

**МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК**



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



ТРУДЫ ИБВВ РАН

ВЫПУСК 86(89)

2019
Выходит 4 раза в год

АПРЕЛЬ – ИЮНЬ

п. Борок
2019

**THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION
THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES**



PAPANIN INSTITUTE FOR BIOLOGY OF INLAND WATERS RAS



TRANSACTIONS OF IBIW RAS

ISSUE 86(89)

2019

APRIL – JUNE

The Journal is published quarterly

Borok

2019

Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – Борок : Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. – 2019. – Вып. 86(89). – 102 с.

А. В. Романенко, Е. Г. Сахарова, С. М. Жданова, Р. З. Сабитова, М. В. Цветкова, Е. Г. Пряничникова, М. И. Малин, Ю. В. Герасимов, И. П. Воронцова, Э. С. Борисенко, Е. А. Флерова, М. И. Андреева, Н. Г. Родионова, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, А. С. Ключников, А. А. Паюта, А. А. Богданова

В очередном выпуске журнала представлены статьи, посвященные изучению водных экосистем Национального парка «Плещеево озеро». Проведен анализ пространственного и сезонного распределения гетеротрофного бактериопланктона оз. Плещеево. Исследован современный видовой состав, сезонная динамика и пространственное распределение фито- и зоопланктона. Описано видовое богатство и разнообразие макрозообентоса на различных биотопах водоема. На примере рыбных скоплений оз. Плещеево предложен и испытан способ наблюдения динамики вертикального распределения рыб с использованием любительского эхолота, установленного на стационарную платформу. Проведен анализ ихтиофауны малых рек Соть, Вопша и Касть, находящихся на территории Государственного природного заказника «Ярославский», входящего в состав Национального парка.

Издание рассчитано на гидробиологов, экологов и ихтиологов, а также студентов биологических и экологических факультетов высших учебных заведений.

Рецензенты:

*Ю. А. Северов, к.б.н. (Татарский филиал ФГБНУ «ВНИИ-РО»)
С. И. Сиделев, к.б.н. (Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова)
А. Н. Дзюбан, д.б.н. (ИБВВ РАН)*

*А. В. Мельникова, к.б.н. (Татарский филиал ФГБНУ «ВНИИРО»)
Г. В. Шурганова, д.б.н. (Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского)*

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:

*С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
И.Л. Голованова, д.б.н. ИБВВ РАН, Борок, Россия
Ю.В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам*

*В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НППЦ НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь*

Ответственный редактор: **М. И. Малин**

Ответственный секретарь: **А. А. Сажнева**

Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН.

Исследования проведены при финансовой поддержке государства в лице Минобрнауки России.

*Адрес редакции: 152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
Институт биологии внутренних вод РАН
тел./факс (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.yaroslavl.ru*

Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. – Borok : Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS. – 2019. – Issue 86(89). – 102 p.

A. V. Romanenko, E. G. Sakharova, S. M. Zhdanova, R. Z. Sabitova, M. V. Tsvetkova, E. G. Pryanichnikova, M. I. Malin, Y. V. Gerasimov, I. P. Vorontsova, E. S. Borisenko, E. A. Flerova, M. I. Andreeva, N. G. Rodionova, Y. I. Solomatin, M. I. Bazarov, A. S. Klyuchnikov, A. A. Payuta, A. A. Bogdanova

This issue of the journal presents research papers aimed at studying aquatic ecosystems of the National Park “Lake Pleshcheevo”. These papers analyze spatial and seasonal distribution of heterotrophic bacterioplankton; modern species composition, seasonal dynamics and spatial distribution of phyto- and zooplankton in Lake Pleshcheevo as well as describe species richness and diversity of macrozoobenthos in various biotopes of the lake. By the example of fish aggregations in Lake Pleshcheevo, a technique to observe the dynamics of fish vertical distribution using a non-professional, fixed platform mounted, echo sounder is proposed and tested. Ichthyofauna of small rivers Sot, Vopsha and Kast in the territory of State Nature Reserve “Yaroslavsky”, which is a part of the National Park, is also analyzed.

The issue is intended for hydrobiologists, ecologists and ichthyologists as well as for university students at departments of biology and ecology.

Reviewers:

*Y. A. Severov, Ph.D. (Tatar branch of the FSBSI “VNIRO”)
S. I. Sidelev, Ph.D. (P.G. Demidov Yaroslavl State University)
A. N. Dzyuban, Doctor of Biology (IBIW RAS)*

*A. V. Melnikova, Ph.D. (Tatar branch of the FSBSI “VNIRO”)
G. V. Shurganova, Doctor of Biology (Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod)*

Editorial board of IBIW RAS Transactions:

*S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzyuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia
I. L. Golovanova, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia*

*Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. A. Protasov, Dr. of biol., prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar*

Editor-in-chief of the volume **M. I. Malin**

Coordinating Editor **A. A. Sazhneva**

Published by the decision of IBIW RAS Academic council.

The research was carried out with the financial support of the state in the person of the Ministry of education and science of the Russian Federation.

*Editorial address: 152742. Borok, Yaroslavl region, Nekouz district,
Institute for Biology of Inland Waters, RAS
tel./fax (48547) 2-48-09; e-mail: trud@ibiw.ru*

СОДЕРЖАНИЕ

<i>А. В. Романенко</i> СОВРЕМЕННОЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ БАКТЕРИО- ПЛАНКТОНА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО	7
<i>Е. Г. Сахарова</i> ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО В 2014–2016 гг.	23
<i>С. М. Жданова, Р. З. Сабитова, М. В. Цветкова</i> СОСТАВ И СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО	34
<i>Е. Г. Пряничникова</i> ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МАКРОБЕНТОСА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО	57
<i>М. И. Малин, Ю. В. Герасимов, И. П. Воронцова, Э. С. Борисенко, Е. А. Флёрова, М. И. Андреева, Н. Г. Родионова, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров</i> МЕТОД НЕПРЕРЫВНОЙ ГИДРОАКУСТИЧЕСКОЙ СЪЕМКИ СО СТАЦИОНАРНОЙ ПЛАТФОРМЫ ДЛЯ НАБЛЮДЕНИЯ ДИНАМИКИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО	72
<i>Е. А. Флёрова, М. И. Малин, А. С. Ключников, А. А. Паюта, А. А. Богданова, М. И. Андреева</i> ВИДОВОЙ СОСТАВ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ МАЛЫХ РЕК ГО- СУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА «ЯРОСЛАВСКИЙ»	80
ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ	90
<i>Владимир Константинович Голованов</i>	91
<i>Александр Петрович Мыльников</i>	93

CONTENTS

A. V. Romanenko

THE CURRENT STRUCTURAL AND FUNCTIONAL STATE OF BACTERIOPLANKTON IN LAKE PLESHCHEYEVO 7

E. G. Sakharova

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE PLESCHEEVO IN 2014–2016 23

S. M. Zhdanova, R. Z. Sabitova, M. V. Tsvetkova

COMPOSITION AND STRUCTURE OF THE ZOOPLANKTON COMMUNITY IN LAKE PLESHCHEYEVO 34

E. G. Pryanichnikova

TAXONOMIC COMPOSITION OF MACROBENTHOS LAKE PLESCHEEVO 57

M. I. Malin, Y. V. Gerasimov, I. P. Vorontsova, E. S. Borisenko, E. A. Flerova, M. I. Andreeva, N. G. Rodionova, Y. I. Solomatin, M. I. Bazarov

THE EXPERIENCE OF CONTINUOUS HYDROACOUSTIC SURVEY FROM STATIONARY PLATFORM FOR FISH SPATIAL DISTRIBUTION DYNAMICS OBSERVATION IN LAKE PLESHCHEYEVO 72

E. A. Flerova, M. I. Malin, A. S. Klyuchnikov, A. A. Payuta, A. A. Bogdanova, M. I. Andreeva

SPECIES COMPOSITION AND BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SMALL RIVER FISHES OF THE STATE NATURAL ORDER “YAROSLAVSKY” 80

THE MEMORY OF OUR COLLEAGUES 90

Vladimir Konstantinovich Golovanov 91

Alexander Petrovich Mylnikov 93

СОВРЕМЕННОЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ СОСТОЯНИЕ БАКТЕРИО-ПЛАНКТОНА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

А. В. Романенко

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., пос. Борок, e-mail: roma@ibiw.yaroslavl.ru

Исследовано пространственное и сезонное распределение гетеротрофного бактериопланктона оз. Плещеево. За прошедшие 30 лет уровень развития микроорганизмов вырос в 3 раза. Максимальные величины регистрировались на литоральных станциях. Здесь же создавалась основная часть бактериальной продукции. Уровень трофии повысился, но экосистема озера справляется с возросшей нагрузкой.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, сезонная динамика, удельная скорость размножения и выедания, продукция, озеро.

DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10008

ВВЕДЕНИЕ

Проблема качества воды в современном мире не теряет своей актуальности в связи с продолжающимся возрастанием антропогенного пресса на водные экосистемы и нарастающим дефицитом чистой пресной воды. Вследствие этого сохранение и рациональное использование водоёмов, в частности озёр – одна из главных задач в области охраны окружающей среды. В Ярославской области расположено 83 озера, два из которых являются самыми крупными – Плещеево и Неро. При почти одинаковой площади водного зеркала объём воды в озере Плещеево в 7.2 раза больше, чем в озере Неро [Доклад о сост. и об охране окруж. среды Ярослав. обл. в 2014 г., 2015 (Doklad o sost. i ob ohrane okruzh. sredy Yaroslavs. obl. v 2014 g., 2015)]. Плещеево озеро входит в состав национального парка, образованного в 1988 году, и представляет собой уникальный по лимнологическим характеристикам водоём, обладающий высоким рекреационным потенциалом.

Дальнейшее решение многих проблем рационального природопользования и охраны природы невозможно без изучения такого важнейшего объекта, как водная экосистема, и понимания законов её функционирования [Алимов, 2001 (Alimov, 2001)]. Изучение роли каждого компонента в структуре и процессах круговорота элементов и потоках энергии внутри биологического сообщества необходимо для оценки данной экосистемы в целом с точки зрения её эффективности.

Значительную роль в жизни водоёмов играют гетеротрофные микроорганизмы – одна из самых многочисленных и разнообразных групп гидробионтов. Они обеспечивают трансформацию органического вещества и энергии внутри биологического сообщества, отвечают за рециклинг биогенных элементов в водной среде, тем самым играя ведущую роль

в процессах самоочищения водных объектов [Микроорганизмы в экосис. озёр и вод-щ, 1985 (Mikroorganizmy v ekosis. ozyor i vod-sch, 1985); Романенко, 1985 (Romanenko, 1985); Stone, Weisburd, 1992]. Бактериопланктон – важный пищевой ресурс для простейших и многоклеточного зоопланктона, он имеет большое значение в структурной организации и функциях морских и пресноводных экосистем [Сорокин, 1974 (Sorokin, 1974)]. Усваивая растворимые органические соединения, недоступные другим гидробионтам, бактерии продуцируют биомассу, которая составляет значительную часть суммарной биомассы озерного планктона и формирует основу микробных пищевых сетей [Azam et al., 1990]. Бактерии, обладая высокой скоростью реагирования на изменение условий среды, служат индикаторами качества вод и состояния экосистемы [Олейник, 1997 (Oleynik, 1997)].

Впервые микробиологические исследования озера Плещеево были начаты в 80-х годах прошлого века и продолжены в 1984–1985 гг. сотрудниками Института биологии внутренних вод. Результаты этих работ опубликованы в монографии «Экосистема озера Плещеево» 1989 г. Последние исследования микрофлоры водной толщи были проведены 20 лет назад в 1996 г. [неопублик. данные].

Цель настоящей работы – изучение структурно-функциональной организации гетеротрофного бактериопланктона озера Плещеево в современный период с последующей классификацией трофического статуса водоёма в сравнении с предыдущими исследованиями. В задачи входит: а) определение уровня количественного развития и пространственного распределения бактериопланктона; б) анализ сезонной динамики бактериального сообщества; в) оценка размерно-морфологической структуры бактерий;

г) получение функциональных характеристик бактериопланктона (удельная скорость размножения и выедания, продукция);

д) установление трофического статуса озера в настоящее время.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Озеро Плещеево – типичный димиктический водоём с весенней и осенней гомотермией, хорошо выраженным летним расслоением водной толщи и обратной зимней стратификацией. Наибольшая глубина 24 м, площадь зеркала – 51.5 км², длина – 9.55 км, наибольшая ширина – 6.7 км. Озеро овальной формы с глубоководной центральной частью. Его ложе характеризуется хорошо развитой литоральной зоной, составляющей ~21% площади акватории. Озеро имеет ледниковое происхождение, но есть основания полагать, что его котловина формировалась и в результате процессов карстообразования. Основной приток озера – река Трубеж, в нижнем течении которой стоит г. Переславль-Залесский, оказывающий влияние на качество её воды. Другие притоки озера представляют собой мелкие речки и ручьи. Вытекает из озера одна река – Вёкса.

Исследования проводились в вегетационный сезон 2016 г. на наиболее характерных участках водоёма – профундальном, сублиторальном и литоральном, и на двух речных станциях – в устье р. Трубеж и в истоке р. Вёкса (рис. 1). В 2017 г. пробы отбирали на одной глубоководной станции 37А, на той же, что и в 2016 г., все оставшиеся – в литоральной зоне, в местах впадения в озеро мелких речек и ручьёв. Эти станции не совпадали с отобранными в 2016 году, но некоторые из них находились в непосредственной близости от предыдущих (рис. 1). В профундальной части озера материал отбирался послойно на ст. 37А (эпилимнион, металимнион и гипolimнион) и интегрально через метр от поверхности до дна (ст. 49), в сублиторальной также интегрально (ст. 82) батометром Рутнера, в литоральной зоне (ст. 45, 46, 54, 77), в устье р. Трубеж (ст. 75) и истоке р. Вёкса (ст. 74) – простым зачёрпыванием воды. Интегральные пробы воды фиксировали 40%-ным раствором формальдегида до конечной концентрации 2% и хранили не более месяца в темноте при температуре 40°C. Численность и размерно-

морфологические группы (одионочные размером <2.5 мкм и ≥2.5 мкм, агрегированные и нитевидные) гетеротрофных бактерий и нанофлагелляты учитывали методом прямого микроскопирования на чёрных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.17 мкм и 0.5 мкм с использованием красителя DAPI [Porter, Feig, 1980] и примулина [Caron, 1983], соответственно. Препараты просматривали при увеличении 1000 раз под эпифлуоресцентными микроскопами Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений и ЛЮМАМ РПО-11, где организмы измеряли линейным окулярным микрометром. На каждом фильтре просчитывали не менее 400 бактерий. Их объёмы вычисляли по формулам шара, цилиндра и эллипсоида. Сырую биомассу микроорганизмов вычисляли путём умножения их численности на средний объём клетки. Концентрацию углерода в сырой биомассе бактерий (С, фг С/кл.) рассчитывали по аллометрическому уравнению: $C=120V^{0.72}$, где V – объём бактериальной клетки, мкм³ (Norland, 1993). Удельные скорости размножения и выедания, время генерации и продукцию бактериопланктона определяли методом «разбавления»: по изменению численности бактерий в изолированных пробах воды, экспонировавшихся в течение 17–24 ч при температуре и освещении, близким к естественным. Для устранения влияния бактериофагов пробы воды десятикратно разбавляли водой, предварительно профильтрованной через мембранные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм [Landry, Hassett, 1982]. Продукцию бактерий рассчитывали как произведение удельной скорости размножения и биомассы. В 2017 г. была определена численность сапрофитных бактерий чашечным методом разливов на среде РПА. Статистическую обработку полученных результатов осуществляли с использованием программы Excel. При установлении корреляционных зависимостей между параметрами использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

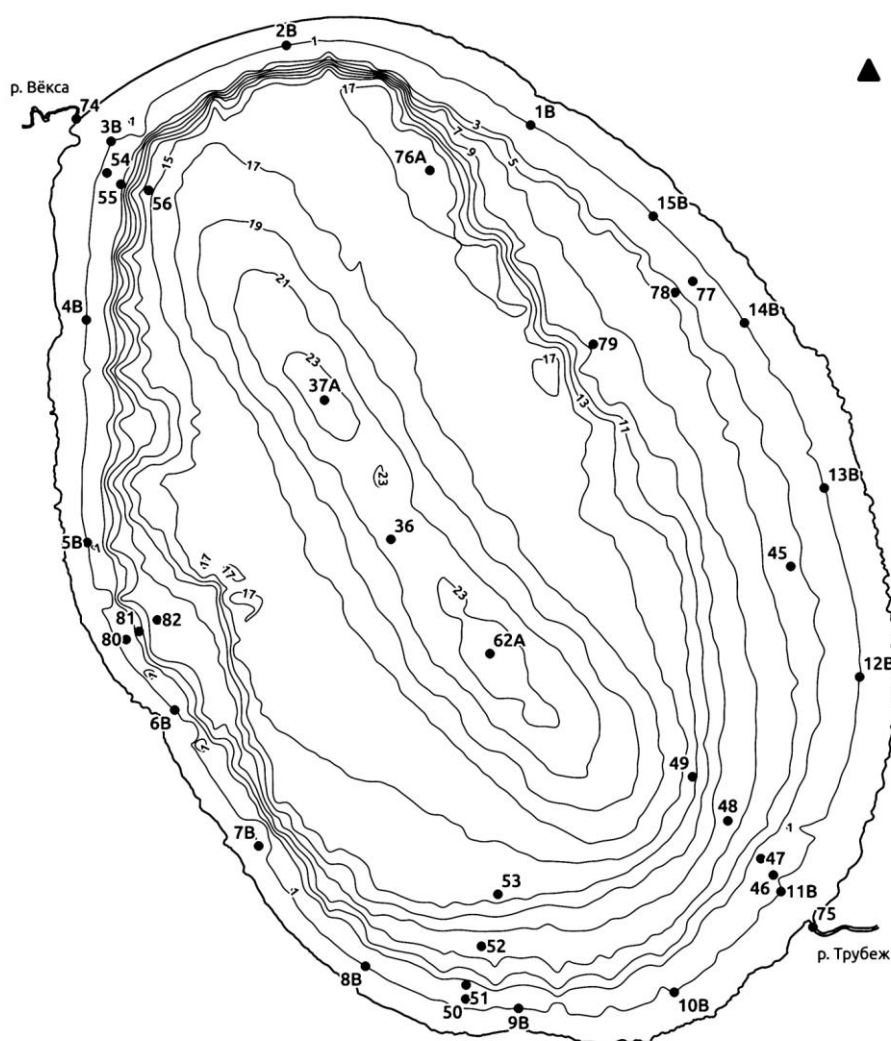


Рис. 1. Карта-схема отбора проб на оз. Плещеево в 2016 г. и в 2017 г.

Fig. 1. Scheme of the sampling on Lake Pleshcheyevo in 2016 and 2017.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для оценки структурной и функциональной роли бактериопланктона в водных экосистемах определяющее значение имеют сведения об общей численности и биомассе микроорганизмов. Несмотря на появление различных косвенных – биохимических – методик определения биомассы микробов, самую достоверную информацию об обилии бактерий дают прямые микроскопические наблюдения.

В 2016 г. общая численность гетеротрофных бактерий в озере колебалась от 1.5 до 12.7 млн. клеток в мл, а общая биомасса – от 135 до 1250 мг/м³. Такой огромный интервал варьирования этих показателей связан с отбором проб в разные сезоны (весна, лето, осень) и на разных участках (глубоководные, сублиторальные и литоральные). По средним за сезон величинам обилия микроорганизмов выделялись речные станции 75 и 74 (устье р. Трубеж, исток р. Вёксы) и сублиторальная

ст. 82 (вглубь озера от дер. Соломидино) (табл. 1). Разница с наименьшими величинами на других станциях составляла 1.3–1.5 раза. Но, следует отметить, что среднесезонная численность оставалась достаточно стабильной и высокой на всех участках озера. Минимальные значения численности соответствовали уровню мезотрофных водоёмов, а максимальные – уровню гипертрофных [Оксиюк и др., 1993 (Oksiyuk et al., 1993)]. Похожая картина наблюдалась и с биомассой бактерий, только разница между наименьшими (ст. 82) и наибольшими величинами (ст. 75) составляла почти 3 раза. Заметно выделился ряд станций, расположенных вглубь от впадения р. Трубеж (ст. 75, 46, 49). В устье фиксировались максимальные значения, по мере удаления к центру водоёма они снижались; но в этом ряду по сравнению со всеми другими станциями, биомасса оставалась самой высокой.

Таблица 1. Среднесезонные величины общей численности (N, 10^3 кл./мл) и биомассы (B, $\text{мг}/\text{м}^3$) гетеротрофных бактерий в оз. Пleshчево в 2016 г.

Table 1. Average seasonal values of the total heterotrophic bacterioplankton abundance (N, 10^3 cells ml^{-1}) and biomass (B, mg m^{-3}) in Lake Pleshcheyevo during 2016

Станция Station	N	B
37A (0 м)	<u>3718.9–5820.6*</u> 5070.5±1173**	<u>292–624.7</u> 440.6±169
37A (12 м)	<u>3070–6638.5</u> 4977.4±1797	<u>290.3–699.6</u> 445.2±222
37A (24 м)	<u>3939.6–5146.1</u> 4633.4±623	<u>309.1–688.3</u> 473.5±194
82	<u>3047.1–12670</u> 6282.5±5558	<u>226–353.6</u> 310.5±73
45	<u>3095.9–8522.6</u> 5475.5±2774	<u>233.5–973.3</u> 545.4±383
49	<u>1588.2–7818.7</u> 5242.4±3252	<u>135.8–887.2</u> 564.3±387
46	<u>2595.7–7274.9</u> 5542.9±2565	<u>272.6–1041</u> 693.6±389
75	<u>5299.2–9195.7</u> 7247.4±2755	<u>570.4–1251.4</u> 910.9±481.5
74	<u>2430.6–10430.5</u> 6430.5±5657	<u>317.8–557.7</u> 437.7±170
54	<u>3058.7–5750.6</u> 4580.9±1380	<u>283.1–520.4</u> 397.2±119
77	<u>2430.6–6437.7</u> 4659.7±2041	<u>255.3–592.1</u> 394.8±176

Примечание. “*” – минимальные и максимальные значения; “**” – среднее значение и стандартное отклонение.

Note. “*” – top range (min.–max.); “**” – bottom average value and standard deviation.

В 2017 г. общая численность гетеротрофных бактерий в литоральной зоне озера и на ст.37 колебалась от 2.9 до 16.6 млн. клеток в мл, в 1.5–2 раза превышающих значения 2016 года, а общая биомасса – от 220 до 1400 $\text{мг}/\text{м}^3$ (от 53.2 до 304.4 $\text{мг C}/\text{м}^3$) (табл. 2). Наибольшие плотности микробов наблюдались на станциях в районах впадения рек Симанец (5), Еглевка (8), ручья Рябцовка (14), устья Трубеж (11) и водозаборе (13), наи-

меньшие – на глубоководной станции. Следует отметить, что среднесезонная численность на всех литоральных станциях колебалась незначительно и достигала достаточно высоких величин – от 5 до 8×10^3 бактерий в мл. Что касается среднесезонной биомассы, то колебания этого параметра были более значительны в связи с большим разнообразием морфологических групп, входящих в состав бактериопланктона.

Таблица 2. Среднесезонные величины общей численности (N, 10^3 кл./мл) и биомассы (B1, $\text{мг}/\text{м}^3$ и B2, $\text{мг C}/\text{м}^3$) гетеротрофных бактерий в оз. Пleshчево в 2017 г.

Table 2. Average seasonal values of the total heterotrophic bacterioplankton abundance (N, 10^3 cells ml^{-1}) and biomass (B1, mg m^{-3} и B2, mg C m^{-3}) in Lake Pleshcheyevo during 2017

Станция Station	N	B1	B2
1	<u>4643.5–7719.9*</u> 6489.4±1628**	<u>414.6–540.6</u> 465.9±66	<u>93.2–130</u> 111±18
2	<u>4772.8–8860.7</u> 7377.3±2263	<u>408.6–576.8</u> 516.2±93	<u>92.6–142</u> 122.8±26
3	<u>6110.8–7797.4</u> 7222.5±963	<u>363.6–619.2</u> 504.8±130	<u>87–143</u> 120±29
4	<u>6075.7–11135.1</u> 8370.5±2562	<u>451.2–511</u> 490±34	<u>107–141.2</u> 124.4±17
5	<u>7695.4–16662.4</u> 10803.4±5077	<u>502–641.6</u> 578±71	<u>120.7–177.3</u> 147±28
6	<u>5029.9–6526.5</u> 5953.6±808	<u>261.4–605.5</u> 393.1±186	<u>70.4–135</u> 96.8±34

7	<u>5945.7–8770.8</u> 7521.1±1440	<u>348.6–532.6</u> 458.8±97	<u>84.5–130</u> 113±25
8	<u>4159.2–13624.5</u> 8326.5±4833	<u>292.4–683.7</u> 494.6±196	<u>83–179.3</u> 128.7±48
9	<u>2900.3–7551.7</u> 5997.4±2682	<u>228.8–519</u> 393±149	<u>53.2–125</u> 96.4±38
10	<u>5499.4–9060.3</u> 6738.4±2012	<u>321.4–491.4</u> 405.2±85	<u>83.6–123.6</u> 101.3±20
11	<u>6605.2–12648.8</u> 8710±3413	<u>423.2–1444.7</u> 845.8±533	<u>98–304.4</u> 182.21±108
12	<u>5868.9–12990.2</u> 8882.2±3685	<u>263.7–821.8</u> 516.2±283	<u>71.5–192.8</u> 127.4±61
13	<u>5137.3–11198.4</u> 8167.8±4286	<u>391.7–556.8</u> 474.2±117	<u>81.5–143.2</u> 112.3±44
14	<u>6075.7–10060.2</u> 7532.3±2198	<u>300.5–561.6</u> 410.2±135	<u>81–141.4</u> 106.1±31
15	<u>5406.5–8209.6</u> 6827.3±1402	<u>372.2–453.6</u> 418.7±42	<u>91.2–113</u> 104±11
37	<u>4128.8–6896.3</u> 5602±1392	<u>324.5–552.2</u> 473.7±129	<u>74.2–128</u> 106.5±28

Примечание. “*” – минимальные и максимальные значения; “**” – среднее значение и стандартное отклонение.

Note. “*” – top range (min.–max.); “**” – bottom average value and standard deviation.

В 2016 г. в сезонной динамике микроорганизмов наблюдались два основных пика развития – весенний (в 4 случаях из 9) и летний (в 5 случаях) (рис. 2). Так, в конце апреля максимальные величины этих показателей зарегистрированы на ст. 49 (глубоководная часть), в районе водосбора (ст. 45), в литоральной зоне (ст. 46, 77), а также по биомассе в устье р. Трубез (рис. 3). В конце июля похожая картина наблюдалась в истоке р. Вёкса, в литоральной зоне (ст. 54), в сублиторальной (ст. 82) и по численности на самой глубоководной ст. 37А. Весенний всплеск бактерий обусловлен поступлением в водоём биогенных веществ аллохтонного происхождения и смывом терригенной микрофлоры; летний пик численности связан с периодом максимального развития фитопланктона или периодами прекращения цветения и обусловлены поступлением автохтонного органического вещества в процессе внеклеточной первичной продукции или после отмирания клеток фитопланктона [Логинава, Лопух, 2011 (Loginova, Lopuh, 2011)]. Наблюдаемая сезонная динамика 2016 г. совпадала по весеннему пику развития с таковой в сезон 1983–1984 гг., когда максимум общего количества приходился на начало мая. В 1996 г. в мае в районе устья р. Трубез при относительно невысокой численности биомасса клеток достигала наибольших величин, так и в 2016 г. на этой же станции наблюдалась максимальная биомасса за весь сезон среди всех станций озера (1251 мг/м³). В июле, так же, как и в 1996 г., максимальные значения были приурочены к истоку р. Вёкса и субли-

торальной станции, что указывает на высокую активность биологических процессов самоочищения. В начале ноября 2016 г. относительно высокие значения плотности (3576 тыс. кл./мл) и биомассы (335 мг/м³) были обнаружены на глубоководной станции 37А. С помощью корреляционного анализа на литоральных станциях между плотностью гетеротрофных бактерий и температурой воды летом и осенью были выявлены положительные тесные связи ($r = 0.76–0.79$ при $p < 0.05$), с биомассой – осенние отрицательные ($r = -0.64$ при $p < 0.05$); на глубоководных станциях – количество и биомасса бактерий положительно коррелировали с температурой весной ($r = 0.97$ и 0.82 при $p < 0.05$, соответственно) и осенью ($r = 0.94$ и 0.79 при $p < 0.05$, соответственно). Для всего вегетационного сезона 2016 г. наблюдалась умеренная отрицательная связь с содержанием кислорода ($r = -0.45$ при $p < 0.05$).

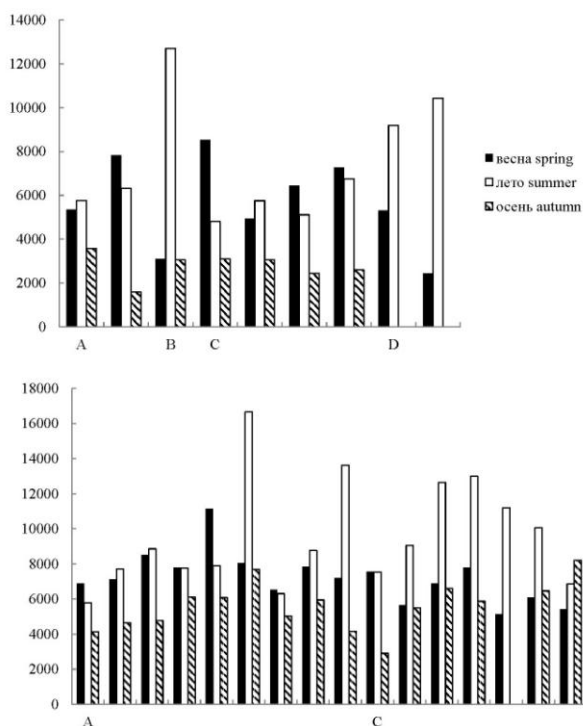


Рис. 2. Сезонная динамика общей численности (103 кл./мл) гетеротрофных бактерий в 2016 г. (верхний рис.) и в 2017 г. (нижний рис.) на разных станциях оз. Плесшеево (А – profundal; В – sublittoral, С – littoral, D – river).

Fig. 2. Seasonal dynamics of the total number (103 cells ml⁻¹) of heterotrophic bacteria in 2016 (top) and in 2017 (bottom) at the different stations of Lake Pleshcheyevo (A – profundal; B – sublittoral, C – littoral, D – river).

В 2017 г. наиболее интенсивный рост бактерий пришёлся на август, но в некоторых случаях весной эти величины превышали летнюю вспышку, или по абсолютным значениям были достаточно близки к таковым (рис. 2). В оба года осенний период характеризовался самыми низкими величинами численности и биомассы.

Таким образом, общая картина сезонного распределения величин общей численности бактерий в разных водоемах по разным причинам может иметь свои характерные особенности. Так, в дистрофном оз. Святое (Косино-Ухтомский район г. Москвы) максимальные значения общей численности бактерий фиксировались в августе с промежуточным пиком в апреле, а в эвтрофном оз. Белое – в апреле с последующим некоторым повышением в августе [Ильинский и др., 2013 (P'inskii et al., 2013)]. В сезонной динамике Ротковецких озёр Архангельской области максимальные показатели в оз. Святое были отмечены летом, в оз. Узловское, Назаровское и Белое – осенью [Широкова, 2007 (Shirokova, 2007)]. А в эвтрофном оз. Дривяты, средняя глубина которого составляет 6 м, максимум величин ОЧБ

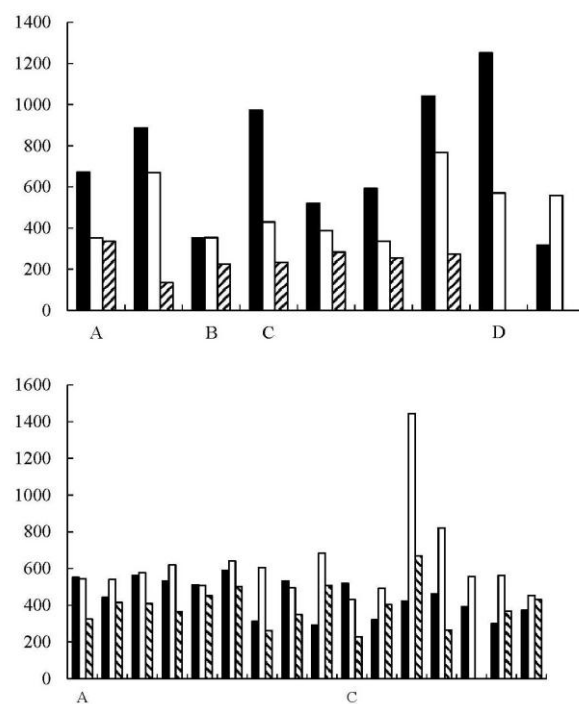


Рис. 3. Сезонная динамика общей биомассы (мг/м³) гетеротрофных бактерий в 2016 г. (верхний рис.) и в 2017 г. (нижний рис.) на разных станциях оз. Плесшеево (А – profundal; В – sublittoral, С – littoral, D – river).

Fig. 3. Seasonal dynamics of the total biomass (mg m⁻³) of heterotrophic bacteria in 2016 (top) and in 2017 (bottom) at the different stations of lake Pleshcheyevo (A – profundal; B – sublittoral, C – littoral, D – river).

был отмечен в летний период. В олиготрофном оз. Байкал в августе численность бактерий первично увеличивалась лишь в поверхностном слое, при максимальном развитии цианобактерий, и вторично – в конце сентября, когда шло отмирание последних [Горленко и др., 1977 (Gorlenko et al., 1977)].

Вертикальное распределение бактериопланктона в озёрах определяется характером перемешивания водных масс, температурным и кислородным режимами, и тесно связано с распределением органических субстратов, соединений биогенных элементов, фитопланктона, зоопланктона и простейших организмов [Косолапов и др., 2010 (Kosolapov et al., 2010)]. Гетеротрофный бактериопланктон на глубоководной станции в период весенней и осенней гомотермии распределялся по вертикали равномерно (рис. 4), исключение составляли бактерии гипolimниона – в начале ноября они достигали наибольших значений за счёт развития палочковидных форм и детритно-колониальных ассоциаций. В период летней стратификации наибольшая плотность микроорганизмов была приурочена к слою металимниона. Весной вертикальное распределение

численности бактерий положительно коррелировала с температурой воды ($r = 0.84$ при $p < 0.05$), весной и летом – с содержанием растворённого кислорода ($r = 0.60$ – 0.62 при $p < 0.05$, соответственно).

Как известно, к сапрофитным бактериям относится группа аэробных микробов, нуждающихся в легкоусвояемых белковых соеди-

нениях и являющихся индикатором органического вещества бытового происхождения. Роль этих бактерий в самоочищении водоёмов крайне велика.

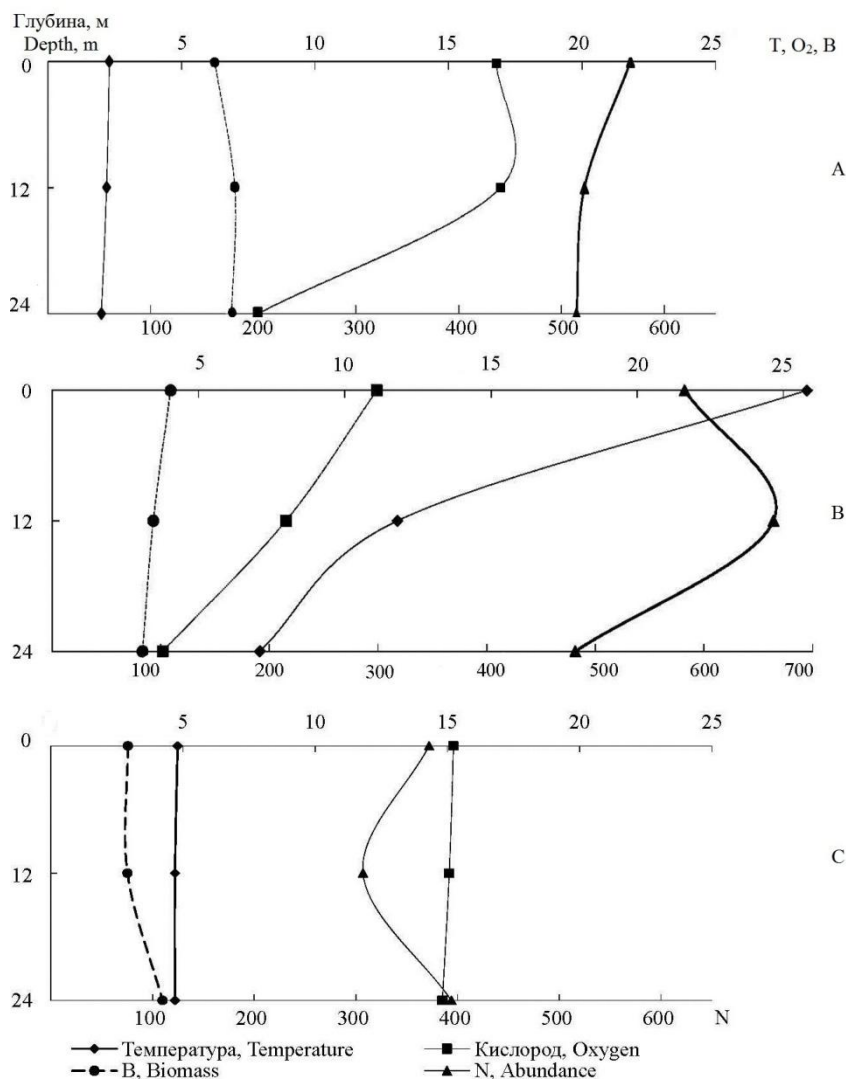


Рис. 4. Сезонная динамика численности (N , 10^3 кл./мл) и биомассы (B , $\text{мг}/\text{м}^3$) гетеротрофных бактерий на глубоководной станции 37А в 2016 г. весной, летом и осенью (А, В, С соответственно).

Fig. 4. Depth profiles for temperature, oxygen and abundance (10^3 cells ml^{-1}) and biomass (B , mg m^{-3}) of heterotrophic bacteria in 2016 in spring, summer and autumn (A, B, C – respectively).

Максимальное количество сапрофитов в 2017 г. было приурочено к литорали около устья р. Трубезж, достигая 1200–2000 КОЕ/мл. Что касается остальных участков озера, то для большинства проб было выявлено очень малое количество сапрофитных бактерий. Численность этой группы в отличие от общего количества микроорганизмов варьирует незначительно – от 50 до 300 КОЕ/мл. Минимальные значения наблюдались в глубоководной зоне.

Проанализировав морфологический состав структурной организации бактериопланк-

тона, было выявлено, что соотношение количеств одиночных, агрегированных и нитевидных форм существенно варьировало на разных участках озера в течение вегетационного периода. Как и для большинства озёр [Уманская и др., 2007 (Umanskaya et al., 2007)] основным компонентом в 2016 г. являлись мелкие одиночные клетки размером < 2.5 мкм, составляющие в исследуемых образцах 82–99.5% от общей численности и 45.6–95% от общей биомассы всего микробного сообщества. В середине лета на всех станциях они достигали

максимальных величин численности и биомассы. Средние объёмы свободноживущих бактерий были достаточно однородны и составляли 0.063–0.088 мкм³, максимальные значения которых наблюдались на станциях от устья Трубежа вглубь озера (табл. 3). Вторым по значимости компонентом в микробном сообществе являлись палочковидные клетки размером ≥ 2.5 мкм. В сезонном аспекте заметную роль

они играли весной и осенью, причём в весеннем планктоне максимальные значения численности и биомассы приходились на станции, расположенные от устья Трубежа вглубь озера, а в осеннем – на литоральных участках (ст. 54, 77) и на глубоководной ст. 37А в районе металимниона. Объёмы палочковидных бактерий, в среднем, изменялись от 0.460 до 0.598 мкм³.

Таблица 3. Средние объёмы (V, мкм³) различных структурно-размерных групп бактериопланктона оз. Пleshчево в 2016 г.

Table 3. Average volumes (V, μm^3) of different bacterioplankton groups in Lake Pleshcheyevo in 2016

Месяц Month	Одиночные клетки <2.5 мкм Free-living <2.5 μm	Одиночные клетки ≥ 2.5 мкм Free-living ≥ 2.5 μm	Ассоциированные с детритом и в микроколониях Aggregated	Нити Filaments
Апрель April	0.062–0.131* 0.088±0.023**	0.387–0.786 0.598±0.135	0.040–0.598 0.144±0.161	1.012–6.566 2.230±1.563
Июль July	0.026–0.109 0.063±0.024	0.396–0.748 0.530±0.105	0.027–0.128 0.063±0.041	0.605–3.068 1.574±0.620
Ноябрь November	0.045–0.087 0.063±0.013	0.406–0.530 0.460±0.047	0.023–0.151 0.078±0.054	1.305–3.915 2.069±0.988

Примечание. “*” – минимальные и максимальные значения; “**” – среднее значение и стандартное отклонение.

Note. “*” – top range (min.–max.); “**” – bottom average value and standard deviation.

Микроорганизмы, ассоциированные с частицами детрита, встречались повсеместно, достигая на некоторых станциях от 300 до 600 тыс. кл./мл (весна). Их средний объём составлял 0.063–0.144 мкм³. Биомасса этих бактерий была невелика; максимальное абсолютное значение 217 мг/м³ зафиксировано в устье реки Трубеж. Заметную роль эта часть бактериального сообщества играла в весенний период – около 15–17% биомассы микробного сообщества составляла микрофлора детрита в устье р. Трубеж и в районе городского водозабора (рис. 5).

Нитеобразные бактерии также обитают на всех станциях озера. Летом и осенью они имели небольшие объёмы, поэтому не вносили значимого вклада в общую биомассу гетеротрофных бактерий. Самые заметные размеры нитей были зафиксированы на всех станциях,

независимо от района, в конце апреля – их доля в общей биомассе варьировала от 3–6 до 19–29% (рис. 5).

В 2017 г. мелкие одиночные клетки размером <2.5 мкм составляли в исследуемых образцах 92–99% общей численности и 53–91% общей биомассы всего микробиального сообщества. Средние объёмы свободноживущих бактерий <2.5 мкм в широких пределах варьировали осенью (от 0.036 до 0.121 мкм³) и оставались достаточно однородными весной (0.036–0.064 мкм³) (табл. 4). Палочковидные клетки размером ≥ 2.5 мкм заметную роль играли летом и осенью, когда их вклад в общую биомассу достигал 31–35%. Объёмы палочковидных бактерий колебались от 0.344 до 0.712 мкм³. Самые крупные палочки весной и летом приходились на ст. 11, наиболее приближенной к устью р. Трубеж.

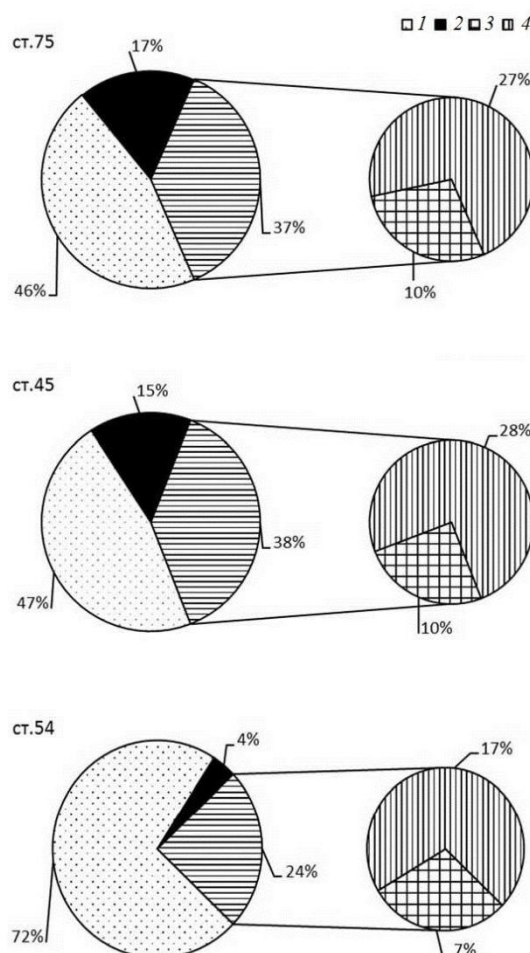


Рис. 5. Вклад различных размерно-морфологических групп (1 – свободноживущие клетки размером <2.5 мкм; 2 – на детрите; 3 – нити; 4 – палочковидные клетки размером ≥ 2.5 мкм) в общую биомассу бактериопланктона на примере нескольких станций (75 – устье Трубезж; 45 – водозабор; 54 – литоральная) оз. Плещеево весной 2016 г.

Fig. 5. The proportion (%) of the biomasses of different size – morphological groups (1 – free-living <2.5 μm ; 2 – on detritus; 3 – filaments; 4 – free-living ≥ 2.5 μm) in the total heterotrophic bacterioplankton biomass on the example of several stations (75 – river Trubezh estuary; 45 – water intake; 54 – littoral) of Lake Pleshcheyevo in spring 2016.

Таблица 4. Минимальные и максимальные значения средних объёмов (V , мкм³) различных структурно-размерных групп бактериопланктона оз. Плещеево в 2017 г.

Table 4. Minimum and maximum values of average volumes (V , μm^3) of different bacterioplankton groups in Lake Pleshcheyevo in 2017

Месяц Month	Одиночные клетки <2.5мкм Free-living <2.5 μm	Одиночные клетки ≥ 2.5 мкм Free-living ≥ 2.5 μm	Ассоциированные с детритом и в мик- роколониях Aggregated	Нити Filaments
Май / May	0.036–0.064	0.344–0.566	0.046–0.131	0.881–5.110
Август / August	0.029–0.095	0.517–0.712	0.045–0.202	0.523–7.650
Сентябрь / September	0.036–0.121	0.410–0.577	0.042–0.103	0.417–1.981

Оставшиеся группы бактерий – прикреплённые к детритным частицам и образующие микроколонии, а также нитевидные формы встречались не всегда и составляли незначительную часть микробного сообщества; за исключением весеннего периода, когда, как и в 2016 г., на многих станциях нити вносили от 6 до 29% в общую бактериальную биомассу (максимум зафиксирован на станции вблизи впадения р. Трубезж).

Сезонные изменения структуры микробного сообщества на литоральных и глубоководных станциях характеризовались определёнными особенностями, которые проявлялись, прежде всего, в изменении соотношения между количественными показателями различных групп бактериопланктона. В целом для оз. Плещеево характерны небольшие колебания между минимальными и максимальными значениями доли разных групп бактерий в об-

щей численности и биомассе бактериопланктона. Только в период ветрового перемешивания и значительного поступления паводковых вод, а также в районе впадения р. Трубезь и городского водозабора выявлено значительное, по сравнению с летне-осенним периодом, своеобразие размерно-морфологической структуры бактериопланктона. Подобная картина наблюдалась в некоторые годы в Угличском и Рыбинском водохранилищах [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)].

Наблюдаемые изменения численности и биомассы бактериопланктона не могут в полной мере характеризовать интенсивность бактериальных процессов, происходящих в водоёме. Для этого с помощью «метода разбавлений» были определены такие функциональные характеристики, как удельная скорость размножения, время удвоения количества бактерий, бактериальная продукция и скорость выедания одиночных бактерий, принадлежащих к различным размерным фракциям, нитей и агрегированных бактерий, ассоциированных с детритными частицами. Определение колониальных бактерий было затруднено, так как они встречались крайне редко, поэтому эта группа не была включена в получившиеся результаты.

Весной 2016 г. наиболее высокие показатели удельной скорости роста одиночных бактерий размером <2.5 мкм фиксировались в

районе истока р. Вёксы и в поверхностных слоях пелагиальной зоны, и время удвоения численности здесь было минимальным (табл. 5). В летний период функциональные характеристики заметно возрастали – бактерии активно размножались на всех участках озера, но наиболее интенсивно в литоральной зоне и в поверхности пелагиали – время удвоения количества бактерий достигало 5–8 ч, продукция здесь также характеризовалась максимальными величинами. В середине 80-х время удвоения численности летом в литоральной зоне колебалось от 9–12 до 15–30 ч в пелагиальной. Через 30 лет данные показатели заметно возросли. Основная продукция бактерий создавалась на литоральных станциях, в летний период достигая величин, сравнимых с таковыми в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на заросших макрофитами защищённых мелководьях [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)]. Осенью максимально продуктивной оставалась литоральная зона. Достаточно ощутимые колебания времени генерации и продукции отмечались по глубине в пелагиали озера – от максимальных значений в эпилимнионе до минимальных в гипolimнионе. Весной 2017 г. и в прибрежье, и на глубине, в целом, бактерии размножались с одинаково высокой скоростью.

Таблица 5. Биомасса (B , мг C/m^3), удельная скорость роста (μ , $ч^{-1}$), время удвоения численности (t , ч) и продукция (P , мг $C/m^3 \times сут$) одиночных клеток бактериопланктона на станциях оз. Плещеево

Table 5. Biomass (B , mg $C\ m^{-3}$), specific growth rate (μ , h^{-1}), population doubling time (t , h) and production rate (P , mg $C\ m^{-3}\ d^{-1}$) of free-living bacteria $<2.5\ \mu m$ at the stations of Lake Pleshcheyevo

2016 г.	Показатель Indicator	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Пелагиаль Pelagic zone	Исток р. Вёксы The source of the river Vexy
Весна Spring	B	90.7–118.8*	54.2	80.2–86.7	58.4
	μ	0.013–0.049	0.025	0.028–0.076	0.089
	t	14–52.5	28	9–25	8
	P	37.1–106.7	32.5	53.9–158	124.7
Лето Summer	B	73.3–92.4	110	71.8–98.5	139.2
	μ	0.085–0.131	0.053	0.045–0.112	0.040
	t	5–8	13	6–15	17.5
	P	165.6–248.4	139.9	79.5–264.8	133.6
Осень Autumn	B	37.6–43.8	41.8	40–64.2	–
	μ	0.022–0.071	0.067	0.002–0.068	–
	t	10–32	10	10–373	–
	P	19.9–74.6	67.2	2.9–65.3	–
2017 Весна Spring	B	65.2–119.1	–	109.1	–
	μ	0.035–0.078	–	0.056	–
	t	9–20	–	12	–
	P	64.1–202.2	–	146.6	–

Примечание. “*” – минимальные и максимальные значения.

Note. “*” – top range (min.–max.).

Проанализировав полученные результаты по данным параметрам с учётом всех размерно-морфологических групп за весь вегетационный сезон в среднем (табл. 6), было выяснено, что максимальной удельной скоростью размножения в профундали отличались детритная микрофлора и нити, на литоральных станциях – только нити. Но из-за низких значений биомассы этих организмов их роль в формировании общей бактериальной продукции была незначительной. Наибольшая продукция отмечалась у мелких свободноживущих клеток; их вклад в общую продукцию бактериопланктона составлял 79.6–79.8%. При близких значениях скоростей размножения у мелких бактерий и палочковидных форм продукция вторых равнялась 11.7–23.6 мг C/(м³ × сут); они создавали от 10.7 до 17% от общей продукции микробного сообщества. Разница заключалась лишь в том, что наиболее продуктивное время для мелких клеток приходилось на летний период, палочек – на весенний. Похожая картина наблюдалась и с величинами выедания бактериопланктона. С

наибольшей скоростью потреблялись детритные и нитевидные организмы в весенний период в глубоководной части озера; доля ассоциированных на детрите клеток в суммарном потреблении бактериопланктона достигала 12.2%. Но основной массой выедаемого на всех станциях бактериопланктона оставались мелкие одиночные клетки. Крупные палочки также интенсивно потреблялись весной на литоральных станциях. В вегетационный сезон 1998 г. в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища средние за сезон величины удельной скорости размножения крупных одиночных бактерий и бактерий, ассоциированных с детритом, были выше, чем у мелких одиночных бактерий. Однако, как и в нашем случае, благодаря более высоким значениям биомасс, последняя группа вносила основной вклад в формирование суммарной продукции бактериопланктона [Копылов, Косолапов, 2008 (Kopylov, Kosolapov, 2008)]. Бактерии размером менее 2.5 мкм составляли основную долю (66%) общего количества потреблённого консументами бактериопланктона.

Таблица 6. Структурно-функциональные показатели различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в профундальной и литоральной зонах оз. Пleshчево в 2016 г.

Table 6. Structural and functional parameters of different size and morphological groups of bacterioplankton in profundal and littoral zones of Lake Pleshcheyevo in 2016

Профундаль Profundal				
Размерно-морфологические группы бактерий Different size and morphological groups of bacterioplankton	Одиночные клетки размером <2.5 мкм Free-living <2.5 µm	Одиночные клетки размером ≥2.5 мкм Free-living ≥2.5 µm	Ассоциированные с детритом Associated with detritus	Нити Filaments
Удельная скорость размножения, ч ⁻¹ Specific growth rate, h ⁻¹	0.013–0.112* 0.046**	0.011–0.085 0.044	0.002–0.740 0.122	0.030–0.214 0.106
Продукция, мг C/(м³×сут) Production rate, mg C m ⁻³ d ⁻¹	0–264.8 86.8	4.6–38.5 11.7	0.37–3.55 1.98	0.3–32.9 8.35
% от общей продукции % of total production	79.8	10.7	1.8	7.7
Удельная скорость выедания, ч ⁻¹ Specific grazing rate, h ⁻¹	0–0.097 0.044	0.018–0.095 0.031	0.005–0.575 0.096	0.009–0.230 0.088
Скорость выедания, мг C/(м³ × сут) Grazing rate, mg C m ⁻³ d ⁻¹	0–200.9 78.7	1.3–39.8 9.7	0.07–106.7 13.2	0.02–23.3 6.45
% от общ. выедания % of total grazing	72.8	9	12.2	6
Литораль Littoral				
Удельная скорость размножения, ч ⁻¹ Specific growth rate, h ⁻¹	0.013–0.131 0.063	0.041–0.098 0.069	0.005–0.130 0.053	0.002–0.187 0.080

Продукция, мг C/(м ³ × сут)	19.9–248.4 110.7	2.8–67.6 23.6	0.25–2.9 1.13	0.08–17.3 3.7
Production rate, mg C m ⁻³ d ⁻¹				
% от общей продукции % of total production	79.6	17	0.8	2.6
Удельная скорость вые- дания, ч ⁻¹	0.019–0.126 0.067	0.007–0.130 0.077	0–0.110 0.052	0.004–0.169 0.061
Specific grazing rate, h ⁻¹				
Скорость выедания, мг C/(м ³ × сут)	25.4–223.9 118.5	0.42–74.1 29.6	0–4.7 1.73	0.13–13.2 3.6
Grazing rate, mg C m ⁻³ d ⁻¹				
% от общего выедания % of total grazing	77.2	19.3	1.1	2.3

Примечание. “*” – минимальные и максимальные значения; “***” – среднее значение.

Note. “*” – top range (min.–max.); “***” – bottom average value.

В 2016 г. были получены данные по количественному развитию и биомассе гетеротрофных флагеллят, так как известно, что бесцветные жгутиконосцы наряду с бактериями относятся к главным компонентам планктонного микробного сообщества и являются одним из основных потребителей бактериальной массы, так называемый, “контроль сверху”. Численность флагеллят в вегетационный период исследования варьировала в широких пределах – от 739 до 6018 экз./мл (рис. 6), а биомасса – от 21.2 до 421.2 мг/м³. В среднем, наибольшие значения плотности этих простейших наблюдались весной и летом (2895 и 2467 экз./мл соответственно); наибольшая биомасса (177.3 мг/м³) – только летом, причём весной и осенью биомассы флагеллят по абсолютным значениям были близки (53.2 и 48.2 соответственно). Было выяснено, что в весенне-осенний период между распределением бактерий и флагеллят по акватории озера и их биомассами наблюдались значимые отрицательные корреляции ($r = -0.57$ и -0.61 , $r = -$

0.79 и -0.80 соответственно при $p < 0.05$). Летом эта связь была слабой. Можно предположить, что отрицательные взаимосвязи подразумевают контроль бактерий «сверху» со стороны простейших в эти сезоны; в летний период, по-видимому, бактерии могли служить основным видом пищи для тонких и грубых фильтраторов.

В литорали Рыбинского водохранилища в 2010 г. [Румянцева и др., 2013 (Rumiantseva et al., 2013)] численность гетеротрофных нанофлагеллят колебалась в похожем, но более широком интервале – от 320 до 9932 кл./мл, а биомасса практически совпадала – от 21 до 429 мг/м³, и максимальные значения были приурочены к середине лета. По высокому уровню количественного развития флагеллят и скорости выедания бактерий, в отдельные моменты превышающей их продукцию, были сделаны выводы о напряжённых трофических взаимоотношениях между этими организмами по типу жертва – хищник.

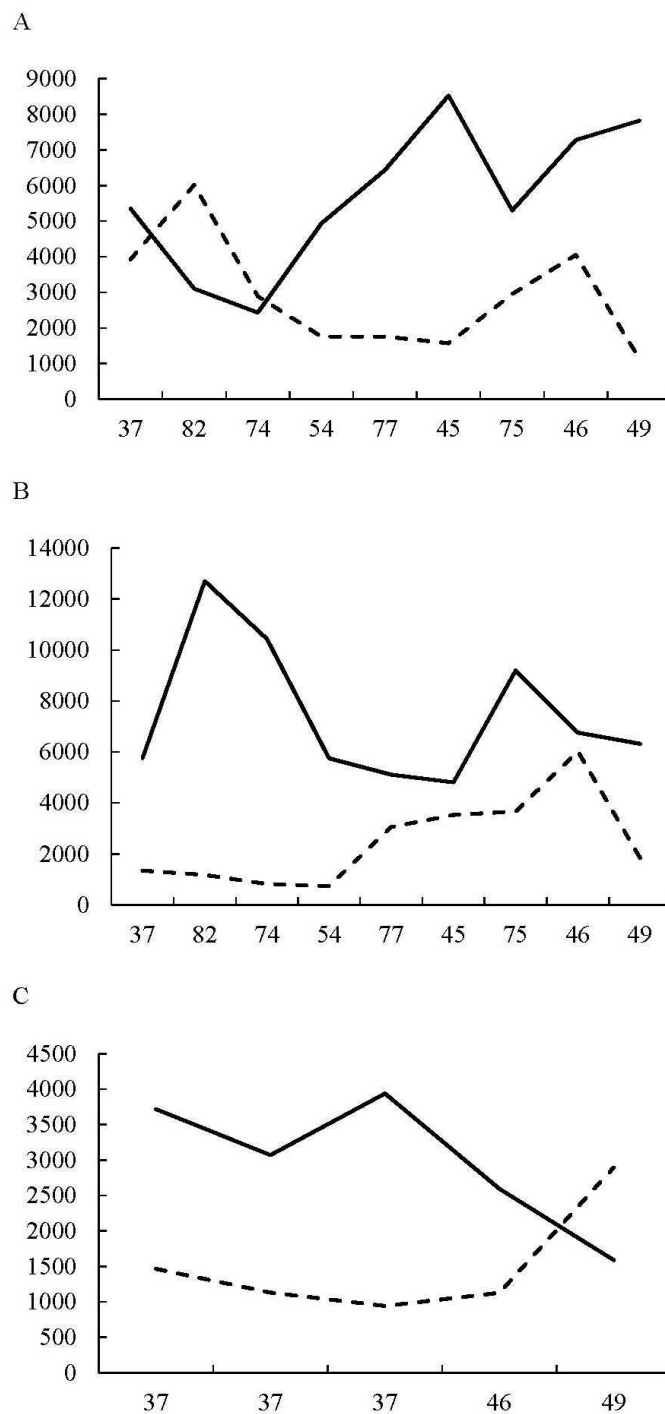


Рис. 6. Общая численность бактерий (сплошная линия, 103 кл./мл) и флагеллят (прерывистая линия, экз./мл) весной (А), летом (В) и осенью (С) на станциях оз. Плещеево в 2016 г. (ось абсцисс – номера станций, ось ординат – численность организмов).

Fig. 6. Seasonal dynamics of the total number of heterotrophic bacteria (continuous line, 103 cells ml⁻¹) and heterotrophic flagellates (broken line, cells ml⁻¹) in spring (A), summer (B), autumn (C) at the different stations of Lake Pleshcheyevo in 2016 (abscissa – station number, axis of ordinates – number of organisms).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведённые исследования показали, что гетеротрофный бактериопланктон сохраняет основные закономерности пространственно-временного распределения 80–90-х гг. прошлого века (весенне-летние максимумы общей численности бактерий, наибольшая

плотность микроорганизмов в литоральной зоне, особенно в районе впадения реки Трубеж, к которому приурочена и максимальная численность сапрофитной микрофлоры). На современном этапе выявлена тенденция увеличения количественных характеристик бак-

терий, свойственных эвтрофным водам. В 2017 г. общая численность бактерий достигала рекордных величин. Если 30 лет назад этот показатель менялся от 0.5 до 5.5 млн. кл./мл [Экосистема оз. Плещеево, 1989 (Ekosistema oz. Pleshcheyevo, 1989)], то летом 2017 г. минимальные величины увеличились в 5 раз, максимальные – в 3 раза. По сравнению с 1996 г., уровень развития микрофлоры изменился менее значимо – от 1.5 до 3 раз. По средним показателям этих параметров озеро Плещеево относится к мезотрофному типу с эвтрофными участками [Копылов, Косолапов, 2007 (Kopylov, Kosolapov, 2007)]. По экологической классификации качества поверхностных вод суши эти показатели соответствуют разряду «загрязнённых» вод [Оксиук и др., 1993 (Oksiyuk et al., 1993)]. Обилие палочко-

видных форм бактерий (размером ≥ 2.5 мкм) также подтверждает возросший уровень трофии [Шевцова и др., 2000 (Shevtsova et al., 2000)]. И в то же время высокие скорости размножения бактерий и незначительный уровень развития сапрофитов (за исключением устья реки Трубеж) характеризуют воды озера как β -мезосапробные; в экосистеме водоёма активно протекают процессы самоочищения. Таким образом, для выявления основных изменений функционирования микробного сообщества, в том числе связей между абиотическими и микробиологическими параметрами водной среды, требуются систематические комплексные наблюдения, которые позволят выявить естественную вариабельность анализируемых параметров [Романенко, 1985 (Romanenko, 1985)].

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690098-5) при поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево»). Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам ИБВВ Малину М.И., Цветкову А.И., Крылову А.В. – без их помощи не состоялась бы эта работа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. С.-Пб.: Наука, 2001, 147 с.
- Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М.: Наука, 1977. 289 с.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Ярославской области в 2014 году / Департамент охраны окружающей среды и природопользования Ярославской области. Ярославль, 2015. 358 с.
- Ильинский В.В., Мошарова И.В., Акулова А.Ю., Мошаров С.А. Современное состояние гетеротрофного бактериопланктона Косинского Трехозерья // Водн. Ресурсы. 2013. Т 40, № 5, С. 1–11.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоёмов. Сб. матер. междунар. конф. «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем». СПб.: ЛЕМА, 2007. С. 176–180.
- Косолапов Д.Б., Романенко А.В., Копылов А.И. и др. Количественное распределение бактериопланктона в озере Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 105–114.
- Логина Е.В., Лопух П.С. Гидроэкология: курс лекций. Минск: БГУ. 2011. 300 с.
- Микроорганизмы в экосистемах озёр и водохранилищ. Новосибирск: Наука, 1985. 119 с.
- Оксиук О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т 29, № 4. С. 62–76.
- Олейник Г.Н., Юришинец В.И., Старосила Е.В. Бактериопланктон и бактериобентос как биологические индикаторы состояния водных экосистем // Гидробиол. журн. 2010. Т 46, № 6. С. 38–51.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Румянцева Е.В., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Кулаков Д.В. Динамика планктонных микроорганизмов и вирусов в литорали Рыбинского водохранилища: влияние колониальных поселений птиц // Биол. внутр. вод. 2013. № 4. С. 21–29.
- Сорокин Ю.И. Роль бактерий в жизни водоёмов. М., Знание, 1974, 64 с.
- Уманская М.В., Горбунов М.Ю., Унковская Е.Н. Бактериопланктон озёр Раифы (Татарстан, Россия) // Изв. Самар. науч. центра Рос. акад. наук, 2007. Т 9, № 4. С. 987–995.
- Шевцова Л.В., Ткачук Н.Г., Малафеев В.В., Васильковская В.В. Эколого-санитарное состояние р. Лыбеди // Гидробиол. журн. 2000. Т 36, № 5. С. 34–43.
- Широкова Л.С. Пространственно-временная структура бактериопланктона и его роль в самоочищении малых озёр Архангельской области: Автореф. дис. канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007, 20 с.

- Экосистема озера Плещеево. // под ред. Буторин Н.В., Скляренко В.Л.// Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // *Large Lakes – Ecological Structure and Function*. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 477–488.
- Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ/ Microbiol.*, 1983, Vol. 46, № 2. P. 491–498.
- Landry M.R., Hassett R.P. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton // *Mar. Biol.*, 1982, Vol. 67. P. 283–288.
- Norland S. The relation between biomass and volume of bacteria // In: P.Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole (eds.), *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Lewis Publishers, Boca Ration. 1993. P. 303–308.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25. № 5. P. 943–948.
- Stone L., Weisburd R.S.J. Positive feedback in aquatic ecosystems // *Trends in Ecology and Evolution*. 1992. Vol. 7, № 8. P. 263–267.

REFERENCES

- Alimov A.F., 2001. Elementy teorii funktsionirovaniya vodnykh ecosystem [Elements of aquatic ecosystem function theory]. St.-Peter.: Nauka. 147 s. [In Russian]
- Gorlenko V.M., Dubinina G.A., Kuznetsov S.I., 1977. *Ekologiya vodnykh mikroorganizmov* [Ecology of aquatic microorganisms]. M.: Nauka. 289 s. [In Russian]
- Doklad o sostoyanii i ob okhrane okryzhayuschei sredy Yaroslavskoi oblasti v 2014 gody, 2015. / Departament ohrany okryzhayuschei sredy i prirodopol'zovaniya Yaroslavskoi oblasti, pod nauchnoi redaktsiei Fomenko G. A., Yaroslavl, 358 s. [In Russian]
- Il'inskii V.V., Mosharova I.V., Akylova A.Y., Mosharov S.A., 2013. Sovremennoe sostoyanie geterotrofnogo bakterioplanktona Kosinskogo Trehozer'ya [Current state of heterotrophic bacterioplankton in the Kosinskies Lakes]. // *Vodn. resursy*. T 40. № 5. S. 1–11. [In Russian]
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., 2008. *Bakterioplankton vodokhranilish Verkhney i Sredney Volgi* [Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs]. M.: Izd-vo SGU. 377 s. [In Russian]
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., 2007. Mikrobiologicheskie indicatory eftirovaniya presnykh vodoyomov [Microbial indicators of eutrophication of freshwater ecosystems]. // *Sb. mater. mezhdyn. konf. "Bioindikatsiya v monitoringe presnovodnykh ekosistem"*. St.-Pet.: LEMA. S. 176–181. [In Russian]
- Kosolapov D.B., Romanenko A.V., Kopylov A.I., Minasyan A.M., Vardanyan G.S., 2010. Kolichestvennoe raspredelenie bakterioplanktona v ozere Sevan [Abundance and distribution of bacterioplankton in the Sevan Lake]. // *Ekologia ozera Sevan v period povysheniya ego urovnya*. Mahachkala. S. 105–114. [In Russian]
- Loginova E.V., Lopuh P.S., 2011. *Gidroekologiya: kurs lektsiy* [Hydroecology: a course of lectures]. Minsk: BGY. 300 s. [In Russian]
- Mikroorganizmy v ekosistemakh ozyor i vodokhranilish*, 1985. [Microorganisms in ecosystems of lakes and reservoirs]. // Pod red. V.V. Drukker. Novosibirsk: Nauka. 115 s. [In Russian]
- Oksiyuk O.P., Zhukinskii V.N., Braginskii L.P., Linnik P.N., Kuz'menko M.I., Klenus V.G., 1993. Kompleksnaya ekologicheskaya klassifikatsiya kachestva poverkhnostnykh vod sushi [Complex ecological classification of quality of surface waters]. // *Gidrobiol. zhurn*. T 29. № 4. S. 62–76. [In Russian]
- Oleynik G.N., Yurishinets V.I., Starosila E.V., 2010. Bakterioplankton i bakteriobentos kak biologicheskie indicatory sostoyaniya vodnykh ekosistem [Bacterioplankton and bacteriobenthos as biological indicators of a condition of aquatic ecosystems]. // *Gidrobiol. zhurn*. T 46. № 6. S. 38–51. [In Russian]
- Romanenko V.I., 1985. *Mikrobiologicheskie protsessy produkttsii i destrukttsii organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh* [Microbial. Processes of production and destruction of organic matter in inland aquatic environments]. Leningrad: Nauka. 295 s. [In Russian]
- Rumiantseva E.V., Kosolapov D.B., Kosolapova N.G., Kulakov D.V., 2013. Dinamika planktonnykh mikroorganizmov i virusov v litorali Rybinskogo vodokhranilisha: vliyanie kolonialnykh poselenii ptits [Dynamics of planktonic microorganisms and viruses in the littoral zone of Rybinsk reservoir: the effect of waterfowl]. // *Biol. vnutr. vod*. № 4. S. 21–29. [In Russian]
- Sorokin Y.I., 1974. Rol bakterii v zhizni vodoyomov [The role of bacteria in the life of water bodies]. M.: Znanie. 64 s. [In Russian]
- Umanskaya M.V., Gorbunov M.Y., Unkovskaya E.N., 2007. Bakterioplankton ozyor Raify (Tatarstan, Rossia) [Bacterioplankton of Raifa lakes]. // *Izv. Sam. nauch. tsentra Ros. ak. nauk*. T 9. № 4. S. 987–995. [In Russian]

- Shevtsova L.V., Tkachuk N.G., Malafeev V.V., Vasil,kovskaya V.V., 2000. Ekologo-sanitarnoe sostoyanie r. Lybedi [Ecological and sanitary state of the river Lybed]. // *Gidrobiol. zhurn.* T 36. № 5. S. 34–43. [In Russian]
- Shirokova L.S., 2007. Prostranstvenno-vremennaya struktyra bakterioplanktona i ego rol, v samoochischenii malykh ozyor Arkhangel'skoy oblasti [Spatio-temporal structure of bacterioplankton and its role in self-purification of small lakes in the Arkhangelsk region]. Avtoref. dis. kand. biol. nauk. Syktyvkar. 20 s. [In Russian]
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo, 1989. [Ecosystem of lake Pleshcheyevo]. // Pod red. Butorin N.V., Sklyarenko V.L. L.: Nauka. 264 s. [In Russian]

THE CURRENT STRUCTURAL AND FUNCTIONAL STATE OF BACTERIOPLANKTON IN LAKE PLESHCHEYEVO

A. V. Romanenko

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters of Russian Academy of Sciences
152742 Borok, Nekouz, Yaroslavl, Russia, e-mail: roma@ibiw.yaroslavl.ru*

This study investigates the spatial and seasonal distribution of heterotrophic bacterioplankton in Lake Pleshcheyevo. Over the past 30 years, the level of development of microorganisms has increased 3 times. The maximum values are recorded in the littoral zone. This zone is responsible for the major portion of bacterial production. The trophy level has increased, but the lake ecosystem is coping with the increased load.

Keywords: bacterioplankton, seasonal dynamics, specific growth and grazing rates, production, lake

ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО В 2014–2016 гг.**Е. Г. Сахарова**

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
e-mail: katya.sah@mail.ru*

Исследование флористического состава, сезонной динамики, горизонтального и вертикального распределения биомассы фитопланктона оз. Плещеево проводилось в течение вегетационных сезонов 2014–2016 гг. Средневегетационная биомасса водорослей озера была характерна для водоемов мезотрофного типа. По сравнению с 80 и 90-ыми гг. в структуре фитопланктона наблюдалось увеличение биомассы криптофитовых водорослей, являющихся миксотрофами и служащих показателями эвтрофирования. Выявлены некоторые отличия флористического состава водорослей участка, прилегающего к г. Переславль-Залесский (устье р. Трубеж). Для вертикального распределения фитопланктона озера был характерен сходный состав водорослей по всей водной толще в период осенней и весенней гомотермии и максимальная биомасса фитопланктона за счет подвижных форм в срединных и придонных горизонтах с установлением летней стратификации. По показателям биомассы и флористического состава фитопланктона озеро относилось к α – мезосапробным водоемам.

Ключевые слова: фитопланктон, оз. Плещеево, сезонная динамика, пространственное распределение, вертикальное распределение.

DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10009

ВВЕДЕНИЕ

Функционирование водных экосистем в значительной степени определяется составом, количественным развитием и физиологическим состоянием водорослей планктона. Являясь первичным продуцентом, фитопланктон выполняет роль основного источника энергии и органического вещества на последующие трофические уровни пресноводных внутренних водоемов. Поэтому, изучение автотрофного звена водных экосистем является неотъемлемой частью гидроэкологических исследований.

Изучение фитопланктона оз. Плещеево проводилось с 20–30-ых гг. прошлого века [Борисов, 1924 (Borisov, 1924); Кастальская–Карзинкина, 1934 (Kastal'skaya–Karzinkina,

1934)]. Более обстоятельные исследования велись Институтом биологии внутренних вод в 60–80-е гг. [Ильинский, 1970 (Il'inskiy, 1970); Балонов, 1981 (Balonov, 1981); Экосистема озера Плещеево, 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989)]. С тех пор и до настоящего времени комплексных работ на озере не проводилось. О состоянии фитопланктона водоема имелись лишь отрывочные данные [Костина, 1992 (Kostina, 1992); Ляшенко, 2003 (Lyashenko, 2003); Lyashenko, 2004].

Цель работы – изучить флористический состав водорослей, сезонную динамику, пространственное и вертикальное распределение биомассы фитопланктона оз. Плещеево.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб для определения флористического богатства и сезонной динамики биомассы фитопланктона производился в течение вегетационных сезонов 2014–2015 гг. в мае, июне, июле и сентябре 1 раз в месяц. Пробы отбирали на двух глубоководных участках (ст. 36 и 49), в сублиторальной (ст. 45 и 82) и литоральной (ст. 46, 54, 77) зонах озера (рис. 1).

Отбор осуществлялся с помощью батометра Рутнера от поверхности до дна с каждого метра. Для изучения вертикального распределения биомассы водорослей материал собирался на глубоководной станции (ст. 36 в 2014–2015 гг., ст. 37А в 2016 г.) в мае, июле и сентябре по горизонтам: 0–2 м, 3–5 м, 6–10 м, 11–15 м, 16 м–дно.

Пробы воды объемом 0.5 л сгущались путем прямой фильтрации под слабым давлением поочередно через мембранные фильтры с диаметром пор 5 и 1.2 мкм. Фильтры помещались в склянки, в которые добавляли 5 мл фильтрата. Фитопланктон фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты [Методика..., 1975 (Metodica..., 1975)].

Подсчет и идентификация водорослей производились в камере «Учинская-2» объемом 0.01 мл. [Корнева, 1993 (Korneva, 1993)]. В камере учитывалось до 400 счетных единиц (единичных клеток, колоний) и до 100 единиц доминирующих видов. Крупные клетки и колонии водорослей просчитывались в объеме всей камеры. Биомасса фитопланктона определялась счетно-объемным методом [Методи-

ка..., 1975 (Metodica..., 1975)]. Сапробность воды оценивалась с помощью индекса Пантле-Букка [Pantle, Buck, 1955] в модификации В. Сладечека [Sládeček, 1973], рассчитанного по биомассе фитопланктона. Для оценки индикаторной значимости видов использовался спи-

сок Р. Вегла [Wegl, 1983]. К категории доминирующих относились виды, составляющие $\geq 10\%$ от суммарной биомассы фитопланктона. Степень сходства флор определялась с помощью коэффициента Сёренсена [Миркин, Розенберг, 1983 (Mirkin, Rozenberg, 1983)].

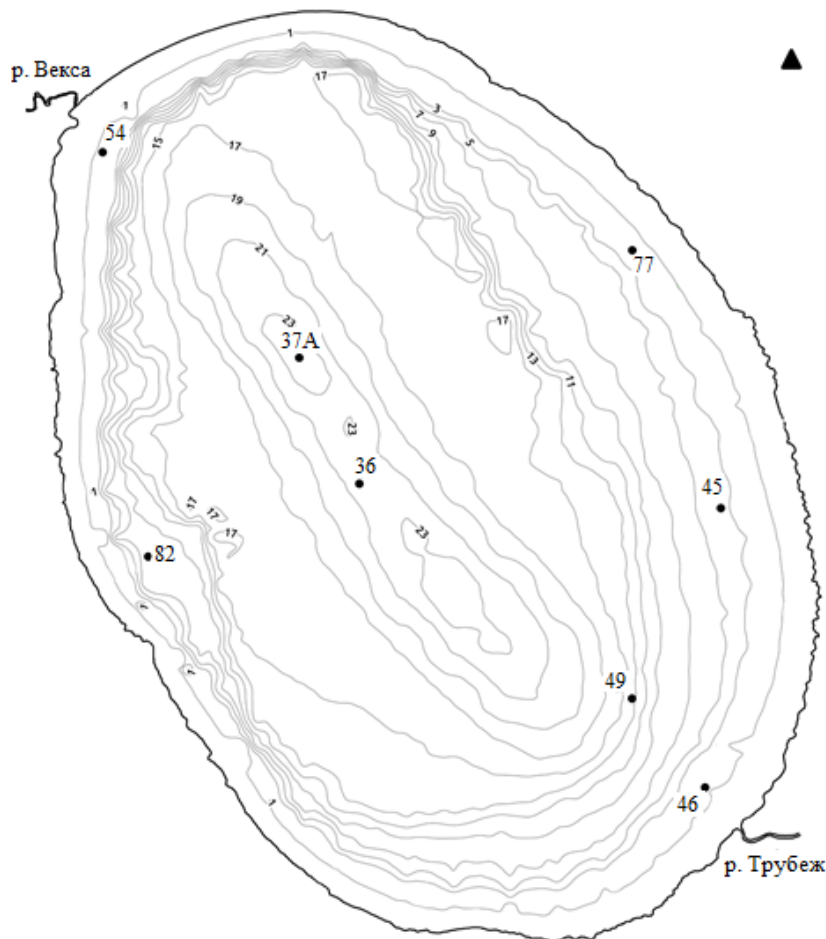


Рис. 1. Схема расположения станций в оз. Пleshчево в 2014–2016 гг.

Fig. 1. Scheme of location of sampling stations in the Lake Pleshcheevo in 2014–2016 years.

Статистическая обработка полученных результатов проводилась в программе Past 3 и с помощью программы MS Excel 2013. Рассчитывались средние значения и стандартные отклонения определяемых параметров. Для сравнения биомассы фитопланктона на разных участках озера (литорали, сублиторали и пела-

гиали) использовался непараметрический критерий Краскела – Уоллиса (H). Проверка на нормальность распределения осуществлялась с помощью критерия Шапиро – Уилка. В качестве критического уровня значимости в работе принято значение $p = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флористический состав фитопланктона. В составе фитопланктона оз. Пleshчево было обнаружено 185 таксонов рангом ниже рода, относящихся к 8 отделам, 20 порядкам и 137 родам (табл. 1). Из них 40 было идентифицировано только до рода, 8 составили внутривидовые таксоны (разновидности и формы). Наибольшее количество зарегистрированных таксонов наблюдалось в отделе зеленых водорослей (83 таксона рангом ниже рода), что со-

ставляло 45% от их общего числа. Среди Chlorophyta наибольшее видовое богатство было отмечено среди хлорококковых (пор. Chlorococcales). Им принадлежало 72% от всего числа таксонов зеленых водорослей, из них 25% относилось к роду *Scenedesmus*. Диатомовые (Bacillariophyta) составили 23% от общего числа выделенных таксонов. Другие группы водорослей планктона отличались меньшим видовым богатством.

Таблица 1. Таксономический состав фитопланктона оз. Плещеево в 2014 – 2016 гг.

Table 1. Number of phytoplankton taxa in the Lake Pleshcheevo in 2014–2016 years

Отдел Division	Порядок Order	Род Genus	Вид Species	Внутривидовые таксоны Intraspecific taxa	Идентифицированные до рода Identified to the genus	Всего Total
Cyanoprokaryota	3	11	15	0	1	16
Chrysophyta	2	7	9	1	6	16
Bacillariophyta	4	24	22	0	20	42
Xanthophyta	2	2	5	0	0	5
Cryptophyta	1	3	5	0	2	7
Dinophyta	1	4	3	0	2	5
Chlorophyta	6	38	73	3	7	83
Euglenophyta	1	5	5	4	2	11
Всего / Total	20	94	137	8	40	185

Среди видов (показателей сапробности) многочисленны были β – мезосапробы (52% от общего числа видов – индикаторов сапробности). Доля олиго- β – мезосапробов и α – мезосапробов составила 27% и 12% соответственно. В течение вегетационных сезонов 2014–2015 гг. индекс сапробности изменялся незначительно: 1.4–2.0 и 1.5–1.9 соответственно, для озера в среднем значения рассматриваемого показателя составили 1.7 ± 0.2 , что, позволило отнести водоем к о- β – мезосапробному [Wegl, 1983].

Сезонная динамика фитопланктона.

По данным многолетних наблюдений озера [Экосистема озера..., 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989); Костина, 1992 (Kostina, 1992)] известно, что для сукцессии фитопланктона были характерны два пика биомассы: в середине мая и в июле, в работе Т.Б. Костиной (1992) отмечался также третий максимум – в октябре. Весенний максимум был составлен по численности преимущественно мелкоклеточными диатомовыми водорослями из рода *Stephanodiscus*, а по биомассе преобладала *Aulacoseira islandica* (O.Müll.) Sim. По мере прогрева воды и установления температурной стратификации начинали размножаться цианопрокариоты, а в образовании общей биомассы основную роль играли динофитовые и диатомовые водоросли. В середине лета формировался второй пик биомассы за счет более активной вегетации динофлагеллят и цианопрокариот. С охлаждением водной массы и установлением полной осенней циркуляции преобладало сообщество диатомей при доминировании *Stephanodiscus astraе* (Ehr.) Grun.

В 2014 г. в мае в период весенней гомотермии биомасса фитопланктона изменялась от 0.26 мг/л (в литорали около р. Векса) до 0.37 мг/л (глубоководный участок озера) (рис. 2 а–г). Исключение составил лишь участок мелководья напротив устья р. Трубеж, где биомасса водорослей превышала 1 мг/л за счет

активной вегетации видов, характерных для этой реки (*Melosira varians* Ag., *Ulnaria ulna* (Nitzsch) P. Compère, виды из рода *Navicula*). Лидирующие позиции по массе клеток фитопланктона по всей акватории озера занимали диатомовые и криптофитовые водоросли. Доминирующий комплекс составили *Stephanodiscus neoastrea* Håk. et Hickel и *Cryptomonas curvata* Ehr. У р. Векса и в сублиторальной зоне значительную роль в биомассе также играла динофитовая водоросль *Peridiniopsis* sp. В начале лета, при установлении температурной стратификации биомасса фитопланктона изменялась в пределах от 0.13 мг/л до 0.43 мг/л. Весенний доминирующий комплекс сохранял свои позиции и в начале июня. Исключение, как и в мае, составляла литораль напротив р. Трубеж, где биомасса достигала наивысших значений для данного периода (1.59 мг/л). В июле при максимальном прогреве воды формировался летний пик биомассы фитопланктона, наивысшие значения которой достигали в пелагиали озера (4.62 мг/л). По всей акватории водоема наблюдалась вспышка вегетации диатомовой водоросли *Asterionella formosa* Hassal, наряду с ней по биомассе доминировали динофлагелляты *Ceratium hirundinella* (O.F.Müll.) Dujard. и *Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz. В начале сентября в поверхностном слое отмечено активное развитие цианопрокариот (*Anabaena spiroides* Kleb.). По биомассе в литорали преобладало сообщество криптофитовых водорослей, а на глубоководной станции и в сублиторальной зоне продолжала активно развиваться *Ceratium hirundinella*. С установлением осенней гомотермии основа биомассы водорослей – полидоминантный комплекс, состоящий из криптононад (*Chroomonas acuta* Uterm., *Cryptomonas curvata*, *C. marssonii* Skuja) и диатомей (*Stephanodiscus neoastrea*, *Fragilaria crotonensis* Kitton, *Asterionella formosa*).

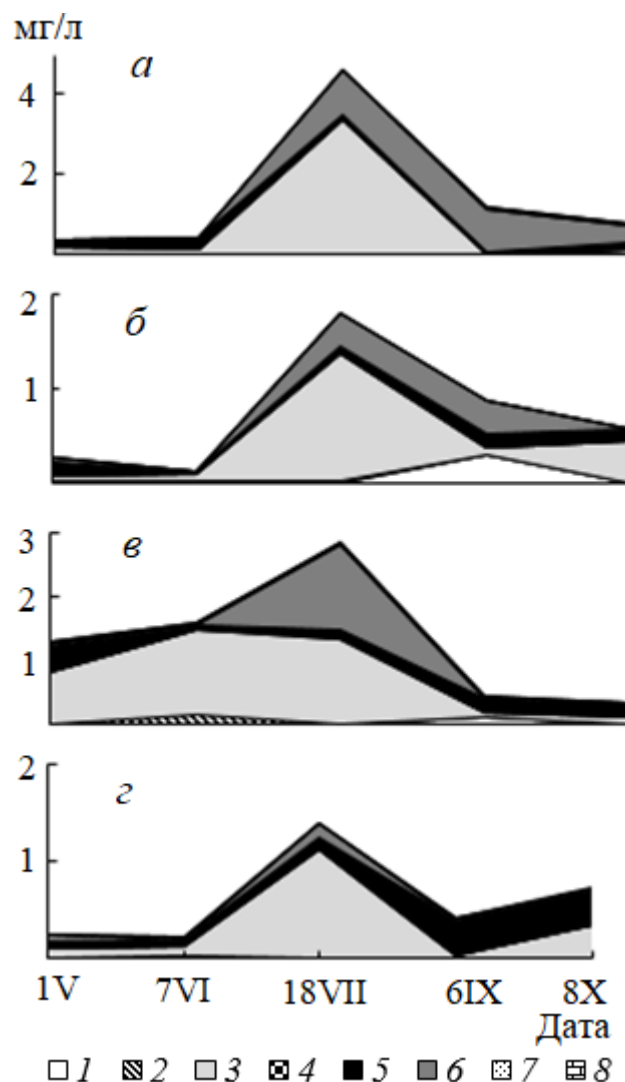


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона оз. Плесеево в 2014 г. в пелагиали (ст. 36 *а*), sublittoral zone (ст. 45 *б*), литорали напротив устья р. Трубеж (ст. 46 *в*), литорали напротив истока р. Векса (ст. 54 *г*), где 1 – цианопрокариоты, 2 – золотистые, 3 – диатомовые, 4 – желтозеленые, 5 – криптофитовые, 6 – динофитовые, 7 – зеленые, 8 – эвгленовые водоросли.

Fig. 2. Seasonal dynamics of phytoplankton biomass in the Lake Pleshcheevo in 2014 in the pelagic zone (36 *a*), sublittoral zone (45 *б*), shallow waters opposite the mouth of the Trubezh River (46 *в*), littoral opposite the source of the Vexa River (54 *г*), 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Chrysophyta, 3 – Bacillariophyta, 4 – Xanthophyta, 5 – Cryptophyta, 6 – Dinophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta.

В 2015 г. в начале мая, в период весенней гомотермии был отмечен пик в развитии фитопланктона, наблюдалась активная вегетация диатомовых водорослей с доминированием *Aulacoseira islandica* (6.03–12.18 мг/л) (рис. 3 *а–ж*). При установлении температурной стратификации водной толщи в начале лета, биомасса водорослей значительно понизилась (0.23–1.63 мг/л). Диатомеи продолжали доминировать, однако наряду с *Aulacoseira*

islandica, по биомассе преобладали и другие представители данного отдела: *Asterionella formosa*, *Fragilaria capucina* Desm., *F. crotonensis*, *Ulnaria ulna*. Встречались также представители криптоноад (*Cryptomonas curvata*, *C. marssonii*, *C. ovata* Ehr) и динофлагеллят (*Ceratium hirundinella*, *Diplopsalis acuta*), составляющие в зависимости от станции до 40% от общей биомассы фитопланктона.

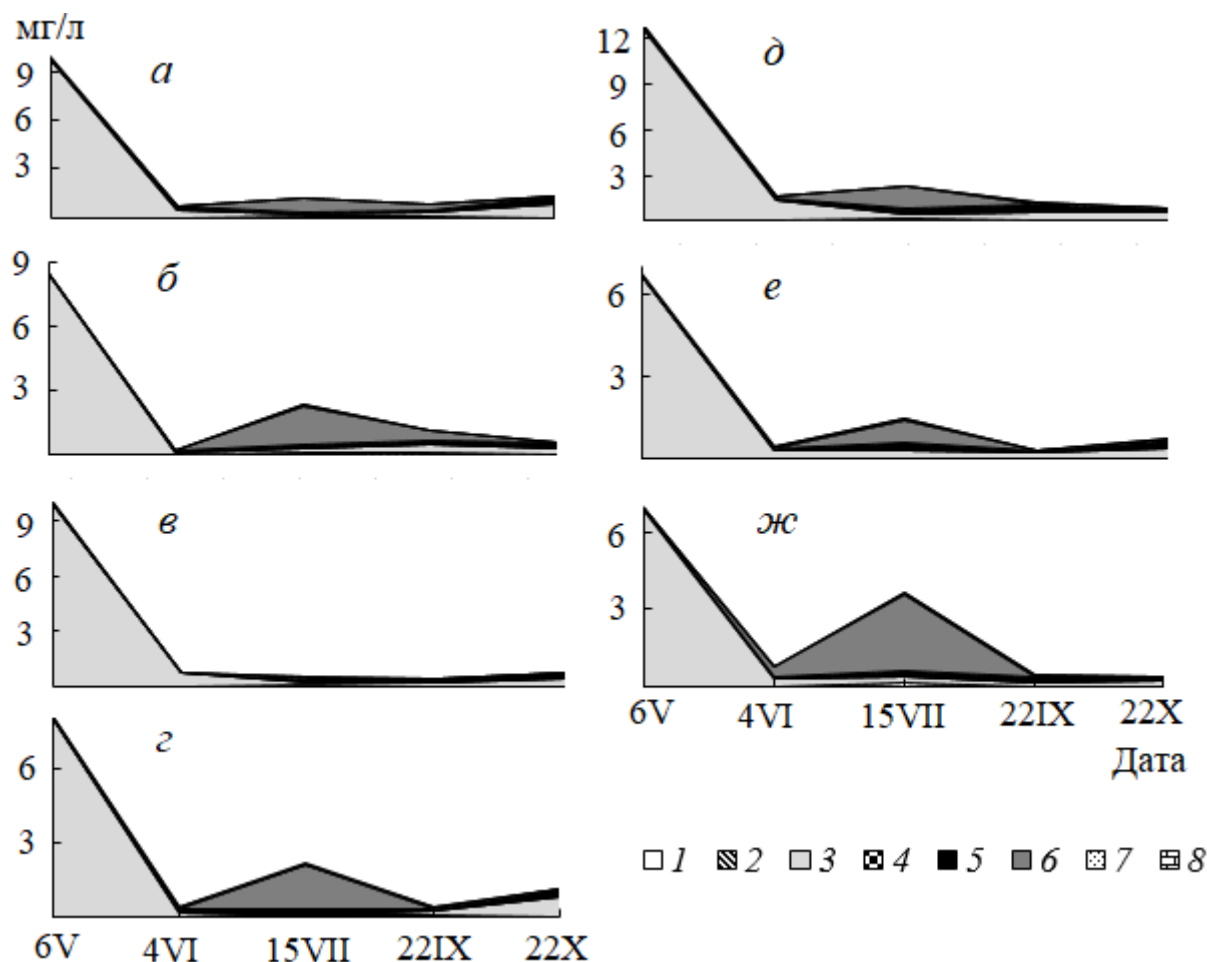


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона оз. Плещеево в 2015 г. в пелагиали (ст. 36 а, ст. 49 б), сублиторали (ст. 45 в, ст. 82 г), литорали напротив устья р. Трубеж (ст. 46 д), литорали напротив истока р. Векса (ст. 54 е), литорали (ст. 77 ж), где 1 – цианопрокариоты, 2 – золотистые, 3 – диатомовые, 4 – желтозеленые, 5 – криптофитовые, 6 – динофитовые, 7 – зеленые, 8 – эвгленовые водоросли.

Fig. 3. Seasonal dynamics of phytoplankton biomass in the Lake Pleshcheevo in 2015 in the pelagic zone (36 а, 49 б), sublittoral zone (45 в, 82 г), shallow waters opposite the mouth of the Trubezh River (46 д), littoral opposite the source of the Vexa River (54 е), littoral (77 ж), 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Chrysophyta, 3 – Bacillariophyta, 4 – Xanthophyta, 5 – Cryptophyta, 6 – Dinophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta.

В июле по мере дальнейшего прогрева воды и стратификации водной толщи, из доминирующего комплекса практически исчезли диатомовые водоросли и появились крупноклеточные динофлагелляты *Ceratium hirundinella*, *Diplopsalis acuta*, криптонады *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas curvata*. В рассматриваемый период биомасса варьировала от 0.48 до 3.65 мг/л. При охлаждении водной массы в сентябре, в комплексе доминантов снова вошли диатомовые водоросли *Cyclotella meneghiniana* Kütz, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, а также динофлагелляты *Ceratium hirundinella* и криптонады *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas curvata*. Биомасса водорослей варьировала в пределах 0.32–1.16 мг/л. При разрушении температурной стратификации в доминирующий комплекс вернулась *Aulacoseira islandica*, ей сопутствовали криптонады *Chroomonas acuta*,

Rhodomonas lens Pasch. et Rutt. В этот период биомасса изменялась от 0.39 до 1.36 мг/л.

Средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона оз. Плещеево в 2014 г. составила 1 мг/л, в 2015 г. – 2.62 мг/л, что позволило отнести озеро к водоемам мезотрофного типа [Китаев, 2007 (Kitaev, 2007)]. Полученные величины рассматриваемого показателя не превышали значений, отмеченных ранее. В 1983 г. средняя биомасса фитопланктона за безледный период составила 2.32 мг/л [Экосистема озера..., 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989)], а в 90-ые годы зарегистрировано некоторое снижение величин этого показателя и в 1990 г. он не превышал 1 мг/л [Пырина, Ляшенко, 1992 (Pirina, Lyashenko, 1992)]. Такие колебания в значениях средневегетационной биомассы фитопланктона можно считать незначительными. Биомасса основных отделов водорослей озера в 2014–2015 гг. не

отличалась от таковой в 1990 г. (табл. 2). Однако в структуре фитопланктона по сравнению с 80 и 90-ыми годами произошли некоторые изменения. Было отмечено увеличение роли криптофитовых водорослей в озере. Уже с установления летней стратификации их представители входили в список доминирующих по биомассе видов в водоеме на протяжении летнего и осеннего периодов наблюдений, в отличие от исследований 80-ых гг., когда виды *Chroomonas* spp. и *Cryptomonas* spp. регистрировались среди доминантов лишь в конце весны [Экосистема озера..., 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989)]. Повышение роли видов, способных к миксотрофному питанию, к

которым и относятся криптомонады, может свидетельствовать об увеличении трофии водоема [Sládečková, Sládeček, 1993]. Для озера, как и в 1990 г. [Костина, 1992 (Kostina, 1992)], были характерны невысокие биомассы цианопрокариот (биомасса варьировала в пределах от 0 до 0.29 мг/л в 2014 г. и от 0 до 0.21 мг/л в 2015 г.), в то время как в исследованиях 80-ых гг. они начинали доминировать в эпилимнионе водоема (<10 мг/л) с установлением температурной стратификации и сохраняли лидирующие позиции до начала осени [Экосистема озера..., 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989)].

Таблица 2. Средняя за вегетационный сезон биомасса некоторых отделов водорослей (мг/л) на разных участках оз. Плещеево в 1990 г. [Костина, 1992 (Kostina, 1992)] и в 2014–2015 гг., “–” – отсутствие данных

Table 2. The average biomass of some algae division (mg/l) in different parts of the lake during the growing season in the Pleshcheyevo Lake in 1990 [Kostina, 1992] and in 2014–2015, “–” – data is absence

Участок Station	Отдел Division	Пелагиаль Pelagic zone	Сублитораль sublittoral zone	Литораль Shallow waters	Литораль на- против устья р. Трубеж Littoral near the Trubezh River	Литораль на- против истока р. Векса Littoral near the Vexa River
1990 г.	Диатомовые Bacillariophyta	0.23	0.15	0.07	0.13	0.08
2014 г.		0.74±1.48	0.40±0.55	–	0.73±0.63	0.34±0.45
2015 г.		2.06±3.70	2.07±3.65	1.56±2.97	3.06±5.36	1.57±2.83
1990 г.	Зеленые Chlorophyta	0.46	0.06	0.04	0.05	0.22
2014 г.		0.02±0.02	0.00±0.00	–	0.02±0.01	0.01±0.0
2015 г.		0.03±0.04	0.02±0.01	0.02±0.02	0.04±0.04	0.02±0.02
1990 г.	Динофитовые Dinophyta	0.29	0.00	0.02	0.12	0.05
2014 г.		0.53±0.54	0.15±0.17	–	0.28±0.59	0.05±0.06
2015 г.		0.35±0.58	0.19±0.57	0.67±1.30	0.29±0.63	0.17±0.35
1990 г.	Криптофитовые Cryptophyta	0.02	0.01	0.02	0.10	0.01
2014 г.		0.14±0.08	0.11±0.06	–	0.22±0.13	0.20±0.15
2015 г.		0.19±0.14	0.15±0.10	0.15±0.10	0.29±0.17	0.14±0.14
1990 г.	Цианопрокариоты Cyanoprokaryota	0.16	0.02	0.03	0.06	0.01
2014 г.		0.02±0.04	0.06±0.13	–	0.02±0.05	0.00±0.01
2015 г.		0.03±0.05	0.01±0.03	0.03±0.06	0.04±0.09	0.01±0.03

Пространственное распределение фитопланктона. Пелагиаль, литораль и сублитораль озера характеризовались высокой степенью флористического сходства – коэффициент Сёренсена варьировал от 60–72% в 2014 г. и от 70–76% в 2015 г. Сезонная динамика биомассы водорослей озера на разных участках отличалась между собой незначительно (рис. 2, 3). Структура фитопланктона на исследуемых станциях озера весной, летом и осенью характеризовалась значительным сходством (рис. 4). Однако, как и в предыдущих исследованиях [Экосистема озера..., 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989); Костина, 1992 (Kostina, 1992)] исключение составила литораль напротив р. Трубеж, где повышался вклад диатомовых водорослей, среди доминирующих отмечены виды, характерные для этой реки (*Diatoma* sp., *Caloneis* sp., *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Navicula* spp.). На станциях отбора проб летом существенно возрастало варьирование доли динофитовых и криптофитовых водорослей, которые, активно перемещаясь в толще воды, способны выбирать наиболее оптимальные условия освещения и питания.

Значения биомассы водорослей на разных участках водоема различались не достоверно ($H = 0.30$, $p = 0.86$ и $H = 0.57$, $p = 0.75$ между литоральной, сублиторальной и глубоководной зоной озера в 2014 г. и 2015 г. соответственно). Средняя биомасса фитопланктона литоральной зоны в 2014 г. и 2015 г. составила 0.96 ± 0.84 мг/л и 2.71 ± 3.52 мг/л соответственно, в сублиторальной – 0.73 ± 0.66 мг/л и 2.40 ± 3.40 мг/л и в глубоководной – 1.29 ± 1.66 мг/л и 2.67 ± 3.46 мг/л. Некоторые различия в биомассе фитопланктона в отдельные периоды между участками озера связаны с особенностями горизонтальной циркуляции водной массы [Поддубный, Литвинов, 1983 (Poddubnyi, Litvinov, 1983)].

Вертикальное распределение фитопланктона. В период весенней гомотермии в 2014 г. доминирующий комплекс фитопланктона по биомассе по всей водной толще был представлен криптофитовыми и динофитовыми водорослями *Cryptomonas curvata*, *C. ovata*, *Peridiniopsis* sp. В поверхностном горизонте к ним присоединялась крупноклеточная диатомея *Stephanodiscus neoastrea*. До 15-метрового горизонта масса клеток водорослей распределялась равномерно по всей водной толще (рис. 5 а). Ниже наблюдалось увеличение рассматриваемого показателя почти в два раза за счет большего вклада криптононад в биомассу фитопланктона. В 2015 г. состав водорослей во всех изучаемых горизонтах был одинаков и представлен диатомовой *Aulacoseira islandica*. Основная масса клеток сосредотачивалась в слое 3–5 м (рис. 5 б). В 2016 г. биомасса водорослей на всех исследованных горизонтах распределялась равномерно. От поверхности до дна преобладали диатомеи *Asterionella formosa* (рис. 5 в).

В середине лета в водной толще наблюдались существенные различия в составе и обилии водорослей. В верхнем двухметровом слое эпилимниона биомасса фитопланктона была минимальной (рис. 5 г). Далее наблюдался рост биомассы фитопланктона с глубиной, максимальных значений она достигла в придонных слоях. Основу массы клеток верхнего слоя водной толщи составляла *Asterionella formosa*, на горизонтах от 2 до 15 м к ней присоединились крупноклеточные динофлагелляты *Ceratium hirundinella* и *Diplopsalis acuta*. В придонном слое воды была обнаружена в массе диатомовая водоросль *Stephanodiscus neoastrea*, видимо опускавшаяся на дно после активной вегетации в июне.

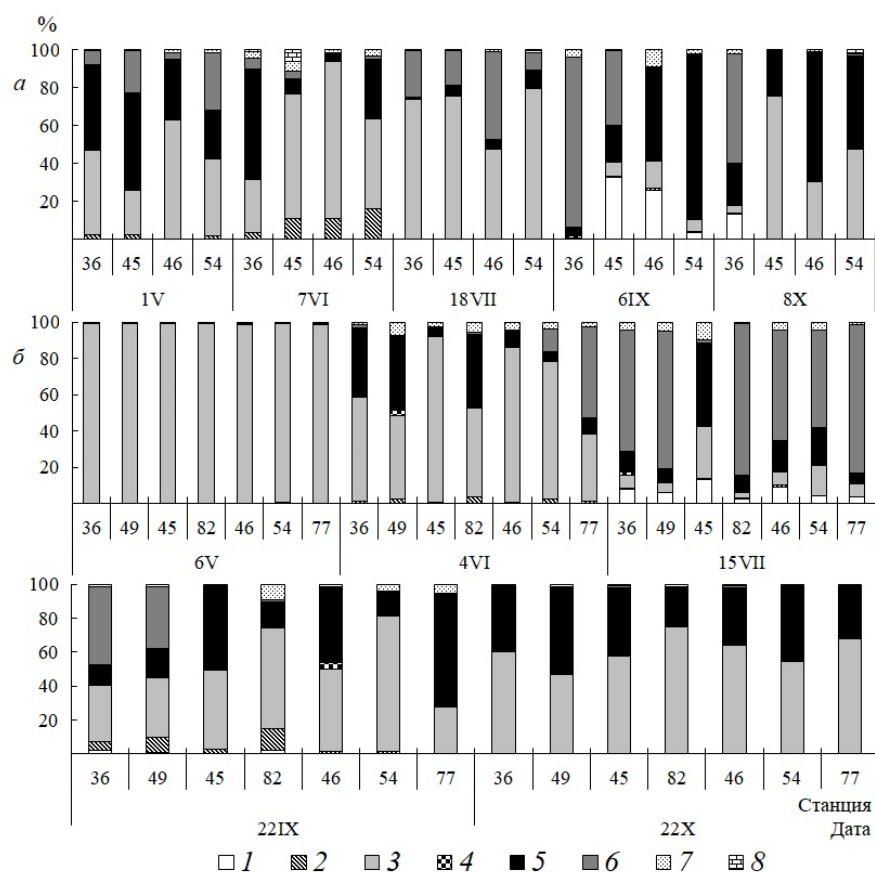


Рис. 4. Соотношение разных групп водорослей в общей биомассе фитопланктона в оз. Плещеево в 2014 г. (а) и в 2015 г. (б), где 1 – цианопрокариоты, 2 – золотистые, 3 – диатомовые, 4 – желтозеленые, 5 – криптофитовые, 6 – динофитовые, 7 – зеленые, 8 – эвгленовые водоросли.

Fig. 4. Ratio of different algae groups in total phytoplankton biomass in the Lake Pleshcheevo in 2014 (a) and 2015 (b), 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Chrysophyta, 3 – Bacillariophyta, 4 – Xanthophyta, 5 – Cryptophyta, 6 – Dinophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta.

В 2015 г. в верхних слоях воды концентрировались цианопрокариоты при доминировании *Anabaena lemmermannii* P.G. Richter. Ниже наблюдалось массовое развитие динофитовых водорослей *Ceratium hirundinella* с максимумом биомассы на горизонте 6–10 м (рис. 5 д). К ней в зависимости от глубины присоединялись криптомонады *Cryptomonas curvata* и *C. ovata*, а также диатомеи *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim. и *Fragilaria crotonensis*. В середине лета 2016 г. от поверхности до дна по биомассе преобладала *Ceratium hirundinella*, которая, как и в предыдущие периоды наблюдений достигала максимальных величин на горизонте 6–10 м (рис. 5 е). Осенью 2014 г. биомасса водорослей равномерно распределялась до 10-метрового горизонта (рис. 5 ж). Ниже наблюдалось существенное снижение значений этого показателя. В 5-метровом слое воды активно развивались цианопрокариоты (*Anabaena spiroides*), им сопутствовала динофлагеллята *Ceratium*

hirundinella. Она же и составляла основу биомассы нижележащих горизонтов. В 2015 г. по всей водной толще в составе доминирующего комплекса встречалась *Fragilaria crotonensis*, при этом в эпилимнионе все еще присутствовала динофлагеллята *Ceratium hirundinella*, а в придонных слоях отмечалась крупноклеточная диатомовая водоросль *Stephanodiscus neoastrea*, которая, по-видимому, опускалась на дно после массовой вегетации. Максимум биомассы фитопланктона достигала на горизонте 11–15 м (рис. 5 з). В 2016 г. состав доминантов по биомассе фитопланктона на всех исследуемых горизонтах не отличался. От поверхности до дна превалировали диатомовые и криптофитовые водоросли. Основу биомассы составляли *Stephanodiscus neoastrea*, *Aulacoseira islandica* и *Cryptomonas curvata*. Наибольших величин показатель обилия фитопланктона, как и в прошлом году, достигал в слое воды 11–15 м (рис. 5 у).

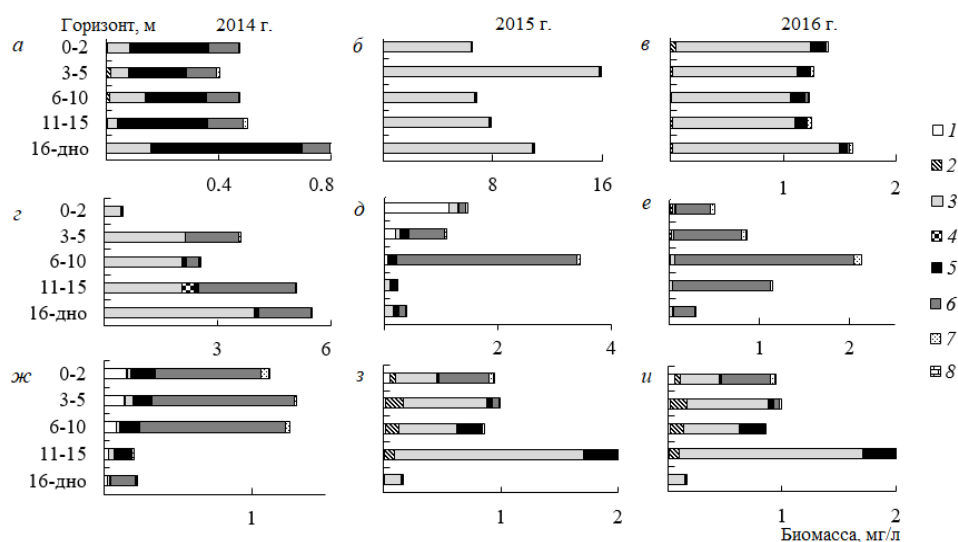


Рис. 5. Вертикальное распределение биомассы фитопланктона в пелагиали оз. Плещеево весной (*a–в*), летом (*z–e*) и осенью (*жс–и*) в 2014–2016 гг., где 1 – цианопрокариоты, 2 – золотистые, 3 – диатомовые, 4 – желтозеленые, 5 – криптофитовые, 6 – динофитовые, 7 – зеленые, 8 – эвгленовые водоросли.

Fig. 5. Vertical distribution of phytoplankton biomass in the pelagial zone of Lake Pleshcheevo in the spring (*a–в*), summer (*z–e*) and autumn (*жс–и*) in 2014–2016, 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Chrysophyta, 3 – Bacillariophyta, 4 – Xanthophyta, 5 – Cryptophyta, 6 – Dinophyta, 7 – Chlorophyta, 8 – Euglenophyta.

В период весенней и осенней гомотермии состав водорослей одинаков во всей толще, чему способствовало активное перемешивание водной массы. С установлением температурной стратификации толщи воды наблюдалась некоторая неоднородность в распределении доминирующих видов и биомассы фитопланктона по горизонтам. Это связано главным образом с особенностями самих видов, а также с условиями их обитания: температурой, освещением, распределением биогенных элементов в водной толще. Известно, что динофитовые и криптофитовые водоросли могут активно передвигаться в воде в поисках оптимальных условий питания и освещения благодаря жгутикам [Carty, 2003]. Являясь миксотрофами, то есть способными к гетеротрофному питанию, они имеют конкурентные преимущества перед другими видами водорослей

[Трифонов, 1990 (Trifonova, 1990)]. Также вклад в биомассу фитопланктона на придонных горизонтах могли вносить опускающиеся на дно диатомовые водоросли, которые находились на спаде вегетации. Подобные закономерности вертикального распределения фитопланктона озера отмечались и ранее [Экосистема озера..., 1989 (Ecosystem of Lake Pleshcheevo, 1989); Костина, 1992 (Kostina, 1992)]. Таким образом, вертикальное распределение водорослей оз. Плещеево было характерно для стратифицированных мезотрофных водоемов умеренной зоны: достаточно сходный состав фитопланктона в период осенней и весенней гомотермии и максимальная биомасса за счет подвижных форм в срединных и придонных горизонтах с установлением летней стратификации [Трифонов, 1990 (Trifonova, 1990)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Значение средневегетационной биомассы водорослей позволило отнести оз. Плещеево к водоемам мезотрофного типа. Полученные величины входили в рамки значений, отмеченных для водоема ранее. В структуре фитопланктона по сравнению с 80 и 90-ыми гг. произошли некоторые изменения. Наблюдалось увеличение биомассы криптофитовых водорослей, являющихся миксотрофами и служащих показателями эвтрофирования. Распределение фитопланктона по акватории озера было равномерным. Отмечены некоторые от-

личия флористического состава водорослей участка, прилегающего к г. Переславль-Залесский (устье р. Трубеж). Для вертикального распределения фитопланктона озера был характерен сходный состав водорослей по всей водной толще в период осенней и весенней гомотермии и максимальная биомасса фитопланктона за счет подвижных форм в срединных и придонных горизонтах с установлением летней стратификации. По показателям фитопланктона озеро можно отнести к о-β – мезосапробному водоему.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность М. И. Малину, А. И. Цветкову, Д. П. Карабанову, Д. Д. Павлову, М. И. Базарову, Р. З. Сабитовой за помощь в сборе материала. Работа выполнена в рамках с государственного задания (тема № АААА-А18-118012690096-1) при поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балонов И.М. Изменение сапробности озера Плещеево // Вопросы формирования природных вод в условиях антропогенного воздействия. Л., 1981.
- Борисов П.Г. Ряпушка озера Переславского // Труды научного института рыбного хозяйства. М., 1924. Т. 1.
- Ильинский А.Л. О фитопланктоне озер Ярославской области // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970. 387 с.
- Кастальская–Карзинкина М.А. Количественный и весовой учет планктона Переславского озера // Труды Лимнологической станции в Косине. М., 1934. Вып. 17. С. 71–83.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробионтов и ихтиологов. Петрозаводск. Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 50–114.
- Костина Т. Б. Фитопланктона озера Плещеево в 1990 г. // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль, 1992. С. 28–39.
- Ляшенко О.А. Сравнительный анализ планктонных альгофлор озер Неро и Плещеево // Ботанический журнал. 2003. Т. 88. № 3. С. 30.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. С. 37.
- Поддубный С.А., Литвинов А.С. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
- Пырина И.Л., Ляшенко О.А. Состав и продуктивность фитопланктона озера Плещеево на современном этапе // Труды Всерос. науч. конф., вып. 3. Переславль-Залесский, 1992. С. 48–54.
- Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 180 с.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Carty S. Dinoflagellates // Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification. Elsevier Sc.: Academic Press, 2003. P. 685–714.
- Lyashenko O.A. Structure and seasonal succession of phytoplankton of lake Pleshcheyevo (Russian Federation) // Hydrobiological Journal. 2004. T. 40. № 1. P. 51–59.
- Pantle F., Buck H. Die Biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96. H. 18. 604 s.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol., 1973. H. 7. P. 1–218.
- Sládečková A., Sládeček V. Bioindication within the aquatic environment // Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica. 1993. Vol. 7. № 1–2. P. 3–69.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd 26. P. 1–175.

REFERENCES

- Balonov I.M. 1981. Izmeneniye saprobnosti ozera Pleshcheyevo [Change in the saprobity of Lake Pleshcheyevo] // Voprosy formirovaniya prirodnykh vod v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya. L. [in Russian]
- Borisov P.G. 1924. Ryapushka ozera Pereslavskogo [Ryapushka Lake Pereslavsky] // Trudy nauchnogo instituta rybnogo khozyaystva. M., V. 1. [in Russian]
- Il'inskiy A.L. 1970. O fitoplanktone ozer Yaroslavskoy oblasti [On the phytoplankton of the lakes of the Yaroslavl Region] // Oзера Yaroslavskoy oblasti i perspektivy ikh khozyaystvennogo ispol'zovaniya. Yaroslavl', 387 s. [in Russian]
- Kastal'skaya–Karzinkina M.A. 1934. Kolichestvennyy i vesovoy uchet planktona Pereslavskogo ozera [Quantitative and weight records of the plankton of Lake Pereslav] // Trudy Limnologicheskoy stantsii v Kosine. M., V. 17. S. 71–83. [in Russian]
- Kitaev S.P. 2007. Osnovy limnologii dlya gidrobiontov i ikhtologov [Fundamentals of limnology for hydrobionts and ichthyologists]. Petrozavodsk. Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN, 395 s. [in Russian]
- Korneva L.G. 1993. Fitoplankton Rybinskogo vodokhranilishcha: sostav, osobennosti raspredeleniya, posledstviya evtrofirovaniya [Phytoplankton of the Rybinsk Reservoir: composition, distribution features, consequences of eutrophication] // Sovremennoye sostoyaniye ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha. SPb.: Gidrometeoizdat, S. 50–114. [in Russian]
- Kostina T.B. 1992. Fitoplankton ozera Pleshcheyevo v 1990 g. [Phytoplankton of Lake Pleshcheevo in 1990] // Faktory i protsessy evtrofikatsii ozera Pleshcheyevo. Yaroslavl', S. 28–39. [in Russian]

- Lyashenko O.A. 2003. Comparative analysis of plankton algal floras of Nero and Pleshcheevo lakes // *Botanicheskiy zhurnal*. V. 88. № 3. S. 30. [in Russian]
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov. 1975 [Methods of studying biogeocenoses in inland water methods of quantitative analysis in faunistic studies]. M. 287 s. [in Russian]
- Mirkin B.M., Rozenberg G.S. *Tolkoviy slovar' sovremennoy phytocenologii* [Explanatory dictionary of modern phytocenology]. M.: Nauka, 1983. S. 37. [in Russian]
- Poddubnyi S.A., Litvinov A.S. 1983. O gorizontal'noy tsirkulyatsii vod v oz. Pleshcheyevo [On the horizontal circulation of water in the lake. Pleshcheyevo] // *Funktsionirovaniye ozernykh ekosistem*. Rybinsk. [in Russian]
- Pirina I.L., Lyashenko O.A. 1992. Sostav i produktivnost' fitoplanktona ozera Pleshcheyevo na sovremennom etape [Composition and productivity of phytoplankton in Lake Pleshcheyevo at the present stage] // *Trudy Vseros. nauch. konf.*, V. 3. Pereslavl'-Zalesskiy, S. 48–54. [in Russian]
- Trifonova I.S. 1990. *Ekologiya i suktessiya ozernogo fitoplanktona* [Ecology and succession of phytoplankton lakes]. L.: Nauka. 180 s. [in Russian]
- Ecosystem of Lake Pleshcheevo. 1989. L.: Nauka. 264 s. [in Russian]
- Carty S. *Dinoflagellates // Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Elsevier Sc.: Academic Press, 2003. P. 685–714.
- Lyashenko O.A. Structure and seasonal succession of phytoplankton of lake Pleshcheyevo (Russian Federation) // *Hydrobiological Journal*. 2004. T. 40. № 1. P. 51–59.
- Pantle F., Buck H. *Die Biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach*. 1955. Bd. 96. H. 18. 604 s.
- Sládeček V. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol.*, 1973. H. 7. P. 1–218.
- Sládečková A., Sládeček V. Bioindication within the aquatic environment // *Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica*. 1993. Vol. 7. № 1–2. P. 3–69.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // *Wasser und Abwasser*. 1983. Bd 26. P. 1–175.

THE PHYTOPLANKTON OF LAKE PLESCHEEVO IN 2014–2016

E. G. Sakharova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,
e-mail: katya.sah@mail.ru*

The study of the species composition, seasonal dynamics, horizontal and vertical distribution of phytoplankton biomass of Lake Pleshcheevo was carried out during the growing seasons 2014–2016. According to the phytoplankton biomass, Lake Pleshcheevo has a mesotrophic trophic status. The biomass of cryptophyte algae increased in comparison with the 80s and 90s. Some differences in the algae species composition of the site, near the town of Pereslavl-Zalessky (the mouth of the Trubezh River), are revealed. The phytoplankton vertical distribution in the lake was characterized by a similar algae composition throughout the water column during the autumn and spring homothermy and the maximum of the phytoplankton biomass due to development the moving forms in the middle and the bottom horizons with the establishment of the summer stratification. Lake belonged to α - β – mesosaprobic waters, according to the biomass and species composition of phytoplankton.

Keywords: phytoplankton, Lake Pleshcheevo, seasonal dynamics, spatial distribution, vertical distribution

СОСТАВ И СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

С. М. Жданова, Р. З. Сабитова, М. В. Цветкова

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: zhdanova83@gmail.com

Состав и обилие зоопланктона изучены в 2012–2016 гг. в глубоководном стратифицированном мезотрофном озере Плещеево Ярославской области (Россия). За период исследования в водоеме зарегистрировано 130 видов коловраток и ракообразных. Численность и биомасса планктонных животных в исследованный период были ниже или близки к величинам, указанным для 1979–1996 гг. Открытая литораль озера чаще характеризовалась низкими количественными показателями зоопланктона по сравнению с более глубокими участками (>4 м). Выявлены межгодовые вариации общей численности и биомассы зоопланктона в различные сезоны года, обусловленные климатическими особенностями разных лет и различиями в сроках сбора проб. Состав доминантных видов коловраток и ракообразных в период 2012–2016 гг. близок к указанному ранее в 1979–1996 гг. Виды *Synchaeta lakowitziana*, *S. kitina*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Thermocyclops oithonoides* впервые отмечены в качестве доминантов зоопланктона озера.

Ключевые слова: зоопланктон, видовой состав, динамика численности и биомассы.

DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10010

ВВЕДЕНИЕ

Одним из важных направлений гидро-биологических исследований выступает многолетнее изучение структуры и обилия компонентов водных экосистем. Это позволяет отслеживать изменения, происходящие в водных объектах, и выявлять их причины.

Длительные наблюдения за зоопланктоном ведутся на озерах Глубокое Московской области [Коровчинский, Бойкова, 2009 (Korovchinsky, Boykova, 2009); Коровчинский и др., 2017 (Korovchinsky et al., 2017)], Красное Ленинградской области [Многолетние, 2008 (Mnogoletniye, 2008); Трифонова, Макартеца, 2006 (Trifonova, Makartseva, 2006)]. На примере озера Красное показано, что при относительно стабильной биогенной нагрузке состояние биологических сообществ озера во многом определяется колебаниями уровня воды и температурными условиями [Многолетние, 2008 (Mnogoletniye, 2008)].

Исследования зоопланктона озера Плещеево имеют многолетнюю историю, о чем достаточно подробно описано в работе [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Первые сведения о планктонных животных озера принадлежали к 30-м годам прошлого века. Они носили фаунистический характер и касались в основном литорали [Борисов, 1924 (Borisov,

1924); Кастальская-Карзинкина, 1934 (Kastal'skaya-Karzinkina, 1934); Корде, 1928 (Korde, 1928); Ласточкин, 1930 (Lastochkin, 1930); Первухин, 1927 (Pervukhin, 1927)]. Для следующего периода исследования (60-е–начало 70-х гг.) характерна спорадичность сбора материалов на водоеме [Маковеева и др., 1964 (Makoveeva et al., 1964); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Полномасштабные исследования зоопланктона проводились с 1979 по 1996 гг. сотрудниками ИБВВ РАН [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В конце 80–начале 90-х гг. к работам ИБВВ РАН на озере подключился Ярославский государственный университет [Медянцева, 1996 (Medyantseva, 1996); Медянцева, Семерной, 1997 (Medyantseva, Semernoy, 1997)]. К более поздним публикациям относится работа И. К. Ривьер [Rivier, 2012], в которой рассмотрены особенности популяции крупного рачка *Bythotrephes brevimanus* Lilljeborg, приведен список и относительное обилие видов, найденных в глубоководной части озера в августе 2008 г.

Цель настоящей работы – характеристика состава, структуры и обилия зоопланктона озера Плещеево по данным 2012–2016 гг.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Район исследования. Озеро Плещеево (56°43'–56°48'с.ш., 38°43'–38°50'в.д.) ледникового происхождения (51.5 км²) имеет правильную овальную форму. Литоральная зона с глубиной до 3 м составляет 21.2% общей площади озера, наибольшая глубина – 24 м. Озеро относится к типичным димиктическим водоемам с весенней и осенней гомотермией, хорошо вы-

раженным летним расслоением водной толщи и обратной зимней стратификацией водной массы [Экосистема ..., 1989 (Ekosistema ..., 1989)].

Сбор и обработка проб. Исследования зоопланктона проводили в 2012–2016 гг. на различных участках акватории озера [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018; Сабитова,

Цветков, 2016 (Sabitova, Tzvetkov, 2017)], количество проб и время сбора отражено в таблице 1. Планктонных животных собирали в пелагиали (глубина 14–24 м) и сублиторали (глубина 4–8 м) с помощью планктобатов Дьяченко-Кожевникова (2012–2013 гг.) объемом 5 л и Ван Дорна (2014–2016 гг.) объ-

емом 4.2 л по горизонтам (по два подъема) через 1 м (на станциях с глубинами 3–4 м) или через 2 м (на станциях с глубинами >4 м) с последующей фильтрацией через планктонное сито (размер ячеек 64 мкм). Содержимое всех подъемов с каждой станции сливалось в отдельную склянку.

Таблица 1. Температуры воды и количество проб зоопланктона, собранных на разных участках озера Плесеево в период исследования 2012–2016 гг.

Table 1. Water temperatures and the number of samples of zooplankton collected at different sites of Lake Plescheyevo during the study period of 2012–2016

Дата Date	Открытая литораль Open litoral		Сублитораль Sublitoral		Пелагиаль / Pelagial			
					Эпилимнион Epilimnion	Металимнион Metalimnion	Гиполимнион Hipolimnion	n
	T, °C*	n	T, °C	n	T, °C	T, °C	T, °C	
25/07/12	–	–	–	–	<u>20.0</u> 19.2–21.1	<u>12.0</u> 7.5–18.0	<u>6.4</u> 6.1–7.5	2
06/06/13	<u>18.7</u> 15.2–21.6	3	<u>15.7</u> 6.6–21.2	2	<u>19.1</u> 18.5–20.0	<u>8.6</u> 6.1–15.1	<u>4.0</u> 3.8–4.9	4
03/08/13	<u>19.0</u> 18.6–19.5	3	<u>17.7</u> 9.6–19.1	<u>3</u>	<u>19.1</u> 17.6–21.1	<u>8.3</u> 5.4–15.1	<u>5.0</u> 4.3–5.0	3
03/05/14	<u>7.2</u> 5.5–10.5	2	<u>6.6</u> 5.5–10.5	4		<u>6.7</u> 5.3–7.2		6
07/06/14	<u>22.8</u> 18–26	3	<u>15.7</u> 10.4–19.6	3	<u>18.7</u> 16.2–21.5	<u>11.1</u> 7.9–15.3	<u>7.2</u> 7.1–7.6	2
18/07/14	<u>21.2</u> 18.4–22.8	3	<u>17.9</u> 15.9–21	6	<u>18.6</u> 16–22.3	<u>10.9</u> 7.9–14.7	<u>7.4</u> 7.3–7.6	7
05/09/14	<u>17.1</u> 14.6–18.6	3	<u>16.7</u> <u>16.4–17.0</u>	4	<u>16.7</u> 16.6–16.9	<u>11.4</u> 8.3–16.3	<u>7.8</u> 7.7–7.9	7
08/10/14	<u>10.2</u> 7.98–10.8	3	<u>10.1</u> 9.2–10.5	1		<u>10.0</u> 8–10.3		2
06/05/15	<u>8.1</u> 6.2–12.9	5	<u>6.2</u> 5.1–7.1	6		<u>5.6</u> 4.7–6.3		7
04/06/15	<u>18.2</u> 14.9–20.8	3	<u>15.9</u> 11.7–19.2	1	<u>17.6</u> 15.6–19.5	<u>9.2</u> 7.6–11.4	<u>6.6</u> 6.4–7.2	2
04/07/15	<u>18.6</u> 16.9–20	3	<u>18.0</u> 17.5–18.5	4	<u>18.8</u> 18.3–19	<u>11.9</u> 8.2–17.1	<u>7.2</u> 7–7.6	3
22/09/15	<u>15.9</u> 14.2–17	3	<u>15.7</u> 15.2–16.1	1	<u>15.8</u> 15.3–16.9	<u>10.9</u> 8.5–14	<u>7.8</u> 7.6–8.1	3
22/10/15	<u>6.5</u> 3.1–8.0	3	<u>7.4</u> 7–8.1	1		<u>8.2</u> 8.1–8.2		2
22/04/16	<u>3.7</u> 2.1–11.4	3	<u>2.5</u> 2–4.4	1		<u>2.2</u> 1.9–2.3		
27/07/16	<u>25.1</u> 23.2–27.6	3	<u>22.1</u> 19.4–23.5	1	23.2 20.5–25.8	<u>12.3</u> 8.2–17.6	<u>7.3</u> 7–7.9	3
15/09/16	<u>14.2</u> 9.4–15.3		<u>14.9</u> 13.2–15.3		<u>15.0</u> 14.9–15	<u>9.8</u> 8.7–10.5	<u>7.8</u> 7.5–8.3	3
03/11/16	<u>4.1</u> 3.6–4.5	2	<u>4.2</u> 4.1–4.3	1		<u>4.7</u> 4.7–4.8		2

Примечание. “*” – над чертой среднее, под чертой – минимальные и максимальные значения; n – число проб зоопланктона, прочерк – отсутствие данных/

Note. “*” – above the line – average, below the line – the minimum and maximum values; n – the number of samples of zooplankton; dash – lack of data.

Такая интегрированная проба принималась как средняя для всей толщи воды на данной станции. В период летней стагнации в пелагиали озера зоопланктон собирали через два метра (по два подъема), содержимое подъемов из эпилимниона, металимниона и гиполимниона

сливалось в три (две) отдельные склянки. На одной станции в глубоководной зоне сбор проб проводился планктобатовометром через 2–4 м (по 2 подъема), содержимое подъемов сливалось в отдельные склянки по слоям 0, 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22 м. В настоящей ра-

боте использованы усредненные данные на столб воды. На станциях, расположенных в литорали (глубина 1 м), зоопланктон собирали мерным ведром, профильтровывая 50 л воды через планктонное сито (размер ячеек 64 мкм). Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по общепринятой в гидробиологии методике [Методические рекомендации, 1984 (Metodicheskiye rekomendatsii, 1984)]. Для видовой идентификации планктонных животных использовали определители [Кутикова, 1970 (Kutikova, 1970); Определитель ..., 2010 (Opredelitel' ..., 2010)]. Номенклатура коловраток приведена в соответствии с [Segers, 2007], ветвистоусых ракообразных [Kotov et al., 2013], веслоногих ракообразных [Определитель..., 2010 (Opredelitel' ..., 2010)]. Биомассу зоопланктона рассчитывали на основе уравнений размерно-весовой зависимости [Балушкина, Винберг, 1979 (Balushkina, Vinberg,

1979); Ruttner-Kolisko, 1977]. Численность популяций копепод оценивали с учетом копеподитов и науплиусов, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием взрослых рачков. Доминантными считались виды с относительным обилием >10% численности коловраток или ракообразных [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. Морфотипы р. *Bosmina* (*Eubosmina*) учитывались при расчете общего числа видов, видового богатства и доминантных видов как отдельные виды.

Концентрацию растворенного кислорода, электропроводность и температуру воды измеряли портативным прибором YSI-85 (YSI Inc., USA).

Математический анализ. Для сравнения количественных показателей зоопланктона различных участков озера и в разные периоды использовали непараметрический критерий Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Климатические особенности вегетационных периодов 2014–2016 гг. Климатическая весна в 2014–2016 гг. наступала рано, но после нее неоднократно отмечались заморозки. Весна установилась раньше всего в 2016 г. – с 8.04 по 12.04, позже в 2015 г. – с 10.04 по 14.04 и в 2014 г. – с 13.04 по 17.04. Весна 2014 г. была самая теплая за весь период наблюдений. В апреле 2014 г. сумма активных температур выше 4°C составила 611.4°C × сут, в 2015 г. – 528.3°C × сут, в 2016 г. – 608°C × сут.

Закраины на озере появлялись в последней декаде марта 2014 г., подвижки льда и разводья начинались с 1 апреля. С 5 апреля – редкий плавучий лед, и к середине апреля озеро было полностью свободно ото льда. В первой декаде апреля 2015 г. на озере имел место ледостав, во второй декаде появлялись закраины, подвижки льда, разводья до 18 апреля. С 26 апреля озеро освободилось ото льда. В 2016 г. в начале апреля на озере еще наблюдали ледостав. С 3 апреля появлялись закраины, потом подвижки льда. С 8 апреля – редкий плавучий лед, он сохранялся до середины 3-й декады. Май 2014 г. был аномально теплым. До 20 мая 2015 г. погода на Европейской территории России была холоднее обычной, и май 2015 г. не относится к числу очень теплых. В мае 2016 г. среднемесячная температура превышала норму.

Лето 2014 г. было одним из самых жарких в Северном полушарии за период наблюдений. Июнь 2014 г. характеризовался жаркой погодой в первую декаду. Во вторую и третью декады жара сменилась холодом до 4.4°C.

Июль характерен аномально жаркой и сухой погодой. В августе на большей европейской территории России сохранилась жара. Июнь 2015 г. был аномально теплым, среднемесячная температура выше нормы. Июль был дождливым, выпало почти две нормы месячной нормы. Август прохладный. Основное тепло пришлось на конец первой декады – начало второй декады, с постепенным закономерным снижением температуры к осени. Осадки почти соответствовали норме. Начало лета 2016 г. больше похоже на затянувшуюся весну. Воздух начал прогреваться к середине июня. Июль 2016 г. – самый жаркий месяц в истории России. Август также характерен аномально теплой погодой. Лето 2016 г. было самым жарким из трех изучаемых сезонов – сумма эффективных температур выше 10°C в 2016 г. составила 1653°C × сут, в 2014 г. – 1571°C × сут, в 2015 г. – 1501°C × сут.

Сентябрь 2014 г. по температуре близок к норме. В октябре – аномально холодная погода. Среднемесячная температура ноября была в пределах нормы, но этот месяц самый сухой за последний 50 лет. Ледовые явления на озере начали проявляться еще 18 октября, первыми заберегами. К 25 октября озеро покрыто льдом полностью. Сентябрь 2015 г. на Европейской территории России характерен исключительно теплой погодой. Октябрь был холодный и сухой. Ноябрь теплее нормы. На озере береги стали появляться в 3-й декаде ноября, а неполный ледостав сформировался в самом конце декабря. Осень 2016 г. – самая холодная из всех трех наблюдаемого периода.

После прохладного сентября на европейской территории России установилась теплая погода в октябре. Ноябрь был достаточно холодным. Ледовые явления на озере начались с 4 ноября заберегами, неполный ледостав зафиксирован с 29 ноября. Осень 2015 г. была самой теплой из трехлетнего периода наблюдений. Сумма активных температур выше 4°C составила осенью 2015 г. 492.8°C × сут, 2014 г. – 456.0°C × сут, 2016 г. – 384.3°C × сут.

По среднегодовому значению наименьший уровень вод фиксировался в 2015 г. (137.51 м БС), наивысший средний уровень – в 2016 г. (137.65 м БС). В 2014 г. этот уровень

имел промежуточное значение 137.56 м БС. [Автоматизированная..., электронный ресурс (Avtomatizirovannaya)]. Разница между самым низким и самым высшим абсолютным уровнем озера за период наблюдения – 66 см.

Таксономический состав зоопланктона. За период исследований 2012–2016 гг. в водоеме зарегистрировано 130 видов планктонных животных (табл. 2). Коловратки представлены 73 видами, ветвистоусые ракообразные – 41, веслоногие – 16. Для коловраток характерно наибольшее число видов, среди них наиболее богаты семейства Brachionidae и Synchaetidae (по 11 видов).

Таблица 2. Состав видов зоопланктона в озере Плещеево в разные периоды наблюдений

Table 2. Species composition of zooplankton in Lake Pleshcheyevo in different periods of observation

Таксон Taxon	Год/ Year			
	1919–1931*	1959–1974**	1979–1996***	2012–2016
ТИП ROTIFERA				
КЛАСС EUROTATORIA				
ПОДКЛАСС BDELLOIDEA				
сем. Philodinidae				
<i>Dissotrocha macrostyla</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>Dissotrocha aculeata</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>Philodina roseola</i> Ehrenberg	–	–	+	–
<i>Philodina</i> sp.	–	–	+	–
<i>Rotaria rotaria</i> Pallas	–	–	+	–
<i>R. neptunia</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>R. tardigrada</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>Rotaria</i> sp.	–	–	–	+
Bdelloidea gen. sp.	–	–	–	+
ПОДКЛАСС MONOGONTA				
НАДОТРЯД PSEUDOTROCHA				
ОТРЯД PLOIMA				
сем. Asplanchnidae				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	–	+	+
<i>A. girodi</i> De Geurne ****	–	–	–	+
<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schränk)	–	–	+	–
сем. Brachionidae				
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse	–	–	+	–
<i>Brachionus angularis</i> Gosse	–	–	+	+
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	–	–	+	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	–	–	+	–
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	–	–	+	+
<i>B. leydigii</i> Cohn	–	–	+	–
<i>B. variabilis</i> Hempel	–	–	+	–
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+	+
syn. <i>Anuraea cochlearis</i> Gosse				
<i>K. hiemalis</i> Carlin	–	–	+	+
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+	+	+	+
syn. <i>Anuraea aculeata</i> Ehrenberg				
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	+	–	+	+
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg)	+	–	+	+
<i>Notholca foliacea</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>Notholca labis</i> Gosse	–	–	+	–
<i>N. squamula</i> (Müller)	+	–	+	+
syn. <i>Notholca striata striata</i> frigida Rylov				
<i>Platias quadricornis</i> (Ehrenberg)	–	–	+	+
<i>P. patulus</i> (Müller)	–	–	+	+

Таксон Taxon	Год/ Year			
	1919–1931*	1959–1974**	1979–1996***	2012–2016
сем. Dicranophoridae				
<i>Dicranophorus uncinatus</i> (Milne)	+	–	–	–
сем. Euchlanidae				
<i>E. deflexa</i> Gosse	–	–	+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg)	+	–	+	+
<i>E. incisa</i> Carlin ****	–	–	–	+
<i>E. lyra</i> Hudson	–	–	+	+
<i>E. lucksiana</i> Hauer	–	–	+	+
<i>E. oropha</i> Gosse	+		+	+
<i>E. pyriformis</i> Gosse ****	–	–	–	+
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg ****	–	–	–	+
сем. Gastropodidae				
<i>Ascomorpha agilis</i> Zacharias **	–	–	–	+
<i>A. eucaudis</i> Perty	–	–	+	+
<i>A. minima</i> Hofsten ****	–	–	–	+
<i>A. ovalis</i> (Bergendal)	+	–	+	+
syn. <i>Chromogaster ovalis</i> (Bergendal)				
<i>A. saltans</i> Bartsch ****	–	–	–	+
сем. Lecanidae				
<i>L. bulla</i> (Gosse)	–	–	+	+
<i>L. closterocerca</i> (Schmarda)	+	–	–	–
syn. <i>Monostyla closterocerca</i>				
<i>L. cornuta</i> (Müller)	–	–	+	–
<i>L. flexilis</i> (Gosse)	–	–	+	–
<i>L. furcata</i> (Murray)	–	–	+	–
syn. <i>Lecane tethis</i> (Harring & Myers)				
<i>L. hamata</i> (Stokes) ****	–	–	–	+
<i>L. luna</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)	–	–	+	+
<i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg)	–	–	+	+
<i>L. stenroosii</i> (Meissner) ****	–	–	–	+
<i>L. ungulata</i> (Gosse) ****	–	–	–	+
сем. Lepadellidae				
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse)	–	–	+	+
<i>C. colurus</i> (Ehrenberg)	–	–	+	+
<i>Lepadella ovalis</i> (Müller) ****	–	–	–	+
<i>L. patella</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>L. triptera</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>Squatinella lamellaris</i> (Müller)	+	–	–	–
syn. <i>Squatinella intermedia</i> Korde				
сем. Mytilinidae				
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)	+	–	+	+
<i>M. mucronata</i> (Müller)	+	–	+	+
<i>Lophocharis oxysternon</i> (Gosse)	–	–	+	–
сем. Notommatidae				
<i>Cephalodella auricula</i> (Müller)	–	–	+	–
<i>C. catellina</i> (Müller)	–	–	+	–
<i>C. exigua</i> (Gosse)	–	–	+	–
<i>C. forficula</i> (Ehrenberg)	–	–	+	–
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg)	–	–	+	+
<i>C. gracilis</i> (Ehrenberg)	–	–	+	+
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nutall)	–	–	+	+
<i>Cephalodella</i> sp.	–	–	–	+
<i>Monommata longiseta</i> (Müller)	–	–	+	–
<i>Notomatta copeus</i> Ehrenberg	–	–	+	+
<i>Pleurotrocha petromyzon</i> (Ehrenberg)	+	–	+	–
сем. Proalidae				
<i>Proales sigmoidea</i> (Skorikov)	–	–	+	–
сем. Scaridiidae				
<i>Scaridium longicaudum</i> (Müller)	+	–	–	–

Таксон Taxon	Год/ Year			
	1919–1931*	1959–1974**	1979–1996***	2012–2016
сем. Synchaetidae				
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson	–	–	+	+
<i>P. longiremis</i> Carlin	–	–	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova	–	–	+	+
<i>P. major</i> Burckhardt	–	–	–	+
<i>P. minor</i> Voigt	–	–	+	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	–	–	+	+
<i>P. sp.</i>	+	–	–	–
syn. <i>P. platiptera</i>				
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias	–	–	+	–
<i>S. lakowitziana</i> Lucks ****	–	–	–	+
<i>S. kitina</i> Rousselet ****	–	–	–	+
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg	–	–	+	–
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	–	–	+	+
<i>S. tremula</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>S. stylata</i> Wierzejski	–	–	+	+
сем. Trichocerciidae				
<i>Ascomorphella volvocicola</i> (Plate) ****	–	–	–	+
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski and Zacharias)	–	–	+	–
<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	–	–	+	–
<i>T. elongata</i> (Gosse)	–	–	+	+
<i>T. longiseta</i> (Schränk)	–	–	+	–
<i>T. rattus</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>T. tenuior</i> (Gosse)	–	–	+	–
<i>T. similis</i> (Wierzejski)	+	–	+	+
syn. <i>Diurella stylata</i> Eyferth				
<i>T. stylata</i> (Gosse)	+	–	+	–
сем. Trichotriidae				
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>T. similis</i> (Steneroos)	–	–	+	–
<i>T. truncata</i> (Whitelegge)	–	–	+	+
НАДОТРЯД PSEUDOTROCHA				
ОТРЯД FLOSCULARIACEAE				
сем. Conochilidae				
<i>Conochilus coenobasis</i> (Hudson) ****	–	–	–	+
<i>C. natans</i> (Seligo)	–	–	+	+
<i>C. unicornis</i> Rousselet	+	–	+	+
сем. Filinidae				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	+	+	+	+
syn. <i>Triarthra longiseta</i> Ehrenberg				
<i>F. terminalis</i> (Plate)	–	–	+	+
syn. <i>F. maior</i> (Colditz)				
сем. Hexarthridae				
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	–	–	–	+
сем. Testudinellidae				
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse	+	–	+	–
<i>P. sulcata</i> Hudson	+	–	+	+
<i>Testudinella bidentata</i> (Ternetz) ****	–	–	–	+
<i>T. mucronata</i> (Gosse) ****	–	–	–	+
<i>T. patina</i> (Hermann)	–	–	+	+
ОТРЯД COLLOTHECACEAE				
сем. Collotheceidae				
<i>Collothea campanulata</i> (Dobie)	+	–	–	–
<i>C. mutabilis</i> (Hudson)	–	–	+	–
<i>C. ornata</i> (Ehrenberg)	+	–	+	–
<i>C. pelagica</i> (Rousselet)	–	–	+	–
ТИП ARTHROPODA				
КЛАСС BRANCHIOPODA				
НАДОТРЯД CLADOCERA				
ОТРЯД ANOMOPODA				

Таксон Taxon	Год/ Year			
	1919–1931*	1959–1974**	1979–1996***	2012–2016
сем. Bosminidae				
<i>Bosmina coregoni</i> (Baird)	+	+	+	+
syn. <i>B. crassicornis</i> (Müller)	–	–	+	+
syn. <i>B. longispina</i> Leydig	–	–	+	+
<i>B. longirostris</i> (Müller)	+	+	+	+
<i>Bosminopsis deitersi</i> (Richard)	+	–	–	–
сем. Chydoridae				
<i>Acroperus angustatus</i> (Sars) ****	–	–	–	+
<i>A. harpae</i> (Baird)	+	–	+	+
<i>A. elongatus</i> (Sars)	–	–	+	–
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	+	–	–	+
<i>A. costata</i> Sars	–	–	+	+
<i>A. gutatta</i> Sars	–	–	+	+
<i>A. quadrangularis</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>Alonella excisa</i> (Fischer)	+	–	+	–
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg)	–	–	+	–
<i>A. nana</i> (Baird) ****	–	–	–	+
<i>Camptocercus lilljeborgi</i> Schoedler	–	–	+	–
<i>C. rectirostris</i> Schoedler	–	–	+	+
<i>Chydorus gibbus</i> Sars	+	–	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz	–	–	+	+
<i>C. sphaericus</i> (Müller)	+	–	+	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars)	–	–	+	+
syn. <i>Alona rectangula</i> Sars				
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	–	–	+	+
<i>Dunhevedia crassa</i> King ****	–	–	–	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	–	–	+	+
<i>Monospilus dispar</i> Sars	+	–	+	+
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars)	+	–	–	–
<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars) ****	–	–	–	+
<i>P. striatus</i> (Schödler)	–	–	+	–
syn. <i>Pleuroxus striatus</i> Schoedler				
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	+	–	–	+
<i>P. truncatus</i> (Müller)	–	–	+	+
<i>P. uncinatus</i> Baird	+	–	+	+
<i>Pseudochydorus globus</i> (Baird)	–	–	+	+
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)	–	–	+	–
сем. Daphniidae				
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	+	–	–	–
<i>C. laticaudata</i> Müller	+	–	–	–
<i>C. megalops</i> Sars	–	–	+	–
<i>C. quadrangula</i> (Müller)	+	–	+	+
<i>C. pulchella</i> (Müller)	+	–	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	+	–	+	–
<i>C. rotunda</i> Sars	+	–	–	–
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	+	+	+	+
<i>D. cristata</i> Sars	+	–	+	+
<i>D. galeata</i> Sars	–	–	+	+
<i>D. hyalina</i> (Leydig)	+	+	–	–
<i>D. longispina</i> (Müller)	+	–	+	+
<i>D. pulex</i> Leydig	+	–	–	–
<i>Scapholeberis aurita</i> (Fischer)	+	–	–	–
<i>S. mucronata</i> (Müller)	+	–	+	+
<i>Simoccephalus exspinosus</i> (Koch)	+	–	+	–
<i>S. vetulus</i> (Müller)	+	–	+	+
сем. Euryceridae				
<i>Eurycerus lamellatus</i> (Müller)	+	–	+	+
сем. Ilyocryptidae				
<i>Ilyocryptus</i> sp.	+	–	–	+
сем. Macrothricidae				

Таксон Taxon	Год/ Year			
	1919–1931*	1959–1974**	1979–1996***	2012–2016
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine)	+	–	+	–
<i>Lathonura rectirostris</i> (Müller)	+	–	+	–
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer)	+	–	–	–
ОТРЯД CTENOPODA				
сем. Sididae				
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+	+	+
<i>D. mongolianum</i> Uéno ****	–	–	–	+
<i>Sida crystallina</i> (Müller)	+	–	+	+
ОТРЯД HAPLOPODA				
сем. Leptodoridae				
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+	+	+	+
ОТРЯД ONYCHPODA				
сем. Cercopagidae				
<i>Bythotrephes brevimanus</i> (Lilljeborg)	–	–	–	+
<i>B. longimanus</i> Leydig	+	–	+	–
сем. Polyphemidae				
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)	+	–	+	+
КЛАСС HEXANAUPLIA				
ПОДКЛАСС COPEPODA				
ОТРЯД CALANOIDA				
сем. Diaptomidae				
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg)	+	+	+	+
syn. <i>Diaptomus graciloides</i>				
сем. Temoridae				
<i>Eurytemora lacustris</i> (Pope)	–	–	+	–
<i>Eurytemora</i> sp.	–	–	–	+
ОТРЯД CYCLOPOIDA				
сем. Cyclopidae				
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	–	+	–
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg	–	+	+	+
<i>C. strenuus</i> Fischer	+	–	–	+
<i>C. vicinus</i> Uljanin	–	+	+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	–	–	–
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg)	–	–	+	–
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg)	+	–	+	+
<i>E. macrurus</i> (Sars)	+	–	+	+
syn. <i>Cyclops macrurus</i>				
<i>E. serrulatus</i> (Fischer)	+	–	+	+
syn. <i>Cyclops serrulatus</i>				
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	+	–	+	+
syn. <i>Cyclops albidus</i>				
<i>M. fuscus</i> (Jurine)	+	–	+	–
syn. <i>Cyclops fuscus</i>				
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	–	+	+
syn. <i>Cyclops viridis</i>				
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+	–	+	+
syn. <i>Cyclops leuckarti</i>				
<i>Microcyclops varicans</i> (Sars)	+	–	+	+
<i>M. bicolor</i> (Sars)	+	–	+	–
syn. <i>Cyclops bicolor</i>				
<i>Paracyclops affinis</i> (Sars)	+	–	+	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+	–	+	–
syn. <i>Cyclops fimbriatus</i>				
<i>Paracyclops</i> sp.	–	–	–	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fisher)	+	–	+	+
syn. <i>Cyclops crassus</i>				
<i>T. oithonoides</i> (Sars)	–	–	+	+
<i>T. dybowskii</i> (Landé)	+	–	–	–
syn. <i>Cyclops dybowskii</i>				

Таксон Taxon	Год/ Year			
	1919–1931*	1959–1974**	1979–1996***	2012–2016
ОТРЯД HARPACTICOIDA	–	–	–	–
сем. Ameridae	–	–	–	–
<i>Nitocrella hibernica</i> (Brady)	–	–	+	–
Harpacticoida gen. sp.	–	–	+	+

Примечание. “*” – список составлен по [Борисов, 1924 (Borisov, 1924); Кастальская-Карзинкина, 1934 (Kastal'skaya-Karzinkina, 1934); Кордэ, 1928 (Korde, 1928); Ласточкин, 1930 (Lastochkin, 1930); Первухин, 1927 (Pervukhin, 1927)], “**” – список составлен по [Маковеева и др., 1964 (Makoveeva et al., 1964); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], “***” – список составлен по [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]; “*****” – вид, впервые отмеченный для озера.

Note. “*” – the list is compiled according to [Borisov, 1924; Kastal'skaya-Karzinkina, 1934; Korde, 1928; Lastochkin, 1930; Pervukhin, 1927], “**” – the list is compiled according to [Makoveeva et al., 1964; Stolbunova, 2006], “***” – the list is compiled according to [Stolbunova, 2006]; “*****” – species, first noted for the lake.

Список планктонных животных, обнаруженных в 2012–2016 гг., содержит меньшее число таксонов по сравнению с 1979–1996 гг., что связано с отсутствием исследований зимнего зоопланктона и неполным охватом фауны заросшей литорали озера. За период 2012–2016 гг. отмечены 23 новых для водоема вида, среди них 17 видов коловраток и 5 видов ветвистоусых ракообразных. Коловратки *Synchaeta lakowitziana*, *S. kitina* и кладоцера *Diaphanosoma mongolianum* входили в состав доминантных видов зоопланктона и широко распространены по акватории озера в отдельные сезоны года. *Synchaeta lakowitziana* и *S. kitina* многочисленны в весенний период и в начале лета. Ранее в зимнем и весеннем зоопланктоне отмечали *S. oblonga* (до 12% общей численности зоопланктона) [Столбунова, 2006]. К сожалению, отсутствие архивных проб за предыдущий период наблюдений не дает возможности уточнения видовой принадлежности представителей р. *Synchaeta*. В настоящее время также существует проблема их идентификации и количественного соотношения [Obertegger et al., 2006], что требует дополнительных подробных исследований уже имеющегося материала. Рачок *Diaphanosoma mongolianum* представлен в зоопланктоне в летний период [Zhdanova, 2018]. Другие виды, впервые описанные для озера Плещеево, относились в основном к зарослевым и бентосным формам.

Для зоопланктона озера характерна стабильность ядра видового состава планктонных животных. За период 2012–2016 гг. из года в год регистрировали 30 видов планктонных животных. Большинство этих видов ежегодно встречались и в 1979–1996 гг. [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], исключение состав-

ляли веслоногие рачки р. *Thermocyclops*, которые ранее фиксировались значительно реже. Состав видов зоопланктона озера Плещеево близок к фауне близкого по морфометрии, географическому положению и трофическому статусу озера Глубокое (Московская обл.), но основные отличия связаны с большим числом видов веслоногих рачков в исследуемом нами водоеме [Жданова, Лазарева, 2009 (Zhdanova, Lazareva, 2009); Коровчинский, Бойкова, 2009; (Korovchinsky, Boykova, 2009); Коровчинский и др., 2017 (Korovchinsky et al., 2017)].

Количественное развитие зоопланктона на различных участках озера. Открытая литораль. На исследованных участках литорали видовое богатство зоопланктона варьировало от 8 до 27 видов в пробе, наибольшие значения чаще наблюдались во второй половине лета (табл. 3). Общая численность планктонных животных изменялась в широких пределах от 6.1 до 461.3 тыс. экз./м³. Максимум значений характерен для первой половины лета (табл. 3). К осени плотность планктонных животных снижалась. Общая биомасса зоопланктона колебалась от 0.02 до 3.26 г/м³, наибольшие значения зарегистрированы во второй половине лета.

Весной и в первой половине лета коловратки доминировали по численности. Во второй половине лета отмечали снижение относительной роли коловраток и возрастание доли копепоид. Осенью по численности преобладали веслоногие рачки. Они же преобладали по биомассе весной и осенью. В летний период разных лет наблюдали доминирование разных таксономических групп планктонных животных (табл. 3)

Таблица 3. Видовое богатство (*S*), численность (*N*) и биомасса (*B*) основных групп зоопланктона в открытой литорали озера Плещеево в 2013–2016 гг.

Table 3. Species richness of zooplankton (*S*), density (*N*) and biomass (*B*) of the main zooplankton groups in the open littoral of Lake Pleshcheyevo in 2013–2016

Дата Date	<i>S</i> , число видов в пробе <i>S</i> , number of species per a sample				<i>N</i> , тыс. экз./м ³ и <i>B</i> , г/м ³ <i>N</i> , thous. ind./m ³ and <i>B</i> , g/m ³				
	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Sum	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Veliger	Sum
06/06/13	9±1	1±0	6±1	16±0	<u>68±47</u> 0.4±0.3	<u><1</u> <0.1	<u>12±7</u> <0.1	<u><1</u> <0.1	<u>80±55</u> 0.5±0.3
03/08/13	8±2	7±1	3±1	17±3	<u>7±3</u> 0.9±0.5	<u>16±14</u> 0.4±0.4	<u>39±11</u> 0.3±0.2	<u>3±2</u> <0.1	<u>65±16</u> 1.6±0.9
03/05/14	11±1	2±1	5±1	17±1	<u>5±1</u> <0.1	<u><1</u> <0.1	<u>3±1</u> <0.1	0	<u>8±1</u> <0.1
07/06/14	9±0	8±1	3±1	20±1	<u>129±18</u> <0.1	<u>19±7</u> 0.2±0.1	<u>49±4</u> 0.1±0.0	<u>7±2</u> <0.1	<u>204±24</u> 0.3±0.1
18/07/14	8±2	10±1	4±0	23±2	<u>35±10</u> 0.6±0.4	<u>8±2</u> <0.1	<u>76±25</u> 0.1	<u>12±5</u> <0.1	<u>131±30</u> 0.8±0.5
05/09/14	10±0	4±1	4±1	17±2	<u>11±3</u> <0.1	<u>2±1</u> <0.1	<u>43±31</u> 0.2±0.1	<u>1±0</u> <0.1	<u>57±35</u> 0.2±0.1
08/10/14	9±1	5±1	3±0	17±1	<u>10±2</u> <0.1	<u>7±4</u> 0.1±0.1	<u>9±7</u> 0.1±0.1	0	<u>26±9</u> 0.2±0.1
01/05/15	7±1	3±1	4±1	13±2	<u>149±42</u> <0.1	<u>1±0.4</u> <0.1	<u>12±5</u> 0.1±0.0	0	<u>162±40</u> 0.2±0.0
04/06/15	8±1	5±1	5±0	18±2	<u>135±66</u> <0.1	<u>6±3</u> <0.1	<u>122±61</u> 0.5±0.3	<u>1±0</u> <0.1	<u>263±128</u> 0.5±0.3
04/07/15	8±0	11±1	3±0	22±1	<u>46±11</u> 0.5±0.1	<u>5±2</u> 0.1±0.0	<u>31±2</u> 0.3±0.0	0	<u>82±8</u> 0.9±0.1
22/09/15	7±2	4±1	3±0	14±2	<u>9±5</u> 0.1±0.1	<u>1±0.2</u> <0.1	<u>15±6</u> 0.1±0.1	<u><1</u> <0.1	<u>25±4</u> 0.2±0.1
22/10/15	8±3	4±1	4±1	16±5	<u>6±4</u> <0.1	<u>2±1</u> <0.1	<u>11±5</u> 0.2±0.1	0	<u>18±3</u> 0.2±0.1
22/04/16	9±1	2±0	3±1	14±2	<u>13±2</u> <0.1	<u><1</u> <0.1	<u>5±1</u> <0.1	0	<u>17±3</u> <0.1
27/07/16	8±2	10±1	4±1	22±3	<u>10±4</u> <0.1	<u>4±3</u> 0.1±0.1	<u>16±7</u> 0.1±0.1	<u>7±5</u> <0.1	<u>36±19</u> 0.2±0.1
03/11/16	6±1	4±1	3±0	14±2	<u>1±0</u> <0.1	<u>4±0</u> <0.1	<u>7±1</u> 0.2±0.0	0	<u>11±1</u> 0.3±0.0

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – биомасса. Приведено среднее с его стандартной ошибкой.

Note. Above the line – the number, below the line – biomass. The mean is given with its standard error.

Изменения численности коловраток носили одновершинный характер с максимумом в мае (2015 г.) или начале июня (2014 г.). Для ветвистоусых ракообразных характерен один пик численности в июне (2014 г.) или июне–начале июля (2015 г.). Плотность копепод максимальна в начале лета (2015 г.) или во второй его половине (2013 и 2014 гг.).

Весной в литорали доминировали 2–3 вида коловраток и 2–3 вида ракообразных (табл. 4). Коловратки *Filinia terminalis*, р. *Synchaeta* (*S. lakowitziana* и *S. kitina*) и копеподы *Cyclops kolensis*, *Mesocyclops leuckarti* ежегодно входили в состав доминирующих видов. В первой половине лета состав доминантов изменялся, и его формировали 2–3 вида коловраток и 2–4 вида ракообразных. Ежегодно (2013–2015 гг.) в доминантный комплекс входили коловратки *Conochilus unicornis* и

веслоногие ракообразные *Mesocyclops leuckarti* (табл. 5). Во второй половине лета преобладали 2–3 вида коловраток и 1–3 вида ракообразных. В этот период доминантные комплексы зоопланктона наиболее вариабельны в межгодовом аспекте (табл. 6). Осенью доминанты представлены 3–4 видами коловраток и 2–5 видами ракообразных (табл. 7). Состав видов–доминантов коловраток ежегодно варьировал, чаще всего преобладали *Keratella cochlearis* и *Synchaeta pectinata*. Среди ракообразных практически ежегодно доминировали *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti* и *Bosmina coregoni*.

Сублитораль. В сублиторали число видов в пробе изменялось от 12 до 24, наибольшие значения характерны для летнего периода (табл. 8). Общая численность зоопланктона варьировала от 10.9 до 992.7 тыс. экз./м³, мак-

симум значений регистрировали в первой половине лета. Общая биомасса зоопланктона изменялась от 0.03 до 3.47 г/м³. Высокие значения этого показателя характерны для начала лета (2014 г.) или его второй половины (2015 г.).

Весной коловратки доминировали по численности среди планктонных животных

(табл. 4). В первой половине лета ротиферы так же были многочисленны, в отдельные годы – велика доля кладоцер (2015 г.). Во второй половине лета чаще преобладали копеподы, в отдельные годы (2015 г.) численность равномерно распределена между таксономическими группами зоопланктона. Осенью были многочисленны копеподы.

Таблица 4. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона и их вклад (%) в численность коловраток и ракообразных в озере Плесеево в весенний период 2014–2016 гг.

Table 4. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species zooplankton and their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in of Lake Pleshcheyevo in the spring 2014–2016

Таксон Taxon	Открытая литораль / Open littoral			Сублитораль / Sublittoral			Пелагиаль / Pelagial		
	2014	2015	2016	2014	2015	2016	2014	2015	2016
Rotifera									
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	<u>1±0</u> 13±6	0	0	<u>5±1</u> 32±5	0	0	<u>8±2</u> 29±5	0	0
<i>Filinia terminalis</i>	<u>1±0</u> 18±9	<u>82±35</u> 45±12	<u>6±1</u> 13±2	<u>5±1</u> 33±5	<u>160±34</u> 61±6	<u>1</u> 22	<u>7±1</u> 30±5	<u>107±18</u> 65±4	<u>3±1</u> 17±4
<i>Conochiloides natus</i>	<u><1</u> 5±5	<u>25±5</u> 20±3	<u>2±0</u> 13±2	0	<u>46±2</u> 21±4	<u>1</u> 17	<u>1±0</u> 5±2	<u>31±6</u> 18±3	<u>2±1</u> 15±1
<i>Synchaeta</i> (<i>S. lakowitziana</i> + <i>S. kitina</i>)	<u>2±1</u> 37±23	<u>30±6</u> 26±8	<u>9±1</u> 59±11	<u>2±1</u> 13±7	<u>25±3</u> 11±1	<u>4</u> 55	<u>3±1</u> 13±5	<u>13±7</u> 10±2	<u>9±1</u> 60±5
Crustacea									
<i>Cyclops kolensis</i>	<u><1</u> 21±1	<u>2±1</u> 18±11	<u>3±1</u> 63±6	<u>3±</u> 17±17	<u>5±2</u> 26±8	<u>3</u> 69	<u>3±1</u> 39±11	<u>7±2</u> 39±11	<u>3±1</u> 59±15
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	<u><1</u> 21±5	<u>10±5</u> 65±12	<u><1</u> 10±10	<u>5±2</u> 36±14	<u>6±2</u> 41±10	<u>1</u> 13	<u>5±1</u> 46±10	<u>6±1</u> 35±7	<u>2±1</u> 37±14
<i>Megacyclops viridis</i>	<u><1</u> 19±19	0	0	0	<u>1±1</u> 11±5	<u>1</u> 13	0	0	0

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – вклад в численность коловраток или ракообразных.

Note. Above the line is the number, below the line is the contribution to the density of rotifers or crustaceans.

Таблица 5. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона и их вклад (%) в численность коловраток и ракообразных в озере Плесеево в первой половине лета 2013–2015 гг.

Table 5. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species zooplankton and their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in of Lake Pleshcheyevo in the first half of summer 2014–2016

Таксон Taxon	Открытая литораль / Open littoral			Сублитораль / Sublittoral			Пелагиаль / Pelagial		
	2013	2014	2015	2013	2014	2015	2013	2014	2015
Rotifera									
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	<u>3±0</u> 9±3	<u>10±4</u> 9±4	0	<u>13±5</u> 4±0	<u>57±26</u> 9±3	<u>3</u> 2	<u>29±12</u> 10±4	<u>67±19</u> 14±3	<u><1</u> <1
<i>Polyarthra luminosa</i>	0	<u>67±24</u> 49±11	<u>8±5</u> 5±3	0	<u>4±2</u> <1	<u>8</u> 7	0	<u>1±1</u> <1	<u>1±1</u> 1±1
<i>Asplanchna priodonta</i>	<u>9±7</u> 12±2	<u><1</u> <1	0	<u>41±16</u> 12±0	<u>8±5</u> <1	0	<u>8±3</u> 3±1	<u>8±1</u> 2	0
<i>Conochilus unicornis</i>	<u>34±33</u> 24±19	<u>23±10</u> 19±10	<u>72±37</u> 36±18	<u>202±110</u> 56±11	<u>451±73</u> 78±7	<u>57</u> 53	<u>45±26</u> 16±10	<u>186±24</u> 43±2	<u>100±43</u> 48±15
<i>Synchaeta pectinata</i>	<u>5±1</u> 19±9	<u>1±1</u> 1	<u><1</u> 1	<u>19±11</u> 5±1	<u>2±1</u> 0	0	<u>58±22</u> 41±15	<u>6±2</u> 1	<u><1</u> <1
<i>Filinia terminalis</i>	<u><1</u> <1	<u>2±2</u> 1	<u><1</u> 1	<u><1</u> <1	<u>10±8</u> <1	0	<u>10±4</u> 4±2	<u>43±13</u> 10±2	<u>48±5</u> 24±1
<i>Keratella quadrata</i>	<u>10±6</u> 20±4	<u>6±3</u> 1	0	<u>33±15</u> 13±10	<u>4±2</u> 5	0	<u>17±6</u> 6±2	<u>2±1</u> 1	0
<i>Synchaeta</i> (<i>S. lakowitziana</i> + <i>S. kitina</i>)	0	<u><1</u> <1	<u>4±2</u> 28±27	0	<u>14±14</u> 2±1	<u>1</u> 1	0	<u>104±14</u> 24±2	<u>22±12</u> 12±7
<i>Kellicottia longispina</i>	<u>2±2</u> 2±1	<u>10±2</u> 7±3	<u>8±3</u> 7±2	<u>1±1</u> <1	<u>10±2</u> 2±1	<u>12</u> 11	<u>2±1</u> 3±2	<u>5±1</u> 1	<u>5±2</u> 3±2

Crustacea									
<i>Bosmina longirostris</i>	≤ 1 0	15 ± 6 20±6	5 ± 2 6±2	≤ 1 <1	9 ± 2 5±1	284 75	≤ 1 <1	5 ± 1 9±2	7 ± 1 33±5
<i>Bosmina coregoni</i>	≤ 1 1±1	2 ± 1 2±1	≤ 1 1	6 ± 1 12±0	23 ± 9 13±5	3 1	1 ± 0 4±1	12 ± 2 20±2	3 ± 0 4±0
<i>Eudiaptomus gracilodes</i>	2 ± 1 10±3	11 ± 4 16±4	≤ 1 1	6 ± 3 11±5	28 ± 3 17±3	5 1	2 ± 0 7±2	10 ± 2 17±4	1 ± 0 1
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	4 ± 3 28±12	30 ± 4 47±14	41 ± 27 21±11	24 ± 4 51±0	39 ± 11 21±4	23 6	2 ± 1 9±3	16 ± 3 25±3	12 ± 6 15±8
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0	8 ± 1 10±5	44 ± 22 27±15	0	58 ± 14 34±7	58 15	0	12 ± 2 21±4	28 ± 6 35±6

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – вклад в численность коловраток или ракообразных.

Note. Above the line is the number, below the line is the contribution to the density of rotifers or crustaceans.

Весной веслоногие ракообразные преобладали по биомассе. В первой половине лета – коловратки (2013, 2014 гг.) и ракообразные (2015 г.). Во второй половине лета – велика доля копепод, в отдельные годы – коловраток (2015 г.). Осенью основу биомассы зоопланктона формировали веслоногие ракообразные (табл. 8).

Изменения численности коловраток носили одновершинный характер с максимумом в начале мая (2015 г.) или начале июня (2014 г.). Для ветвистоусых ракообразных характерен один пик численности в июне, в отдельные годы – во второй половине лета (2013 г.). Максимальная плотность веслоногих ракообразных отмечена в июне.

Весной в сублиторали обычно доминировали 3 вида коловраток и 2–3 вида ракообразных (табл. 4), те же что и в литорали. В начале лета доминантный комплекс изменялся, и его формировали 1–3 вида коловраток и 2–3 вида ракообразных. Ежегодно в его состав входила коловратка *Conochilus unicornis*, среди ракообразных чаще всего доминировали *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*. Во второй половине лета преобла-

дали 2–3 вида коловраток и 1–3 вида ракообразных. В разные года исследования (2013–2016 гг.) доминантные комплексы коловраток варьировали (табл. 8). Среди ракообразных чаще превалировал *Thermocyclops oithonoides*. Осенью в состав доминантов входили 3–4 вида коловраток и 2–3 вида ракообразных (табл. 7). *Synchaeta pectinata* и *Keratella cochlearis* чаще всего преобладали среди коловраток, *Eudiaptomus graciloides* и *Mesocyclops leuckarti* – среди ракообразных.

Пелагиаль. Видовое богатство зоопланктона в пелагиали озера колебалось от 12 до 30 видов в пробе, максимальное число видов характерно для летнего периода (табл. 9). Общая численность зоопланктона варьировала в широких пределах 17.8–719.3 тыс. экз./м³, высокие значения отмечены в первой половине лета. Общая биомасса зоопланктона изменялась от 0.03 до 2.71 г/м³, с максимумом значений июне (2014 г.) или во второй его половине (2015 г.).

Таблица 6. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона и их вклад (%) в численность коловраток и ракообразных в озере Плещеево во второй половине лета 2013–2015 гг.

Table 6. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species zooplankton and their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in of Lake Pleshcheyevo in the second half of summer 2013–2016

Таксон Taxon		Открытая литораль / Open litoral				Сублитораль / Sublitoral				Пелагиаль / Pelagial				
		2013	2014	2015	2016	2013	2014	2015	2016	2012	2013	2014	2015	2016
Rotifera	<i>Polyarthra</i>	<u><1</u>	0	0	0	<u><1</u>	0	<u>1±1</u>	<u><1</u>	0	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>1±0</u>
	<i>dolichoptera</i>	2±2				<1		3±3	5		1±1	<1	<1	10±7
	<i>Polyarthra</i>	<u><1</u>	<u>9±4</u>	<u>16±4</u>	<u>3±3</u>	<u><1</u>	<u>16±3</u>	<u>5±4</u>	0	<u><1</u>	<u>2±1</u>	<u>5±2</u>	<u>12±7</u>	0
	<i>luminosa</i>	4±1	18±7	34±3	18±18	8±4	25±3	7±6		2±1	10±6	17±5	16±8	
	<i>Polyarthra</i>	<u><1</u>	0	0	<u>1±1</u>	0	0	<u>2±2</u>	<u>1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	0	<u>1±1</u>
	<i>vulgaris</i>	4±4			26±13			3±2	37	4±3	1±1	1±1		12±4
	<i>Asplanchna</i>	<u>6±3</u>	<u>1±1</u>	<u>2±0</u>	<u><1</u>	<u>11±6</u>	<u><1</u>	<u>1±0</u>	<u>2</u>	<u><1</u>	<u>5±1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>
	<i>priodonta</i>	59±29	4±4	4±1	2±1	52±27	<1	2±0	47	6	22±2	1	1±0	6±3
	<i>Conochilus</i>	<u><1</u>	<u>1±1</u>	<u>8±2</u>	<u><1</u>	0	<u><1</u>	<u>18±10</u>	0	<u>4±0</u>	<u>1±1</u>	<u>3±3</u>	<u>37±22</u>	<u>4±2</u>
	<i>unicornis</i>	<1	2±1	18±6	17±16		1±0	30±9		31	6±4	8±6	37±8	39±13
	<i>Synchaeta</i>	<u><1</u>	<u>6±4</u>	<u>1±0</u>	<u><1</u>	<u>11±1</u>	<u>2±1</u>	<u>3±1</u>	0	<u><1</u>	<u>6±5</u>	<u>1±0</u>	<u><1</u>	<u><1</u>
	<i>pectinata</i>	19±19	12±10	6±2	<1	18±15	2±2	2±2		1	22±20	3±1	<1	2±1
	<i>Filinia</i>	<u><1</u>	0	<u><1</u>	0	<u>2±1</u>	0	<u><1</u>	0	<u>1±1</u>	<u>8±6</u>	<u><1</u>	<u>6±5</u>	<u><1</u>
	<i>terminalis</i>	<1		1±0		12±4		2±1		10±8	30±19	2±1	4±3	<1
	<i>Keratella</i>	<u><1</u>	<u>4±2</u>	<u>3±1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>11±3</u>	<u>3±1</u>	0	<u>1±0</u>	<u><1</u>	<u>8±2</u>	<u>8±4</u>	<u>1±0</u>
	<i>cochlearis</i>	<1	8±3	4±1	1±1	3±2	21±6	5±3		11±1	3±21	32±3	9±2	13±4
	<i>Kellicottia</i>	<u><1</u>	<u>17±8</u>	<u>14±4</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>28±8</u>	<u>19±4</u>	0	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>8±2</u>	<u>22±8</u>	<u><1</u>
	<i>longispina</i>	2±1	46±19	30±3	3±1	2±1	41±8	38±6		2	<1	31±5	29±6	10±4
Crustacea	<i>Daphnia</i>	<u>8±8</u>	<u>2±1</u>	<u>3±1</u>	<u><1</u>	<u>4±2</u>	<u>22±7</u>	<u>13±5</u>	0	<u>18±10</u>	<u>13±5</u>	<u>21±6</u>	<u>10±3</u>	<u>1±0</u>
	<i>cucullata</i>	10±10	5±3	7±3	<1	6±3	17±4	16±6		22±10	15±4	20±2	12±3	1±0
	<i>Daphnia</i>	0	0	<u><1</u>	<u>1±1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>3±3</u>	<u>2</u>	<u>15±3</u>	<u>8±3</u>	<u>2±1</u>	<u>3±1</u>	<u>16±4</u>
	<i>cristata</i>			<1	4±2	<1	<1	3±2	2	19±5	9±3	2±1	2±0	20±3
	<i>Bosmina</i>	<u>1±1</u>	<u>2±1</u>	<u>1±1</u>	<u><1</u>	<u>4±1</u>	<u>9±4</u>	<u>7±3</u>	<u>7</u>	<u>3±0</u>	<u>9±3</u>	<u>8±2</u>	<u>13±3</u>	<u>4±1</u>
	<i>coregoni</i>	2±1	3±3	9±3	1±1	6±1	7±2	2±1	9	4±1	10±1	7±1	16±2	5±1
	<i>Eudiaptomus</i>	<u>14±6</u>	<u>14±9</u>	<u>1±0</u>	<u>4±1</u>	<u>24±7</u>	<u>10±2</u>	<u>3±1</u>	<u>4</u>	<u>9±2</u>	<u>19±1</u>	<u>8±3</u>	<u>3±0</u>	<u>11±4</u>
	<i>gracilodes</i>	24±4	13±4	3±1	19±8	32±6	9±1	3±0	5	12±3	22±2	8±2	4±1	14±4
	<i>Mesocyclops</i>	<u>9±4</u>	<u>32±16</u>	<u>2±1</u>	<u>1±1</u>	<u>40±15</u>	<u>25±11</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>34±10</u>	<u>53±8</u>	<u>23±5</u>	<u>1±1</u>	<u>2±0</u>
	<i>leuckarti</i>	25±14	35±19	4±3	6±4	52±15	23±12	<1	<1	44±17	61±11	24±4	1±1	3±0
	<i>Thermocyclops</i>	0	<u>33±15</u>	<u>26±5</u>	<u>9±3</u>	0	<u>52±11</u>	<u>42±3</u>	<u>57</u>	0	0	<u>38±12</u>	<u>28±4</u>	<u>33±33</u>
	<i>oithonoides</i>		40±19	72±7	51±11		44±10	57±5	72			35±3	36±7	43±4

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – вклад в численность коловраток или ракообразных.

Note. Above the line is the number, below the line is the contribution to the density of rotifers or crustaceans.

Таблица 7. Численность (N , тыс. экз./м³) доминантов зоопланктона и их вклад (%) в численность коловраток и ракообразных в озере Плещеево осенью 2014–2016 гг.

Таблица 7. Density (N , thous. ind./m³) of zooplankton dominant species zooplankton and their contribution (%) to abundance of rotifer and crustacean in of Lake Pleshcheyevo in autumn 2014–2016

Таксон Taxon		Открытая литораль / Open litoral					Сублитораль / Sublitoral					Пелагиаль / Pelagial				
		2014		2015		2016	2014		2015		2016	2014		2015	2015	2016
		Sep	Okt	Sep	Okt	Nov	Sep	Okt	Sep	Okt	Nov	Sep	Okt	Sep	Okt	Nov
Rotifera	<i>Polyarthra</i>	0	0	<u><1</u>	<u><1</u>	0	0	0	0	0	0	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>
	<i>dolichoptera</i>			<1	<1							<1	2±1	<1	3±3	1±1
	<i>Polyarthra</i>	<u>1±1</u>	0	<u>3±3</u>	0	0	<u>1±1</u>	0	<u>2</u>	0	0	<u>1±1</u>	<u><1</u>	<u>5±1</u>	0	<u><1</u>
	<i>luminosa</i>	11±10		15±15			26±14		16			3±2	2±2	11±7		<1
	<i>Polyarthra</i>	<u><1</u>	<u>1±1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	0	<u>1</u>	0	<u>1</u>	<u><1</u>	<u>0</u>	<u>2±2</u>	<u><1</u>	<u>1±1</u>	<u><1</u>
	<i>vulgaris</i>	1±1	8±8	<1	2±2	19±3		14		14	21		8±8	<1	14±14	12±5
	<i>Polyarthra</i>	<u>0</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>1±1</u>	<u><1</u>	0	0	<u><1</u>	<u>1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>2±1</u>	<u>2±1</u>	<u><1</u>
	<i>maior</i>		4±4	1±1	13±7	12±5			4	14	16	1	2±2	5±1	19±7	8±3
	<i>Conochilus</i>	<u>4±3</u>	0	<u><1</u>	<u><1</u>	0	<u>6±3</u>	0	<u><1</u>	0	0	<u>6±1</u>	<0.1	<u>3±1</u>	<u><1</u>	0
	<i>unicornis</i>	30±17		5±3	2±1		45±25		6			43±5	<1	6±2	4±2	
	<i>Synchaeta</i>	<u><0.1</u>	<u>2±1</u>	<u>2±1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>3</u>	<u>5</u>	<u>1</u>	<u>1</u>	<u><1</u>	<u>4±2</u>	<u>2±1</u>	<u>3±2</u>	<u>2±0</u>
	<i>pectinata</i>	<1	20±6	18±5	8±4	39±10	<1	41	40	41	48	<1	24±3	5±1	20±12	59±16
	<i>Filinia</i>	0	0	<u><1</u>	<u><1</u>	0	0	0	0	<u><1</u>	<u>0</u>	<u><1</u>	<u><0.1</u>	<u><1</u>	<u>1±1</u>	<u><1</u>
	<i>terminalis</i>			<1	<1					<1		<1	<1	<1	10±10	<1
	<i>Keratella</i>	<u>1±0</u>	<u>1±1</u>	<u>2±1</u>	<u>2±1</u>	<u><1</u>	<u>1±0</u>	<u>2</u>	<u>4</u>	<u>1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>4±3</u>	<u>16±6</u>	<u>2±1</u>	<u>1±1</u>
	<i>cochlearis</i>	13±3	10±10	38±7	39±4	4±4	13±1	21	31	27	11	3±1	19±6	48±7	21±12	11±11
	<i>Kellicottia</i>	<u>3±0</u>	<u>3±2</u>	<u>1±0</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>5±2</u>	<u>2</u>	0	0	<u><1</u>	<u>3±1</u>	<u>6±2</u>	<u>5±3</u>	<u><1</u>	<u><1</u>
	<i>longispina</i>	28±5	31±7	8±1	2±1	4±4	49±9	21			<1	19±3	41±7	17±7	2±0	4±3
Crustacea	<i>Daphnia</i>	<u><1</u>	<u><1</u>	0	<u><1</u>	<u>1±0</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	0	<u><1</u>	<u>5</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>1±16</u>	<u>9±2</u>
	<i>galeata</i>	<1	<1		1±1	10±1	1±1	<1	<1	<1	34	<1	<1	<1	1±1	34±0
	<i>Bosmina</i>	0	<u>5±3</u>	<u><1</u>	<u>2±1</u>	<u>2±0</u>	<u><1</u>	<u>11</u>	<u><1</u>	<u>5</u>	<u>0</u>	<u>1±0</u>	<u>11±0</u>	<u>1±1</u>	<u>7±1</u>	<u>3±0</u>
	<i>coregoni</i>		31±20	3±2	10±5	20±2	<1	39	2	19		2±1	26±1	2±1	17±3	12±1
	<i>Eudiaptomus</i>	<u>1±1</u>	<u>1±1</u>	<u>2±25</u>	<u>2±0</u>	<u>2±0</u>	<u>3±1</u>	<u>4</u>	<u>7</u>	<u>5</u>	<u>3</u>	<u>3±1</u>	<u>3±0</u>	<u>5±1</u>	<u>9±3</u>	<u>5±2</u>
	<i>gracilodes</i>	5±1	14±8	13±10	20±6	20±5	5±1	12	27	18	18	6±2	7±0	12±2	22±2	20±5
	<i>Cyclops</i>	0	<u>3±3</u>	0	<u><1</u>	<u>2±1</u>	<u><1</u>	<u>8</u>	0	<u>2</u>	<u>2</u>	0	<u>3±2</u>	0	0	<u>1±1</u>
	<i>kolensis</i>		13±9		3±1	22±10	<1	29		7	12		7±5			7±7
	<i>Megacyclops</i>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>2±1</u>	<u><1</u>	0	<u>3±2</u>	0	0	0	0	<u><1</u>	<u><1</u>	<u><1</u>	<u>1±1</u>	0
	<i>viridis</i>	1±1	12±12	19±16	<1		12±9					<1	<1	<1	2±2	
	<i>Mesocyclops</i>	<u>35±24</u>	<u>4±4</u>	<u>11±6</u>	<u>7±5</u>	<u><1</u>	<u>12±3</u>	<u>5</u>	<u>17</u>	<u>5</u>	<u>1</u>	<u>24±9</u>	<u>15±11</u>	<u>28±12</u>	<u>4±3</u>	<u><1</u>
	<i>leuckarti</i>	77±4	36±27	55±17	43±16	4±2	23±5	17	66	17	4	40±7	36±27	65±11	9±6	<1
	<i>Thermocyclops</i>	<u>7±6</u>	0	<u><1</u>	<u>1±1</u>	0	<u>41±26</u>	0	0	0	<u>2</u>	<u>23±7</u>	0	<u>4±4</u>	<u>7±7</u>	<u>1±1</u>
	<i>oithonoides</i>	12±5		1±1	11±7		44±11				12	40±5		12±11	25±25	<1

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – вклад в численность коловраток или ракообразных.

Note. Above the line is the number, below the line is the contribution to the density of rotifers or crustaceans.

Таблица 8. Видовое богатство (*S*), численность (*N*) и биомасса (*B*) основных групп зоопланктона в сублиторали озера Плещеево в 2013–2016 гг.

Table 8. Species richness of zooplankton (*S*), density (*N*) and biomass (*B*) of the main zooplankton groups in the sublittoral of Lake Pleshcheyevo in 2013–2016

Дата Date	S, число видов в пробе S, number of species per a sample				N, тыс. экз./м ³ и B, г/м ³ N, thous. ind./m ³ and B, g/m ³				
	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Sum	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Veliger	Sum
06/06/13	11±3	2±0	6±1	18±3	<u>337±131</u> 1.5±0.5	<u>6±1</u> <0.1	<u>42±8</u> 1.0±0.7	<u>1±1</u> <0.1	<u>386±139</u> 2.6±0.2
03/08/13	7±1	8±1	4±0	19±3	<u>15±5</u> 1.4±0.7	<u>19±5</u> 0.5±0.1	<u>54±7</u> 0.7±0.1	<u>17±7</u> <0.1	<u>106±14</u> 2.5±0.9
03/05/14	9±1	3±0	5±1	17±2	<u>16±2</u> <0.1	<u>≤1</u> <0.1	<u>15±2</u> 0.4±0.1	<u>≤1</u> <0.1	<u>31±5</u> 0.4±0.1
07/06/14	9±0	7±1	5±0	21±1	<u>589±91</u> 1.1±0.5	<u>40±9</u> 0.4±0.2	<u>136±17</u> 0.7±0.1	<u>11±3</u> <0.1	<u>775±102</u> 2.2±0.5
18/07/14	7±0	8±1	4±0	18±1	<u>63±9</u> 0.2±0.1	<u>32±11</u> 0.6±0.2	<u>87±4</u> 0.4±0.1	<u>26±8</u> <0.1	<u>208±8</u> 1.2±0.3
05/09/14	5 ±1	7±1	5±0	16±1	<u>10.0±3.2</u> <0.1	<u>12±7</u> 0.1±0.1	<u>59±29</u> 0.2±0.0	<u>2±1</u> <0.1	<u>83±38</u> 0.3±0.1
08/10/14	6	6	3	15	<u>7.3</u> <0.1	<u>12</u> 0.2	<u>17</u> 0.2	0	<u>36</u> 0.5
01/05/15	7±1	5±1	5±0	16±1	<u>246±35</u> 0.1±0.0	<u>1±0.5</u> <0.1	<u>17±5</u> 0.2±0.1	0	<u>264±34</u> 0.3±0.1
04/06/15	7	5	5	17	<u>108</u> <0.1	<u>289</u> 0.6	<u>92</u> 0.5	<u>6</u> <0.1	<u>494.8</u> 1.1
04/07/15	8±1	8±1	4±0	20±1	<u>53±16</u> 0.2±0.1	<u>31±8</u> 0.5±0.2	<u>45±3</u> 0.6±0.1	0	<u>129±8</u> 1.3±0.3
22/09/15	6	4	2	12	<u>11</u> 0.1	<u>1</u> <0.1	<u>24</u> 0.3	<u>≤1</u> <0.1	<u>38</u> 0.4
22/10/15	6	4	3	13	<u>47</u> <0.1	<u>5</u> <0.1	<u>21</u> 0.5	0	<u>30</u> 0.6
22/04/16	6	1	5	12	<u>6</u> <0.1	<u>≤1</u> <0.1	<u>4</u> <0.1	0	<u>11</u> <0.1
27/07/16	4	13	5	22	<u>4</u> 0.4	<u>18</u> 0.3	<u>62</u> 0.7	<u>≤1</u> <0.1	<u>84</u> 1.3
03/11/16	5	4	4	13	<u>2</u> <0.1	<u>6</u> 0.1	<u>10</u> 0.2	0	<u>17</u> 0.4

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – биомасса. Приведено среднее с его стандартной ошибкой.

Note. Above the line – the number, below the line – biomass. The mean is given with its standard error.

Таблица 9. Видовое богатство (*S*), численность (*N*) и биомасса (*B*) основных групп зоопланктона в пелагиали озера Плещеево в 2012–2016 гг.

Table 9. Species richness of zooplankton (*S*), density (*N*) and biomass (*B*) of the main zooplankton groups in the pelagial of Lake Pleshcheyevo in 2012–2016

Дата Date	S, число видов в пробе S, number of species per a sample				N, тыс. экз./м ³ и B, г/м ³ N, thous. ind./m ³ and B, g/m ³				
	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Sum	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Veliger	Sum
25/07/12	14±2	8±0	7±1	29±1	<u>12±1</u> 1.0±0.0	<u>43±11</u> 0.9±0.3	<u>36±3</u> 0.4±0.1	<u>51±1</u> <0.1	<u>143±6</u> 1.3±0.3
06/06/13	12±0	2±0	7±2	22±1	<u>291±38</u> 0.5±0.1	<u>18±17</u> <0.1	<u>23±3</u> 0.3±0.2	<u>≤1</u> <0.1	<u>332±37</u> 0.8±0.2
03/08/13	9±1	8±0	5±1	22±1	<u>24±4</u> 1.0±0.2	<u>41±9</u> 0.8±0.0	<u>48±4</u> 0.5±0.0	<u>12±0</u> <0.1	<u>124±9</u> 2.4±0.2
19/10/13	4±0	4±0	7±0	15±0	<u>2±0</u> <0.1	<u>13±0</u> 0.2±0.0	<u>4±0</u> 0.1±0.0	0	<u>18±0</u> 0.0±0.0
03/05/14	11±1	2±0	4±0	17±1	<u>26±4</u> <0.1	<u>≤1</u> <0.1	<u>9±1</u> 0.1±0.0	0	<u>35±3</u> 0.2±0.0
07/06/14	11	6±0	5±0	22±1	<u>442±64</u> 1.3±0.2	<u>19±2</u> 0.2±0.0	<u>40±3</u> 0.3±0.0	<u>3±1</u> <0.1	<u>504±67</u> 1.8±0.2

18/07/14	9±1	7±0	4±0	20±1	<u>27±6</u> 0.1±0.1	<u>33±8</u> 0.5±0.1	<u>70±16</u> 0.3±0.1	5±2 <0.1	<u>134±29</u> 0.9±0.2
05/09/14	6±1	7±0	4±0	16±1	<u>15±2</u> <0.1	<u>7±1</u> 0.3±0.1	<u>51±15</u> 0.4±0.1	<u>2±1</u> <0.1	<u>74±17</u> 0.7±0.2
08/10/14	12±4	4±0	4±1	19±4	<u>16±8</u> <0.1	<u>12±1</u> 0.1±0.0	<u>32±3</u> 0.3±0.1	0	<u>60±12</u> 0.5±0.1
01/05/15	7±1	4±0	5±0	15±1	<u>166±24</u> 0.1±0.0	<u><1</u> <0.1	<u>16±2</u> 0.2±0.0	0	<u>183±23</u> 0.3±0.0
04/06/15	11±0	5±1	5±0	21±1	<u>201±27</u> 0.1±0.0	<u>30±5</u> 0.1±0.0	<u>49±2</u> 0.2±0.0	<u><1</u> <0.1	<u>281±23</u> 0.5±0.0
04/07/15	9±1	9±0	4±1	22±1	<u>88±37</u> 0.2±0.1	<u>50±18</u> 1.0±0.2	<u>36±6</u> 0.5±0.1	<u><1</u> <0.1	<u>173±59</u> 1.6±0.4
22/09/15	10±1	6±0	4±1	19±2	<u>35±13</u> 0.3±0.1	<u>2±0.4</u> <0.1	<u>42±16</u> 0.4±0.1	<u>1±0</u> <0.1	<u>80±26</u> 0.8±0.3
22/10/15	10±1	6±1	5±1	20±2	<u>12±2</u> <0.1	<u>8±1</u> 0.1±0.0	<u>31±9</u> 0.7±0.2	<u><1</u> <0.1	<u>51±8</u> 0.8±0.2
22/04/16	9±1	3±0	3±1	16±1	<u>15±2</u> <0.1	<u><1</u> <0.1	<u>5±1</u> <0.1	0	<u>21±2</u> <0.1
27/07/16	9±2	8±0	4±0	20±2	<u>9±2</u> 0.2±0.1	<u>32±3</u> 1.1±0.2	<u>47±4</u> 0.7±0.2	<u>3±1</u> <0.1	<u>91±4</u> 2.0±0.2
03/11/16	9±4	5±1	4±2	17±3	<u>4±1</u> <0.1	<u>12±2</u> 0.2±0.0	<u>13±3</u> 0.3±0.1	0	<u>28±6</u> 0.6±0.1

Примечание. Над чертой – численность, под чертой – биомасса. Приведено среднее с его стандартной ошибкой.

Note. Above the line – the number, below the line – biomass. The mean is given with its standard error.

Весной и в начале лета коловратки преобладали по численности. Во второй половине лета чаще доминировали копеподы, в отдельные годы – коловратки (2015 г.). Осенью многочисленны ракообразные (табл. 9). Веслоногие ракообразные превалировали по биомассе весной и осенью (табл. 9). В начале лета основу биомассы формировали коловратки (2013, 2014 гг.) или копеподы (2015 г.). Во второй половине лета велика роль кладоцер, а в отдельные годы и коловраток (2013 г.).

Изменения численности коловраток носили одновершинный характер с максимумом в начале июня. Для ветвистоусых ракообразных характерен один пик численности в июле. Пик численности веслоногих рачков приходился в 2014 г. на июль. В 2015 г. концентрация копепод сохранялась примерно на одном уровне в течение лета и начала осени.

Весной в пелагиали преобладали 3 вида коловраток и 2 вида ракообразных (табл. 4), те же что и в литорали, и сублиторали. В первой половине лета состав доминантов изменялся, превалировали 3–4 вида коловраток и 1–4 вида ракообразных. Ежегодно в доминантный комплекс входили *Conochilus unicornis* и *Mesocyclops leuckarti* (табл. 5). Холодноводные виды *Filinia terminalis* и р. *Synchaeta* (*S. lakowitziana* и *S. kitina*) так же были многочисленны в этот период. Во второй половине лета превалировали 3–5 видов коловраток и 3–4 вида ракообразных. Доминантный комплекс коловраток варьировал ежегодно, чаще всего в

его состав входили *Kellicottia longispina* (табл. 5). Среди ракообразных преобладали *Daphnia cucullata* и *Thermocyclops oithonoides*. Осенью состав доминантов формировали 1–4 вида коловраток и 2–4 вида ракообразных (табл. 7). *Synchaeta pectinata*, *Keratella cochlearis* и *Kellicottia longispina* преобладали среди коловраток, *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti* и *Bosmina coregoni* – среди ракообразных.

Сезонный цикл развития зоопланктона в пелагиали озера Плещеево характеризовался двумя пиками численности и биомассы – весенне-летним и летне-осенним [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В литорали озера отмечали 1–2 пика количественных показателей [Медянцева, Семерной, 1997 (Medyantseva, Semernoy, 1997)]. В период исследования 2012–2016 гг. регистрировали одновершинную кривую изменения численности и биомассы планктонных животных. В мезотрофных озерах Среднего Поволжья [Салахутдинов, 2003 (Salahutdinov, 2003)] максимумы численности зоопланктона отмечались в феврале – марте и июне.

Весенний зоопланктон. Началом гидробиологической весны принято считать период интенсивного прогрева воды после вскрытия водоема. В озере Плещеево он приходился обычно на конец апреля. Водные массы озера прогревались неравномерно, в литорали температура воды была выше, чем в сублиторали и пелагиали (табл. 1), минимальные значения

характерны для 2016 г. В 2015 и 2016 гг. общая численность зоопланктона сходна на разных участках озера. В 2014 г. в литорали концентрация планктонных животных достоверно меньше (в 5 раз) чем в сублиторали и пелагиали за счет снижения обилия всех таксономических групп (табл. 3, 8, 9). Подобное отмечали весной 1984–1985 гг., когда численность зоопланктона в литорали была ниже в 2–27 раз, чем в глубоководной зоне, благодаря меньшей плотности веслоногих ракообразных на мелководных участках [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)].

Для весеннего периода характерны достоверные межгодовые различия количества планктонных животных. Минимальные величины численности отмечены в 2014 г., биомассы – в 2016 г., максимальные численности и биомассы – в 2015 г. Высокие значения обилия в мае 2015 г. обусловлены возрастанием концентрации всех таксономических групп зоопланктона, но особенно это выражено для коловраток (*Filinia terminalis*, *Conochiloides natans*).

Сопоставление данных за весенние периоды 2014–2016 гг. с материалами, полученными ранее [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)] показало, что в мае 2015 г. значения численности находятся в промежутке между значениями, приведенными за весенний период 1979–1996 гг., а в апреле 2016 г. и мае 2014 г. – значительно меньше (в 2–10 раз). В 1979–1996 гг. весной в пелагиали озера регистрировали как преобладание по численности коловраток (1979, 1980, 1983, 1989, 1990, 1992, 1996 гг.), так и копепоид (1984, 1985, 1988, 1991 гг.) [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В 2014–2016 гг. коловратки доминировали на основной акватории озера.

Для водохранилищ Волги [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)] и озера Плещеево [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)] выделяли две весенних группы видов зоопланктона: ранневесеннюю и поздневесеннюю. В весенний период 1979–1996 гг. в качестве доминантов указывали холодолюбивых коловраток *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia terminalis*, *Conochiloides natans*, *Synchaeta oblonga* и эвритермных *Keratella quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis* [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Весной 2014–2016 гг. число доминирующих видов ротифер было меньше *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia terminalis*, *Conochiloides natans* и р. *Synchaeta* (*S. lakowitziana* и *S. kitina*), эвритермные (поздневесенние) виды немногочисленны. В апреле

– мае 2014–2016 гг. как и ранее [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)], средиракообразных преобладали *Cyclops kolensis* и *Mesocyclops leuckarti*.

Межгодовые различия в количестве зоопланктона обусловлены, вероятно, климатическими и трофическими особенностями разных лет. В апреле 2015 г. наблюдали частые смены тепла и холода, а сумма эффективных температур была минимальной в 2014–2016 гг., что способствовало развитию холодолюбивых коловраток. В этот период также складывались благоприятные трофические условия для развития этой группы зоопланктона. В начале мая 2015 г. отмечен пик развития фитопланктона [Сахарова, 2019 (Sakhrova, 2019)]. Для сравнения, в озере Красное в 2015 г. сохранялась многолетняя схема сезонной динамики, когда при низких температурах в мае доминировал комплекс из веслоногих рачков и коловраток, и количественное развитие зоопланктона было минимальным. Тогда как в 2016 г. более раннее вскрытие водоема и соответственно более ранний прогрев воды способствовали уже в первой декаде мая обильному развитию коловраток, именно на этот период пришелся пик численности зоопланктона [Трифонов и др., 2017 (Trifonova et al., 2017)]. Сроки начала весеннего развития зоопланктона могут определяться содержанием кислорода в озерах в зимний период. Чем больше заморные явления и глубже водоем, тем позже развиваться зоопланктон [Салахутдинов, 2003 (Salahutdinov, 2003)].

Зоопланктон в начале лета. В начале лета дальнейшее прогревание водной толщи (табл. 1) способствовало развитию зоопланктона. В этот период в озере чаще наблюдали первый пик количественных показателей [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В июне 2014 г. численность зоопланктона в 14.4–25.5 раз выше чем в мае того же года, тогда как в июне 2015 г. – всего в 1.6–1.8 раз. Биомасса в начале лета была выше, чем весной в 3–9 раз в 2014 г. и в 1.7–3.7 раз в 2015 г. (табл. 3, 8, 9).

В начале лета 2014 г. численность зоопланктона в 1.5–1.8 раза достоверно выше по сравнению с 2013 и 2015 гг. Межгодовые вариации количественных показателей зоопланктона в июне 2014 и 2015 гг. обусловлены особенностями климатических условий. Май 2014 г. был аномально теплым, литораль и поверхностные слои в пелагиали к началу июня прогрелись сильнее по сравнению с таковым периодом 2015 г. (табл. 1). Величины плотности зоопланктона, зафиксированные в июне

2013–2015 гг., находились в промежутке значений, указанных за июнь 1979–1996 гг. [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)].

Обилие зоопланктона различалось на разных участках озера, его низкие значения характерны для открытой литорали, более высокие – для сублиторали. В июне 2014 г. в открытой литорали численность планктонных животных в 2.5–3.8 раза меньше, чем в сублиторали и пелагиали (табл. 3, 8, 9).

В июне 2013–2015 гг. коловратки преобладали по численности на большинстве участков озера, только в 2015 г. в сублиторали многочисленны ветвистоусые рачки за счет массового развития *Bosmina longirostris*. По данным 1979–1996 гг. в начале лета основу численности могли формировать как коловратки (1979, 1981, 1985, 1990 и 1996), так и веслоногие ракообразные (1983, 1984) [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)].

В озере Плещеево в начале лета отмечали переход холодноводных видов из толщи воды в нижние слои на летний период, а тепловодных – в пелагаль [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В летнем зоопланктоне водохранилищ выделяли две группы доминантов – раннелетнюю и позднелетнюю (собственно летнюю) [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. Раннелетняя группа представлена смешанным комплексом видов весеннего и летнего планктона. Она характерна для июня – начала июля [Лазарева, 2010 (Lazareva, 2010)]. В начале лета 2014–2015 гг. состав доминантных видов в озере Плещеево изменялся относительно весеннего периода, и был вариабелен год от года. В него входили как виды характерные для весны – холодноводные коловратки *Polyarthra dolichoptera*, р. *Synchaeta* (*S. lakowitziana* и *S. kitina*), *Synchaeta tremula*, *Filinia terminalis*, так и тепловодные и эвритермные виды – коловратки *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra luminosa*, *Kellicottia longispina*, рачки *Eudiaptomus graciloides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*.

Во второй половине лета численность зоопланктона снижалась относительно начала июня в 1.6–3.8 раза на разных участках озера во все исследованные годы. Напротив, значения биомассы планктонных животных возрастали в 1.8–2.6 раз в литорали (табл. 3), в сублиторали сохранялись на прежнем уровне или снижались в 1.8 раза (табл. 8). В пелагиали в июле 2014 г. величина биомассы снижалась в 2 раза за счет уменьшения количества крупных коловраток *Asplanchna priodonta*, в 2015 г. воз-

растала в 3.2 раза относительно начала июня (табл. 9) благодаря массовому развитию представителей р. *Daphnia* (*D. cucullata* и *D. galeata*).

Достоверно самые низкие значения характерны для июля 2016 г. (табл. 3, 8, 9), в другие годы численность значимо не различалась. Величины плотности планктонных животных, зафиксированные в июле–августе 2012–2016 гг. в центральной части озера были ниже или близки к минимальным значениям, указанным для этого периода в 1979–1996 гг. В 1979–1996 гг. по численности чаще преобладали коловратки, но в отдельные годы (1984 г.) многочисленны ракообразные. Во второй половине лета 2012–2016 гг. доминировали по численности веслоногие ракообразные (2013, 2014 и 2016 гг.), коловратки (2015 г.) или велигеры дрейссены (2012 г.).

В литорали численность зоопланктона достоверно ниже в 1.5–10 раз, чем в сублиторали и пелагиали. По данным В.Н. Столбуновой [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)] в июле – начале августа 1983 г. в глубоководной зоне концентрация планктонных животных выше, чем в сублиторали, тогда как в конце августа была близка или ниже таковой. Биомасса зоопланктона в открытой литорали была ниже по сравнению с глубоководной зоной [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В 2013–2016 гг. биомасса не различалась на разных участках озера, а в межгодовом аспекте в августе 2013 г. биомасса планктонных животных была выше, чем в последующие (табл. 3, 8, 9).

Во второй половине лета доминантные комплексы коловраток и ракообразных претерпевали некоторые изменения. В августе 2013 г. и во второй декаде июля 2014 г. из числа доминантных видов коловраток выпадал *Conochilus unicornis*. В 2015 г. пробы зоопланктона были собраны в первой декаде июля и соответственно этот вид сохранял еще достаточно высокую численность (табл. 6). В доминантном комплексе ракообразных возрастала доля летних видов р. *Daphnia*. По данным [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)] в многолетнем ряду 1979–1996 гг. в летний период преобладали (более 10% общей численности зоопланктона) коловратки *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra vulgaris*, *P. luminosa*, *P. longiremis*, *Conochilus unicornis*, *Pompolix sulcata*, *Asplanchna priodonta*, *Synchaeta oblonga*, *Filinia maior*, *Kellicottia longispina*. Состав доминирующих видов коловраток в 2012–2016 гг. сходен с наблюдаемым ранее. Однако не отмечены в качестве доминантов

Polyarthra longiremis, *Pompolyx sulcata*, *Synchaeta oblonga*, вместо них – близкие виды *Polyarthra dolichoptera* и *Synchaeta pectinata*. В летний период 1979–1996 гг. среди ракообразных преобладали *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum* [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Помимо указанных видов в 2012–2016 гг. в качестве доминантов представлены *Thermocyclops oithonoides* и *Daphnia cristata*.

На озере Светлояр (Новгородская обл.) показано, что из-за малого прогрева вод озера вод в июне 2003 г. создались благоприятные условия для развития холодолюбивых видов коловраток, в то же время замедлились и ослабли процессы отрождения и роста молоди ракообразных [Кузнецова и др., 2017 (Kuznetsova et al., 2017)].

Осенью начиналось охлаждение водных масс озера (табл. 1). Обилие зоопланктона снижалось относительно летнего периода в 1.3–3.4 раза (численность) и 1.3–6.5 раз (биомасса). Концентрация зоопланктона в пелагиали выше, чем в литорали, но сходна с таковой в сублиторали. В межгодовом аспекте обилие планктонных животных значимо не отличалось в осенний период разных лет. Величины плотности планктонных животных, зафиксированные в сентябре–ноябре 2013–2016 гг. в центральной части озера были ниже или близки к минимальным значениям, указанным для этого периода 1979–1996 гг.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период исследования в водоеме зарегистрировано 130 видов коловраток и ракообразных. Численность и биомасса планктонных животных в исследованный период были ниже или близки к величинам, указанным для 1979–1996 гг. Открытая литораль озера чаще характеризовалась низкими количественными показателями по сравнению с более глубокими участками (>4 м). Выявлены межгодовые вариации общей численности и биомассы зоо-

В многолетнем аспекте чаще всего коловратки преобладали по численности осенью 1979–1996 гг., только в 1989, 1990, 1991 гг. преобладали ракообразные. Осенью 2013–2016 гг. ракообразные формировали основу численности зоопланктона.

Комплекс доминирующих видов коловраток и ракообразных осенью претерпевал изменения. В сентябре некоторые виды эвритермные и летние виды еще сохраняли лидирующее положение *Kellicottia longispina*, *Thermocyclops oithonoides*, *Mesocyclops leuckarti*. Виды, многочисленные в начале лета формировали второй более низкий подъем своей численности.

По данным 1979–1996 гг. в сентябре преобладали коловратки *Keratella quadrata*, *K. cochlearis* и копеподиты *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*, *Bosmina coregoni* [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В октябре доминировали *Synchaeta tremula*, *S. pectinata*, *Asplanchna priodonta*, *Conochilus unicornis*, *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cucullata* [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В осенний период 2014–2016 гг. виды, указанные в качестве доминантов в 1979–1996 гг., также занимали лидирующие позиции, однако к ним еще примыкали представители р. *Polyarthra* и *Kellicottia longispina*. Доминантный комплекс ракообразных представлен большим числом видов, в него входили также *Cyclops kolensis*, *Thermocyclops oithonoides*, *Megacyclops viridis*, *Daphnia galeata*, *D. cristata*.

планктона в различные сезоны года, обусловленные климатическими особенностями разных лет и различиями в сроках сбора проб. Состав доминирующих видов коловраток и ракообразных в период 2012–2016 гг. близок к указанному ранее для 1979–1996 гг. Виды *Synchaeta lakowitziana*, *S. kitina*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Thermocyclops oithonoides* впервые отмечены в качестве доминантов зоопланктона.

Работа выполнена в рамках с государственного задания (тема № АААА-А18-118012690106-7) при поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево»). Авторы выражают благодарность сотрудникам ИБВВ РАН М.И. Малину, А.И. Цветкову, Д.П. Карабанову за помощь в сборе проб зоопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Автоматизированная информационная система государственного мониторинга водных объектов. Состояние поверхностных вод: ф.16. Уровни воды озер, прудов, обводненных карьеров, водохранилищ. [Электронный ресурс]. URL: <https://gmvo.skniivh.ru/index.php?id=718>. (дата обращения: 15.01.2019).
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72.

- Борисов П.Г. Ряпушка озера Переславского // Труды научного института рыбного хозяйства. М., 1924. Т. 1. С. 51–127.
- Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Александрова Т.М. Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадков на метеорологических станциях России и бывшего СССР (TTTR). [Электронный ресурс]. URL: <http://aisori-m.meteo.ru>. (дата обращения: 15.01.2019).
- Жданова С.М., Лазарева В.И. Видовой состав и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в июле 2008 года // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. Т. 10. С. 51–66.
- Кастальская-Карзинкина М.А. Количественный и весовой учет планктона Переславского озера // Труды Лимнологической станции в Косине. 1934. Вып. 17. С. 71–83.
- Кордэ Н.В. Материалы по фауне Плещеева озера // Труды Переславль-Залесского историко-художественного и краеведческого музея. 1928. Вып. 8. С. 37–58.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С. Пелагический рачковый зоопланктон озера Глубокого в 1999–2008 годах и некоторые итоги его многолетних наблюдений // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. Т. 10. С. 39–50.
- Коровчинский Н.М., Бойкова О.С., Мнацканова Е.А. Долговременные наблюдения пелагического зоопланктона озера Глубокого и некоторые проблемы мониторинговых исследований // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. Т. 11. С. 39–62.
- Кузнецова М.А., Баженова Л.В., Баянов Н.Г. Динамика развития, продукция массовых видов и структурные характеристики пелагического зоопланктона озера Светлояр в летний период 2002–2003 годов // Труды Гидробиологической станции на Глубоком озере. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. Т. 11. С. 74–102.
- Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б., Сярки М.Т. Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 1997. 112 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Подкласс Eurotatoria (отряды Ploima, Monimotrochida, Raedotrochida). Ленинград: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 181 с.
- Ласточкин Д.А. Ассоциации животного населения береговой области (Переславского) Плещеева озера // Известия Иваново-Вознесенского политехнического института. 1930. Т. 17. С. 3–99.
- Маковеева И.И., Кулемин А.А., Чванкина М.А., Солопова М.И. Рыбохозяйственное исследование Плещеева озера // Химия, биология, геология, география: Доклады научной конференции. Ярославль: Ярославский государственный педагогический институт. 1964. Т. 2, Вып. 4. С. 58–72.
- Медянцева Е.Н. Зоопланктон озера Плещеево как показатель эвтрофикации // Материалы VII съезда Гидробиологического общества РАН (Казань, 14–20 октября 1996 г.). Т. 2. Казань: Полиграф, 1996. С. 51–53.
- Медянцева Е.Н., Семерной В.Н. Сезонная динамика показателей зоопланктона по литорали озера Плещеево в 1991–1994 гг. // Биологические исследования в Ярославском государственном университете: Юбилейный сборник тезисов конференции. 29 ноября 1996 г. Ярославль: Ярославский государственный университет, 1997. С. 108–110.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГОСНИОРХ. 1984. 33 с.
- Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. 2008. СПб.: Лема. 246 с.
- Обзоры погодно-климатических особенностей, наблюдавшихся в Северном полушарии в 2001–2018 гг. [Электронный ресурс]. URL: <https://meteoinfo.ru/climat-tab13> (дата обращения: 15.01.2019).
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
- Первухин М.И. Переславское озеро // Труды Переславль-Залесского историко-художественного и краеведческого музея. 1927. Вып. 3. 97 с.
- Сабитова Р.З., Цветков А.И. Зоопланктон литорали озера Плещеево (Ярославская область) // Экологический сборник 6. Труды молодых ученых Поволжья. Тольятти: ИЭВБ РАН, Кассандра. 2017. С. 341–346.
- Салахутдинов А.Н. Закономерности развития зоопланктона мезотрофных и эвтрофных озёр Среднего Поволжья в подлёдный и безлёдный периоды: Автореф. кандидат. дисс. М., 2003. 25 с.
- Столбунова В.Н. 2006. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука. 152 с.
- Трифонова И.С., Афанасьева А.Л., Беляков В.П., Бардинский Д.С., Родионова Н.В., Русанов А.Г., Станиславская Е.В. Влияние колебаний гидрологического режима на состояние биологических сообществ эвтрофирующегося озера // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2(3). С. 561–569.
- Трифонова И.С., Макарец Е.С. Сезонная и многолетняя динамика фито- и зоопланктона и их взаимоотношения в мезотрофном озере // Биол. внутр. вод. 2006. № 3. С. 18–25.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.

- Kotov A., Forró L., Korovchinsky N.M., Petrusek A. World checklist of freshwater Cladocera species. World Wide Web electronic publication. 2013. URL: <https://fada.biodiversity.be/group/show/17> (дата обращения: 25.05.2019).
- Obertegger U., Braioni M.G., Arrighetti G., Flaima G. Trophi morphology and its usefulness for identification of formalin-preserved species of Synchaeta Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae) // Zoologischer Anzeiger. 2006. Vol. 245. P. 109–120.
- Pryanichnikova E.G., Tsvetkov A.I. Main characteristics of the Lake Pleshcheyevo population of Dreissena polymorpha (Bivalvia, Dreissenidae). Ecosystem Transformation. 2018. T. 1, № 2. P. 11–18. DOI: 10.23859/estr-180723a
- Rivier I.K. Peculiarities of the population of Bythotrephes brevimanus lilljeborg, 1901, in lake Pleshcheevo (the Upper Volga Basin) // Inland Water Biology. 2012. Vol. 5 (3). P. 274–280. DOI: 10.1134/S199508291203011X
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd. 8. P. 71–78.
- Zhdanova S.M. Diaphanosoma mongolianum Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia) // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11 (2). P. 145–152. DOI: 10.1134/S1995082918020207

REFERENCES

- Avtomatizirovannaya informatsionnaya sistema gosudarstvennogo monitoringa vodnykh ob'yektov. Sostoyaniye poverkhnostnykh vod: f.16. Urovni vody ozer, prudov, obvodnennykh kar'yerov, vodokhranilishch, sm. [Automated information system of state monitoring of water bodies. State of surface water: f.16. Water levels of lakes, ponds, flooded pits, reservoirs, see]. URL: <https://gmvo.skniivh.ru/index.php?id=718>. (Accessed: 15.01.2019) [In Russian]
- Balushkina E.V., Vinberg G.G. 1979. Zavisimost' mezhdru dlinoy i massoy tela planktonnykh rakoobraznykh [The relationship between the length and body mass planktonic crustaceans] // Experimental and field studies of the biological bases of the productivity of lakes. Leningrad: Zoologicheskii Institut AN SSSR. S. 58–72. [In Russian]
- Borisov P.G. 1924. Ryapushka ozero Pereslavskogo [Ryapushka Lake Pereslavsky] // Trudy nauchnogo instituta rybnogo khozyaystva. T. 1. S. 51–127. [In Russian]
- Bulygina O.N., Razuvaev V.N., Aleksandrova T.M. Opisanie massiva dannykh sutochnoy temperatury vozdukh i kolichestva osadkov na meteorologicheskikh stantsiyakh Rossii i byvshego SSSR (TTTR) [Description of the data set of daily air temperature and precipitation at meteorological stations in Russia and the former USSR (TTTR)]. URL: <http://aisori-m.meteo.ru> (accessed: 15.01.2019). [In Russian]
- Ekosistema ozero Plescheyevo [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. 1989. Leningrad: Nauka. 264 p. [In Russian]
- Kastal'skaya-Karzinkina M.A. 1934. Kolichestvennyy i vesovoy uchët planktona Pereslavskogo ozero // Trudy Limnologicheskoy stantsii v Kosine. Vol. 17. S. 71–83. [In Russian]
- Korde N.V. 1928 Materialy po faune Pleshcheyevo ozero [Materials on the fauna of Pleshcheyevo lake] // Trudy Pereslavl'-Zalesskogo istoriko-khudozhestvennogo i krayevedcheskogo muzeya. Vol. 8. S. 37–58. [In Russian]
- Korovchinsky N.M., Boykova O.S. 2009. Pelagicheskiy rachkovyy zooplankton ozero Glubokogo v 1999–2008 godakh i nekotoryye itogi yego mnogoletnikh nablyudeniy [The pelagic crustacean zooplankton of Lake Glubokoe in 1999–2008 and some results of its long-term observations] // Trudy Gidrobiologicheskoy stantsii na Glubokom ozere. T. 10. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. S. 39–50. [In Russian]
- Korovchinskiy N.M., Boykova O.S., Mnatsakanova E.A. 2017. Dolgovremennyye nablyudeniya pelagicheskogo zooplanktona ozero Glubokogo i nekotoryye problemy monitoringovykh issledovaniy [Long-term observations of pelagic zooplankton of Lake Glubokoe and some problems of monitoring studies] // Trudy Gidrobiologicheskoy stantsii na Glubokom ozere. T. 11. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. S. 39–62. [In Russian]
- Kotov A., Forró L., Korovchinsky N.M., Petrusek A. 2013. World checklist of freshwater Cladocera species. World Wide Web electronic publication. URL: <https://fada.biodiversity.be/group/show/17> (accessed: 25.05.2019)
- Kulikova T.P., Kustovlyankina N.B., Syarki M.T. 1997. Zooplankton kak komponent ekosistemy Onezhskogo ozero [Zooplankton as a Component of Lake Onego Ecosystem]. Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy tsentr RAN. 112 s. [In Russian]
- Kuznetsova M.A., Bazhenova L.V., Bayanov N.G. 2017. Dinamika razvitiya, produktsiya massovykh vidov i strukturnyye kharakteristiki pelagicheskogo zooplanktona ozero Svetloyar v letniy period 2002–2003 godov [Dynamics of development, production of mass species, and structural characteristics of pelagic zooplankton of Lake Svetloyar in summer of 2002–2003] // Trudy Gidrobiologicheskoy stantsii na Glubokom ozere. T. 11. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. S. 74–102. [In Russian]
- Kutikova L.A. Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria). Podklass Eurotatoria (otryady Ploima, Monimetrochida, Paedotrochida) [Rotifer Fauna of the USSR (Rotatoria)]. Leningrad: Nauka, 1970. 744 s. [In Russian]
- Lastochkin D.A. 1930. Assotsiatsii zhivotnogo naseleniya beregovoy oblasti (Pereslavskogo) Pleshcheyevo ozero [Association of animal populations of the coastal region Pleshcheyevo (Pereslavsky) Lake] // Izvestiya Ivanovo-Voznesenskogo politekhnicheskogo instituta. T. 17. S. 3–99. [In Russian]
- Lazareva V.I. 2010. Struktura i dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha [Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir]. Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK. 181 s. [In Russian]
- Makoveyeva I.I., Kulemin A.A., Chvankina M.A., Solopova M.I. 1964. Rybokhozyaystvennoye issledovaniye Pleshcheyevo ozero [Fisheries research Pleshcheeva Lake] // Khimiya, biologiya, geologiya, geografiya: Doklady nauchnoy konferentsii. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy pedagogicheskii institut. T. 2, V. 4. S. 58–72. [In Russian]

- Medyantseva E.N. 1996. Zooplankton ozera Pleshcheyevo kak pokazatel' evtrofikatsii [Zooplankton of Lake Pleshcheevo as an indicator of eutrophication] // Materialy VII s"yezda Gidrobiologicheskogo obshchestva RAN (Kazan', 14–20 oktyabrya 1996 g.). T. 2. Kazan': Poligraf. S. 51–53. [In Russian]
- Medyantseva E.N., Semernoy V.N. 1997. Sezonnyaya dinamika pokazateley zooplanktona po litorali ozera Pleshcheyevo v 1991–1994 gg. [Seasonal dynamics of zooplankton indices in the littoral zone of Lake Pleshcheevo in 1991–1994] // Biologicheskiye issledovaniya v Yaroslavskom gosudarstvennom universitete: Yubileynyy sbornik tezisov konferentsii. 29 noyabrya 1996 g. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet. S. 108–110. [In Russian]
- Metodicheskiye rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoyomakh. Zooplankton i yego produktsiya. 1984. [Methodical recommendations on collection and processing of materials in hydrobiological studies on freshwater bodies. Zooplankton and its products]. Leninograd: State Research Institute for Lake and River Fisheries. 33 s. [In Russian]
- Mnogoletniye izmeneniya biologicheskikh soobshchestv mezotrofnogo ozera v usloviyakh klimaticheskikh fluktuatsiy i evtrofirovaniya [Long-Term Changes in Biological Communities of a Mesotrophic Lake under Conditions of Climate Fluctuations and Eutrophication]. 2008. SPb.: Lema. 246 s. [In Russian]
- Obertegger U., Braioni M.G., Arrighetti G., Flaima G. 2006. Trophi morphology and its usefulness for identification of formalin-preserved species of *Synchaeta* Ehrenberg, 1832 (Rotifera: Monogononta: Synchaetidae) // *Zoologischer Anzeiger*. Vol. 245. P. 109–120.
- Obzory pogodno-klimaticheskikh osobennostey, nablyudavshikhsya v Severnom polusharii v 2001–2018 gg. [Reviews of climatic features observed in the Northern Hemisphere in 2001–2018.]. URL: <https://meteoinfo.ru/climat-tabl3> (accessed: 15.01.2019). [In Russian]
- Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod yevropeyskoy Rossii. 2010. Zooplankton [Guide to identifying zooplankton and zoobenthos of fresh water in European Russia]. T. 1. Moscow: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK. 495 s. [In Russian]
- Pervukhin M.I. 1927. Pereslavskoye ozero [Pereslavl' Lake] // *Trudy Pereslavl'-Zalesskogo istoriko-khudozhestvennogo i krayevedcheskogo muzeya*. Vol. 3. 97 s. [In Russian]
- Pryanichnikova, E.G., Tsvetkov, A.I. 2018. Main characteristics of the Lake Pleshcheyevo population of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae). *Ecosystem Transformation* T. 1, № 2. P. 11–18. DOI: 10.23859/estr-180723a
- Rivier I.K. 2012. Peculiarities of the population of *Bythotrephes brevimanus* Lilljeborg, 1901, in lake Pleshcheyevo (the Upper Volga Basin) // *Inland Water Biology*. Vol. 5 (3). P. 274–280. DOI: 10.1134/S199508291203011X
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* Bd. 8. P. 71–78.
- Sabitova R.Z., Tsvetkov A.I. 2017. Zooplankton litorali ozera Pleshcheyevo (Yaroslavskaya oblast') [Zooplankton of the littoral of Lake Pleshcheevo (Yaroslavl region)] // *Ekologicheskii sbornik 6. Trudy molodykh uchenykh Povolzh'ya. Tol'yatti: IEVB RAN, Kassandra*. 2017. S. 341–346. [In Russian]
- Salahutdinov A.N. 2003. Zakonomernosti razvitiya zooplanktona mezotrofnyyh i evtrofnyyh ozer Srednego Povolzh'ya v podlednyy i bezlednyy periody. Avtoref. kandidat. Diss. [The regularities of zooplankton development in the mesotrophic and eutrophic lakes of the Mid Povolzh'ye during the ice-cover and iceless periods] M. 25 s. [In Russian]
- Stolbunova V.N. 2006. Zooplankton oz. Pleshcheyevo [The Lake Pleshcheevo zooplankton]. Nauka, Moscow, Russia, 152 s. [In Russian]
- Trifonova I.S., Makartseva E.S. 2006. Sezonnyaya i mnogoletnyaya dinamika fito- i zooplanktona i ikh vzaimootnosheniya v mezotrofnom ozere [Seasonal and Long-term Dynamics of Phyto- and Zooplankton and Their Relationships in a Mesotrophic Lake] // *Biol. vnutr. vod.* № 3. S. 18–25. [In Russian]
- Trifonova I.S., Afanasieva A.L., Bardinskiy D.S., Belyakov V.P., Rodionova N.V., Rusanov A.G., Stanislavskaya E.V. 2017. Vliyaniye kolebaniy gidrologicheskogo rezhima na sostoyaniye biologicheskikh soobshchestv evtrofiruyushchegosya ozera [Influence of hydrological regime changes on the state of biological communities of a lake in condition of eutrophication] // *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk*. T. 19, № 2(3). S. 561–569. [In Russian]
- Zhdanova S.M. 2018. *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938 (Cladocera: Sididae) in Lakes of Yaroslavl Oblast (Russia) // *Inland Water Biology*. Vol. 11 (2). P. 145–152 DOI: 10.1134/S1995082918020207
- Zhdanova S.M., Lazareva V.I. 2009. Vidovoy sostav i prostranstvennoye raspredeleniye zooplanktona ozera Glubokogo v iyule 2008 goda [Species composition and spatial distribution of zooplankton of Lake Glubokoe in July 2008] // *Trudy Gidrobiologicheskoy stantsii na Glubokom ozere*. T. 10. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK. S. 51–66. [In Russian]

COMPOSITION AND STRUCTURE OF THE ZOOPLANKTON COMMUNITY IN LAKE PLESHCHEYEVO

S. M. Zhdanova, R. Z. Sabitova, M. V. Tsvetkova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences 152742 Borok. Russia
e-mail: zhdanova83@gmail.com*

In 2012–2016 the zooplankton (Rotifera, Cladocera, Copepoda) of the deep stratified mesotrophic Lake Pleshcheyevo, Yaroslavl Region (Russia) was studied. During the study period, 130 species of rotifers and crustaceans were recorded in the lake. The abundance and biomass of zooplankton in 2012–2016 were lower or close to the values indicated in 1979–1996. The open littoral of the lake was more often characterized by low quantitative indicators of zooplankton as compared with deeper areas (>4 m). The interannual variations of the total abundance and biomass of zooplankton in different seasons of the year due to climatic features of different years and differences in the timing of sampling were identified. The composition of the dominant species of rotifers and crustaceans in 2012–2016 is close to that indicated for 1979–1996. However, species of *Synchaeta lakowitziana*, *S. kitina*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Thermocyclops oithonoides* were first noted as dominants of lake zooplankton.

Keywords: zooplankton, species composition, dynamic of density and biomass

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ МАКРОБЕНТОСА ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

Е. Г. Пряничникова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: pryanichnikova_e@mail.ru

В период 2013–2017 гг. в макробентосе озера Плещеево и прилегающих к нему речных участках отмечено 112 НОТ (низших определяемых таксонов). Основную часть фауны продолжают составлять хириномиды и олигохеты. Наибольшее видовое богатство и разнообразие были отмечены в сублиторали, где сформированы биоценозы *Dreissena polymorpha*, а также в прилегающих к озеру речных участках. Появление и массовое развитие дрейссены в водоеме оказало значительное влияние на бентос и экосистему водоема в целом. По индикаторным организмам зообентоса, произошло уменьшение сапробности водоема.

Ключевые слова: донные сообщества, фауна, видовое богатство, встречаемость, озеро.

DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10011

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Плещеево располагается в южной части Ярославской области. Принято считать, что это водоем ледникового происхождения. Озеро овальной формы. Его ложе характеризуется хорошо развитой литоральной зоной, переходящей в отлогое побережье. Центральная часть озера глубоководная [Экосистема озера..., 1989 (Ekosistema..., 1989)].

Первые исследования макробентоса отдельных участков озера Плещеево начаты в 1920 г. [Ласточкин, 1930 (Lastochkin, 1930)]. В 1929–1930 гг. Н.К. Дексбах и М.Л. Грандильевской-Дексбах [Дексбах, Грандильевская-Дексбах, 1931 (Decksbach, Grandilevskaya-Decksbach, 1931)] проведена полная бентосная съемка озера. После длительного перерыва, в 1978–1980 гг. в ходе комплексных исследований экосистемы озера, донную фауну подробно изучали специалисты ИБВВ АН СССР [Экосистема озера..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Затем, в 1989 г. были проведены совместные комплексные исследования озера специалистами ИБВВ АН СССР и Ярославского государственного университета [Факторы..., 1992 (Factors..., 1992)].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В предыдущих работах по изучению бентоса оз. Плещеево было показано, что уловистость ДАК-100 (площадь захвата 0.01 м²) и ДАК-250 (площадь захвата 0.025 м²) одинаковая [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)]. Поэтому сбор проб макрозообентоса на оз. Плещеево осуществляли при помощи модифицированного дночерпателя ДАК-100 по 2 подъема на каждой станции.

Глубина сбора проб варьировала от 0.5 до 23 м. При разделении озера на участки придерживались следующей классификации

В 80-е годы в озеро вселился двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas [Жгарева, 1992 (Zhigareva, 1992); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Поэтому в 1996 г. были проведены работы по изучению бентоса в формируемых дрейссеной биоценозах [Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008)]. В настоящее время в озере Плещеево значительные биоценозы *D. polymorpha* сформированы в сублиторали [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018].

В целом, продолжение изучения таксономического состава и структуры макрозообентоса необходимо для проведения комплексной оценки озера Плещеево. Это дает возможность проследить за изменениями состава и разнообразия фауны и дать прогноз последствия влияния естественных и антропогенных факторов.

Целью работы было охарактеризовать современный таксономический состав макробентоса озера, истока р. Векса, устьевых участков рек Трубеж, Кухмарка, Куротень и показать межгодовую динамику видового богатства и разнообразия бентоса этих участков

[Экосистема озера..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]: нижней границей литорали принимали изобату 3 м, границей сублиторали–изобата 15 м, нижняя граница свала глубин. Участок ниже принимали за профундаль. В отдельную группу выносили бентос речных участков (устьевых участков притоков р. Кухмарка, Куротень, Трубеж, и истока р. Вёкса). Карта-схема расположения основных станций сбора проб бентоса приведена в [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018].

В 2013 г. пробы собирали на 9 станциях в июне и августе. Всего собрано и проанализировано 18 проб (табл. 1). В 2014–2015 гг. в течение вегетационного сезона (весной, летом и осенью) материалом служил макробентос, собранный на 16–22 станциях. Всего было собрано и проанализировано 111 проб макрозообентоса.

В 2016 г. для изучения сезонной динамики основных характеристик донных сообществ озера Плещеево, нами была выбрана станция в районе водозабора. Она располагалась на глубине 4.5–5.0 м в сублиторальной зоне озера. Так же осенью 2016 г. изучали пространственное распространение бентоса на основных участках озера и в реках. Всего было исследовано 16 станций.

Осенью 2017 г. пробы макробентоса собирали в литорали озера на глубине 1 м на

15 станциях, равномерно удалённых друг от друга.

Крупных моллюсков (в том числе и дрейссены) из проб выбирали живыми, проводили видовую идентификацию, определяли сырую массу и измеряли длину раковины. Прочие организмы макрозообентоса выбирали из остатков грунта живыми и фиксировали 8% формалином. После их выдержки в фиксаторе приступали к камеральной обработке [Методика изучения..., 1975 (The method..., 1975)]. Выбранные фиксированные животные, после наружного обсушивания с помощью фильтровальной бумаги, взвешивались на торсионных весах с точностью до 0.05 мг, затем измерялись их линейные размеры с точностью до 0.5 мм. У хирономид под биноклем измерялась ширина головной капсулы, что необходимо для определения их возраста и идентификации видов из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*.

Таблица 1. Количество проб макробентоса на каждом участке озера Плещеево в 2013–2017 гг.

Table 1. Number of macrobentic sample in lake Pleshcheevo in 2013–2017

Год Year	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2013	6	12	10	—
2014	9	18	16	3
2015	15	30	14	6
2016	2	6	4	4
2017	15	—	—	—
Всего Total	47	66	44	13

Примечание. “—” — нет данных.

Note. “—” — no data.

Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика изучения..., 1975 (The method..., 1975)] с некоторыми дополнениями [Щербина, 1993 (Shcherbina, 1993)].

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: частота встречаемости P , %, число видов S . Одним из показателей видовой структуры биоценозов является видовое разнообразие. Наиболее широко получил распространение индекс Шеннона-Уивера (H , бит/экз.). Комплексы доминирующих видов выделяли при помощи индекса плотности Арнольди [Арнольди, 1949 (Arnoldi, 1949)] в модификации [Щербина, 1993 (Shcherbina, 1993)]. Для оценки качества воды и грунтов по организмам макрозообентоса применен метод определения средней сапробности по Пантле-Букку [Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973; Макрушин, 1974

(Makrushin, 1974)] в модификации [Дзюбан, Кузнецова, 1981 (Dzyuban, Kuznetsova, 1981)]. Величины сапробности видов (s) взяты из работ [Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988; Щербина, 2010 (Shcherbina, 2010)]. Для выявления степени сходства видового состава между биоценозами использовали коэффициент общности видового состава Сёренсена (Sørensen, 1948).

Видовую идентификацию представителей макрозообентоса проводили с использованием различных определителей [Чекановская, 1962 (Chekanovskaya, 1962); Лукин, 1976 (Lukin, 1976); Шилова, 1976 (Shilova, 1976); Определитель ..., 1977 (Opredelitel..., 1977); Панкратова, 1970, 1977, 1983 (Pankratova, 1970, 1977, 1983); Кикнадзе и др., 1991 (Kiknadze et al., 1991); серии определителей, выпущенных Зоологическим институтом РАН под редакцией С.Я. Цалолыхина, 1994–2004 (Opredelitel ..., 1994–2004); Timm, 2009].

Представление данных в графическом виде и статистическая обработка были выполнены с использованием рекомендаций, изложенных в основополагающих работах

[Методика изучения..., 1975 (The method..., 1975); Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]. Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В макробентосе озера Плещеево и прилегающих к нему речных участках за период исследований отмечено 112 НОТ (низших определяемых таксонов): 16 – моллюсков (7 видов брюхоногих, 9 – двустворчатых), 32 – олигохет (11 –

тубифицид, 5 – наидид, 3 – люмбрикулид), 6 – пиявок, 2 – ракообразных, 69 – личинок насекомых (4 – поденок, 1 – вислоккрылок, 10 – ручейников, 3 – стрекоз, 2 – жуков, по 1 виду сетчатокрылых и бабочек, 47 – двукрылых, из них 40 – хирономид) (табл. 2).

Таблица 2. Таксономический состав и частота встречаемости (%) видов макробентоса озера Плещеево в 2013–2017 гг.

Table 2. Taxonomic composition and frequency of occurrence (%) of macrozoobenthos of the Pleshcheevo Lake in 2013–2017

Таксон Taxon	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
Тип MOLLUSCA				
Класс Gastropoda				
Сем. Valvatidae				
<i>Cincinna depressa</i> Pfeifer	16	48	7	14
<i>C. piscinalis</i> (Mueller)	7	32	3	14
Сем. Bithynidae				
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	4	21	0	17
<i>Codiella leachi</i> (Sheppard)		2	0	0
Сем. Lymnaeidae				
<i>Lymnea auricularia</i> (L.)	2	2	0	6
Сем. Planorbidae				
<i>Anisus dispar</i> Westerlund	0	1	0	6
Сем. Physidae				
<i>Physa fontinalis</i> (L.)	0	0	0	17
Класс Bivalvia				
Сем. Pisidiidae				
<i>Conventus conventus</i> Clessin	0	3	0	25
<i>Euglesa</i> sp.	2	1	0	22
<i>Henslowiana henslowiana</i> (Sheppard)	0	0	3	0
<i>Neopisidium moitessierianum</i> (Paladilhe)	1	2	0	6
<i>N. tenuilineatum</i> (Stelfox)	2	0	0	8
<i>N. torquatum</i> (Stelfox)	4	10	0	0
<i>N. trigonum</i> (Locard)	3	3	0	0
<i>Pulchelleuglesa pulchella</i> (Jenyns)	0	0	3	0
Сем. Dreissenidae				
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	15	86	0	50
Тип ANNELIDA				
Класс Clitellata				
Подкл. Oligochaeta				
Сем. Naididae				
<i>Nais barbata</i> Mueller	0	1	0	0
<i>N. communis</i> Piguet	0	0	0	19
<i>Ophidonais serpentina</i> (Mueller)	0	1	0	0
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	0	5	0	6
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted)	1	0	0	0
Сем. Tubificidae				
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède	26	40	3	50
<i>L. udekemianus</i> Claparède	4	2	0	6
<i>Potamothrinx bedoti</i> (Piguet)	11	9	5	0
<i>P. hammoniensis</i> (Michaelsen)	22	49	76	42
<i>P. heuscheri</i> (Bretscher)	0	1	2	0
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrázek	56	55	8	19

Таксон Taxon	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
<i>P. vej dovskyi</i> (Hrabe)	1	2	2	0
<i>Psammoryctides albicola</i> (Michaelsen)	1	4	0	11
<i>P. barbatus</i> (Grube)	23	35	3	6
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	56	45	0	0
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	15	21	27	53
Сем. Lumbriculidae				
Lumbriculidae gen. sp.	0	2	0	0
<i>Lumbricus variegatus</i> (Mueller)	1	0	0	0
<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffmeister	0	10	0	25
Подкласс Hirudinea				
Сем. Glossiphonidae				
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	0	7	0	14
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	9	28	0	25
<i>Proteocleipsis maculosa</i> (Rathke)	0	0	0	8
Сем. Ichtyobdellidae				
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	7	6	0	6
Сем. Erpobdellidae				
<i>Erpobdella nigricollis</i> (Brandes)	0	5	0	0
<i>E. octoculata</i> (L.)	1	17	0	25
Тип ARTHROPODA				
Класс Crustacea				
Отр. Amphipoda				
Сем. Gammaridae				
<i>Gammarus lacustris</i> Sars	5	19	0	0
Отр. Isopoda				
Сем. Asellidae				
<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	1	6	0	14
Класс Insecta				
Отр. Ephemeroptera				
Сем. Baetidae				
<i>Cloeon dipterum</i> L.	0	2	0	0
<i>C. simile</i> Eaton	0	1	0	11
Сем. Caenidae				
<i>Caenis horaria</i> L.	4	2	0	36
<i>C. macrura</i> Stephens	6	12	0	6
Отр. Megaloptera				
<i>Sialis</i> sp.	0	0	0	19
Отр. Trichoptera				
Сем. Ecnomiidae				
<i>Ecnomus tenellus</i> Rambur	1	4	2	28
Сем. Leptoceridae				
<i>Athripsodes aterrimus</i> Stephens	0	0	0	6
<i>A. cinereus</i> Curtis	0	0	0	14
<i>Mistacides longicornis</i> L.	0	0	0	0
<i>Oecetis ochracea</i> Curtis	1	3	0	0
Сем. Polycentropodidae				
<i>Cyrnus flavidus</i> MacLachlan	5	7	0	0
<i>Neureclipsis bimaculata</i> L.	0	7	0	14
Сем. Phryganeidae				
<i>Agrypnia pagetana</i> Curtis	0	0	0	6
<i>Phryganea bipunctata</i> Retzius	0	0	0	8
Сем. Hydroptilidae				
<i>Oxyethira costalis</i> Curtis	1	0	0	0
Отр. Odonata				
Сем. Coenagrionidae				
<i>Erythromma najas</i> Hanseemann	0	0	0	6
Сем. Libellulidae				
<i>Libellula fulva</i> (Mueller)	0	0	0	6
<i>Orthetrum cancellatum</i> L.	0	0	0	8
Отр. Coleoptera				

Таксон Taxon	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
<i>Donacia</i> sp.	1	0	0	14
Отр. Neuroptera				
Neuroptera gen sp.	0	0	0	6
Отр. Lepidoptera				
<i>Paraponyx stratiotata</i> L.	0	0	0	6
Отр. Diptera				
Сем. Tabanidae				
<i>Chrysops</i> sp.	0	0	0	8
Сем. Chaoboridae				
<i>Chaoborus crystallinus</i> (de Geer)	0	0	0	8
Сем. Ceratopogonidae				
<i>Bezzia</i> sp.	1	0	0	0
<i>Mallochochelea inermis</i> Kieffer	1	0	0	6
<i>Palpomia lineata</i> Meigen	2	0	0	0
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer)	0	0	0	11
<i>Sphaeromias pictus</i> (Meigen)	0	2	0	0
Сем. Chironomidae				
<i>Clinotanytus nervosus</i> (Meigen)	0	0	0	14
<i>Procladius choreus</i> (Meigen)	7	47	3	25
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	0	10	2	0
<i>P. sp.</i>	0	3	0	0
<i>Psilotanytus ruffovittatus</i> (Van der Wulp)	0	1	0	0
<i>Tanytus vilipennis</i> (Kieffer)	0	0	0	17
<i>Cricotopus</i> sp. <i>algarum</i>	1	0	0	0
<i>C. sp. sylvestris</i>	6	4	0	0
<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holmgren)	8	7	0	6
<i>Psectrocladius</i> sp. <i>psilopterus</i>	1	0	0	0
<i>Trissocladius brevipalpis</i> Kieffer	1	0	0	0
<i>Chironomus</i> sp. <i>plumosus</i>	1	30	72	31
<i>C. sp.</i>	0	1	3	0
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	0	5	0	6
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker)	40	50	0	22
<i>C. redekei</i> Kruseman	24	9	0	11
<i>C. ussoriensis</i> Goetghebuer	0	0	0	0
<i>Dicrotendipes lobiger</i> Kieffer	12	30	3	22
<i>D. modestus</i> (Say)	8	12	0	6
<i>D. tritonus</i> Kieffer	0	4	0	0
<i>Einfeldia dissidens</i> (Walker)	0	1	0	0
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen)	1	1	0	0
<i>Fleuria lacustris</i> (Kieffer)	1	5	0	0
<i>Gliptotendipes glaucus</i> (Meigen)	0	0	0	25
<i>G. paripes</i> (Edwards)	0	1	0	0
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	1	7	0	0
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)	1	11	0	31
<i>Parachironomus vitiosus</i> Goetghebuer	0	1	0	0
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	65	37	3	17
<i>P. convictum</i> Kieffer	3	0	0	0
<i>P. sp. nubeculosum</i>	22	56	0	28
<i>Pseudochironimus prasinatus</i> (Staeger)	3	2	0	0
<i>Stictochironomus</i> sp. <i>histrion</i>	89	21	0	11
<i>Cladotanytarsus</i> sp. <i>mancus</i>	68	49	6	11
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palmen	6	2	0	0
<i>P. quintiplex</i> Kieffer	1	0	0	0
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	1	0	0	0
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss et Fittkau	0	6	0	0
<i>T. sp. lestagei</i>	0	22	0	8
<i>T. sp. mendax</i>	0	4	0	0
Всего	61	74	20	64
Total				

Значительное количество видов на всех участках озера имело частоту встречаемости до 20%, с увеличением частоты встречаемости число видов резко падало (рис. 1). В профундали и речных участках отсутствовали виды, с частотой встречаемости выше 80%, а в сублиторали – с частотой встречаемости от 60 до 80%.

Виды с встречаемостью >50% нами были отнесены к постоянным. В литорали это представители олигохет (*Potamothenis moldaviensis*, *Tubifex newaensis*) и хирономид

(*Polypedium bicrenatum*, *Stictochironomus* гр. *histrio* и *Cladotanytarsus* гр. *mancus*). Эти виды типичные представители фауны песчаных грунтов, характерных для литорали озера Плещеево.

В сублиторали, практически во всех пробах, присутствовал ценозообразующий моллюск *Dreissena polymorpha*. По этой причине грунт в сублиторали был представлен ракушечником различной степени заиленности.

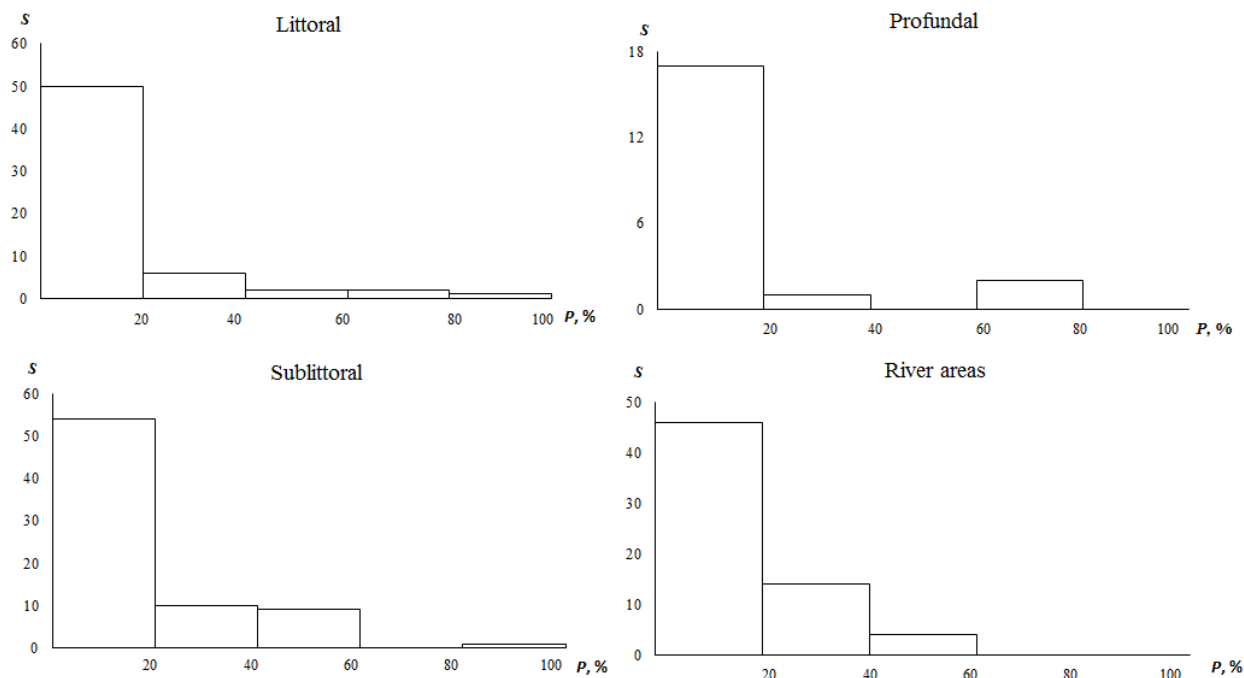


Рис. 1. Структура видов макробентоса озера Плещеево по частоте встречаемости.

Fig. 1. The structure of macrobenthos species of Lake Pleshcheevo by frequency of occurrence.

Так же часто в сублиторали была отмечена олигохета *Potamothenis moldaviensis* и хирономиды: *Cryptochironomus obreptans* и *Polypedium* гр. *nubeculosum*.

В профундали, где основной тип грунта – мощные черные илы, очень высокая частота встречаемости была у двух видов: *Potamothenis hammoniensis* и *Chironomus* гр. *plumosus*. Эти виды характерны для глубоководных зон водоемов, с серыми и черными илами, где есть проблемы с кислородом.

В речных участках постоянно присутствовали в пробах только олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Tubifex tubifex*.

Видовое разнообразие в профундали, где зачастую индекс Шеннона на отдельных станциях был равен нулю, было наименьшим (табл. 3). Самые большие значения индекса отмечены в речных участках, особенно выделялась станция в устьевой зоне р. Трубеж. Здесь в 2015 г. было отмечено максимальное

значение индекса – 3.6 бит/экз. Высокое разнообразие бентоса так же было отмечено в сублиторали, в биоценозе дрейссены. В целом, в течение исследуемого периода не было отмечено значительных колебаний этого показателя для всех основных зон озера.

В 2015–2016 гг. в сублиторали и в речных участках зарегистрировано большее всего видов (табл. 4). Низкое видовое богатство бентоса литорали в 2016 г., вероятнее всего, связано с недостаточным количеством проб, собранных всего на нескольких станциях. По этой же причине, при анализе фаунистического сходства произошло выделение в отдельный кластер данных литорали 2016 г. Сходство фауны бентоса показало разделение донных сообществ озера на литоральные, сублиторальные и профундальные (рис. 2). Следует отметить высокое сходство (>50%) между фауной в различные годы внутри каждого участка.

Фауна литорали и сублиторали отличается от таковой профундали, представленной в основном личинками р. *Chironomus* и олигохетами-тубифицидами (представители р. *Potamothrix* и *Tubifex tubifex*).

Доминантные комплексы в каждом из участков озера, были сформированы разными видами, только в литорали и сублиторали отмечен общий вид – моллюск *Dreissena polymorpha*. (табл. 5). В литорали состав доминантного комплекса был самым вариабельным. Часть видов доминировали только в течение одного сезона:

Cryptochironomus obreptans, *Microtendipes pedellus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex tubifex*. В течение изучаемого периода, в сублиторали отмечена стабильность доминантного комплекса-на протяжении четырех лет в него входил только один вид-моллюск *Dreissena polymorpha*. В профундали в изучаемый период постоянным был доминантный комплекс из двух видов *Potamothrix hammoniensis* и *Chironomus* гр. *plumosus*, к которым в 2015 г. присоединился *Tubifex tubifex*.

Таблица 3. Видовое разнообразие (*H*, бит/экз.) в донных сообществах оз. Плещеево

Table 3. Species diversity (*H*, bit/ind.) in benthic communities of the lake Pleshcheevo

Год Year	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2013	1.7±0.2	1.7±0.4	1.5±0.4	–
2014	1.8±0.3	2.3±0.2	1.2±0.2	2.1±0.6
2015	1.9±0.2	2.5±0.1	1.1±0.2	2.8±0.3
2016	1.9±0.0	2.2±0.4	0.7±0.2	2.6±0.7
2017	2.0±0.2	–	–	–
Среднее Mean	1.9±0.1	2.1±0.2	1.0±0.2	2.5±0.3

Примечание. «–» – нет данных.

Note. “–” – no data.

Таблица 4. Число видов основных таксономических групп макробентоса оз. Плещеево в 2013–2017 гг.

Table 4. The number of species of the main taxonomic groups of macrobenthos of the lake Pleshcheevo in 2013–2017

Год Year	Группа Group	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2013	Ch	11	13	5	–
	O	5	9	5	–
	M	1	6	4	–
	H	0	4	0	–
	V	1	7	0	–
	Всего Total	18	39	14	–
2014	Ch	11	25	6	10
	O	3	11	6	7
	M	8	8	2	2
	H	2	5	0	1
	V	4	5	0	4
	Всего Total	28	54	14	24
2015	Ch	18	21	3	13
	O	9	13	3	7
	M	6	9	0	8
	H	3	4	0	4
	V	3	7	1	18
	Всего Total	39	54	7	50
2016	Ch	3	11	1	17
	O	5	6	1	11
	M	0	3	0	9
	H	0	1	0	4
	V	0	4	0	14
	Всего Total	8	25	2	55

Год Year	Группа Group	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2017	Ch	13	—	—	—
	O	8	—	—	—
	M	3	—	—	—
	H	2	—	—	—
	V	9	—	—	—
	Всего Total	35	—	—	—

Примечание. Обозначения основных групп макробентоса: Ch – хирономиды, O – олигохеты, M – моллюски, H – пиявки, V – прочие виды, “—” нет данных.

Note. The main groups of macrobenthos: Ch – chironomids, O – oligochaetes, M – mollusks, H – leeches, V – other species; “—” – no data.

Таблица 5. Доминантные виды основных зон озера Плещеево

Table 5. Dominant species of the main areas of the lake Pleshcheevo

Участок водоема Areas	Доминантные виды Dominant species
Литораль Littoral	<i>Dreissena polymorpha</i> , <i>Tubifex newaensis</i> , <i>Stictochironomus</i> гр. <i>histrion</i> , <i>Cladotanytarsus</i> гр. <i>mancus</i>
Сублитораль Sublittoral	<i>Dreissena polymorpha</i>
Профундаль Profundal	<i>Potamothenix hammoniensis</i> , <i>Chironomus</i> гр. <i>plumosus</i>
Речные участки River areas	<i>Cladotanytarsus</i> гр. <i>mancus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Potamothenix hammoniensis</i> , <i>Rhyndelmis limosella</i> , <i>Chironomus</i> гр. <i>plumosus</i> , <i>Microtendipes pedellus</i>

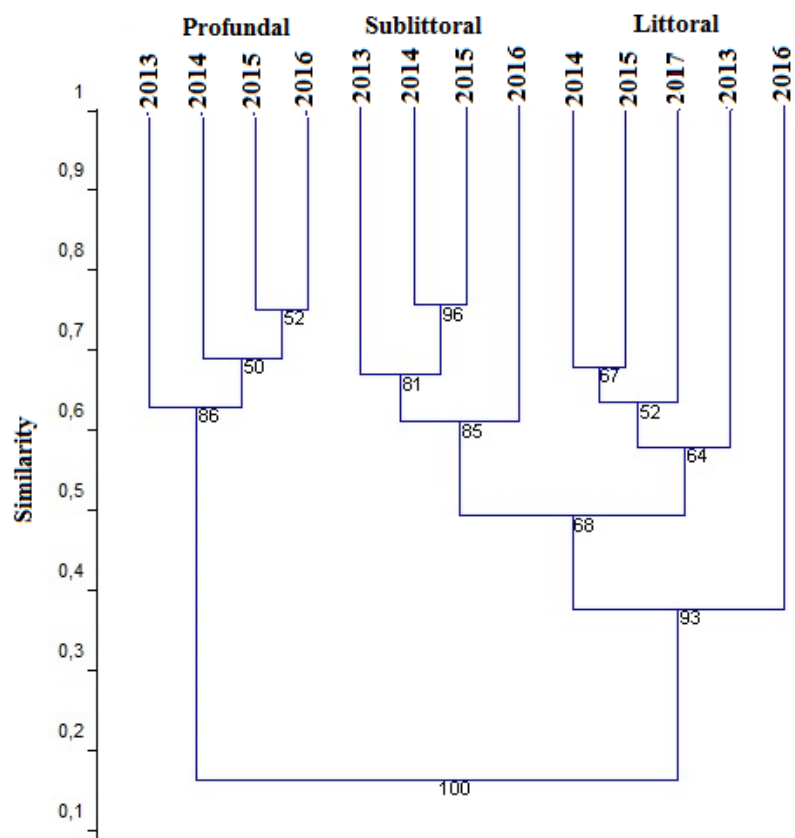


Рис. 2. Дендрограмма биоценологического сходства макрозообентоса озера Плещеево по индексу Сёренсена.

Fig. 2. Dendrogram of biocenotic similarity of macrozoobenthos of reservoirs according to the Sørensen index.

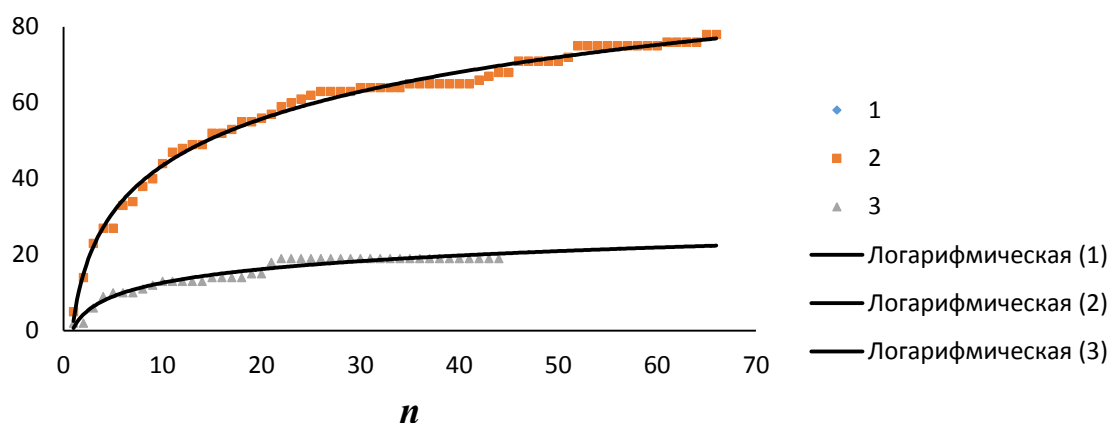


Рис. 3. Скорость накопления числа видов бентоса (S) в зависимости от количества собранных проб (n). 1 – литораль, 2 – сублитораль, 3 – профундаль.

Fig. 3. The rate of accumulation of the number of species of benthos (S), depending on the number of samples collected (n). 1 – littoral, 2 – sublittoral, 3 – profundal.

Соотношение числа видов основных групп макробентоса в течение исследуемого периода практически оставалось неизменным. В литорали и сублиторали озера, а также в бентосе речных участков, основу видового богатства формировали хирономиды. В профундали число видов хирономид и олигохет было равным. И здесь же было зарегистрировано наименьшее количество видов во всех таксономических группах (табл. 4).

Скорость накопления числа видов за период исследования в каждом из участков озера тоже отличалась (рис. 3). Исходя из построенного графика, нами наиболее полно изучено видовое богатство профундали, где кривая накопления видов вышла на плато уже

после 20 пробы. Среднее число видов в пробе на каждом участке озера в течение нескольких лет практически не изменялось (табл. 6). Больше всего видов на одну пробу приходилось в сублиторали.

Для каждой зоны озера по индикаторным организмам бентоса был подсчитан индекс сапробности (табл. 7). К α -мезосапробным могут быть отнесены только профундаль и речные участки. Литораль и сублитораль могут быть охарактеризованы как β -мезосапробные. При этом, если оценивать весь водоем в целом, то по среднему значению индекса за период исследований, озеро Плещеево является β -мезосапробным.

Таблица. 6. Среднее число видов бентоса в пробе

Table 6. Mean number of species in the sample

Год Year	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2013	6±1	10±1	3±1	–
2014	8±2	12±1	3±1	8±3
2015	8±1	11±1	3±1	12±3
2016	5±1	8±1	2±1	10±5
2017	8±1	–	–	–
Среднее Mean	7±1	10±1	3±1	10±1

Примечание. «–» – нет данных.

Note. “–” – no data.

Таблица 7. Сапробность основных участков озера Плещеево по организмам макробентоса

Table 7. Saprobic index of the main areas of Lake Pleshcheevo on macrobenthos

Год Year	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2013	2.2±0.1	2.4±0.1	2.9±0.2	–
2014	2.1±0.0	2.1±0.0	2.6±0.0	2.5±0.3

Год Year	Литораль Littoral	Сублитораль Sublittoral	Профундаль Profundal	Речные участки River areas
2015	2.1±0.0	2.1±0.1	2.8±0.1	2.4±0.2
2016	2.4±0.3	2.6±0.2	2.8±0.1	2.8±0.2
2017	2.1±0.0	–	–0	–
Среднее Mean	2.2±0.1	2.3±0.1	2.8±0.1	2.6±0.1

Примечание. «–» – нет данных.

Note. “–” – no data.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

По данным первых исследований, бентос озера был представлен в основном хирономидами и олигохетами-тубифицидами [Дексбах, Грандильевская-Дексбах, 1931 (Decksbach, Grandilevskaya-Decksbach, 1931)]. После вселения дрейссены бентос был охарактеризован как моллюсково-олигохетно-хирономидный [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)].

В настоящее время отмечено большое количество видов хирономид – 40 таксонов рангом ниже рода. Из них более 90% обитают в литорали и сублиторали. Это связано как с довольно большой литоралью (21.2% от общей площади озера) [Экосистема озера..., 1989 (Ekosistema..., 1989)], где создаются наиболее благоприятные условия для развития личинок амфибиотических насекомых, так и с массовым развитием дрейссены в сублиторали [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018]. Дрейссена в больших количествах осаждает содержащуюся в воде взвесь, которая сконцентрирована в виде агглютинатов и фекалий и представляет собой хороший корм для многих детритофагов, в том числе хирономид [Львова-Качанова, Извекова, 1983 (L'vova-Kachanova, Izvekova, 1983)]. Так же в биоценозе дрейссены часто встречаются олигохеты, в основном из родов *Limnodrilus* и *Potamothrrix* [Каратаев и др., 1994 (Karataev et al., 1994); Перова, Щербина, 1998 (Perova, Shcherbina, 1998)].

Наибольшее число видов бентоса и высокое видовое разнообразие зарегистрировано нами именно в сублиторали, в биоценозе дрейссены. Высокое видовое разнообразие может говорить о наличии большого количества экологических ниш на данном участке, то есть о разнообразии условий обитания гидробионтов. Дрейссена изменяет условия обитания для гидробионтов, образуя удобный субстрат, изобилующий многочисленными и разнообразными убежищами для поселения целого ряда макробеспозвоночных, изменять скорости течения воды, освещенность, улучшать

кислородные условия [Каратаев и др., 1994 (Karataev et al., 1994)].

Помимо прямых трофических взаимоотношений, когда гидробионты питаются агглютинатами и фекалиями, дрейссена создает еще обратные связи – то есть сама служит источником питания, в основном для рыб-бентофагов. Например, в Учинском водохранилище после вселения *Dreissena polymorpha* в водоем у плотвы повысились темп роста и плодовитость, и по этим показателям она приблизилась к вобле [Бентос Учинского..., 1980 (Bentos..., 1980)]. В озере Плещеево, за одно поколение после вселения дрейссены, плотва образовала быстрорастущую дрейссеноядную форму [Касьянов, Изюмов, 1995 (Kas'yanov, Izyumov, 1995)]. Также этот моллюск предоставляет материал (осколки раковин, биссусные нити, мелкие моллюски) для построек домиков, например, личинок ручейников и хирономид. Анализ структуры доминирующего комплекса сообществ дрейссены в разных водоемах показал, что практически во всех случаях моллюск характеризуется высоким, по сравнению с другими видами, индексом доминирования [Каратаев и др., 1994 (Karataev et al., 1994)]. По сути, мы везде имеем дело с монодоминантным сообществом. В сублиторали озера Плещеево полиморфная дрейссена так же выступает как единственный доминантный вид.

Несмотря на это, видовое разнообразие литорали и сублиторали несколько меньше, чем в исследованиях [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)].

В профундали озера в большинстве проб встречались *Chironomus* гр. *plumosus* и тубифициды *Potamothrrix hammoniensis* и *Tubifex tubifex*. Доминирование этих видов обусловлено рядом абиотических факторов на глубинах свыше 15 м. Это в первую очередь, кислородный режим в придонных слоях. Все доминантные виды профундали озера Плещеево могут существовать при довольно низких концентрациях растворенного кислорода [Каширская и др., 1983 (Kashirskaya

et al., 1983); Воробьев и др., 2008 (Vorobiev et al., 2008)]. Ранее, в 30-х гг. прошлого века тут присутствовали и другие виды р. *Chironomus*: *C. f.l. bathophilus* и *C. f.l. semireductus* [Дексбах, Грандильевская-Дексбах, 1931 (Decksbach, Grandilevskaya-Decksbach, 1931)]. Еще в 1979 г. эти виды не были обнаружены в профундали [Экосистема озера..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Видовое богатство и разнообразие профундали в нашей работе сопоставимы с результатами, полученными ранее [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)].

В ранних исследованиях макробентоса озера упоминалось о массовом развитии двустворчатых моллюсков пизидиид, и довольно больших танатоценозах из их створок. На современном этапе изучения встречаемость пизидиид крайне невелика, как и число видов. В наших исследованиях было отмечено сокращение встречаемости моллюсков (без учета дрейссены) относительно 1989-1990 гг. [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)]. На участках, где ранее был зарегистрирован ракушечник, состоявший из раковин сфериид, унионид и лимнеид [Дексбах, Грандильевская-Дексбах, 1931 (Decksbach, Grandilevskaya-Decksbach, 1931)], сейчас располагается ракушечник и биоценоз дрейссены. В исследованиях 1984 г. до массового появления дрейссены отмечено, что слой мертвых ракушек перекрыт 5-сантиметровым слоем черного ила [Экосистема озера..., 1989 (Ekosistema..., 1989)].

По данным исследования бентоса озера в 1989 г., озеро было охарактеризовано как α -мезосапробное [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)]. Исходя из полученных нами результатов, к α -мезосапробной зоне сейчас можно отнести только зону профундали. Все остальные участки по индикаторным организмам макробентоса соответствуют β -мезосапробным.

Причиной таких изменений может быть фильтрационная активность дрейссены [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018]. После

вселения дрейссены в озеро Плещеево, в сублиторали образовался своеобразный биологический фильтр, препятствующий поступлению в профундаль части разлагающихся макрофитов. Снижение поступления органического вещества в глубоководную зону водоема вероятно улучшило ее кислородный режим и повысило продуктивность макробентоса этой зоны [Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008)]. Дрейссена оказывает прямое отрицательное влияние на фитопланктон, уменьшая численность водорослей размером до 40 мкм. Влияние дрейссены на бактериопланктон проявляется напрямую при отфильтровывании пригодных для питания форм, а опосредованное может быть, как положительным, так и отрицательным для развития бактерий [Курбатова, Лаптева. 2008 (Kurbatova, Lapteva, 2008)]. Дрейссениды способствуют деэвтрофированию пелагиали водоемов, поскольку активно осаждают и аккумулируют сестон на дне водоема. Они перераспределяют поток вещества и энергии от планктона к бентосу и в мелководных водоемах усиливают динамическое взаимодействие между пелагиалью и бенталью [MacIsaac et al., 1999]. Этот процесс называют «бентификацией», в Нарочанских озерах новое направление сукцессии зафиксировано с 1995 г. [Ostapenya, 2005; Остапеня, 2007 (Ostapenya, 2007)].

В целом, таксономический состав бентоса озера Плещеево можно охарактеризовать как довольно стабильный в течение длительного периода времени. Основную часть фауны продолжают составлять хирономиды и олигохеты. Наибольшее видовое богатство и разнообразие были отмечены в сублиторали, где сформированы биоценозы *Dreissena polymorpha*, а также в прилегающих к озеру речных участка-устьях рек Трубеж, Кухмарка, Куротень и истоке р. Векса. При этом, по индикаторным организмам зообентоса, произошло уменьшение сапробности водоема.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН: Малину М.И., Цветкову А.И., Ждановой С.М., Карабанову Д.П., Сабитовой Р.З. и сотрудникам ФГБУ «Национальный парк «Плещеево озеро» за помощь в сборе материала.

Работа выполнена в рамках с государственного задания (тема № АААА-А18-118012690106-7) при поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. станции. М.; Л., 1949. Т. 7. С. 127–192.
- Баканов А.И. Антропогенная сукцессия бентоса озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Изд. ЯрГУ, 1992. С. 105–121.
- Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 251 с.
- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А. и др. К вопросу устойчивости *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta, Tubificidae) к нефтяному загрязнению // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2. С. 83–88.
- Дексбах Н.К., Грандилевская-Дексбах М.Л. Донное население и продуктивность дна Переславского озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. М., 1931. Вып. 13–14. С. 131–189.
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всес. конф. Л.: Наука, 1981. С. 117–136.
- Жгарева Н.Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: Изд. ЯрГУ, 1992. С. 95–105.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П., Афанасьев С.А. и др. Место вида в биоценозах // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 180–195.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* в оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 546–548.
- Каширская Е.В., Тодераш И.П., Панкратова В.Я. Биохимия и физиология // Мотыль: систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. С. 127–147.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние. 1991. 115 с.
- Курбатова С.А., Лаптева Н.А. Взаимоотношения дрейссены с планктонными сообществами в экспериментальных условиях // Материалы I-ой Международной конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок, 2008. С. 83–86.
- Ласточкин Д.А. Ассоциации животного населения береговой области Переславского (Плещеева) озера // Изв. Иваново-Вознесенского политехн. ин-та. 1930. Т. 17. С. 3–99.
- Лукин Е.И. Пиявки // Фауна СССР. Л.: Наука, 1976. Т. 1. 484 с.
- Львова-Качанова А.А., Извекова Э.И. Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид. В: Комплексные исследования водохранилищ. 1973. Вып. 2. М.: МГУ. 130–135.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР. 1974. 60 с.
- Остапеня А.П. Дезэвтрофирование или бентификация? // Материалы III Международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Нарочь, 2007. С. 31–32.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 511 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: в 6 т. СПб.: Наука, 1994–2004.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейств Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. Л.: Наука, 1977. 154 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. Л.: Наука, 1983. 295 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthocladiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) // Определитель по фауне СССР. Л.: Наука, 1970. 344 с.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биол. внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.
- Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Изд. ЯрГУ, 1992. 180 с.
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.-Л.: АН СССР, 1962. 411 с.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 252 с.

- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Гидрометеиздат. 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биол. внутр. вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных водоемов вод: сб. науч. работ, посвященный 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Махачкала. 2010. С. 426–466.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- MacIsaac H.J., Johannsson O.E., Ye J. et al. Filtering impacts of an introduced Bivalve (*Dreissena polymorpha*) in a shallow lake: application of a hydrodynamic model // Ecosystems. 1999. № 2. P. 338–350.
- Ostapenya A.P. 2005. Narochanskiye lakes from the Winberg's time up to now// Book of abstracts International Scientific Conference «Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century». St.-Petersburg. P. 69.
- Pantle R., Buck H. 1955. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. Bd. 96 H. 18. 640 p.
- Pryanichnikova E.G., Tsvetkov A.I. 2018. The main characteristics of the population of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in Lake Pleshchevo // Ecosystem Transformation. № 2. P. 11–18. <https://doi.org/10.23859/estr-180723a>.
- Sladeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Bd. 7. 218 p.
- Sörensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. skrifter. Bd 5. № 4. P. 1–34.
- Timm T. 2009. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. Vol. 66. 235 p.
- Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. Indicator value of Freshwater Oligochaeta // Acta hydrobiol. 1988. VOL. 16. №. 2. P. 173–186.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 p.

REFERENCES

- Arnoldi L.V. 1949 Materialy po kolichestvennomu izucheniyu zoobentosa Chernogo morya. II. Karkinit'skiy zaliv [Materials on the quantitative study of the zoobenthos of the Black Sea. Karkinit'skiy Bay] // Trudy Sevastopol'skoj boil. stancii. T. 7. P. 127–192. [In Russian]
- Bakanov A.I. 1992. Antropogennaya suktsessiya bentosa ozera Pleshcheyevo [Anthropogenic benthos succession of Lake Pleshchevo] // Faktory i protsessy evtrofikatsii ozera Pleshcheyevo. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet. pp. 105–121.
- Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha [Benthos of the Ucha reservoir] 1980. M.: Nauka. 251 p. [In Russian]
- Chekanovskaya O.V. 1962. Vodnyye maloshchetinkovye chervi fauny SSSR [Aquatic small worm fauna of the USSR]. M.-L.: Academy Sciences of the USSR. 411 s. [In Russian]
- Decksbach N. K., Grandilevskaya-Decksbach M. 1931. Donnoye naseleniye i produktivnost' dna Pereslavskogo ozera [Die bodenbevölkerung und die bodenproduktivität des Pereslawskoje Sees] // Arb. Limnol. Sta. Kosino. P. 13–14. [In Russian]
- Dzyuban N.A., Kuznetsova S.P. 1981. O gidrobiologicheskom kontrole kachestva vod po zooplanktonu [On hydrobiological control of water quality by zooplankton] // Nauchnyye osnovy kontrolya kachestva vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam: Tr. Vses. konf. L.: Nauka. P. 117–136. [In Russian]
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo 1989. [The ecosystem of Lake Pleshchevo]. Nauka, Leningrad, USSR. 264 p. [In Russian]
- Faktory i protsessy evtrofikatsii ozera Pleshcheyevo [Factors and processes of eutrophication of the lake Pleshchevo]. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet. P. 95–105. [In Russian]
- Karatayev A.Yu., Lyakhnovich V.P., Afanasyev S.A. et al. 1994. Mesto vida v biotsenozakh [Place of the species in biocenoses] // Dreissena: Sistematika, ekologiya, prakticheskoye znachenie. M.: Nauka. P. 180–195. [In Russian]
- Kashirskaya E.V., Toderash I.P., Pankratova V.Ya. 1983. Biokhimiya i fiziologiya [Biochemistry and Physiology] // Motyl *Chironomus plumosus* L.: sistematika, morfologiya, ekologiya, produktsiya. M.: Nauka. P. 127–147. [In Russian]

- Kas'yanov A.N., Izyumov Yu.G. 1995. K izucheniyu rosta i morfologii plotvy *Rutilus rutilus* oz. Pleshcheyevo v svyazi s vseleniyem dreyssey [To study the growth and morphology of roach *Rutilus rutilus* oz. Pleshcheyevo in connection with the introduction of zebra mussel]. *Voprosy ikhtiologii* [Journal of Ichthyology] 35 (4). 546–548. [In Russian]
- Kiknadze I.I., Shilova A.I., Kerkis I.E., Shobanov N.A., Zelentsov N.I., Grebenyuk L.P., Istomina A.G., Prasolov V.A. 1991. Kariotipy i morfologiya lichinok triby Chironomini. Atlas [Karyotypes and morphology of the larvae of the tribe Chironomini. Atlas] Novosibirsk: Nauka. Sib. Otd-niye. 115 s. [In Russian]
- Kurbatova S.A., Lapteva N.A. 2008. Vzaimootnosheniya dreyssey s planktonnymi soobshchestvami v eksperimental'nykh usloviyakh [The relationship between zebra mussel and plankton communities under experimental conditions] // *Materialy I-oy Mezhdunarodnoy konferentsii «Dreissenidy: evolyutsiya, sistematika, ekologiya»*. Borok. P. 83–86. [In Russian]
- Lastochkin D.A. 1930. Assotsiatsii zhivotnogo naseleniya beregovoy oblasti Pereslavskogo (Pleshcheyevo) ozera [Associations of animal population in the shoreline of Lake Pereslavskoe (Pleshcheevo)] // *Izv. Ivanovo-Voznesenskogo Politekhn. Inst.* T. 17. P. 3–99. [In Russian]
- Lukin E.I. 1976. Piyavki [Leeches] // *Fauna SSSR*. L.: Nauka, Vol. 1. 484 s. [In Russian]
- L'vova-Kachanova A.A., Izvekova E.I. 1973. Osazhdeniye dreissenoy vzvesi i ispol'zovaniye yeye lichinkami khironomid [Precipitation of the zebra mussel suspended matter and its use by chironomid larvae] // *Kompleksnyye issledovaniya vodokhranilishch*. Vol. 2. M.: MGU. S. 130–135. [In Russian]
- MacIsaac H.J., Johannsson O.E., Ye J. et al. Filtering impacts of an introduced Bivalve (*Dreissena polymorpha*) in a shallow lake: application of a hydrodynamic model // *Ecosystems*. 1999. № 2. P. 338–350.
- Makrushin A.V. 1974. Biologicheskij analiz kachestva vod [Biological Analysis of Water Quality]. L.: Nauka. 60 p. [In Russian]
- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov [The method of biogeocenose studying of inland waterbodies]. Moscow: Nauka, 1975. 254 p. [In Russian]
- Opredelitel presnovodnykh bespozvonochnykh Evropeyskoy chasti SSSR [Key to freshwater invertebrates of the European part of the USSR]. 1977. L.: Gidrometeoizdat. 511 s. [In Russian]
- Opredelitel presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredelnykh territoriy [Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories]. 1994–2004. SPb.: Nauka. [In Russian]
- Ostapenya A.P. 2005. Narochanskiye lakes from the Winberg's time up to now// *Book of abstracts International Scientific Conference «Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century»*. St.-Petersburg. P. 69.
- Ostapenya A.P. 2007. Deevtrofirovaniye ili bentifikatsiya? [De-eutrophication or bentification?] // *Materialy III Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii «Ozernyye ekosistemy: biologicheskiye protsessy. antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody» Naroch'*. P. 31–32. [In Russian]
- Pankratova V.Ya. 1970. Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Orthocladiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Orthocladiinae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)] // *Opredelitel po faune SSSR*. L.: Nauka. 344 s. [In Russian]
- Pankratova V.Ya. 1977. Lichinki i kukolki komarov podsemeystv Podonominae i Tanypodinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) [Larvae and pupae of mosquitoes of subfamilies Podonominae and Tanypodinae of USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)] // *Opredelitel po faune SSSR*. L.: Nauka. 154 s. [In Russian]
- Pankratova V.Ya. 1983. Lichinki i kukolki komarov podsemeystva Chironominae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae) [Larvae and pupae of mosquitoes of the subfamily Chironominae of the USSR fauna (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae)] // *Opredelitel po faune SSSR*. L.: Nauka. 295 p. [In Russian]
- Pantle R., Buck H. 1955. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // *Gas- und Wasserfach*. Bd. 96 H. 18. 640 p.
- Perova S.N., Shcherbina G.Kh. 1998. Sravnitel'nyy analiz struktury makrozoobentosa Rybinskogo vodokhranilishcha v 1980 i 1990 gg. [Comparative Analysis of the Structure of Macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir in 1980 and 1990] // *Biol. Vnutr. Vod* [Inland Water Biology]. № 2. S. 52–61. [In Russian]

- Pesenko Yu.A. Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh [Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunistic Research]. Moscow: Nauka. 1982. 285 p. [In Russian]
- Pryanichnikova E.G., Tsvetkov A.I. 2018. The main characteristics of the population of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in Lake Pleshcheyevo // Ecosystem Transformation. № 2. P. 11–18. <https://doi.org/10.23859/estr-180723a>.
- Shcherbina G.Kh. 1993. Godovaya dinamika makrozoobentosa otkrytogo melkovod'ya Volzhskogo plesa Rybinskogo vodokhranilishcha [Annual dynamics of macrozoobenthos in open shallows of the Volga reaches of the Rybinsk reservoir] // Zootsenozy vodoyemov basseyna Verkhney Volgi v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, P. 108–144. [In Russian]
- Shcherbina G.Kh. 2008. Struktura biotsenoza *Dreissena polymorpha* (Pallas) i rol' mollyuska v pitanii plotvy *Rutilus rutilus* (Linnaeus) [Structure of *Dreissena polymorpha* (Pallas) Biocenosis and Role of Mollusk in Roach (*Rutilus rutilus* (Linnaeus)) Feeding in Pleshcheyevo Lake]. Biologiya vnutrennikh vod № 4. P. 72–80. [In Russian]
- Shcherbina G.Kh. 2010. Taksonomicheskii sostav i saprobiologicheskaya znachimost' donnykh makrobezopozvonochnykh razlichnykh presnovodnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii [Taxonomic composition and saprobiological significance of benthic macroinvertebrates of various freshwater ecosystems of the Northwest of Russia] // Ekologiya i morfologiya bespozvonochnykh kontinental'nykh vodoyemov vod: sb. nauch. rabot, posvyashchenny 100-letiyu so dnya rozhdeniya F. D. Mordukhaya-Boltovskoy. Makhachkala: Nauka Dagestan. Nauch. Tsentra P. 426–466. [In Russian]
- Shilova A.I. 1976. Khironomidy Rybinskogo vodokhranilishcha [Chironomids of the Rybinsk Reservoir] L.: Nauka. 252 s. [In Russian]
- Sladeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. Bd. 7. 218 p.
- Sörensen T. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. Bd. V. № 4. P. 1–34.
- Stolbunova V.N. 2006. Zooplankton ozera Pleshcheyevo [Zooplankton of Lake Pleshcheyevo]. M.: Nauka. 152 p. [In Russian]
- Timm T. 2009. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. Vol. 66. 235 p.
- Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. 1988. Indicator value of Freshwater Oligochaeta // Acta hydrobiol. Vol. 16. №. 2. P. 173–186.
- Vorobiev D.S., Frank Yu.A., Zaliznyy N.A. et al. 2008. [Stability of *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta, Tubificidae) to oil pollution] // Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya. № 2. P. 83–88. [In Russian]
- Wegl R. 1983. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. Bd. 26. 175 s.
- Zhgareva N.N. 1992. Sostav i raspredeleniye fauny zarosley ozera Pleshcheyevo [Composition and distribution of phytophilic fauna of Lake Pleshcheyevo] // Faktory i protsessy evtrofikatsii oz. Pleshcheyevo [Factors and processes of eutrophication of the lake Pleshcheyevo]. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet. P. 95–105. [In Russian]

TAXONOMIC COMPOSITION OF MACROBENTHOS LAKE PLESCHEEVO

E. G. Pryanichnikova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, 152742 Russia
e-mail: pryanichnikova_e@ibiw.yaroslavl.ru*

In the macrobenthos of Lake Pleshcheyevo and the adjacent river sites, 112 LDTs (lower definable taxon) are noted. Chironomids and oligochaetes continue to form the main part of the fauna. The greatest species richness and diversity were noted in the sublittoral zone, where the biocenoses of *Dreissena polymorpha* were formed, and in the rivers adjacent to the lake. The appearance and mass development of zebra mussel in the reservoir had a significant impact on the benthos and the ecosystem of the reservoir. According to the indicator organisms of the zoobenthos, there was a decrease in the saprobity of the lake.

Keywords: bottom communities, fauna, species richness, frequency of occurrence, lake

ОПЫТ НЕПРЕРЫВНОЙ ГИДРОАКУСТИЧЕСКОЙ СЪЕМКИ СО СТАЦИОНАРНОЙ ПЛАТФОРМЫ ДЛЯ НАБЛЮДЕНИЯ ДИНАМИКИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЫБ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

М. И. Малин¹, Ю. В. Герасимов¹, И. П. Воронцова¹, Э. С. Борисенко², Е. А. Флерова^{3,4},
М. И. Андреева⁵, Н. Г. Родионова⁵, Ю. И. Соломатин¹, М. И. Базаров¹

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: mishuk@ibiw.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071 Москва, Ленинский пр., 33

³ Ярославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства
150517 п. Михайловский, Ярославская обл., Ярославский р-н, ул. Ленина, 1

⁴ Ярославский государственный университет им. П. Г. Демидова
150003 Ярославль, ул. Советская, 14

⁵ Национальный парк «Плещеево озеро»,
152020 г. Переславль-Залесский, Ярославская обл., ул. Советская, 41

Предложен способ наблюдения динамики вертикального распределения рыб с использованием любительского эхолота, установленного на стационарную платформу. Наблюдения проведены на оз. Плещеево, сезонные и суточные особенности распределения рыбного населения которого хорошо изучены. Полученные результаты согласуются с литературными данными. Метод не дает абсолютных оценок плотности пространственного распределения рыб, однако может служить источником информации в экологических исследованиях, когда требуется выявить тенденции или общие закономерности динамики пространственного распределения рыбного населения.

Ключевые слова: гидроакустический метод, стационарная платформа, распределение рыб, вертикальная миграция.

DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10012

ВВЕДЕНИЕ

Эффективный и доступный способ описания динамики пространственного распределения гидробионтов требуется большинству специалистов, занимающихся исследованиями в области экологии водных экосистем и гидробиологии. Общеизвестно, что применение гидроакустического метода позволяет успешно решать задачи количественной оценки пространственного распределения рыбных скоплений, однако доступности метода препятствуют высокая стоимость и сложность аппаратуры, а также специализированного программного обеспечения. В тоже время широкий круг задач экологических исследований не требует точных абсолютных оценок биомассы рыбных скоплений, т.е. применения калиброванной аппаратуры научного класса и сложных алгоритмов обработки данных – эти возможности метода зачастую избыточны. Современная гидроакустическая техника, предназначенная для рыболовов-любителей, по ряду характеристик (точности определения дистанции, наличию функции временного автоматического усиления (ВАРУ), возможности записи и последующего воспроизведения эхограммы, качеству и разрешению эхограммы и т.д.) превзошла аппаратуру, использовавшуюся для ответственных ресурсных исследований в конце XX – начале XXI вв. [Юданов и др., 1984

(Yudanov et al., 1984)]. Безусловно, точные измерения акустических свойств объектов любительской аппаратурой невозможны, однако определение некоторых качественных свойств гидробионтов или среды их обитания возможно, и примеры такого использования описаны [Базаров, Малин, 2007 (Bazarov, Malin, 2007)]. Доступность такой аппаратуры и необходимость поиска решений для обхода технических ограничений ее применения ведут к появлению перспективных и новых методик организации исследования, позволяющих получить информацию качественно нового уровня. Известен ряд работ, основанных на успешном применении гидролокатора бокового обзора (ГБО) любительского уровня в совокупности с геоинформационной системой для картирования речных биотопов [Kaeser, Litts, 2008; 2010; Kaeser et al., 2013]. Проведение аналогичного исследования с ГБО научного класса значительно повысило бы стоимость работ, слабо отразившись на качестве полученных результатов. Невысокая стоимость любительской техники, ее компактность и слабое энергопотребление являются предпосылками для разработки новых методов ее применения или комбинирования уже известных технологий, применение которых с дорогостоящей аппаратурой привело бы к неоправданному риску ее

порчи или утраты. В данном исследовании реализована идея длительной регистрации скоплений рыб однолучевым любительским эхолотом вертикального зондирования, установленным стационарно в заданной точке водоема, и осуществляемой без участия оператора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве места проведения исследования выбрано оз. Плещеево, поскольку основные закономерности сезонной и суточной динамики пространственного распределения его рыбного населения известны и достаточно ярко выражены [Малинин, Линник, 1983; Экосистема ..., 1989 (Malinin, Linnik, 1983; Ekosistema ..., 1989)]. Озеро Плещеево (56°46' с.ш., 38°46' в.д.) расположено в Центральной России в 130 км к северо-востоку от Москвы. Озеро ледникового происхождения, имеет овальную форму, площадь водного зеркала составляет 50 км², максимальная глубина – 25 м. В течение вегетационного периода озеро стратифицируется с формированием сначала термо-, а затем окислина, которые нарушаются в октябре. Массовые виды пелагиали: уклейка (*Alburnus alburnus* (L.)), речной окунь (*Perca fluviatilis* L.) и переславская ряпушка – эндемичная популяция европейской ряпушки (*Coregonus albula* (L.)), занесенная в Красную книгу РФ.

Исследования проводили в конце апреля (период весенней гомотермии), середине мая (начало стратификации), конце июля (период максимальной летней стратификации) и начале ноября (период осенней гомотермии) 2016 г. Температуру воды и концентрацию растворенного кислорода измеряли термооксиметром "YSI ProODO" на горизонтах от поверхности до дна через 1 м глубины. Непрерывную регистрацию осуществляли эхолотом "Симбия CPS-200" (несущая частота 200 кГц, угол луча 8°), установленным на плавучую платформу, зафиксированную двумя якорями на расстоянии 1 км от берега. Глубина озера в месте установки платформы составляла 19 м. Эхограммы сохраняли в памяти компьютера для последующего анализа. В процессе анализа оператор определял количество, время регист-

Цель работы – оценка качества получаемой таким способом информации о динамике вертикального распределения рыб, изменяющегося в соответствии с известными сезонными и суточными закономерностями.

рации и глубину нахождения объектов двух типов: одиночных рыб и их стай, отмечая, в темное или светлое время суток произведена регистрация. Моментами начала и окончания темного времени суток считали начало и конец гражданских сумерек соответственно. Дальнейший анализ вертикального распределения регистраций вели по горизонтам от 1.5 м до дна через 1 м глубины. В связи с тем, что луч эхолота имеет форму конуса и озвученный объем воды на разных горизонтах не одинаков, количество регистраций на горизонте пересчитывали на единицу объема по формуле:

$$N_v = N_i/V_i, \text{ где:}$$

N_v – количество регистраций в единице объема воды на данном горизонте, экз./м³;

N_i – количество регистраций на данном горизонте, экз.;

V_i – объем воды, озвучиваемый на данном горизонте, м³.

Объем воды, озвучиваемый на горизонте, рассчитывали по общеизвестной формуле для определения объема усеченного конуса исходя из глубины расположения горизонта и величины угла луча эхолота. Таким образом получали накопительные величины, равные количеству регистраций в единице объема воды за некоторый отрезок времени. Поскольку продолжительность темного и светлого времени суток не одинакова и изменяется в зависимости от сезона, накопительные величины количества регистраций делили на соответствующее количество часов наблюдений. Итоговая размерность полученных значений – экз./м³ч, т.е. количество регистраций в единице объема за один час наблюдений. За время исследований проанализировано 105 ч записей эхограмм, на которых обнаружены 20257 регистраций одиночных рыб и 309 регистраций стай (см. таблицу).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период весенней гомотермии (в апреле) общее количество регистраций одиночных рыб по всем горизонтам составило 759 экз./м³ч в светлое время суток и 1086 экз./м³ч – в темное. 93% регистраций наблюдались в диапазо-

не глубин от 2 до 3 м не зависимо от времени суток. Температура воды и концентрация растворенного кислорода вертикально не изменялись и составляли 2.5–2.7°C и 15.4–16.7 мг/л соответственно (рис. 1).

Общая продолжительность гидроакустических съемок и количество регистраций одиночных рыб и их стай

Total duration of the hydroacoustic surveys and number of single fish and fish schools observations

Месяц Month	Продолжительность съемки, ч Survey duration, hour	Одиночные рыбы, кол-во рег. Single fish, num. of observations	Стаи рыб, кол-во рег. Fish schools, num. of observations
Апрель April	17	1682	25
Май May	32	5042	145
Июль July	38	11036	107
Ноябрь November	18	2497	32

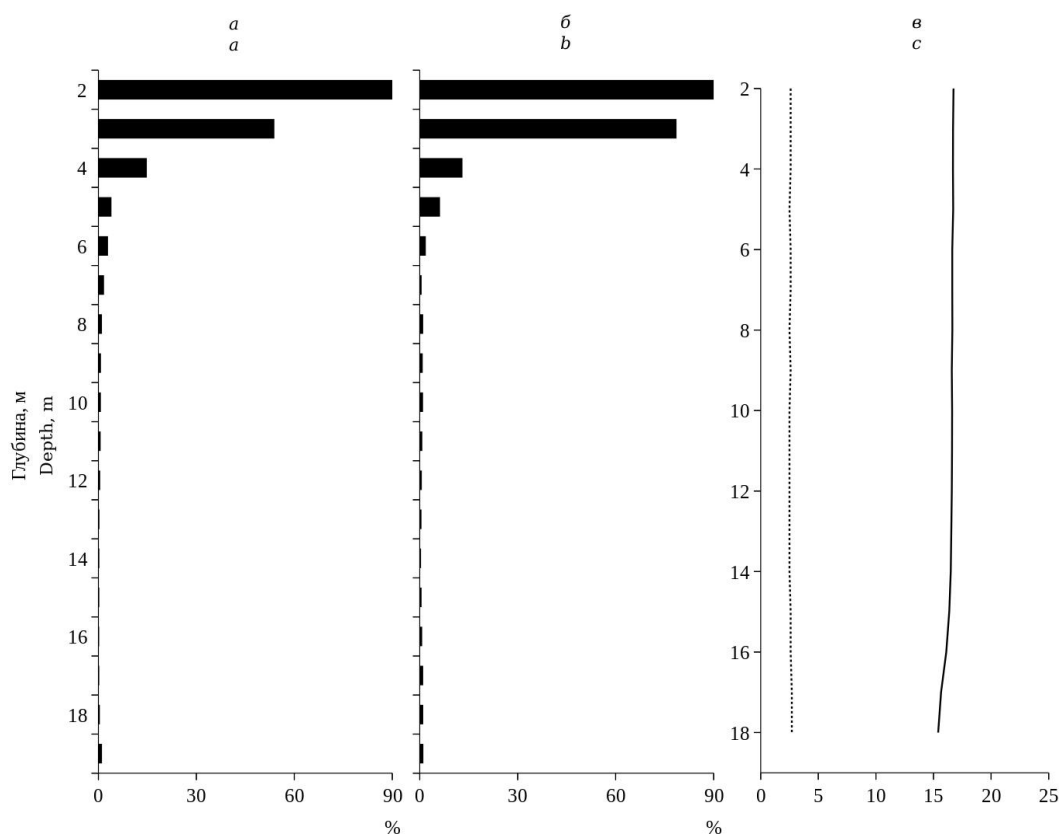


Рис. 1. Суточная динамика вертикального распределения регистраций одиночных рыб (%) в период весенней гомотермии (апрель). *a* – светлое время суток; *б* – темное время суток; *в* – условия среды (прерывистая линия – температура воды, °C; сплошная линия – концентрация растворенного кислорода, мг/л).

Fig. 1. Diel dynamics of vertical distribution of single fish observations (%) during spring homothermy (April). *a* – light daytime; *b* – dark daytime; *c* – environmental conditions (dotted line – water temperature, °C; solid line – dissolved oxygen concentration, mg/l).

В отличие от весны, в период осенней гомотермии (в ноябре) количество регистраций одиночных рыб по всем горизонтам в светлое время суток превышало этот показатель, наблюдаемый в темное время, и составляло 1394 экз./м³ч против 182 экз./м³ч. Днем, как и в любое время суток весеннего периода, 90% регистраций наблюдались в диапазоне глубин от 2 до 3 м. Ночью максимальная активность

(67.5% регистраций) по прежнему регистрировалась в поверхностном слое 2–3 м, однако часть рыб (26.7%) опускалась глубже и распределялась в пределах 4–10 м от поверхности. Условия среды были сходными с наблюдавшимися в весенний период: температура воды на всех горизонтах составляла 4.0–4.2°C, концентрация растворенного кислорода – 15.0–15.3 мг/л (рис. 2).

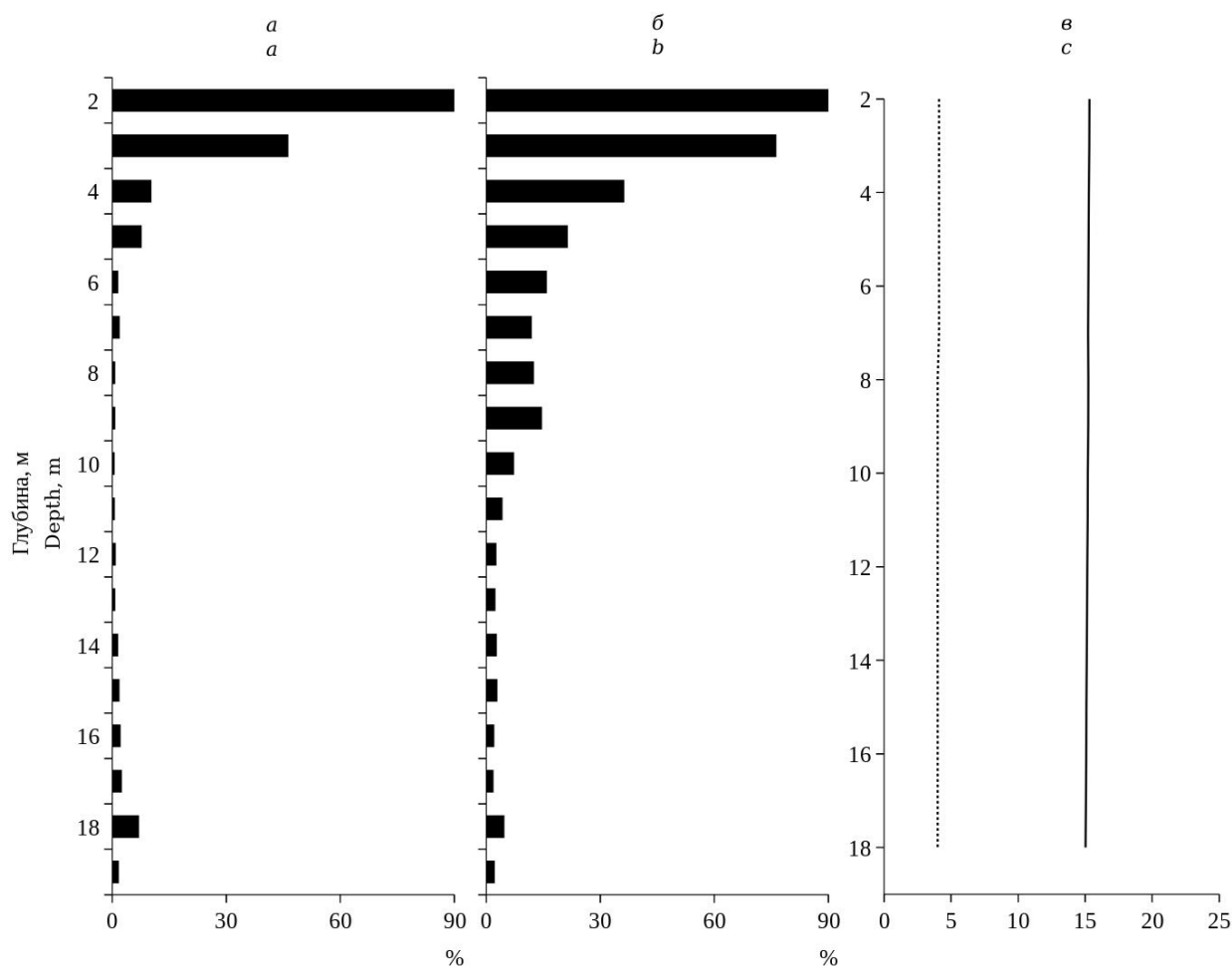


Рис. 2. Суточная динамика вертикального распределения регистраций одиночных рыб (%) в период осенней гомотермии (ноябрь). *a* – светлое время суток; *б* – темное время суток; *в* – условия среды (прерывистая линия – температура воды, °C; сплошная линия – концентрация растворенного кислорода, мг/л).

Fig. 2. Diel dynamics of vertical distribution of single fish observations (%) during fall homothermy (November). *a* – light daytime; *b* – dark daytime; *c* – environmental conditions (dotted line – water temperature, °C; solid line – dissolved oxygen concentration, mg/l).

В период начала стратификации водоема (в мае) с прогревом воды наблюдалось снижение активности одиночных рыб, значения общего количества регистраций составляли 134.8 и 299 экз./м³ч в светлое и темное время суток соответственно. Как и во время гомотермии, в светлое время рыба предпочитала верхние слои воды – на глубине 2 м отмечены 37% дневных регистраций, в то время как ночью лишь 5%. Как в светлое, так и в темное время суток по признаку активности выделялся горизонт на глубине 5 м. В целом в диапазоне глубин от 3 до 8 м концентрировались 44% рыб днем и 68% – ночью. В более глубоких слоях воды рыба также регистрировалась круглосуточно. Температура воды достаточно плавно снижалась от поверхности до дна в пределах от 12.3 до 4.2°C, концентрация растворенного

кислорода оставалась при этом практически постоянной и составляла 15.0–17.4 мг/л (рис. 3).

Наибольшие значения общего количества регистраций одиночных рыб наблюдались в период максимальной стратификации озера и составляли 3837 и 3490 экз./м³ч в светлое и темное время суток соответственно. 89% регистраций днем и 85% – ночью были отмечены в верхнем слое воды на глубине 2 м. В темное время суток в 6.7 раз возрастало количество регистраций одиночных рыб под термоклином, сформировавшимся к этому времени на глубине 8 м. Температура по вертикали изменялась от 23.9 до 7.6°C, концентрация растворенного кислорода – от 11.5 мг/л в эпилимнионе до 3.7 мг/л у дна (рис. 4).

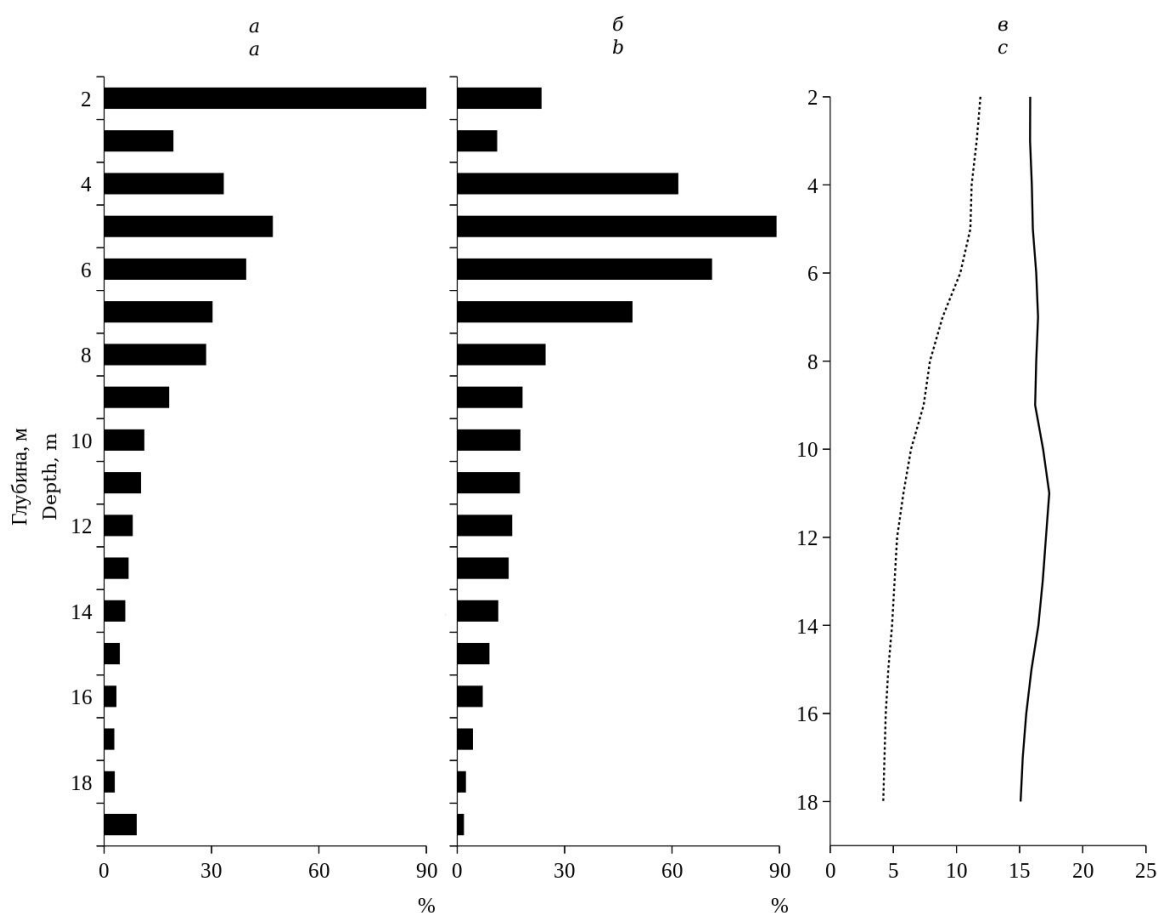


Рис. 3. Суточная динамика вертикального распределения регистраций одиночных рыб (%) в начальный период стратификации (май). *a* – светлое время суток; *b* – темное время суток; *c* – условия среды (прерывистая линия – температура воды, °C; сплошная линия – концентрация растворенного кислорода, мг/л).

Fig. 3. Diel dynamics of vertical distribution of single fish observations (%) during start period of stratification (May). *a* – light daytime; *b* – dark daytime; *c* – environmental conditions (dotted line – water temperature, °C; solid line – dissolved oxygen concentration, mg/l).

ОБСУЖДЕНИЕ

Для корректной интерпретации полученных результатов, прежде всего, необходимо проанализировать методические различия гидроакустических съемок с мобильной и стационарной платформы. В случае проведения съемки со стационарной платформы количество регистраций объектов пропорционально как количеству рыб в водоеме (средней плотности распределения), так и их двигательной активности. Чем активнее двигаются рыбы, тем чаще они будут пересекать акустический луч стоящей неподвижно стационарной платформы, увеличивая количество регистраций. То же количество рыб, двигающихся медленно, даст меньшее число наблюдений. Данное утверждение подтверждается полученными результатами: наибольшее число регистраций – 3.5–3.8 тыс. экз./м³ч – наблюдалось в июле, когда воды озера прогреты и активность рыб макси-

мальна. В остальные, значительно более холодные периоды наблюдений, число регистраций не превышало 1.1–1.4 тыс. экз./м³ч (апрель и ноябрь соответственно). Таким образом, оценки, близкие абсолютным значениям плотности распределения рыб, возможно получить в условиях, когда рыбы равномерно распределены в водоеме и их двигательная активность минимальна, т.е. они подолгу находятся в акустическом луче, не покидая зону регистрации. Общепринятый метод проведения съемки с мобильной платформы предполагает, что скорость ее перемещения выше скорости движения объектов учета, которой пренебрегают. Соответственно вероятность повторной регистрации рыб крайне мала и результатом съемки является величина, пропорциональная только количеству рыб в водоеме, и не зависящая от их двигательной активности.

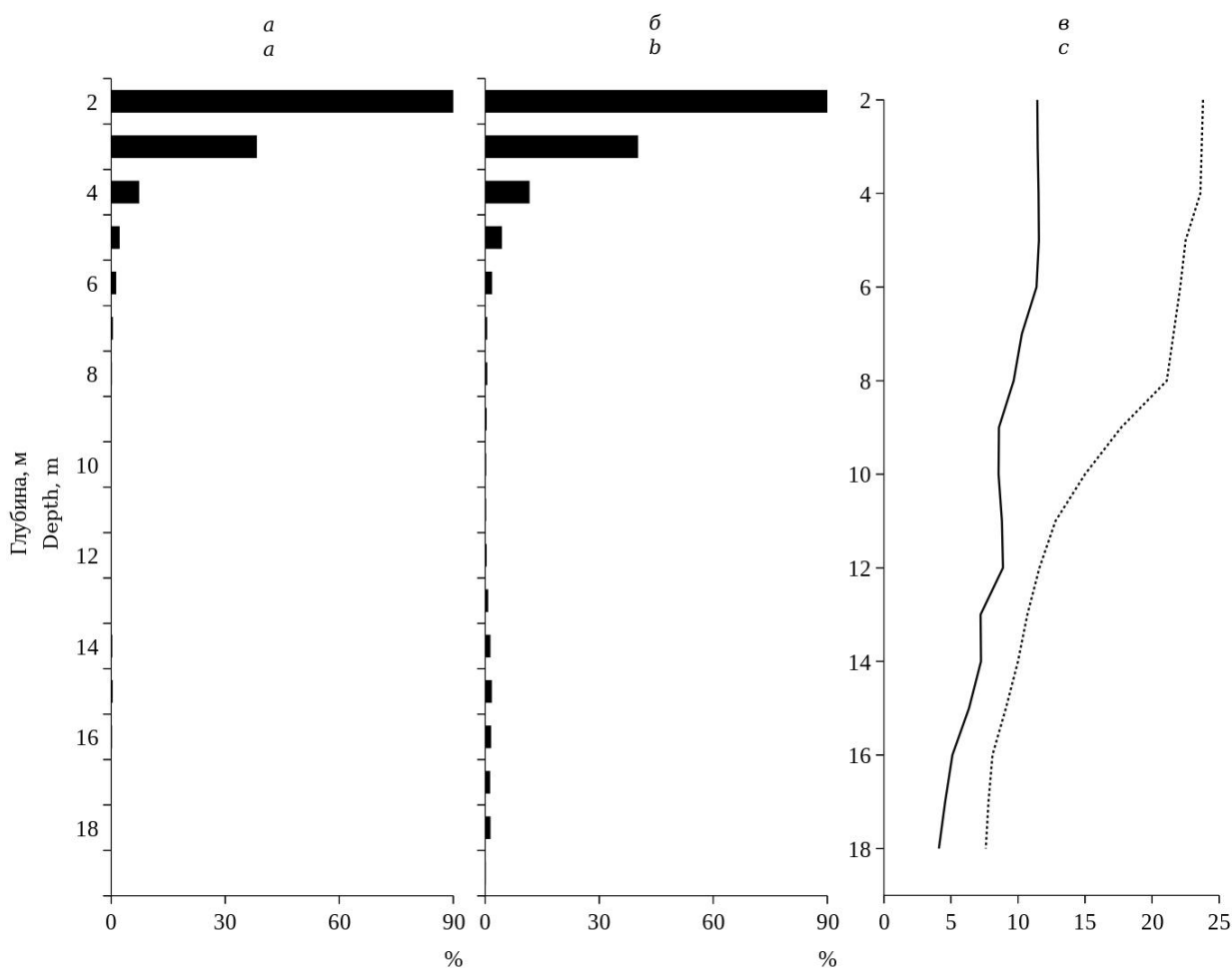


Рис. 4. Суточная динамика вертикального распределения регистраций одиночных рыб (%) в период максимальной стратификации (июль). *a* – светлое время суток; *б* – темное время суток; *в* – условия среды (прерывистая линия – температура воды, °C; сплошная линия – концентрация растворенного кислорода, мг/л).

Fig. 4. Diel dynamics of vertical distribution of single fish observations (%) during period of maximal stratification (July). *a* – light daytime; *b* – dark daytime; *c* – environmental conditions (dotted line – water temperature, °C; solid line – dissolved oxygen concentration, mg/l).

Обращает на себя внимание большое количество регистраций в поверхностном диапазоне глубин от 2 до 3 м. Многолетние гидроакустические исследования пространственного распределения рыбного населения оз. Плещеево, проводимые с мобильной платформы, не регистрировали максимальные концентрации рыб на этом горизонте, вероятно, вследствие их распугивания приближающимся маломерным судном. Внедрение съемки со стационарной платформы, имеющей минимальный отпугивающий эффект, позволит получить новые данные о вертикальном распределении рыб.

Результаты проведенного исследования согласуются с известными сведениями о сезонных и суточных особенностях пространственного распределения рыб. Максимальные

плотности в поверхностном слое формируют уклейка и мелкий окунь-планктофаг, обитающие в озере в значительном количестве [Экосистема ..., 1989 (Ekosistema ..., 1989)]. Снижение плотности распределения рыб в этом горизонте в ночное время объясняется горизонтальной миграцией окуня-планктофага, перемещающегося в литоральную зону [Малинин, Линник, 1983; (Malinin, Linnik, 1983)]. Стаи рыб регистрировались только в светлое время суток, что согласуется со сведениями о стайном поведении европейской ряпушки [Gjelland et al., 2009]. Днем ряпушка формирует плотные скопления из нескольких десятков или сотен особей, которые распадаются с наступлением темноты. Повышение количества ночных регистраций одиночных рыб в гипolimнионе в июле отражает процессы распада стай ряпуш-

ки и ее частичной вертикальной миграции [Mehner, Kasprzak, 2011; Mehner, 2015]. Вероятно, по аналогии с описанными ранее миграциями молоди нерки, часть ряпушки проводит ночь в гипolimнионе. На примере нерки пока-

зано, что для рационального расходования энергии рыбы, питающейся в верхних более теплых слоях воды, уходят под термоклин, где замедляется метаболизм [Крогиус, 1974 (Krogius, 1974)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предложенный способ позволяет с небольшими затратами в течение нескольких суток описать особенности вертикального распределения рыб и получить массив данных, пригодный для статистического анализа. Несмотря на то, что измеряемые величины не являются абсолютными количественными оценками плотности рыбных скоплений, они адек-

ватно и информативно описывают сезонные, суточные и другие изменения структуры вертикального распределения рыб в водоеме. Проведение измерений в нескольких точках водоема одновременно позволит расширить метод и наблюдать динамику не только вертикального, но и горизонтального распределения рыбного населения.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9) при финансовой поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Структура пелагического комплекса ихтиофауны оз. Плещеево»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Базаров М.И., Малин М.И. Возможности использования рыбопоисковых эхолотов для определения численности рыб // Рыбное хозяйство. 2007. № 6. С. 99–101.
- Крогиус Ф.В. Значение вертикальных миграций в энергетическом балансе молоди красной в оз. Дальнем // Изв. ТИНРО. 1974. Т. 90. С. 39–48.
- Малинин Л.К., Линник В.Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51(54). Рыбинск, 1983. С. 125–159.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Юданов К.И., Калихман И.Л., Теслер В.Д. Руководство по проведению гидроакустических съемок. М.: ВНИРО, 1984. 124 с.
- Gjelland K.O., Bøhn T., Horne J.K., Jensvoll I., Knudsen F.R., Amundsen P.A. Planktivore vertical migration and shoaling under a subarctic light regime // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2009. Vol. 66. P. 525–539.
- Kaerer A.J., Litts T.L. An assessment of deadhead logs and largewoody debris using side scan sonar and field surveys in streams of Southwest Georgia // Fisheries. 2008. Vol. 33(12). P. 589–597.
- Kaerer A.J., Litts T.L. A novel technique for mapping habitat in navigable streams using low-cost side scan sonar // Fisheries. 2010. Vol. 35(4). P. 163–174.
- Kaerer A.J., Litts T.L., Tracy T.W. Using low-cost side-scan sonar for benthic mapping throughout the lower Flint river, Georgia, USA // River Res. Applic. 2013. Vol. 29(5). P. 634–644.
- Kieser R., Mulligan T.J. Analysis of echo counting data: a model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. Vol. 41(3). P. 451–458.
- Mehner T., Kasprzak P. Partial diel vertical migrations in pelagic fish // J. Anim. Ecol. 2011. Vol. 80. P. 761–770.
- Mehner T. Partial diel vertical migration of sympatric vendace (*Coregonus albula*) and Fontaine cisco (*Coregonus fontanae*) is driven by density dependence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2015. Vol. 72. P. 116–124.

REFERENCES

- Bazarov M.I., Malin M.I. 2007. Vozmozhnosti ispolzovaniya rybopoiskovykh ekholotov dlya opredeleniya chislennosti ryb [Possibilities of low-cost echosounders using for fish abundance assessment] // Rybnoye khozyaystvo. № 6. P. 99–101. [In Russian]
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo. 1989. [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. L.: Nauka. 264 p. [In Russian]
- Gjelland K.O., Bøhn T., Horne J.K., Jensvoll I., Knudsen F.R., Amundsen P.A. 2009. Planktivore vertical migration and shoaling under a subarctic light regime // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 66. P. 525–539.
- Kaerer A.J., Litts T.L. 2008. An assessment of deadhead logs and largewoody debris using side scan sonar and field surveys in streams of Southwest Georgia // Fisheries. Vol. 33(12). P. 589–597.
- Kaerer A.J., Litts T.L. 2010. A novel technique for mapping habitat in navigable streams using low-cost side scan sonar // Fisheries. 35(4). P. 163–174.
- Kaerer A.J., Litts T.L., Tracy T.W. 2013. Using low-cost side-scan sonar for benthic mapping throughout the lower Flint river, Georgia, USA // River Res. Applic. Vol. 29(5). P. 634–644.
- Kieser R., Mulligan T. J. 1984. Analysis of echo counting data: a model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 41(3). P. 451–458.
- Krogius F.V. 1974. Znachenie vertikalnykh migratsiy v energeticheskom balanse molodi krasnoi v oz. Dalnem [The role of vertical migrations for energetic balance of fingerlings sockeye salmon in Dalnee lake] // Izvestiya TINRO. T. 90. P. 39–48. [In Russian]
- Malinin L.K., Linnik V.D. 1983. Plotnost i prostranstvennoe raspredelenie massovykh vidov ryb oz. Pleshcheyevo [Density and spatial distribution of mass fish species in Lake Pleshcheyevo] // Funktsionirovaniye ozernykh ekosistem. Trudy IBVV AN SSSR, vyp. 51(54). Rybinsk. P. 125–159.

- Yudanov K.I., Kalikhman I.L., Tesler V.D. 1984. Rukovodstvo po provedeniyu gidroakusticheskikh syomok [Manual of hydroacoustic surveying]. M.: VNIRO. 124 p. [In Russian]
- Mehner T., Kasprzak P. 2011. Partial diel vertical migrations in pelagic fish // J. Anim. Ecol. Vol. 80. P. 761–770.
- Mehner T. 2015. Partial diel vertical migration of sympatric vendace (*Coregonus albula*) and Fontane cisco (*Coregonus fontanae*) is driven by density dependence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. Vol. 72. P. 116–124.

THE EXPERIENCE OF CONTINUOUS HYDROACOUSTIC SURVEY FROM STATIONARY PLATFORM FOR FISH SPATIAL DISTRIBUTION DYNAMICS OBSERVATION IN LAKE PLESHCHEYEVO

**M. I. Malin¹, Y. V. Gerasimov¹, I. P. Vorontsova¹, E. S. Borisenko², E. A. Flerova^{3,4}, M. I. Andreeva⁵,
N. G. Rodionova⁵, Y. I. Solomatin¹, M. I. Bazarov¹**

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
152742 Borok, Russia, e-mail: mishuk@ibiw.ru

² A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences,
119071 Moscow, Russia, Leninsky prosp. 33

³ Research Institute of Animal Breeding and Forage Production,
152517 Yaroslavl reg., Mikhailovsky, Russia, ul. Lenina, 1

⁴ Yaroslavl Demidov State University,
150003 Yaroslavl, Russia, ul. Sovetskaya, 14

⁵ National Park "Pleshcheyevo Ozero",
152020 Yaroslavl reg., Pereslavl-Zalessky, Russia, ul. Sovetskaya, 41

A new method for vertical fish distribution dynamics observation using low-cost echosounder on stationary platform is suggested. Observations are performed on Lake Pleshcheyevo where seasonal and diel features of the fish distribution are well known. Obtained results are in accordance with the published data. The method doesn't gives absolute values of the fish distribution density but can be helpful in ecological investigations for common tendencies of the fish spatial distribution dynamics revealing.

Keywords: hydroacoustics, stationary platform, fish distribution, vertical migration

ВИДОВОЙ СОСТАВ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РЫБ МАЛЫХ РЕК ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО ЗАКАЗНИКА «ЯРОСЛАВСКИЙ»

**Е. А. Флёрва^{1,2}, М. И. Малин³, А. С. Ключников¹, А. А. Паюта¹, А. А. Богданова¹,
М. И. Андреева⁴**

¹Ярославский научно-исследовательский институт животноводства и кормопроизводства,
150517, Ярославская область, Ярославский район, поселок Михайловский, ул. Ленина, 1.

²Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
150003, г. Ярославль, ул. Советская, 14

³Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

⁴Национальный парк «Плещеево озеро»
e-mail: katarinum@mail.ru

Проведен анализ ихтиофауны малых рек, находящихся на территории Государственного природного заказника «Ярославский». В реке Соть выявлены следующие виды: *Abramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Pelecus cultratus*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Aspius aspius*, *Perca fluviatilis*, *Sander lucioperca*, *Sander volgense*. Наиболее многочисленным видом, обнаруженным только в этой реке, оказалась густера. Доля этого вида от общего количества пойманных видов составила 39%, соотношение лещей и плотвы составило – 16%, чехони и окуня – 8%. Редкие виды – жерех, судак и берш обнаружены только в р. Соть, доля их в уловах составила по 4% для каждого вида. В реке Вопша обнаружены следующие виды: *Leuciscus idus*, *Rutilus rutilus*, *Perca fluviatilis*. От общего количества видов доля окуней составила 50%, доля плотвы – 33%, доля язей – 17%. В реке Касть обнаружено 5 видов рыб *Leuciscus idus*, *Abramis brama*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Perca fluviatilis*, из них наиболее массовым оказался окунь, его доля в уловах составила 45%, на втором месте по численности оказалась плотва, ее доля составила 25%, соотношение красноперки составило 16%, язя – 11%, к редкому виду отнесен лещ, доля которого составила лишь 2%. Анализ размерно-возрастной структуры уловов выявил неравномерное распределение особей большинства видов по возрастам, что характеризует стабильность популяций в исследуемых водоемах. Исключение составил жерех, красноперка и судак р. Соть, все выловленные особи были возраста 3+, 5+ и 4+ соответственно. В реке Касть все особи леща были возраста 12+. У большинства исследованных видов коэффициенты упитанности находились в пределах нормальных значений, что характеризует их нормальное функциональное состояние. Исключение составила чехонь р. Соть, коэффициенты упитанности по Кларку и Фультону которой оказались ниже ранее установленных минимальных значений. У окуня и судака р. Соть выявлены низкие значения коэффициента упитанности по Фультону. В целом рыбное население исследованных рек находится в относительно благоприятных условиях. Полученные результаты в дальнейшем могут быть использованы контролирующими организациями при выполнении ими комплекса мероприятий по сохранению и обогащению рыбных биоресурсов.

Ключевые слова: ихтиофауна, малые реки, видовое разнообразие, биологическая характеристика.

DOI: 10.24411/0320-3557-2019-10013

ВВЕДЕНИЕ

Ввиду особой хозяйственной значимости рыбных ресурсов в экономике, внимание ихтиологов долгие годы было направлено на изучение промысловых видов рыб в крупных водоемах [Поддубный, 1971 (Poddubnyi, 1971)]. Однако в последнее время все больше внимания уделяют проблемам малых рек и, соответственно, их рыбному населению [Ткачев, Булатов, 2002 (Tkachev, Bulatov, 2002); Иванчева, 2008 (Ivancheva, 2008)].

Изучение видового разнообразия рыбного населения малых рек РФ является одним из важнейших, актуальных научно-практических направлений. Усиливающееся антропогенное воздействие, браконьерский лов, коммерческий и любительский лов рыбы негативно сказывается как на количестве, так и на качестве рыбных запасов. Для контроля с оценкой даль-

нейшего прогноза рыбных запасов малых рек РФ в настоящее время требуется осуществлять локальный и региональный мониторинг состояния численности и видового разнообразия гидробионтов.

Следует отметить, что однозначного определения термина «Малая река» нет. Согласно ГОСТ 19179-73 [ГОСТ 19179-73, 1988 (GOST 19179-73, 1988)] к малым относится река, имеющая бассейн не более 2000 м², расположенный в одной природно-географической зоне и гидрологический режим ее под влиянием местных факторов может быть не свойственен для рек этой зоны. Под данное определение подпадают, в числе прочих, три реки Ярославской области: р. Соть (площадь бассейна 1460 км²), р. Касть (площадь бассейна 420 км²) и р. Вопша (площадь бассейна 446 км²). Эти

реки, по данным государственного водного реестра России, относятся к Верхневолжскому бассейновому округу и являются водохозяйственными участками реки Волга от Рыбинского гидроузла до города Кострома.

Река Соть протекает по Ярославской области, в верхнем течении – по Первомайскому району, в нижнем – на границе районов Даниловского и Любимского районов. Берёт начало на Даниловской возвышенности, впадает в Костромской залив Горьковского водохранилища, длина реки – 144 км.

Река Вопша протекает в Ярославской области, образует границу между Даниловским и Некрасовским районами. Впадает с запада, немного ниже устья р. Касть, в Бухаловский полой Костромского залива Горьковского водохранилища, до образования которого была левым притоком р. Касть, длина реки – 10 км.

Река Касть протекает по территории Даниловского района Ярославской области. Исток находится в болоте в 2 км к югу от села Торопово. Впадает река с северо-запада в Бухаловский полой Костромского залива Горь-

ковского водохранилища, до его создания являлась правым притоком Костромы, длина реки составляет 79 км.

Особый интерес к данным рекам возникает в связи с тем, что с одной стороны, в их низовьях расположена особо охраняемая природная территория – Государственный природный заказник «Ярославский», где разрешено только любительское рыболовство, с другой стороны р. Соть, Вопша и Касть являются притоками первого порядка Горьковского водохранилища – рыбохозяйственного водоема, где производится промышленный вылов рыбы. Следует отметить, что инвентаризация ихтиофауны рек на территории заказника ранее не проводилась, поэтому данные исследования имеют как теоретическое, так и практическое значение.

Цель работы: изучение видового состава, возрастной структуры популяций рыб рек Соть, Вопша и Касть, находящихся на территории Государственного природного заказника «Ярославский».

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов рыбы проводили с 22 по 23 августа 2017 г на трех участках, расположенных на р. Соть, Вопша и Касть. На каждом из участков использовали две фрагментарные сети, соединенные вместе, таким образом, общая длина орудия лова составляла 60 м. Размерно-видовой состав рыбного населения на исследуемых участках малых рек оценивали по уловам фрагментарных сетей. Фрагментарные сети являются стандартным орудием исследовательского лова, применяемым за рубежом [Bonar et al., 2009]. Основным достоинством их применения является меньшая селективность по отношению к размеру объектов лова [Prchalová et al., 2009]. Трудоемкость проведения лова значительно ниже в сравнении с использованием набора сетей с разной ячейей. Фрагментарная сеть несколько отличной от зарубежных стандартов конструкции была изготовлена из 10 панелей монофиламентной нейлоновой дели длиной 3 м и высотой 1.8 м, общая длина орудия лова составляла 30 м. Панели имели различный размер ячеей: 22, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60 и 65 мм.

Длину рыбы определяли с помощью мерной доски. Длину всей рыбы (L_1) измеряли

от вершины рыла до вертикали конца наиболее длинной лопасти хвостового плавника при горизонтальном положении рыб. Длину тела (L_2) измеряли от передней части наиболее удаленной точки тела при закрытом рте, до конца чешуйчатого или чешуйного покрова у основания средних лучей хвостового плавника.

Для определения массы рыбу взвешивали на весах, для определения массы порки из рыбы удаляли внутренние органы и снова взвешивали.

Возраст рыбы определяли по зонам роста на чешуе [Стерлигова, 2016 (Sterligova, 2016)]. Коэффициент упитанности по Кларк находили по формуле $k = (w \times 100)/l^3$, в которой k – коэффициент упитанности; w – масса порки, г; l – длина тела рыбы, см.

Коэффициент упитанности по Фультону определяли по формуле: $f = (m \times 100)/l^3$, в которой f – коэффициент упитанности; m – масса тела рыбы, г; l – длина тела рыбы, см.

Данные статистической обработки были получены с помощью программы Excel 2007, здесь и далее они и представлены в таблицах виде средних значений и их ошибок ($M \pm m$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате было выловлено 76 экземпляров рыб, принадлежащих, согласно Решетникову [Решетников, 2002 (Reshetnikov, 2002)], к двум отрядам (Карпообразные –

Cypriniformes, Окунеобразные – Perciformes) (табл. 1). По числу видов во всех исследуемых реках преобладали представители отряда карпообразные (табл. 1). Наибольшее количество

видов (6 шт.) карпообразных обнаружено в р. Соть, наименьшее (2 шт.) – в р. Вопша. Данная тенденция сохранялась и для общего количества видов, самая бедная по рыбному населению оказалась река Вопша, в ней обнаружено лишь 3 вида рыб (табл. 1). Охраняемых видов рыб, включённых в Красную книгу РФ, ни в одной реке не обнаружено.

Среди обнаруженных видов в р. Соть наиболее многочисленным видом, обнаруженным только в этой реке, оказалась густера. Доля этого вида от общего количества пойманных видов составила 39%, соотношение лещей и плотвы составило – 16%, чехони и окуня – 8%. Следует отметить, что такие виды как жерех, обыкновенный судак и берш также обнаружены только в р. Соть. В этой реке они относятся к редким видам, доля их в уловах составила по 4% для каждого вида.

В реке Вопша выявлено однородное распределение видов. От общего количества видов доля окуней составила 50%, доля плотвы – 33%, доля язей – 17%.

Таблица 1. Рыбное население р. Соть, Вопша и Касть

Table 1. Fish population of the river. Sot, Vopsha and Cast

Семейство, вид Species	р. Соть r. Sot	р. Вопша r. Vopsha	р. Касть r. Cast
Отряд Карпообразные – Cypriniformes			
Сем. Карповые – Cyprinidae			
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758) – лещ	+	–	+
<i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758) – густера	+	–	–
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758) – язь	–	+	+
<i>Pelecus cultratus</i> (Linnaeus, 1758) – чехонь	+	–	–
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758) – плотва	+	+	+
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758) – красноперка	+	–	+
<i>Aspius aspius</i> – (Linnaeus, 1758) – обыкновенный жерех	+	–	–
Отряд Окунеобразные – Perciformes			
Сем. Окуневые – Percidae			
<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758 – речной окунь	+	+	+
<i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758) – обыкновенный судак	+	–	–
<i>Sander volgense</i> (Gmelin, 1788) – волжский судак, берш	+	–	–
Всего:	9	3	5

В реке Касть обнаружено 5 видов рыб, из них наиболее массовым оказался окунь, его доля в уловах составила 45%, на втором месте по численности оказалась плотва, ее доля составила 25%, соотношение красноперки составило 16%, язя – 11%, к редкому виду отнесен лещ, доля которого составила лишь 2%.

Следует отметить, что наибольшая общая численность рыб отловлена в р. Касть. Средние показатели длины тела карповых и окуневых рыб в уловах рек приведены в таблицах 2, 3, 4, 5, 6, 7.

За рассмотренный период средние размеры густеры в р. Соть колебались от 14.0 до 26.4 см. Высокие значения колебаний средних размеров связаны с присутствием в уловах рыб в возрасте от 2 до 7 лет, при этом в уловах наблюдалось неравномерное распределение особей по возрастам, наименьшее количество особей густеры выявлено в возрасте 7+, наибольшее 3–4+ – это характеризует стабильность популяции в данном водоеме.

Таблица 2. Биологическая характеристика карповых р. Соть

Table 2. Biological characteristics of the cyprinid in the river Sot

Вид	Возраст	Длина (L ₁), см.	Длина (L ₂), см.	Масса рыбы, г.	Масса порки, г.	Упитанность по Фультону	Упитанность по Кларк
Густера	2+	14.0±0.6	12.7±0.6	42±3	39±2	2.07±0.08	1.88±0.08
Густера	3+	16.3±1.2	14.4±1.1	46±5	43±3	1.53±0.10	1.43±0.09
Густера	4+	17.9±0.3	15.8±0.4	65±3	60±3	1.66±0.05	1.52±0.03
Густера	5+	18.5±0.8	15.8±0.1	64±1	58±3	1.65±0.03	1.49±0.09
Густера	6+	24.5±5.9	20.7±3.9	154±93	142±81	1.62±0.12	1.51±0.06
Густера	7+	26.4±3.6	22.5±3.3	194±26	188±24	1.70±0.22	1.65±0.19
Жерех	3+	25.9±2.5	22.5±2.1	114±9	105±8	1.00±0.11	0.92±0.08
Краснопёрка	5+	19.9±0.8	17.8±0.5	81±10	66±15	1.44±0.08	1.17±0.11
Лещ	4+	18.6±1.1	17.0±0.9	95±2	81±4	1.93±0.12	1.65±0.14
Лещ	5+	20.3±1.7	17.6±1.5	73±3	68±5	1.34±1.00	1.25±1.12
Лещ	6+	21.9±6.1	18.7±5.5	214±13	187±11	3.27±0.29	2.86±0.25
Лещ	7+	28.0±2.4	24.4±2.3	516±28	478±27	3.55±0.14	3.29±0.17
Плотва	3+	19.5±1.4	17.2±1.1	75±7	64±4	1.48±0.09	1.26±0.09
Плотва	4+	19.6±3.4	17.9±2.8	77±6	63±9	1.41±0.54	1.14±0.37
Плотва	5+	18.4±0.8	16.1±0.5	62±2	57±1	1.49±0.07	1.36±0.05
Чехонь	3+	30.2±2.2	27.1±2.0	150±12	138±9	0.75±0.13	0.69±0.11
Чехонь	4+	33.5±4.2	30.9±2.1	250±14	228±20	0.85±1.20	0.77±1.26

В р. Соть обнаружен жерех, средняя длина в возрасте 3+ которого составила 25.9 см, других возрастных групп в данной реке обнаружено не было. Как уже было отмечено выше жерех в р. Соть относится к редким видам, доля его в уловах составила лишь 4%, при этом встречались только одновозрастные особи. К сожалению, за предыдущие года отсутствуют данные по численности и размерно-возрастной структуре жереха, поэтому на данном этапе исследований не понятно, какие причины привели к омоложению популяции жереха и в каком состоянии находится данная популяция (табл. 2).

Схожая ситуация выявлена и при анализе размерно-возрастной структуры красноперки. Средние размеры ее в р. Соть составили 19.9 см в возрасте 5+ (табл. 2). Особи данного вида в возрасте 3–4 года были обнаружены в р. Касть, размеры их, в связи с небольшой разницей в возрасте, варьировали незначительно (табл. 3).

Размеры леща в р. Соть варьировали от 18.6 до 28.0 см. В уловах присутствовали особи от 4 до 7-летнего возраста. Хотя и отсутствует многолетняя динамика изучаемого показателя, приведенные данные косвенно характеризуют стабильность и возобновляемость популяции леща в данной реке.

В уловах реки Касть обнаружено лишь несколько особей леща возраста 12+, средней длины 39.3 см (табл. 3). Состав улова из стар-

шевозрастных особей может характеризовать деградацию популяции, но для окончательной оценки и прогноза популяции леща необходимы многолетние исследования и многократная съемка за летний сезон.

Плотва – вид, обнаруженный во всех исследуемых реках. Ее средние размеры в р. Соть варьировали незначительно (табл. 2). В уловах встречались особи от 3 до 5-летнего возраста. В р. Вопша выявлены особи возраста 4–5+, при этом интенсивность их роста была меньше, по сравнению с особями р. Соть (табл. 2, 4). В р. Касть обнаружены особи от 3 до 6 лет, размеры популяции варьировали от 16.4 до 18.6 см. Следует отметить, что интенсивность роста плотвы р. Касть также была меньше, по сравнению с особями р. Соть. Скорее всего, такое явление может быть связано как с разницей в кормовой базе, так и с разницей в гидрохимическом составе водоемов. К сожалению, такие данные по изучаемым рекам тоже отсутствуют, поэтому на данном этапе исследований такие выводы носят предварительный характер. Следует отметить, что по предварительным данным популяции плотвы во всех исследуемых реках находятся в благоприятном состоянии.

Таблица 3. Биологическая характеристика карповых р. Касть

Table 3. Biological characteristics of cyprinid in the river Cast

Вид	Возраст	Длина (L_1), см.	Длина (L_2), см.	Масса рыбы, г.	Масса порки, г.	Упитанность по Фультону	Упитанность по Кларк
Красноперка	3+	17.3±2.1	16.0±1.5	61±23	50±21	1.46±0.15	1.19±0.18
Красноперка	4+	18.0±2.1	16.3±1.4	72±19	62±19	1.58±0.05	1.31±0.03
Лещ	12+	39.3±4.1	34.9±3.8	585±57	535±50	1.38±0.08	1.26±0.07
Плотва	3+	16.4±1.0	15.4±0.6	55±4.0	46±1	1.51±0.05	1.27±0.18
Плотва	4+	16.6±0.3	14.8±0.7	50±9.0	44±9	1.54±0.13	1.34±0.17
Плотва	5+	17.8±0.6	15.6±1.0	61±2.0	55±2	1.67±0.39	1.50±0.37
Плотва	6+	18.6±1.4	16.8±1.3	70±12	64±11	1.48±0.10	1.36±0.10
Язь	4+	31.6±1.8	29.0±1.6	377±34	353±33	1.55±0.03	1.45±0.04
Язь	5+	32.5±5.8	29.7±5.3	411±86	386±81	1.57±0.36	1.47±0.33
Язь	6+	32.8±2.1	30.3±1.7	423±23	394±19	1.53±0.17	1.42±0.17
Язь	7+	35.4±3.5	32.0±3.3	496±45	466±39	1.51±0.04	1.42±0.04

Таблица 4. Биологическая характеристика карповых р. Вопша

Table 4. Biological characteristics of cyprinid in the river. Vopsha

Вид	Возраст	Длина (L_1), см.	Длина (L_2), см.	Масса рыбы, г.	Масса порки, г.	Упитанность по Фультону	Упитанность по Кларк
Плотва	4+	15.5±1.0	13.4±1.1	40±5	34±7	1.68±0.08	1.40±0.09
Плотва	5+	17.8±2.3	15.7±2.5	60±7	50±10	1.54±0.10	1.30±0.11
Язь	7+	31.3±2.8	29.2±2.4	431±55	417±53	1.73±0.08	1.67±0.07

Средние размеры чехони в реке Соть, возраста 3–4+ варьировали от 30 до 33 см. Следует отметить, что по скорости роста чехонь р. Соть превосходила своих сородичей из Куйбышевского водохранилища [Кузнецов, 2011 (Kuznetsov, 2011)]. При этом отмечается малый диапазон возрастного ряда в изучаемом водоеме, это также косвенно может указывать на дестабилизацию популяции чехони в р. Соть. Важно, что выводы носят предварительный характер, т.к. отсутствуют данные по межгодовой динамике численности и размерно-возрастных характеристик вида из данной реки (табл. 2).

Средние размеры язя р. Вопша в возрасте 7+ составили 31.3 см, других возрастных групп в данной реке обнаружено не было. В уловах р. Касть присутствовали особи от 4 до 7-летнего возраста. Хотя в выборке и присутствовали разновозрастные особи, их средние размеры варьировали незначительно (от 31.6 до 35.4 см) (табл. 3). Снижение темпов роста язя может быть связано с большей численностью конкурирующих в питании с ним плотвы и окуня [Гладких, 1957 (Gladkikh, 1957); Спановская, Григораш, 1963 (Spanovskaya, Grigorash, 1963)]. Поэтому в будущих исследованиях необходимо проводить учет потенциальной кормовой базы ихтиофауны изучаемых рек.

Среди окуневых рыб особое внимание следует уделить бершу и судаку. Как уже было отмечено выше, обыкновенный судак и берш обнаружены только в р. Соть. В этой реке они относятся к редким видам, доля их в уловах составила по 4% для каждого вида. При этом ихтиологический материал был представлен особями в возрасте 4+ (табл. 5). Предположительно, скопления судака формируются в зависимости от расположения стай массовых видов карповых рыб (густеры, синца и леща) – потенциальных кормовых объектов судака [Самойлов, 2017 (Samoilov, 2017)]. Наши исследования косвенно подтверждают этот факт, так как наибольшее количество густеры и леща обнаружено именно в р. Соть. Обычно в малых реках численность судака и берша мала, наиболее часто встречаются особи от 3 до 5 лет [Самойлов, 2017 (Samoilov, 2017)]. Наши результаты не противоречат данным других авторов. Тем не менее, для более полной оценки ихтиофауны изучаемых рек необходимо проводить инвентаризацию молоди как окуневых, так и карповых рыб – потенциальных объектов питания.

Таблица 5. Биологическая характеристика окуневых р. Соть

Table 5. Biological characteristics of the percid in the river Sot

Вид	Возраст	Длина (L ₁), см.	Длина (L ₂), см.	Масса рыбы, г.	Масса порки, г.	Упитанность по Фультону	Упитанность по Кларк
Берш	4+	34.9±3.2	31.3±3.0	417±19	367±14	1.36±0.11	1.20±0.10
Окунь	2+	16.4±2.1	15.2±1.7	42±12	39±9	1.18±0.10	1.10±0.08
Окунь	4+	18.1±1.5	17.4±1.4	67±10	60±8	1.27±0.08	1.14±0.08
Судак	4+	32.0±4.0	30.1±3.6	267±14	247±13	0.98±0.08	0.91±0.07

Окунь – вид, обнаруженный во всех исследуемых реках. Его средние размеры в р. Соть варьировали от 16.4 до 18.1 см (табл. 5). В уловах встречались особи 2- и 4-летнего возраста. В уловах р. Касть обнаружены особи от 3 до 8 лет, их средняя длина варьировала от 22.9 до 25.4 см. Высокие значения

колебаний средних размеров связаны с присутствием в уловах разновозрастных рыб. При этом в уловах наблюдалось неравномерное распределение особей по возрастам, наименьшее количество окуня было обнаружено в возрасте 7 и 8+ это характеризует стабильность популяции в данном водоеме (табл. 6).

Таблица 6 Биологическая характеристика окуневых р. Касть

Table 6. Biological characteristics of percid in the river Cast

Вид	Возраст	Длина (L ₁), см.	Длина (L ₂), см.	Масса рыбы, г.	Масса порки, г.	Упитанность по Фультону	Упитанность по Кларк
Окунь	3+	22.9±1.4	21.8±1.4	154±25	146±24	1.49±0.09	1.41±0.10
Окунь	4+	18.6±3.0	17.6±3.1	92±51	85±49	1.50±0.11	1.36±0.11
Окунь	5+	21.8±1.5	20.7±1.5	140±27	128±22	1.53±0.05	1.41±0.06
Окунь	6+	20.2±1.3	19.2±1.3	110±28	97±24	1.39±0.07	1.22±0.06
Окунь	7+	22.0±1.9	20.8±1.7	137±58	128±58	1.48±0.28	1.37±0.30
Окунь	8+	25.4±5.5	24.5±5.7	226±139	209±126	1.45±0.08	1.35±0.09

В ихтиологическом материале р. Вопша выявлены особи от 3- до 5-летнего возраста, их средние размеры варьировали от 16.00 до 22.4 см, такой разброс связан с поимкой нескольких крупных особей 4-х летнего возраста (табл. 7). Половозрастная структура рыб уло-

вов р. Соть имела следующие особенности. Обнаружено 75% ювенильных особей леща, 25 % половозрелых самок леща, все самки находились на 2 стадии зрелости гонад, самцов в ихтиологическом материале не обнаружено.

Таблица 7. Биологическая характеристика окуневых р. Вопша

Table 7. Biological characteristics of percid in the river Vopsha

Вид	Возраст	Длина (L ₁), см.	Длина (L ₂), см.	Масса рыбы, г.	Масса порки, г.	Упитанность по Фультону	Упитанность по Кларк
Окунь	3+	16.0±0.9	14.8±0.8	58±9	56±8	1.78±0.05	1.73±0.08
Окунь	4+	22.4±3.2	21.6±3.0	147±85	132±78	1.46±0.24	1.31±0.22
Окунь	5+	16.5±1.3	15.7±1.0	50±10	48±8	1.29±0.10	1.24±0.08

Среди особей густеры выявлено 80% половозрелых самок, из них половина особей находилась на 2 стадии зрелости гонад, половина – на 4 стадии, и 20% половозрелых самцов, находящихся на 2 стадии зрелости гонад, ювенильных особей не обнаружено. Выборка чехони состояла из половозрелых самок, 50% из них находилась на 3 стадии зрелости, 50% – на четвертой, ювенильных особей и половозрелых самцов обнаружено не было. Среди особей плотвы обнаружено 25% ювенильных особей и 75% самок, находящихся на 3 стадии зрелости гонад. Выборка красноперки состояла из половозрелых самок, находящихся на 3 стадии зрелости гонад. Выборка берша и судака состояла из половозрелых самцов, на-

ходящихся на 2 стадии развития гонад. Выборка окуня и жереха – из ювенильных особей.

В ихтиологическом материале р. Вопша присутствовали самки язя, находящиеся на 3 стадии зрелости гонад, самки плотвы, находящиеся на 2 стадии развития гонад и половозрелые особи окуня, из них 67% самок, на 2 стадии зрелости гонад и 33% самцов на 2 стадии зрелости гонад.

В уловах р. Касть присутствовали половозрелые самцы язей, из них 80% на 2 стадии развития гонад и 20% – на 3 стадии. Среди красноперок обнаружено 29% ювенильных особей, 29% самок на 2 стадии зрелости гонад и 42% половозрелых самцов на 2 стадии зрелости гонад. В уловах плотвы обнаружено

91% самок, из них 80% на 2 стадии зрелости гонад и 20% – на 3 стадии, и 9% самцов, находящихся на 2 стадии зрелости гонад. Среди окуней обнаружено 10% ювенильных особей, 70% самок, находящихся на 3 стадии развития гонад и 20% самцов, из которых 75% находились на 2 стадии зрелости гонад и 25% – на 3 стадии.

Такое распределение соответствует нормальному физиологическому состоянию особей относительно сезонных изменений, связанных с нерестом и воспроизводством изучаемых видов.

Упитанность рыб – это важный показатель в физиологических исследованиях, так как при расчете коэффициентов, характеризующих этот показатель можно судить о степени истощения рыбы.

Результаты исследования показали, что коэффициент упитанности по Кларк у карповых, пойманных в р. Соть, варьировал в пределах 0.69–3.29 (табл. 2) при среднем значении у густеры – 1.58, у жереха – 0.92, красноперки – 1.17, леща – 2.26, плотвы – 1.25, у чехони – 0.73. Упитанность карповых по Фультону характеризовалась в пределах 0.75–3.55 (табл. 2), при среднем значении у густеры – 1.7, жереха – 1.0, красноперки – 1.44, леща – 2.52, плотва – 1.46, чехони – 0.8.

Коэффициент упитанности по Кларк у окуневых, пойманных в р. Соть, варьировал незначительно и колебался в пределах 0.91–1.2 (табл. 5). Среднее значение для окуня составило 1.12, берша – 1.20, судака – 0.91.

Упитанность окуневых по Фультону варьировала в пределах от 0.98 до 1.36 (табл. 5), при среднем значении у окуня – 1.2, берша – 1.36, судака – 0.98.

Коэффициент упитанности карповых по Кларк р. Вопша колебался в диапазоне 1.3–1.67 (табл. 4). Среднее значение для плотвы составило 1.35, для язя – 1.67.

Коэффициент упитанности карповых по Фультону варьировал от 1.54 до 1.73, при среднем значении у плотвы 1.61 и 1.73 у язя.

Коэффициент упитанности по Кларк для окуней р. Вопша колебался в диапазоне 1.24–1.73 (табл. 7). Среднее значение составило 1.43. Коэффициент упитанности по Фультону для окуней р. Вопша варьировал от 1.29 до

1.78 (табл. 7), при среднем значении 1.51.

Коэффициент упитанности карповых по Кларк р. Касть колебался в диапазоне 1.2–1.5 (табл. 3). Среднее значение для красноперки составило 1.25, для леща – 1.26, для плотвы – 1.37, для язя – 1.44. Коэффициент упитанности карповых по Фультону варьировал от 1.4 до 1.7, при среднем значении у красноперки – 1.52, у леща – 1.38, у плотвы – 1.55, у язя – 1.54 (табл. 3).

Коэффициент упитанности по Кларк для окуней р. Касть колебался в диапазоне 1.22–1.41 (табл. 6). Среднее значение составило 1.35. Коэффициент упитанности по Фультону для окуней р. Касть варьировал от 1.29 до 1.78 (табл. 6), при среднем значении 1.47.

В целом для многих карповых коэффициенты упитанности могут варьировать в пределах 0.92–2.73 по Кларк [Кожабаева, 2008 (Kozhabaeva, 2008); Шайдуллина, 2009 (Shaydullina, 2009)] и 0.85–2.27 – по Фультону [Кожабаева, 2008 (Kozhabaeva, 2008); Кузнецов, 2011 (Kuznetsov, 2011); Маренков, 2013 (Marenkov, 2013)]. Для окуневых коэффициент упитанности по Кларк может варьировать в пределах от 0.73 до 1.99, по Фультону 1.28–2.80 [Кожабаева, 2008 (Kozhabaeva, 2008); Коваленко, 2015 (Kovalenko 2015)], что связано с сезонными и онтогенетическими изменениями, происходящими в организме рыб. Отметим, что у большинства исследованных видов коэффициенты упитанности находились в пределах нормальных значений, что характеризует их нормальное функциональное состояние. Исключение составила чехонь р. Соть, коэффициенты упитанности по Кларк и Фультону которой оказались ниже ранее установленных минимальных значений. У окуня и судака р. Соть выявлены низкие значения коэффициента упитанности по Фультону. Согласно данным литературы низкий коэффициент упитанности в первую очередь свидетельствует о том, что рыба не растет, либо в результате нехватки самих кормовых объектов, либо в результате изменений условий окружающей среды, вызывающих уменьшение питания или полный отказ от корма [Строгонов, 1962 (Strogonov, 1962); Boujard et al., 2000]. Для более точных выводов необходимы данные по кормовой базе изучаемых рек.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ ихтиофауны малых рек, находящихся на территории Государственного природного заказника «Ярославский», по исследованным показателям позволяет по каждому виду рыб построить предварительный прогноз по их перспективе. Тем не менее, для коррект-

ного прогноза воспроизводства популяции, оценки их стабильности, дестабилизации или деградации требуются многолетний мониторинг с учетом гидрохимии и гидрологии водоемов, оценки молодежи рыбного населения и оценки потенциальной кормовой базы ихтио-

фауны изучаемых рек. Из полученных данных можно сделать вывод о том, что рыбное население рек, находящихся на территории Государственного природного заказника «Ярославский» находится в относительно благоприятных условиях. Полученные результаты в даль-

нейшем могут быть использованы контролирующими организациями при выполнении ими комплекса мероприятий по сохранению и обогащению рыбных биоресурсов.

Работа выполнена при поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Комплексная бонитировка и изучение интерьерных показателей окуневых и карповых рыб рек госзаказника "Ярославский"»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- ГОСТ 19179-73 Гидрология суши. Термины и определения, М.: Издательство стандартов, 1988.
- Гладкий Г.В. Материалы по ихтиофауне нижнего течения реки Березины // Уч. зап. БГУ. Сер. биол. 1957. №. 33. С. 147.
- Иванчева Е.Ю. Сравнительный анализ видовой структуры рыбного населения малых рек Рязанской области: автореф. дис. ...канд. биол. наук. Борок, 2008. 25 с.
- Коваленко Е.О. Морфобиологическая характеристика судака (*Sander Lucioperca* L.) и его роль в экосистеме краснодарского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2015. 133 с.
- Кожабаева Э.Б. К вопросу о состоянии естественного воспроизводства рыб на нижнем участке р. Сырдарьи // Разнообразие, проблемы экологии горного Алтая и сопредельных регионов настоящее, прошлое, будущее: сб. мат. докл. /Горно-Алтайск, 2008. С. 115–117.
- Кузнецов В.А. Изменение биологических показателей чехони *Pelecus cultratus* в верхней части Куйбышевского водохранилища за время его существования // Ученые записки Казанского университета. 2011. Т. 153, № 2. С. 262–273.
- Маренков О.Н., Федоненко Е. В., Габибов М. М. и др. Развитие гонад леща (*Abramis brama*, Linnaeus, 1758) в условиях Запорожского водохранилища // Извест. высш. уч. завед. Поволжский рег. ест. наук. 2013. № 4. С. 25–35
- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, Ленингр. отд., 1971. 309 с.
- Решетников Ю. С. Атлас пресноводных рыб России. В 2-х томах. М.: Наука, 2002. 379 с.
- Самойлов К.Ю. Структура популяции и фенетическое разнообразие судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской системы нижней Волги. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 2017. 110 с.
- Спановская В.Д. Ихтиофауна Учинского водохранилища и ее особенности //Учинское и Можайское водохранилища. М.: МГУ, 1963. С. 269–311.
- Стерлигова О.П. Методы определения возраста рыб и его практическое значение. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2016. 57 с.
- Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. М.: Изд-во Московского университета, 1962. 444 с.
- Ткачев Б.П., Булатов В.И. Малые реки: современное состояние и экологические проблемы. Новосибирск: ГПНТБ СО РАН, 2002. 114 с.
- Шайдулина Ж.М. Сезонная и возрастная динамика морфофизиологических показателей леща реки Урал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: Астраханский ГТУ, 2009. 24 с.
- Bonar S.A., Hubert W.A., Willis D.W. Standard methods for sampling North American freshwater fishes. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 2009. 335 p.
- Boujard T., Burela C., Medalea F., Haylorb G., Moisanc A. Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Aquat. Living Resour. № 13. 2000. P. 129–137.
- Prchalová M. et al. Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species // Fisheries Research. 2009. Vol. 96, №. 1. P. 51–57.

REFERENCES

- Bonar S.A., Hubert W.A., Willis D.W. 2009. Standard methods for sampling North American freshwater fishes. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. 335 p.
- Boujard T., Burela C., Medalea F., Haylorb G., Moisanc A. 2000. Effect of past nutritional history and fasting on feed intake and growth in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Aquat. Living Resour. № 13. P. 129–137.
- Gladkiy G. V. 1957. Materialy po ikhtiofaune nizhnego techeniya reki Bereziny [Materials on the ichthyofauna of the lower reaches of the Berezina River] // Uch. zap. BGU. Ser. biol. № 33. S. 147. [In Russian]
- GOST 19179-73. 1988. Gidrologiya sushi. Terminy i opredeleniya [Hydrology of land. Terms and Definitions]. M.: Izdatelstvo standartov. [In Russian]
- Ivancheva E.Yu. 2008. Sravnitelnyy analiz vidovoy struktury rybnogo naseleniya malykh rek Ryazanskoy oblasti [Comparative analysis of the species structure of the fish population of small rivers in the Ryazan Region]: avtoref. dis. ...kand. biol. nauk. Borok. 25 s. [In Russian]
- Kovalenko E.O. 2015. Morfobiologicheskaya kharakteristika sudaka (*Sander Lucioperca* L.) i ego rol v ekosisteme krasnodarskogo vodokhranilishcha [Morphobiological characteristics of pike perch (*Sander Lucioperca* L.) and its role in the ecosystem of the Krasnodar reservoir]: avtoref. dis... kand. biol. nauk. Krasnodar. 133 s. [In Russian]

- Kozhabayeva E.B. 2008. K voprosu o sostoyanii estestvennogo vosproizvodstva ryb na nizhnem uchastke r. Syrdari [To the question of the state of the natural reproduction of fish in the lower part of the Syrdarya river] // Raznoobrazie problemy ekologii gornogo Altaya i sopredelnykh regionov: nastoyashcheye, proshloye, budushcheye: sb. mat. dokl. / Gorno-Altaysk, S. 115–117. [In Russian]
- Kuznetsov V.A. 2011. Izmeneniye biologicheskikh pokazateley chekhoni *Pelecus cultratus* v verkhney chasti Kuybyshevskogo vodokhranilishcha za vremya ego sushchestvovaniya [Changes in the biological characteristics of *Pelecus cultratus* in the upper part of the Kuibyshev Reservoir during its existence] // Uchenyye zapiski Kazanskogo universitetata. T. 153. № 2. S. 262–273. [In Russian]
- Marenkov O. N., Fedonenko E. V., Gabibov M. M. i dr. 2013. Razvitiye gonad leshcha (*Abramis brama*, Linnaeus, 1758) v usloviyakh Zaporozhskogo vodokhranilishcha [Development of bream gonads (*Abramis brama*, Linnaeus, 1758) in the conditions of the Zaporizhzhya Reservoir] // Izvest. vyssh. uch. zaved. Povolzhskiy reg. est. nauk. № 4. S. 25–35. [In Russian]
- Poddubnyy A.G. 1971. Ekologicheskaya topografiya populyatsiy ryb v vodokhranilishchakh [Ecological topography of fish populations in reservoirs]. L.: Nauka. Leningr. otd. 309 s. [In Russian]
- Prchalová M. et al. 2009. Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species // Fisheries Research. Vol. 96, №. 1. P. 51–57.
- Reshetnikov Yu. S. 2002. Atlas presnovodnykh ryb Rossii. V 2-kh tomakh [Atlas of freshwater fish in Russia. In 2 volumes]. M.: Nauka. 379 s. [In Russian]
- Samoylov K.Yu. 2017. Struktura populyatsii i feneticheskoye raznoobrazie sudaka *Sander lucioperca* (L.) Volgo-Akhtubinskoy sistemy nizhney Volgi [The structure of the population and the phenic diversity of the pike perch *Sander lucioperca* (L.) of the Volga-Akhtuba system of the lower Volga river]. Avtoref. dis. kand. biol. nauk. M.: MGU. 110 s. [In Russian]
- Shaydullina Zh. M. 2009. Sezonnaya i voznrastnaya dinamika morfofiziologicheskikh pokazateley leshcha reki Ural [Seasonal and age dynamics of morphophysiological indicators of the bream of the Ural River]: Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Astrakhan: Astrakhanskiy GTU. 24 s. [In Russian]
- Spanovskaya V. D. 1963. Ikhtiofauna Uchinskogo vodokhranilishcha i yeye osobennosti [Ichthyofauna of the Uchinsk reservoir and its features] // Uchinskoye i Mozhayskoye vodo-khranilishcha. M.: MGU. S. 269–311. [In Russian]
- Sterligova O.P. 2016. Metody opredeleniya voznrasta ryb i ego prakticheskoye znachenie [Methods for determining the age of fish and its practical significance]. Petrozavodsk: Karelskiy nauchnyy tsentr RAN. 57 s. [In Russian]
- Stroganov N.S. 1962. Ekologicheskaya fiziologiya ryb [Ecological physiology of fish]. M.: Izd-vo Moskovskogo universiteta. 444 s. [In Russian]
- Tkachev B.P., Bulatov V.I. 2002. Malyye reki: sovremennoye sostoyaniye i ekologicheskiye problem [Small rivers: current status and environmental problems]. Novosibirsk: GPNTB SO RAN. 114 s. [In Russian]

SPECIES COMPOSITION AND BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF SMALL RIVER FISHES OF THE STATE NATURAL ORDER “YAROSLAVSKY”

**E. A. Flerova^{1,2}, M. I. Malin³, A. S. Klyuchnikov¹, A. A. Payuta¹,
A. A. Bogdanova¹, M. I. Andreeva⁴**

¹Yaroslavl Research Institute of Livestock and Fodder Production,
150517, Yaroslavl Region, Yaroslavsky District, Mikhailovsky Village, ul. Lenin, 1.

²Yaroslavl State University P.G. Demidov, 150003, Yaroslavl, ul. Soviet, 14

³Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, 152742 Borok, Russia,

⁴Pleschevo Lake National Park
e-mail: katarinum@mail.ru

Analysis of the ichthyofauna of small rivers located on the territory of the Yaroslavsky State Nature Reserve was carried out. The following species have been identified in the Sot River: *Abramis brama*, *Blicca bjoerkna*, *Pelecus cultratus*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Aspius aspius*, *Perca fluviatilis*, *Sander lucioperca*, *Sander volgense*. The most numerous species found only in this river turned out to be the *Blicca bjoerkna*. The share of this species of the total quantity of caught species was 39%, the ratio of *Abramis brama* and *Rutilus rutilus* was 16%, *Pelecus cultratus* and *Perca fluviatilis* – 8%. Rare species are *Aspius aspius*, *Sander volgense* and *Sander lucioperca* found only in Sot river, their share in catches was 4% for each species. The following species were found in the Vopsha river: *Leuciscus idus*, *Rutilus rutilus*, *Perca fluviatilis*. Of the total quantity of species, the share of *Perca fluviatilis* was 50%, the share of *Rutilus rutilus* – 33%, the share of *Leuciscus idus* – 17%. Five species of fish *Leuciscus idus*, *Abramis brama*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Perca fluviatilis* were found in the Cast river. *Perca fluviatilis* turned out to be the most widespread, its share in catches was 45%, *Rutilus rutilus* was second in number, its share was 25%, the ratio of the *Scardinius erythrophthalmus* was 16%, *Leuciscus idus* – 11%, *Abramis brama* was a rare species, its share was only 2%. Analysis of the size and age structure of catches revealed an uneven distribution of individuals of most species by age, which characterizes the stability of populations in the studied reservoirs. The exception was *Aspius aspius*, *Scardinius erythrophthalmus* and *Sander volgense* Sot river, all caught individuals were 3+, 5+ and 4+, respectively. In the Cast river all individuals of *Abramis brama* were age 12+. In the majority of the spe-

cies studied, the coefficients of fatness were within the limits of normal values, which characterizes their normal functional state. The exception was *Pelecus cultratus* Sot river, the coefficients of fatness according to Clark and Fulton, which were lower than the previously established minimum values. In *Perca fluviatilis* and *Sander lucioperca* Sot river revealed low values of the Fulton nutritional index. In general, the fish population of the studied rivers is in relatively favorable conditions. The obtained results can later be used by regulatory organizations in the course of their implementation of a set of measures for the preservation and enrichment of fish bioresources.

Keyword: ichtiofauna, small rivers, species diversity, biological characteristics

ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ



ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА КОНСТАНТИНОВИЧА ГОЛОВАНОВА

24 декабря 2018 года коллектив Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук понес тяжелую утрату. На 74-м году жизни скоропостижно скончался известный ихтиолог, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии рыб Владимир Константинович Голованов.

Владимир Константинович родился 17 июня 1945 года в г. Вольске Саратовской области в семье военного, в 1960 году вместе с семьей переехал в пос. Борок Ярославской области. После окончания средней школы работал препаратором в Институте биологии внутренних вод АН СССР, а затем лаборантом в Институте физики Земли АН СССР. Двадцатилетним юношей в составе экспедиции побывал на Камчатке, где собирал образцы лавы в кратере вулкана Мутновский. Яркая, самобытная природа этого края оставила неизгладимые впечатления и воспоминания на всю жизнь. С 1967 по 1969 года служил в рядах Советской армии в г. Днепродзержинске.

С 1969 года был зачислен стажером-исследователем в лабораторию ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР, где прошел все ступеньки научной карьеры до ведущего научного сотрудника. В 1974 году заочно окончил Калининградский технический институт рыбной промышленности и хозяйства по специальности "ихтиолог-рыбовод".

Научные интересы Владимира Константиновича были связаны с изучением терморегуляционного поведения рыб. В 1984 году в Институте эволюционной морфологии и экологии животных А.Н. Северцова (г. Москва) защитил кандидатскую диссертацию "Распределение леща, плотвы и карася в термоградиентных условиях", в 2012 г. – докторскую диссертацию "Эколого-физиологические закономерности распределения и поведения пресноводных рыб в термоградиентных условиях" по специальности ихтиология. Исследования температурных адаптаций пресноводных рыб, выполненные Владимиром Константиновичем, стали продолжением экспериментальных и теоретических работ выдающегося российского ученого В.С. Ивлева в области термозкологии и термофизиологии

гидробионтов. В.К. Головановым выявлены эколого-физиологические закономерности распределения и поведения большого числа видов пресноводных рыб в термоградиентных условиях. Исследованы видовые и внутривидовые, сезонные и суточные, физиологические и поведенческие особенности терморегуляционного поведения, а также термоустойчивости в области верхней сублетальной температуры жизнедеятельности. Обнаружена корреляция между оптимальной температурой роста, окончательно избираемой температурой и верхней летальной температурой у ряда бореальных видов рыб, позволяющая подразделять их на разные группы по отношению к температурному фактору среды и использовать эти данные в прогностических целях. Работы Владимира Константиновича внесли существенный вклад в развитие эколого-физиологического и этологического направлений в ихтиологии. Большая часть полученных уникальных данных представлена в более чем 240 научных публикациях, в том числе в трех разделах коллективных монографий, в ряде основополагающих работ по термоэкологии пресноводных рыб в центральных отечественных и зарубежных журналах, а также в авторской монографии “Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб”, количество цитирований которой ежегодно растет.

Владимир Константинович – ветеран труда Института, в котором проработал практически 50 лет. Он всегда отличался умением взять на себя решение сложных научных задач, различных организационных и административных проблем. Эти способности в полной мере раскрылись в период его работы освобожденным председателем профсоюзного комитета (1982–1986 гг.) и заместителем директора по науке (2001–2003 гг.). К каждому человеку он мог найти нужный подход, помочь не только советом, но и делом. Владимир Константинович на протяжении последних 20 лет руководил группой термоэкологии гидробионтов, неоднократно исполнял обязанности заведующего лабораторией экологии рыб ИБВВ, принимал участие в формировании планов научных исследований. Он охотно делился своим богатым опытом с молодыми сотрудниками, вел активную работу по подготовке научных кадров, осуществляя руководство диссертационными работами аспирантов и соискателей ученой степени, дипломными практиками студентов Воронежского, Пермского, Ярославского, Московского университетов, легко шел на контакты с сотрудниками других лабораторий или научных организаций при проведении комплексных исследований. В.К. Голованов был участником и руководителем грантов Российского фонда фундаментальных исследований, Президента РФ “Ведущие научные школы”, разделов программы Отделения общей биологии РАН “Биологические ресурсы”, активно участвовал в международном российско-финском научном сотрудничестве.

Высокий профессионализм и выдающиеся организаторские способности Владимира Константиновича проявились в формировании работы Секции водохранилищ при Министерстве природных ресурсов Российской Федерации, в которой с 1995 г. он занимал пост ученого секретаря. Сотни ученых помнят его как одного из основных организаторов серии крупных симпозиумов и конференций в период с 1996 по 2014 гг. – “Возрастная и экологическая физиология рыб”, “Поведение рыб”, “Современное состояние биоресурсов внутренних вод”, “Актуальные проблемы водохранилищ”, как радужного и сердечного хозяина, который проявлял заботу о каждом участнике научных мероприятий.

В.К. Голованов входил в состав научно-консультативных советов при Межведомственной ихтиологической комиссии, секции охраны водных экосистем НТС ФГБУ “ЦУРЭН”, участвовал в ФЦП “Развитие водохозяйственного комплекса Российской Федерации в 2012–2020 годах”, был экспертом Библиотеки естественных наук РАН, членом библиотечного совета Института. В последние годы входил в состав редколлегии журналов “Труды института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН”, “Рыбное хозяйство” и “Вестник Томского Государственного университета. Биология” и многое сделал для повышения их публикационного уровня.

Владимир Константинович был активным участником общественной и культурной жизни лаборатории, Института и Борка, открытым, доброжелательным и отзывчивым человеком, пользующимся уважением и любовью ученых как в родном ИБВВ, так и во многих исследовательских и образовательных учреждениях России. Очень любил собирать и систематизировать информацию по целому ряду биологических вопросов, в его домашней библиотеке насчитывалось до трех тысяч различных изданий. Коллеги порой шутили, что не надо и в библиотеку идти, обратиться к Голованову. Нельзя не отметить ещё один его талант – умение видеть в людях и событиях главное, и отражать это в стихотворной форме. Он был негласным летописцем Борка, в его стихах нашли отражение многие события из жизни страны, института, поселка и его жителей.

Добрая память о Владимире Константиновиче, энергичном и жизнерадостном человеке, замечательном ученом, искреннем, доброжелательном друге и коллеге навсегда останется в наших сердцах.

Коллеги и друзья



ПАМЯТИ АЛЕКСАНДРА ПЕТРОВИЧА МЫЛЬНИКОВА

30 мая 2019 г. на 67 году после тяжелой и продолжительной болезни ушел из жизни Александр Петрович Мыльников – замечательный, отзывчивый человек, так много сделавший для развития отечественной и мировой науки. Неоценим тот вклад, который Александр Петрович внес в копилку научных достижений ИБВВ РАН.

Мыльников Александр Петрович родился 6 июля 1952 году в г. Холмск Сахалинской области. В 1956 году вместе с семьей переехал в г. Воронеж. С детства увлекался биологией и посещал биологические кружки, участвовал в олимпиадах. После окончания средней школы в 1969 году поступил на биолого-почвенный факультет Воронежского государственного университета, который окончил с отличием в 1974 году. С 1974 года работал в должности старшего лаборанта, затем младшего научного сотрудника в Институте биологии внутренних вод. В 1979 г. он защитил кандидатскую диссертацию на тему "Биология бесцветных жгутиконосцев полисапробных зон" в ЛГУ, Ленинград. В 1996 г. – докторскую диссертацию в Санкт-Петербургском государственном университете на тему «Свободноживущие гетеротрофные жгутиконосцы: ультраструктура, систематика и биология». До последнего времени работал главным научным сотрудником в лаборатории микробиологии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. На протяжении многих лет Александр Петрович входил в состав Ученого и Диссертационного советов ИБВВ РАН. Он собрал и поддерживал самую крупную в мире коллекцию живых культур гетеротрофных жгутиконосцев, насчитывающую более 130 видов и штаммов, из них некоторые депонированы в центрах коллекций Швейцарии, Германии, Великобритании, Канады и США. Неоднократно выезжал в Германию для работы по исследованию фауны, биологии и ультраструктуры свободноживущих гетеротрофных жгутиконосцев. В 1998 году провел 3 месяца в экспедиции на Шпицбергене.

Александр Петрович автор более 200 научных работ, среди них главы в 3-х зарубежных и 2-х российских монографиях, он руководил последовательно семью исследовательскими грантами РФФИ, участвовал в грантах INTAS (ЕС) и GLOBO (Швейцария). Подготовил трех кандидатов и одного доктора биологических наук. А.П. Мыльников входит в список 5000 активно работающих ученых России по версии Корпуса экспертов (<http://www.expertcorps.ru/science/whoiswho> – Thomson Reuters). В честь А.П. Мыльникова назван вид центрохелидных солнечников – *Acanthocystis mylnikovi* Leonov, 2010 (описанный

его учеником), три вида гетеротрофных жгутиконосцев *Cafeteria mylnikovii* Cavalier-Smith et al., 2006, *Planomonas mylnikovi* Cavalier-Smith et al., 2008 и *Allapsa mylnikovi* Howe et al., 2009 и филогенная амеба *Limnophila mylnikovi* Bass et al., 2009. Суммарный объем цитирования по ISI (в 2018 г. Web of Science) – 1733. Наивысший импакт-фактор журналов – 10. Индекс Хирша – 20.

В его лице мы потеряли образованного, эрудированного, компетентного и трудолюбивого специалиста. Прискорбно думать, что мы никогда уже не увидим этого энергичного, целеустремленного и настойчивого, светлого и заботливого человека.

Друзья и коллеги Александра Петровича Мыльникова выражают искренние и глубокие соболезнования его родным и близким.

Добрая память о нем как о крупном ученом и замечательном человеке сохранится в наших сердцах на долгие годы.

Список основных работ А.П. Мыльникова

- Irwin N.A.T., Tikhonenkov D.V., Hehenberger E., Mylnikov A.P., Burki F., Keeling P.J. Phylogenomics supports the monophyly of the Cercozoa // *Mol. Phyl. Evol.* 2019. Vol. 130. P. 416–423.
- Gawryluk R.M.R., Tikhonenkov D.V., Hehenberger E., Husnik F., Mylnikov A.P., Keeling P.J. Non-photosynthetic predators are sisters to red algae // *Nature*. 2019. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1398-6>
- Strasser J.F.H., Jamy M., Mylnikov A.P., Tikhonenkov D.V., Burki F. New Phylogenomic Analysis of the Enigmatic Phylum Telonemia Further Resolves the Eukaryote Tree of Life // *Mol. Biol. Evol.* 2019. Vol. 36(4). P. 757–765.
- Bass D., Tikhonenkov D.V., Foster R., Dyal P., Janouškovec J., Keeling P.J., Gardner M., Neuhauser S., Hartikainen H., Mylnikov A.P., Berney C. Rhizarian ‘Novel Clade 10’ Revealed as Abundant and Diverse Planktonic and Terrestrial Flagellates, including *Aquavolona* n. gen. // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2018. Vol. 5(6). P. 828–842.
- Прокина К.И., Мыльников А.П. Гетеротрофные жгутиконосцы пресноводных и морских местообитаний Южной Патагонии и Огненной Земли (Чили) // *Зоол. журн.* 2018. Т. 97. № 12. С. 1439–1460.
- Janouškovec J., Tikhonenkov D.V., Burki F., Howe A.T., Rohwer F.L., Mylnikov A.P., Keeling P.J. A new lineage of eukaryotes illuminates early mitochondrial genome reduction // *Current Biol.* 2017 Vol. 27(23). P. 3717–3724.
- Hehenberger E., Tikhonenkov D.V., Kolisko M., del Campo J., Esaulov A.S., Mylnikov A.P., Keeling P.J. Novel freshwater predators reshape holozoan phylogeny and reveal the presence of a two-component signalling system in the ancestor of animals // *Current Biol.* 2017. Vol. 27(13). P. 2043–2050.
- Dumack K., Mylnikov A.P., Bonkowski M. Evolutionary Relationship of the Scale-Bearing *Kraken* (*incertae sedis*, Monadofilosa, Cercozoa, Rhizaria): Combining Ultrastructure Data and a Two-Gene Phylogeny // *Protist.* 2017. Vol. 168(3). P. 362–373.
- Weber F., Mylnikov A.P., Jurgens K., Wylezich C. Culturing Heterotrophic Protists from the Baltic Sea: Mostly the "Usual Suspects" but a Few Novelties as Well // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2017. Vol. 64(2). P. 153–163.
- Strasser J.F.H., Tikhonenkov D.V., Pombert J-F., Kolisko M., Tai V., Mylnikov A.P., Keeling P.J. *Moramonas marocensis* gen. nov., sp. nov.: a jakobid flagellate isolated from desert soil with a bacteria-like, but bloated mitochondrial genome // *Open Biol.* 2016. 6: 150239.
- Burki F., Kaplan M., Tikhonenkov D.V., Zlatogursky V., Minh B.Q., Radaykina L.V., Smirnov A., Mylnikov A.P., Keeling P.J. Untangling the early diversification of eukaryotes: a phylogenomic study of the evolutionary origins of Centrohelida, Haptophyta and Cryptista // *Proc. R. Soc. B.* 2016. 283:20152802.

- Aleoshin V.V., Mylnikov A.P., Mirzaeva G.S., Mikhailov K.V., Karpov S.A. Heterokont Predator *Develorapax marinus* gen. et sp. nov. – A Model of the Ochrophyte Ancestor // *Frontiers in Microbiol.* 2016. Vol. 7:1194.
- Tikhonenkov D.V., Janouškovec J., Keeling P.J., Mylnikov A.P. The Morphology, Ultrastructure and SSU rRNA Gene Sequence of a New Freshwater Flagellate, *Neobodo borokensis* n. sp. (Kinetoplastea, Excavata) // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2016. Vol. 63(2). P. 220–232.
- Mylnikov A.P., Weber F., Jürgens K., Wylezich C. *Massisteria marina* has a sister: *Massisteria voersi* sp. nov., a rare species isolated from coastal waters of the Baltic Sea // *Europ. J. Protistol.* 2015. Vol. 51. P. 299–310.
- Косолапова Н.Г., Мыльников А.П. Первые находки центрохелидных солнечников (Centrohelida) в Монголии // *Биол. внутр. вод.* 2015. № 3. С. 18–22.
- Плотников А.О., Мыльников А.П., Селиванова Е.А. Морфология и жизненный цикл амёбофлагелляты *Pharyngomonas* sp. (Heterolobosea, Excavata) из гипергалинного континентального озера Развал // *Зоол. журн.* 2015. Т. 94. № 3. С. 275–286.
- Мыльников А.П. Новый жгутиконосец *Percolomonas lacustris* sp. n. (Excavata, Percolozoa) из континентального соленого озера (Юго-Восток Европейской части России) // *Зоол. журн.* 2015. Т. 94. № 4. С. 375–382.
- Михайлов К.В., Тихоненков Д.В., Янушкович Я., Дякин А.Ю., Офицеров М.В., Мыльников А.П., Алешин В.В. Первичная структура гена 28S рРНК подтверждает родство свободноживущих гетеротрофных и фототрофных Аpicомплекса (Alveolata) // *Биохимия.* 2015. Т. 80. № 11. С. 1715–1723.
- Janouškovec J., Tikhonenkov D.V., Burki F., Howe A.T., Kolísko M., Mylnikov A.P., Keeling P.J. Factors mediating plastid dependency and the origins of parasitism in apicomplexans and their close relatives // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2015. Vol. 112(33). P. 10200–10207.
- Kirby W.A., Tikhonenkov D.V., Mylnikov A.P., Janouškovec J., Lax G., Simpson A.G.B. Characterization of *Tulamoebabucina* n. sp., an Extremely Halotolerant Amoeboflagellate Heterolobosean Belonging to the *Tulamoeba-Pleurostomum* Clade (Tulamoebidae n. fam.) // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2015. Vol. 62(2). P. 227–238.
- Weber F., Anderson R., Foissner W., Mylnikov A.P., Jurgens K. Morphological and molecular approaches reveal highly stratified protist communities along Baltic Sea pelagic redox gradients // *Aquat. Microb. Ecol.* 2014. Vol. 73(1). P. 1–16.
- Mikhailov K.V., Janouskovec J., Tikhonenkov D.V., Mirzaeva G.D., Diakin A.Yu., Simdyanov T.G., Mylnikov A.P., Keeling P.J., Aleoshin V.V. A complex distribution of elongation family GTPases EF1A and EFL in basal alveolate lineages // *Genome Biol. Evol.* 2014. Vol. 6(9). P. 2361–2367.
- Tikhonenkov D.V., Janouškovec J., Mylnikov A.P., Mikhailov K.V., Simdyanov T.G., Aleoshin V.V., Keeling P.J. Description of *Colponema vietnamica* sp.n. and *Acavomonas peruviana* n. gen. n. sp., Two New Alveolate Phyla (Colponemidia nom. nov. and Acavomonidia nom. nov.) and Their Contributions to Reconstructing the Ancestral State of Alveolates and Eukaryotes // *PLoS ONE.* 2014. Vol. 9(4): e95467.
- Janouskovec J., Tikhonenkov D., Mikhailov K.V., Simdyanov T.G., Aleoshin V.V., Mylnikov A.P., Keeling P.J. Colponemids represent multiple ancient alveolate lineages // *Current Biol.* 2013. Vol. 25(24). P. 2546–2552.
- Tikhonenkov D.V., Mylnikov A.P., Gong Y., Feng W., Mazei Y. Heterotrophic Flagellates from Freshwater and Soil Habitats in Subtropical China (Wuhan Area, Hubei Province) // *Acta Protozool.* 2012. Vol. 51. P. 65–79.
- Wylezich C., Karpov S.A., Mylnikov A.P., Anderson R., Jürgens K. Ecologically relevant choanoflagellates collected from hypoxic water masses of the Baltic Sea have untypical mitochondrial cristae // *BMC Microbiol.* 2012. Vol. 12. P. 271.
- Мыльникова З.М., Мыльников А.П. Строение клетки филозной амёбы *Rhogostoma minus* Belar, 1921 (Cryomonadida Cercozoa) // *Биол. внутр. вод.* 2012. № 3. С. 10–14.

- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Новый псевдоподиальный жгутиконосец *Amastigomonas marisrubri* (Arucomonadida) из Красного моря // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 4. С. 387–392.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Ультратонкое строение амебоидного жгутиконосца *Thaumatomonas zhukovi* Mylnikov et Mylnikov (Thaumatomonadida (Shirkina) Karpov, 1990) // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 33–40.
- Леонов М.М., Мыльников А.П. Центрохелидные солнечники из Южной Карелии // Зоол. журн. 2012. Т. 91. № 5. С. 515–523.
- Tikhonenkov D.V., Mylnikov A.P. *Choanocystis antarctica* sp.n., a new heliozoan (Centrohelida) species from the littoral zone of King George Island, South Shetland Islands, Antarctica // Biol. Bulletin. 2011. Vol. 38(7). P. 663–666.
- Золотарев В.А., Мыльникова З.М., Мыльников А.П. Ультратонкое строение амебоидного жгутиконосца *Thaumatomastix* sp. (Thaumatomonadida (Shirkina) Karpov, 1990) // Биология внутренних вод. 2011. № 3. С. 15–21.
- Томилина И.И., Гремячих В.А., Мыльников А.П., Комов В.Т. Влияние металлооксидных наночастиц (CeO₂, TiO₂, ZnO) на биологические параметры пресноводных нанофлагеллят и ракообразных // Докл. АН. 2011. Т. 436. № 5. С. 715–717.
- Мыльников А.А., Мыльников А.П. Строение клетки хищного жгутиконосца *Metromonas simplex* Larsen et Patterson, 1990 (Cerczoa) // Биол. внутр. вод. 2011. № 2. С. 5–10.
- Томилина И.И., Гремячих В.А., Мыльников А.П., Комов В.Т. Изменение биологических параметров пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев и ветвистоусых ракообразных при действии нано- и микрочастиц оксидов металлов // Биол. внутр. вод. 2011. № 4. С. 79–88.
- Мыльников А.П., Мыльников А.А. Строение клетки ретикулоподиальной амебы *Filoreta marina* Bass et Cavalier-Smith (Cerczoa) // Биол. внутр. вод. 2011. № 4. С. 41–47.
- Мыльников А.П. CRYOMONADIDA Cavalier-Smith 1993 // Протисты: Руководство по зоологии. Ред. О.Н. Пугачев. СПб.: М: Товарищество научных изданий КМК. Часть 3. 2001. С. 429–441.
- Мыльников А.П. KATHABLEPHARIDA Okamoto, Inouye 2005 // Протисты: Руководство по зоологии. Ред. О.Н. Пугачев. СПб.: М: Товарищество научных изданий КМК. Часть 3. 2011. С. 370–378.
- Мыльников А.П. PANSOMONADIDA Vickerman, Appleton, Clarke et Moreira 2005 // Протисты: Руководство по зоологии. Ред. О.Н. Пугачев. СПб.: М: Товарищество научных изданий КМК. Часть 3. 2011. С. 442–448.
- Wylezich C., Nies G., Mylnikov A.P., Tautz D. & Arndt H. An evaluation of the use of LSU rRNA D1-D5 region for DNA-based taxonomy of eukaryotic protists // Protist. 2010. Vol. 163(3). P. 342–352.
- Шатилов А.В., Мыльников А.П., Ступин Д.В. Фауна и морфология гетеротрофных жгутиконосцев и солнечников позднеплейстоценовых ископаемых нор сусликов (Колымская низменность) // Зоол. журнал. 2010. Т. 89. № 4. С. 387–397.
- Мыльникова З.М., Мыльников А.П. Биология и морфология пресноводного хищного жгутиконосца *Colponema* aff. *loxodes* Stein. (Colponemida, Alveolata) // Биол. внутр. вод. 2010. № 1. С. 23–29.
- Shatilovich A.V., Shmakova L.A., Mylnikov A.P., Gilichinsky D.A. Ancient Protozoa isolated from Permafrost, Chapter 8 // In: R. Margesin (ed.) *Permafrost Soils*, Soil Biology 16, Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2009. P. 97–115.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A., Troshin P.V., Rusin L.Yu., Lyubetsky V.A., Panchin Y.V., Mylnikov A.P., Moroz L.L., Kumar S., Aleoshin V.V. The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation // Bio Essayes. 2009. Vol. 31. P. 758–768.
- Мыльников А.П., Тихоненков Д.В. Новый альвеолятный хищный жгутиконосец *Colponema marisrubri* sp.n. (Colponemida, Alveolata, Protista) из Красного моря // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 10. С. 1–7.

- Мыльников З.М., Мыльников А.П. Морфология хищного жгутиконосца *Colpodella pseudoedax* Mylnikov et Mylnikov (Colpodellida, Protista) // Биол. внутр. вод. 2009. № 3. С. 11–16.
- Мыльников А.П. Ультраструктура и филогения колподеллид (Colpodellida, Alveolata) // Известия РАН. Сер. Биол. 2009. № 6. С. 1–10.
- Леонов М.М., Мыльников А.П. Солнечники (Centrohelida, Actinophryida) сфагновых болот Центральной России // Вестник зоологии. 2009. Т. 43. № 3. С. 199–207.
- Bass D., Howe A.T., Mylnikov A.P., Vickerman K., Chao E.E., Smallbone J.E., Snell J., Cabral Jr. C., and Cavalier-Smith T. Phylogeny and classification of Cercomonadidae: *Cercomonas*, *Eocercomonas*, *Paracercomonas*, and *Cavernomonas* gen. n. // Protist. 2009. Vol. 160. P. 483–521.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Спектры питания и строение псевдоконоида хищных альвеолятных жгутиконосцев // Биол. внутр. вод. М.: Наука. 2008. № 3. С. 14–20.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Тихоненков Д.В. Общая морфология клетки пресноводной бесцветной хризомонады *Spumella* sp. (Ochromonadales, Chrysophyceae) // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 35–39.
- Мыльников А.П., Мыльников А.А. Строение стрекательных органелл альвеолятных и других гетеротрофных жгутиконосцев // Цитология. 2008. Т. 50. № 5. С. 406–412.
- Wylezich C., Mylnikov A.P., Weitere M., Arndt H. Distribution and phylogenetic relationships of freshwater thaumatomonads with a description of the new species *Thaumatomonas coloniensis* n.sp. // J. Eukaryot. Microbiol. 2007. Vol. 54(4). P. 347–357.
- Мыльников А.П., Мыльников А.А. *Colpodella pseudoedax* sp.n. - (Colpodellida, Protista) – новый альвеолятный хищный жгутиконосец // Вестник Зоологии. 2007. Т. 41. № 2. С. 123–129.
- Mylnikov A.P., Tikhonenkov D.V. A new species of foil predatory flagellate, *Colponema edaphicum* sp.n., from Vorontsovskaya Cave, North Caucasus (Protista, Alveolata: Colponemidae) // Zoosyst. Rossica. 2007. Vol. 16(16). P. 1–4.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Внешняя морфология «экскаваторного» жгутиконосца *Reclinomonas americana* Flavin et Nerad, 1993 // Биол. внутр. вод. 2007. № 2. С. 26–31.
- Scheckenbach F., Wylezich C., Mylnikov A.P., Weitere M. and Arndt H. Molecular Comparisons of Freshwater and Marine Isolates of the Same Morphospecies of Heterotrophic Flagellates // Applied and Environ. Microbiol. 2006. Vol. 72(10). P. 6638–6643.
- Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mylnikov A.P. Species diversity of heterotrophic flagellates in White Sea littoral sites // Europ. J. Protistol. 2006. Vol. 42. P. 191–200.
- Копылов А.И., Мыльников А.П., Амгаабазар Э. Гетеротрофные флагаеллы в реках и озерах Монголии: видовой состав, численность, биомасса и продукция // Биол. внутр. вод. 2006. № 1. С. 57–66.
- Karpov S.A., Bass D., Mylnikov A.P., Cavalier-Smith T. Molecular phylogeny of Cercomonadidae and kinetid patterns of *Cercomonas* and *Eocercomonas* gen. nov. (Cercomonadida, Cercozoa) // Protist. 2006. V. 157(2). P. 125–158.
- Nikolaev S.I., Berney C., Petrov N.B., Mylnikov A.P., Fahrni J.F. and Jan Pawlowski J. Phylogenetic position of *Multicilia marina* and the evolution of Amoebozoa // IJSEM. 2006. 56(6). P. 1449–1458.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Общее строение клетки мелкой бесцветной хризомонады *Spumella* sp. (Ochromonadales, Chrysophyceae) // Биол. внутр. вод. 2006. № 3. С. 26–30.
- Мыльников А.П., Тихоненков Д.В., Симдянов Т.Г. Фауна и морфология гетеротрофных жгутиконосцев водоемов пещер // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 10. С. 1164–1176.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Внешнее строение пресноводного жгутиконосца *Bicosoeca petiolata* (Bicosoecida, Protista) // Биол. внутр. вод. 2006. № 4. С. 42–26.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Морфология гетеротрофных хризомонад рода *Spumella* (Chrysophyta) // Биол. внутр. вод. 2005. № 3. С. 57–62.

- Алёшин В.В., Мыльников А.П., Петров Н.Б. Дерево корненожек // Природа. 2005. № 8. С. 40–46. № 9. С. 65–72.
- Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мыльников А.П. Распределение гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоемах Ярославской области // Биол. внутр. вод. 2005. № 4. С. 23–29.
- Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мыльников А.П. Видовая структура сообщества и обилие гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоемах // Зоологический журнал. 2005. Т. 84. № 9. С. 1027–1040.
- Nikolaev S.I., Berney C., Fahrni J.F., Bolivar I., Polet S., Mylnikov A.P., Aleshin V.V., Petrov N.B., Pawlowski J. The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2004. Vol. 101(21). P. 8066–8071.
- Мыльников А.П., Косолапова Н.Г. Фауна гетеротрофных жгутиконосцев небольшого заболоченного озера // Биол. внутр. вод. 2004. № 4. С. 18–28.
- Myl'nikov A.P., Karpov S.A. Review of diversity and taxonomy of cercozoans // Protistology. 2004. Vol. 3(4). P. 201–217.
- Nikolaev S.I., Mylnikov A.P., Berney C., Fahrni J.F., Pawlowski J., Aleshin V.V., Petrov N.B. Molecular Phylogenetic Analysis Places *Percolomonas cosmopolitus* within Heterolobosea: Evolutionary Implications // J. Eukaryot. Microbiol. 2004. Vol. 51(5). P. 575–581.
- Leander B.S., Kuvardina O.N., Aleshin V.V., Mylnikov A.P., Keeling P.J. Molecular phylogeny and surface morphology of *Colpodella edax* (Alveolata): Insights into the phagotrophic ancestry of apicomplexans // J. Eukaryot. Microbiol. 2003. Vol. 50(5). P. 334–340.
- Nikolaev S.I., Berney C., Fahrni J., Mylnikov A.P., Aleshin V.V., Petrov N.B., Pawlowski J. *Gymnophrys cometa* and *Lecythium* sp. are Core Cercozoa: Evolutionary Implications // Acta Protozool. 2003. Vol. 42. P. 183–190.
- Николаев С.И., Берней С., Фарни Ж., Мыльников А.П., Петров Н.Б., Павловский Я. Родственные отношения десмоторацидных солнечников и гимнофриидных амёб на основании сравнения последовательностей генов 18S рРНК // Докл. АН. 2003. Т. 393. № 4. С. 1–4.
- Nikolaev S.I., Mylnikov A.P., Berney C., Fahrni J., Petrov N., Pawlowski J. The taxonomic position of *Klosteria bodomorphus* gen. and sp. nov. (Kinetoplastida) based on ultrastructure and SSU rRNA gene sequence analysis // Protistologica. 2003. Vol. 3(2). P. 126–135.
- Мыльников А.П., Мыльников А.А. Новый амёбоидный жгутиконосец *Thaumatomonas zhukovi* (Thaumatomonadida, Protozoa) // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 12. С. 1411–1417.
- Мыльников А.П. Новые амёбоидные жгутиконосцы рода *Cercomonas* (Cercomonadida, Protozoa) из озера Шпицбергена // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 10. С. 1187–1192.
- Kuvardina O.N., Leander B.S., Aleshin V.V., Myl'nikov A.P., Keeling P.J., Simdyanov T.G. The phylogeny of colpodellids (Alveolata) using small subunit rRNA gene sequences suggests they are free-living sister group to apicomplexans // J. Eukaryot. Microbiol. 2002. Vol. 49(6). P. 498–504.
- Мыльников А.П., Косолапова Н.Г., Мыльников А.А. Планктонные гетеротрофные жгутиконосцы малых водоемов Ярославской области // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 2. С. 131–140.
- Косолапова Н.Г., Мыльников А.П. Морфология планктонных гетеротрофных жгутиконосцев мелких пресноводных водоемов // Биол. внутр. вод. 2001. № 1. С. 18–26.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М. Общая ультраструктура амёбоидного жгутиконосца *Cercomonas metabolicus* Mylnikov, 1987 // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. М.: Наука. С. 65–69.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. A study of the fine structure and mitosis of a lamellicristate amoeba, *Micronuclearia podoventralis* gen. et sp. nov. (Nucleariidae, Rotosphaerida) // Europ. J. Protistol. 2001. Vol. 37. P. 15–24.
- Ellis-Evans J.C., Galchenko V., Laybourn-Parry J., Mylnikov A.P., Petz W. Environmental characteristics and microbial plankton activity of freshwater environments at Kongsfjorden, Spitsbergen (Svalbard) // Arch. Hydrobiol. 2001. Vol. 152(2). P. 609–632.
- Frolov A.O., Karpov S.A., Mylnikov A.P. The ultrastructure of *Proccryptobia sorokini* (Zhukov) comb. nov. and rootlet homology in kinetoplastids // Protistology. 2001. Vol. 2. P. 85–95.

- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. Тонкое строение хищного жгутиконосца *Colpodella* sp. // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 29–36.
- Мыльников А.П. Новый хищный морской жгутиконосец *Colpodella pontica* // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 3. С. 261–266.
- Мыльников А.П., Крылов М.В., Фролов А.О. Таксономический ранг и место в системе протистов Colpodellida // Паразитология. 2000. Т. 34. № 1. С. 3–13.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. Тонкое строение амeboидного жгутиконосца *Cercomonas plasmodialis* Mylnikov // Биол. внутр. вод. 2000. № 4. С. 29–35.
- Arndt H., Dietrich D., Auer B., Cleven E.-J., Gräfenhan T., Weitere M., Mylnikov A.P. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems // The flagellates. Eds. B.C. Leadbeater and J.C. Green. Taylor & Francis. London. New York. 2000. P. 240–268.
- Мыльников А.П. Класс Cercomonadea Mylnikov, 1986 – Церкомонады // Протисты: Руководство по зоологии. Ред. С.А. Карпов. СПб.: Наука. 2000. С. 411–417.
- Мыльников А.П. Новые солоноватоводные амeboидные жгутиконосцы рода *Amastigomonas* (Aruosomonadida, Protozoa) // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 7. С. 771–777.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. Ультраструктура хищного морского жгутиконосца *Metopion fluens* // Цитология. 1999. Т. 41. № 7. С. 581–585.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. Тонкое строение хищного жгутиконосца *Colpodella edax* // Биол. внутр. вод. 1998. № 3. С. 55–62.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. A study of the fine structure and the life cycle of *Gymnophrys cometa* Cienkowski, 1876 (*Gymnophrea* cl. n.) with remarks on the taxonomy of the amoeboflagellated genera *Gymnophrys* and *Borkovia* // Acta Protozool. 1998. Vol. 37. P. 179–189.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. The fine structure of a carnivorous multiflagellar protist, *Multicilia marina* Cienkowski, 1881 (*Flagellata incertae sedis*) // Europ. J. Protist. 1998. Vol. 34. P. 391–401.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И. Особенности ультраструктуры хищного жгутиконосца *Katablepharis* sp. // Цитология. 1998. Т. 40. № 7. С. 706–712.
- Мыльников А.П., Мыльникова З.М., Цветков А.И., Елизарова В.А. Тонкое строение хищного жгутиконосца *Phyllomitus amylophagus* // Биол. внутр. вод. 1998. № 2. С. 21–27.
- Karpov S.A., Mylnikov A.P. Ultrastructure of the colourless flagellate *Hyperamoeba flagellata* with special reference to the flagellar apparatus // Europ. J. Protistol. 1997. Vol. 33. P. 349–355.
- Фролов А.О., Мыльников А.П., Малышева М.Н. Электронно-микроскопическое исследование нового вида свободноживущего жгутиконосца *Dimastigella mimosa* sp.n. // Цитология. 1997. Т. 39. № 6. С. 442–448.
- Микрюков К.А., Мыльников А.П. Протист *Multicilia marina* Cienk.: жгутиконосец или солнечник? // Докл. АН. 1996. Т. 346. № 1. С. 136–139.
- Микрюков К.А., Мыльников А.П. Новые данные о строении и жизненном цикле аталамидных амeб (Protista: Athalamida) // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 9. С. 1284–1294.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. Fine structure of an unusual rhizopod *Penardia cometa*, containing extrusomes and kinetosomes // Europ. J. Protistol. 1995. Vol. 30. P. 90–96.
- Mylnikov A.P. The fine structure of two species of the genus *Bicosoeca* // Europ. J. Protistol. 1995. Vol. 31. P. 115.
- Karpov S.A., Mylnikov A.P. The ultrastructure of the colourless flagellate *Hyperamoeba flagellata* with special reference to the flagellar apparatus // Europ. J. Protistol. 1995. Vol. 31. P. 114.
- Мыльников А.П. Тонкое строение бесцветной хризомонады *Monas* sp. // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1994. № 96. С. 16–21.
- Karpov S.A., Mylnikov A.P. Preliminary observation on the ultrastructure of mitosis in choanoflagellates. Europ. J. Protistol. 1993. Vol. 29. P. 19–23.
- Мыльников А.П., Карпов С.А. Новый представитель бесцветных жгутиконосцев *Thaumatomonas seravini* sp.nov. (Thaumatomonadida, Protista) // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 3. С. 5–9.

- Мыльников А.П. Строение клеток жгутиконосца *Cercomonas activus* // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1992. № 92. С. 14–19.
- Мыльников А.П. Некоторые таксономические признаки церкомонадид // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1992. № 93. С. 35–39.
- Мыльников А.П. Строение амебоидного жгутиконосца *Cercomonas* sp. // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1992. № 94. С. 41–45.
- Мыльников А.П. Строение стрекательных органелл хищного жгутиконосца *Katablepharis* sp. // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1992. № 95. С. 28–33.
- Мыльников А.П. Биология и ультраструктура хищного морского жгутиконосца *Katablepharis* sp. // Цитология. 1992. Т. 34. № 4. С. 104.
- Lee R.E., Kugrens P., Mylnikov A.P. The structure of the flagellar apparatus of two strains of *Katablepharis* (Cryptophyceae) // Br. Phycol. J. 1992. Vol. 27. P. 369–380.
- Mylnikov A.P. Diversity of flagellates without mitochondria // The biology of free-living heterotrophic flagellates. Eds. D. J. Patterson and J. Larsen. Clarendon Press. Oxford. 1991. P. 149–158.
- Мыльников А.П. Ультраструктура и биология некоторых представителей отряда Spiromonadida (Protozoa) // Зоол. журн. 1991. Т. 70. № 7. С. 5–15.
- Lee R.E., Kugrens P., Mylnikov A.P. Feeding apparatus of the colourless flagellate *Katablepharis* (Cryptophyceae) // J. Phycol. 1991. Vol. 27. P. 727–733.
- Мыльников А.П. Строение клеток жгутиконосца *Cercomonas marina* // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1990. № 85. С. 37–41.
- Мыльников А.П. Строение клеток жгутиконосца *Cercobodo cometa* // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1990. № 86. С. 33–38.
- Мыльников А.П. Особенности ультраструктуры бесцветного жгутиконосца *Heteromita* sp. // Цитология. 1990. Т. 32. № 6. С. 567–571.
- Карпов С.А., Мыльников А.П. Биология и ультраструктура бесцветных жгутиконосцев Arusomonadida ord.n. // Зоол. журн. 1989. Т. 68. № 8. С. 5–17.
- Мыльников А.П. Тонкое строение и систематическое положение *Histiona aroides* (Bicoecales) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 2. С. 184–189.
- Мыльников А.П. Ультратонкое строение жгутиконосца *Amastigomonas caudata* // Цитология. 1989. Т. 31. № 4. С. 489–491.
- Мыльников А.П. Корешковая система жгутиков церкомонадид // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1989. № 82. С. 52–54.
- Мыльников А.П. Биология жгутиконосца *Cercomonas marina* sp.n. // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1989. № 83. С. 31–34.
- Мыльников А.П. Строение клеток жгутиконосца *Cercomonas crassicauda* // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1989. № 84. С. 22–26.
- Мыльников А.П. Тонкое строение хищного жгутиконосца *Bodo* sp. // Цитология. 1988. Т. 30. № 3. С. 240–243.
- Мыльников А.П. Строение экструсом некоторых жгутиконосцев // Цитология. 1988. Т. 30. № 12. С. 1402–1408.
- Мыльников А.П. Биология хищного жгутиконосца *Bodo edax* Klebs // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1988. № 77. С. 28–31.
- Мыльников А.П. Морфология бесцветного жгутиконосца *Histiona aroides* // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1988. № 80. С. 43–46.
- Мыльников А.П. Бесцветный хищный жгутиконосец *Bodo carnivorus* sp.n. // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1987. № 74. С. 8–11.
- Мыльников А.П. Ультраструктура жгутиконосца *Cercomonas longicauda* (Cercomonadidae) // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 6. С. 750–753.
- Мыльников А.П. Биология жгутиконосца *Cercobodo cometa* Holl. emend. // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1986. № 69. С. 24–27.

- Мыльников А.П. Особенности ультраструктуры жгутиконосца *Cercomonas varians* // Цитология. 1986. Т. 28. № 4. С. 414–417.
- Мыльников А.П. Ультратонкое строение жгутиконосца *Parabodo nitrophilus* (Bodonina) // Цитология. 1986. Т. 28. № 10. С. 1056–1060.
- Мыльников А.П. Биология и ультраструктура амебоидных жгутиконосцев Cercomonadida ord.n. // Зоол. журн. 1986. Т. 65. № 5. С. 683–692.
- Mylnikov A.P. Ultrastructure of a colourless ameboid flagellate, *Cercomonas* sp. // Arch. Protistenk. 1986. Bd. 131. S. 239–247.
- Mylnikov A.P. Ultrastructure of a colourless flagellate *Phyllomitus apiculatus* Skuja, 1948 (Kinetoplastida) // Arch. Protistenk. 1986. Bd. 132. S. 1–10.
- Крылов М.В., Мыльников А.П. Новые таксоны в типе Sporozoa, Spiromorphina subcl. n., Spiromonadida ordo n. // Паразитология. 1986. Т. 20. № 6. С. 425–430.
- Мыльников А.П. Определитель свободноживущих жгутиконосцев отряда Diplomonadida (Wenyon) Brugerolle // Водные сообщества и биология гидробионтов. Ред. В.Н. Яковлев. Л. Наука. 1985. С. 174–198.
- Мыльников А.П. Новый вид *Cercobodo amoebinus* (класс Zoomastigophorea Calkins) // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1985. № 65. С. 22–25.
- Мыльников А.П. Новый вид бесцветного жгутиконосца *Cercobodo minimus* (класс Zoomastigophorea Calkins) // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1985. № 66. С. 17–18.
- Мыльников А.П. Бесцветный жгутиконосец *Cercobodo plasmodialis* sp.n. // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1985. № 68. С. 29–31.
- Мыльников А.П. Морфология и жизненный цикл *Histiona aroides* Pascher (Chrysophyta) // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1984. № 62. С. 16–19.
- Мыльников А.П. Особенности тонкого строения жгутиконосца *Bodomorpha reniformis* // Цитология. 1984. Т. 26. № 11. С. 1308–1310.
- Мыльников А.П., Жгарев Н.А. Жгутиконосцы литорали Баренцева моря и пресноводных водоемов // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1984. № 63. С. 54–57.
- Жуков Б.Ф., Мыльников А.П. Класс Животные жгутиконосцы – Zoomastigophorea Calkins, 1909 // Фауна аэротенков (Атлас). Ред. Л. Ф. Кутикова. Л.: Наука. 1984. С. 82–104.
- Мыльников А.П., Дубровский Ю.В. Бесцветные жгутиконосцы (Zoomastigophorea, Protozoa) соленых озер Черноморского заповедника // Вестник зоологии. 1984. № 2. С. 73.
- Мыльников А.П. Выделение и культивирование свободноживущих анаэробных бесцветных жгутиконосцев // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1983. № 59. С. 37–40.
- Мыльников А.П. Питание хищных зоофлагеллят // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1983. № 60. С. 33–37.
- Мыльников А.П. Адаптация пресноводных зоофлагеллят к повышенной солености // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1983. № 61. С. 21–24.
- Жуков Б.Ф., Мыльников А.П. Культивирование свободноживущих бесцветных жгутиконосцев из сооружений биологической очистки // Простейшие активного ила. Ред. Н.Н. Банина, Т.В. Бейер и К.М. Суханова. Л.: Наука. 1983. С. 142–152.
- Жуков Б.Ф., Мыльников А.П. Фауна зоофлагеллят очистных сооружений // Простейшие активного ила. Ред. Н.Н. Банина, Т.В. Бейер и К.М. Суханова. Л.: Наука. 1983. С. 27–42.
- Мыльников А.П. Бентосные бесцветные жгутиконосцы Иваньковского водохранилища (Zoomastigophore Calkins, Protozoa) // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1978. № 39. С. 13–18.
- Мыльников А.П. Об изменчивости размеров и формы тела *Bodo caudatus* (Duj.) Stein (Bodonina, Protozoa) // Биология внутренних вод. Информ. бюл. 1977. № 33. С. 24–26.

Научное издание

*А. В. Романенко, Е. Г. Сахарова, С. М. Жданова, Р. З. Сабитова, М. В. Цветкова, Е. Г. Пряничникова,
М. И. Малин, Ю. В. Герасимов, И. П. Воронцова, Э. С. Борисенко, Е. А. Флерова, М. И. Андреева,
Н. Г. Родионова, Ю. И. Соломатин, М. И. Базаров, А. С. Ключников, А. А. Паюта, А. А. Богданова*

Труды ИБВВ РАН, 2019, вып. 86(89)

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды ИБВВ РАН. 2019. Вып. 86(89). С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of IBIW RAS. 2019. Is. 86(89). P. ...

Подписано в печать 20.05.2019. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 13. Заказ № 19099. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru