вопросы комплексного использования водохранилищ: Тез. докл. Всесоюз. совещания. Киев, 21—25 сент. 1971 Киев : Наук думка, 1971. 107 с.
10. Водна Рамкова Директива ЄС 2000/60/ЄС. Основні терміни на їх визначення. Київ, 2006. 240 с.
11. Голеусов П.В. Самоорганизация антропогенно нарушенных геосистем. *Совр. проблемы науки и образования.* 2015. № 2, ч. 2. С. 1—13.
12. Гомеостаз / под ред. акад. АМН СССР проф. А.В. Горизонтова. М. : Медицина. 1981. 576 с.
13. Дедю И.И. Экологический энциклопедический словарь. Кишинев : Глав. ред. МСЕ, 1989. 406 с.
14. Законнов В.В., Тимченко В.М., Законнова А.В. Илонакопление в крупных равнинных водохранилищах. *Гидробиол. журн.* 2018. Т. 54, № 5. С. 102—112.
15. Иванцив В.В. Особенности распространения моллюсков семейства Unionidae в Кременчугском водохранилище. *Вестн. зоологии.* 1975. № 6. С. 82—84.
16. Крот Ю.Г., Подругіна А.Б., Красюк Ю.М. та ін. Фізіологічний стан гамарид *Echinogammarus ischnus* при зниженні концентрації розчиненого у воді кисню. *Гідробіол. журн.* 2021. Т. 57, № 1. С. 59—69.
17. Макфедьен Е. Экология животных. Москва : Мир, 1965. 375 с.
18. Малиновський А.К. Механізми адаптації та гомеостаз популяцій. *Наук. вісник Нац. лісотехн. ун-ту України (НЛТУ).* 2013. Вип. 23. С. 8—15.
19. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В.Д. Романенка. К. : Логос, 2008. 408 с.
20. Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями. К. : Символ-Т, 1998. 28 с.
21. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 320 с.
22. Нефедов В.П., Ясайтис А.А., Новосельцев В.Н. и др. Гомеостаз на различных уровнях организации биосистем. Новосибирск : Наука, 1991. 232 с.
23. Одум Ю. Основы экологии. Москва : Мир, 1975. 740 с.
24. Павлюк В.А., Русанов В.В. Фильтраторы в донных биоценозах уральских рек и изменение их состава в результате загрязнения воды. *Вод. х-во России: проблемы, технологии, управление.* 2008. № 6. С. 29—38.
25. Плигін Ю.В. Макрозообентос мелководий Кременчугского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1979. 23 с.
26. Плигін Ю.В. Макрозообентос. *Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ.* К.: Наук. думка, 1989. С. 95—117.
27. Плигін Ю.В. Формирование и современное состояние макрозообентоса Каневского водохранилища. *Гидробиол. журн.* 2005. Т. 41, № 5. С. 24—44.
28. Плигін Ю.В. Многолетние изменения состава и количественного развития макрозообентоса Киевского водохранилища. *Там же.* 2008. Т. 44, № 5. С. 17—35.
29. Подругіна А.Б. Толерантність та потенційні можливості Gammaridae до дії абіотичних та біотичних чинників при культивуванні в регульованих системах : автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2019. 23 с.
30. Правила експлуатації водосховищ Дніпровського каскаду. К. : Генеза, 2003. 176 с.
31. Романенко В.Д., Крот Ю.Г., Леконцева Т.І, Подругіна А.Б. Особливості адаптації Gammaridae літоральної зони водосховищ до підвищення температури води. *Гідробіол. журн.* 2020. Т. 56, № 1. С. 3—12.
32. Семенюк Н.Е. Гомеостаз фитоэпифитона днепровских водохранилищ. *Там же.* 2017. Т. 53, № 6. С. 16—30.
33. Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А. Донные группировки беспозвоночных литорали Киевского водохранилища. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. Спец. вип. Гідроекологія.* 2005. № 3. С. 397—399.

34. Суцєня Л.М. Количественные закономерности метаболизма и трансформации вещества и энергии ракообразными : автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 1969. 42 с.
35. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М. : Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
36. Харченко Т.А. Основа самоочищения водных экосистем и их устойчивости к антропогенным воздействиям (на примере подсистемы макрзообентоса Килийской дельты Дуная). *Гидробиол. журн.* 2002. Т. 38, № 6. С. 40—46.
37. Харченко Т.А., Карпезо Ю.И. Энергетическое субсидирование и биопродуктивность водных экосистем. *Там же.* 1995. Т. 31, № 5. С. 28—32.
38. Холодько О.П. Донные отложения Киевского водохранилища: формирование, состояние и свойства. *Там же.* 2014. Т. 50, № 6. С. 76—94.
39. Юришинець В.І. Симбіоценози гідробіонтів як компоненти прісноводних екосистем. К. : Наук. думка, 2013. 120 с.
40. Яковлев В.А. Трофическая структура зообентоса — показатель состояния водных экосистем и качества воды. *Вод. ресурсы.* 2000. Т. 27, № 2. С. 237—244.
41. Dobiesz N.E., Hecky R.E., Johnson N.B. et al. Metrics of ecosystem status for large aquatic systems — A global comparison. *J. Great Lakes Res.* 2010. Vol. 36. P. 123—138.
42. Morgan E.S.K., Brown J.H. Homeostasis and compensation: the role of species and resources in ecosystem stability. *Ecology.* 2001. Vol. 82, N 8. P. 2118—2132.
43. Nicholson A.J. Compensatory reactions of populations to stress and their evolutionary significance. *Austr. J. Zool.* 1954. N 2. P. 1—8.
44. Noirfalise A. Reflexion sur les equilibres naturels. *Bull. Reserv. natur. et ornethol. Belg.* 1974. Vol. 21. P. 9—13.
45. Orians G.H. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. 1st. Int. Congr. Ecol. Hague. 1974.* Wageningen, 1974. P. 64—65.
46. Pimm S.L. Complexity and stability: another look at MacArthur's original hypothesis. *Oikos.* 1979. Vol. 33, N 3. P. 351—357.
47. Romanenko V.D. The Dnieper Reservoirs, their Significance and Problems. *Hydrobiol. J.* 2018. Vol. 54, N 3. P. 3—9.
48. Santos S.L., Bloom S.A. Stability in an annually defaunated estuarine soft-bottom community. *Oecologia.* 1980. Vol. 46, N 3. P. 290—294.
49. Smedes G.W., Hurd L.E. An empirical test of community stability: resistance of fouling to a biological patch forming disturbance. *Ecology.* 1981. Vol. 62, N 6. P. 1561—1672.
50. Uzunov Y.I., Protasov A.A. Concept of ecosystem services in application to water technoecosystem. *Hydrobiol. J.* 2019. Vol. 55, N 1. P. 3—17.

Надійшла 07.09.2021

Yu.V. Pligin, PhD (Biol.), Senior Researcher, Senior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine
e-mail: yurii.pligin.igb@gmail.com

V.M. Yakushyn, Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Leading Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
12 Geroyiv Stalingrada Ave, Kyiv, 04210, Ukraine

M.I. Linchuk, Junior Researcher,
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine

N.I. Zheleznyak, Researcher
Institute of Hydrobiology of the NAS of Ukraine,
Geroyiv Stalingrada prosp., 12, Kyiv, 04210, Ukraine

HOMEOSTATIC MECHANISMS OF RESISTANCE OF CENOSES OF MACROZOOBENTHOS IN THE CONDITIONS OF THE DNIPRO RESERVOIRS

The macrozoobenthos cenoses in the Dnieper reservoirs' section with contrast hydrochemical and edaphic conditions were used as an example of homeostatic mechanisms functioning, which provide the cenoses' stability at different levels of the biological systems' organization. At the genetic level, the natural selection of the species, able to occur under the certain environmental conditions. At the physiological level, the mechanisms consist in the cenoses' forming of different complexity degree depending on character of their "energy subsidings". At the population level, the reproductive mechanism is realized to maintain the certain species numbers after the impact of any damaging factor. At the cenotic level, the mechanisms are realized by the cenosis species' structure rehabilitation, which was formed under the certain abiotic conditions. At the ecosystem level, the cenotic macrozoobenthos structure is restored owing to the migrative mechanisms.

Keywords: macrozoobenthos, cenoses, stability, Dnieper reservoirs, pollution, levels of biota organization, energy subsidies, homeostasis mechanisms.