

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД



**ЭКОЛОГИЯ
ВОДНЫХ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ**



ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

СБОРНИК НАУЧНЫХ РАБОТ,
ПОСВЯЩЕННЫЙ 55-ЛЕТИЮ

ЛАБОРАТОРИИ ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



Учреждение Российской академии
наук
БОРОК 19071 институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН

БИБЛИОТЕКА

ИНВ. № 62425

а
г
у
о
з,
е
у
на
в

пр
а.

н-
о-
гь
и
зв

ие
Г.
а-

о-
ет
ы
го
ия.
са-
ин
зв,
ю-

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД**

Коллектив авторов. **Экология водных беспозвоночных.** –
Нижний Новгород: Изд-во Вектор ТиС, 2007. – 390 с.

ISBN 978-5-93126-127-0

В сборнике научных трудов, посвященном 55-летию лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, представлены результаты исследований экологии сообществ водных беспозвоночных внутренних вод.

Сборник рассчитан на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Редакционная коллегия:

А.В. Крылов (отв. редактор)

И.К. Ривьер

Г.Х. Щербина

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

*Издание сборника осуществлено при финансовой поддержке программы
«Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами»*

УДК 592-15(204)

ББК 28.691

© 2007 г. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина,

макет, оформление, верстка

© Коллектив авторов, текст

© Издательство Вектор ТиС

ISBN 978-5-93126-127-0

© 2007 г. И.К. Ривьер

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
rivier@ibiw.yaroslavl.ru

В поместье Борок, где располагалась Верхне-Волжская база АН СССР, с 1939 по 1941 г. директором был известный гидробиолог Д.А. Ласточкин. Им в свое время было предпринято изучение бентоса р. Волги до образования водохранилищ от г. Калинина (Твери) до г. Ярославля. Имея опыт наблюдений на водохранилище Днепрогэса, Д.А.Ласточкин высказал предположение, что «вновь образованные водохранилища на Волге будут отличаться и от реки, и от озера; всюду будет ил, кроме прибойной зоны». Кормность «Мологского» озера предполагалась 60–400 кг/га (6–40 г/м²) зообентоса; русловой ил в водохранилище будет илом «олигохетным».

В 1947 г. постановлением президиума АН СССР биостационар Борок был реорганизован в биостанцию Борок им А.Н. Морозова. Были увеличены штат, средства, расширена и углублена тематика.

Одно из первых исследований бентоса и зоопланктона Рыбинского водохранилища принадлежит А.Ф. Овчинникову. Им было показано, что зоопланктон богаче в заливах, чем на русле. Бедность бентоса в затопленных озерах и впадинах объяснялась заморными явлениями; на руслах, где есть проточность, донных организмов больше.

В 1947 г. в водохранилище был подъем уровня и затопление новых площадей. Бентос Волжского отрога был исследован Г.Г. Винбергом. Впервые было показано, что вновь залитые площади заселяются тендипедами р. *Tendipes*.

В 1952 г. была создана лаборатория Зоопланктона и зообентоса, во главе которой встал доктор биологических наук Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской. Основные научные интересы Ф.Д. Мордухай-Болтовского были связаны с фауной Таганрогского залива, Азовского моря, черноморских лиманов, Северного Каспия. Наравне с исследовательской работой Филарет Дмитриевич вел самое активное преподавание многих гидробиологических дисциплин в Ростовском университете, уже имел последователей, учеников, коллег, с которыми был тесно связан научными интересами по про-

блемам наших южных морей и рек. Особенно его интересовали вопросы расселения каспийских эндемиков за пределы Каспийского моря – в бассейны Волги, Дона, Днепра,

В 1952 г. биостанция приобрела хорошее судно. Под руководством Филарета Дмитриевича и с его непосредственным участием началось активное изучение водохранилищ. Впервые в августе на Рыбинском водохранилище была произведена съемка зоопланктона (на 60 станциях) и зообентоса (на 89). Одновременно с января 1952 г. по май 1953 г. велись круглогодичные наблюдения за зоопланктоном и зообентосом в Волжском плесе. Основной целью этих работ была оценка биопродуктивности донных и планктонных сообществ.

В 1955 г. в Трудах Биологической станции (вып. 2) вышла статья Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище». До сих пор это непревзойденный по качеству материала и его анализу образец научной публикации. Исследованиями было показано, что открытая центральная часть водохранилища бедна бентосом из-за недостатка пищи на огромной водной акватории. Кроме того, центральные участки, благодаря удаленности, недоступны гетеротопам. Наиболее богатыми оказались эстуарии рек. В общем, бентос был более бедным через 12–13 лет после залития, чем в первые два года. Дрейссена не встречалась за пределами Волжского плеса. Однако Филарет Дмитриевич считал, что она будет расселяться и «другие каспийцы, в частности полихета *Nuaplia*, легко прижились бы в Рыбинском водохранилище».

Вопросы биопродуктивности Рыбинского водохранилища в 50–60-х гг. прошлого столетия продолжали обсуждаться научным коллективом станции. Следующий выпуск трудов (№ 3) открывался статьей Ф.Д. Мордухай-Болтовского «К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища». В публикации впервые поднимается вопрос о малых площадях зарастающих мелководий и огромных акваториях открытого водохранилища, где преобладали грунты, состоящие из трудноусвояемых лигниногумусовых веществ, а детрит из водорослей и водной растительности не достигал центральных участков. Эти составляющие определяли низкую продуктивность бентоса.

В этот период на съездах ВГБО и совещаниях рассматривались спорные вопросы о продуктивности водохранилищ. Подробно обсуждались эти вопросы и в работах Ф.Д. Мордухай-Болтовского. В от-

ношении огромного и пустынного Главного плеса Рыбинского водохранилища оптимистические прогнозы биомассы бентоса – 20–47 г/м² (Тихий, Викторов, 1940) далеко не оправдались. Средняя биомасса на разрезе через Главный плес составила 3.9 г/м² (Мордухай-Болтовской, 1955). Встал вопрос о причинах столь низкой биомассы бентоса.

Зоопланктон по первым исследованиям в начале 50-х гг. (Мордухай-Болтовская, 1955) оказался богаче, чем бентос. Впервые на большой сетке станций было рассмотрено распределение биомассы зоопланктона и его сезонная динамика. В речных плесах биомассы оказались выше, чем в центральной акватории, однако различия были менее значительны, чем в отношении бентоса. Е.Ф. Мануйловой в трудах (вып. 3) была опубликована обширная, обобщающая статья, где рассмотрены условия массового развития ветвистоусых рачков в природе и эксперименте. Впервые в марте 1954 г. подо льдом вблизи устья р. Чеснавы было обнаружено в придонном слое скопление размножающихся *Daphnia longispina* численностью до 9 тыс. экз./м³. Материалы этой обширной и детальной работы не утратили актуальности до сих пор и могут помочь решить многие вопросы, связанные с динамикой ветвистоусых в водохранилище.

Наряду с опытными сотрудниками лаборатории: Ф.Д. Мордухай-Болтовским, Н.А. Дзюбаном, Е.Ф. Мануйловой, В.Ф. Фенюк, В.И. Митропольским, Э.Д. Мордухай-Болтовской, Н.Н. Смирновым в лабораторию стала приходить молодежь: Т.Л. Протопопова (Поддубная), А.В. Монаков, А.И. Шилова, В.П. Луферов, Л.Г. Буторина, Т.М. Трибуш, Л.М. Маловицкая; некоторый период в лаборатории работали В. Луканин, Е. Луканина, Г. Янковская и др. Большую неоценимую помощь в работе оказывали лаборанты А.Н. Норикова и Л.А. Норикова.

В сентябре 1956 г. биостанция «Борок» им. Н.А. Морозова постановлением президиума АН СССР была реорганизована в Институт биологии водохранилищ. В 1958 г. в трудах и Бюллетени Института биологии водохранилищ появились первые работы Т.Л. Поддубной, А.В. Монакова, А.И. Шиловой. В дальнейшем научные интересы Т.Л. Поддубной были связаны с бентосом вообще, а затем с группой *Oligochaeta*, А.И. Шиловой с хирономидами, А.В. Монакова – с зоопланктоном. В лаборатории сложился необычайно способный коллектив, ощущалась насыщенная творческая атмосфера. Начинала развиваться новая отрасль гидробиологии – наука о жизни водохра-

нилищ, где многое было впервые и вновь. Хорошее оснащение лаборатории приборами и судами, рост поселка, улучшение жизни после войны – способствовали созданию в институте особой оптимистической научной атмосферы. Этому благоприятствовал также факт возвращения из сталинских лагерей и ссылки замечательных ученых: Б.С. Кузина, М.А. Фортунатова, Ф.И. Безлера, Н.А. Лимановой, Б.К. Штегмана, М.М. Камшилова и др. В институте возник высокопрофессиональный редакторский коллектив и Ученый Совет, какой был далеко не во всех столичных институтах. Лаборатория зоопланктона и зообентоса заняла центральное место в структуре института биологии водохранилищ.

Сотрудницей лаборатории Т.Л. Поддубной на основе подробных съемок 1953–1955 гг. (390 станций) был произведен подробнейший анализ состояния зообентоса Рыбинского водохранилища. На обширном и достоверном материале было подтверждено мнение Ф.Д. Мордухай-Болтовского о чрезвычайной бедности донной фауны. По всему огромному дну рукотворного Рыбинского моря кормовых беспозвоночных было всего 1–5 г/м²! Только в речном участке Волжского плеса, перед Волжским шлюзом, в приплотинном и некоторых небольших участках устьев рек Согожи, Чеснавы, Сити – биомассы возрастали выше 10 г/м².

А.В. Монаковым на обширном материале за 1947–1954 гг. (248 проб) был рассмотрен зоопланктон Волжского плеса. Кривая динамики не имела четко выраженного двухвершинного характера, как в открытом водохранилище, доминирующей формой была *Daphnia longispina*. Биомасса зоопланктона за годы исследований колебалась от 0.156 г/м³ в 1953 г. до 0.729 в 1948 г. Автором была подмечена особенность многолетних показателей – обратная зависимость величины биомассы от высоты уровня водохранилища (его объема). Дополнительно были привлечены подробные расчеты Е.Ф. Мануйловой и Э.Д. Мордухай-Болтовской. Было показано, что при поднятии уровня на 6 м (с 96 м до 102) объем водохранилища возрастает с 14.5 тыс. км³ до 25 тыс. км³. Было высказано предположение, что при этом происходит как бы «разбавление» небогатого зоопланктона большими объемами воды. В дальнейшем эта зависимость была подтверждена Н.А. Дзюбаном (1959).

В 1953 г. впервые были напечатаны работы по изучению мелководной зоны Рыбинского водохранилища. Эти важнейшие, для

оценки продуктивности и понимания законов функционирования экосистемы искусственного водоема, исследования возглавлялись Ф.Д. Мордухай-Болтовским. Им же собственноручно был обработан огромный первичный материал – 262 пробы донной и фитофильной фауны! В работах принимали участие сотрудники лаборатории: Э.Д. Мордухай-Болтовская и А.В. Монаков (зоопланктон), В.П. Луферов и Т.Л. Протопопова, Г.Я. Яновская (бентос и зарослевая фауна). Активную помощь в сборе и разборке проб оказали лаборанты А.Н. Барабанова и А.Н. Егунова.

В прибрежной зоне вблизи Борка были установлены стандартные станции характерные для основных биотопов побережья, на которых и теперь, уже более 50-ти лет, ведутся комплексные исследования. Основная цель их – выявление особенностей функционирования биоценозов мелководий в зависимости от техногенного и естественного колебания уровня воды. Мелководная зона – ценнейший биотоп водоема. Здесь формируется бактерио-, прото- и мезозоопланктон, происходит нерест рыб и рост их молоди. Здесь, в зарослях создается большая часть органического вещества, питающего биоту пелагической зоны.

В 1976 г. под редакцией Ф.Д. Мордухай-Болтовского вышел сборник трудов «Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ». Было произведено районирование побережья в зависимости от промерзания и обсыхания; прослежено формирование и развитие отдельных групп гидробионтов в разные по уровенному режиму годы. Особенность Рыбинского водохранилища – слабое развитие зарослей, что связано с его конфигурацией и большими колебаниями уровня. Это одна из причин низкой общей продуктивности и невысокой рыбопродуктивности водоема.

В дальнейшем гидробиологические работы под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского и расширились, и углублялись.

В 1957 г. произошло зарегулирование стока р. Волги у Гордца, в результате чего образовалось Горьковское водохранилище, и у Ставрополя – Куйбышевское. Еще до зарегулирования осенью 1954 г. в Куйбышевском водохранилище были размечены створы и станции, согласно распределению заливаемых угодий для исследования развития бентоса на разных биотопах. Было изучено исходное состояние донной фауны, а также самое начало ее формирования. Биомасса бентоса оказалась в среднем равной 14–15 г/м². В существую-

чем уже более 10 лет Рыбинском водохранилище по данным этих же лет в открытой части было 2.0 г/м^2 , в предустьевых участках – $5\text{--}6 \text{ г/м}^2$. Филарет Дмитриевич считал, что и для более южного Куйбышевского водохранилища биомассы бентоса, предполагаемые В.И. Жадиным (1948), около $10\text{--}30 \text{ г/м}^2$ – преувеличены (Мордухай-Болтовской, 1959).

Одновременно с углубленным изучением зоопланктона и бентоса в водохранилищах Волги расширялись гидробиологические исследования на других водоемах и водотоках. Впервые детально на большом количестве станций и трижды за 1955 г был исследован бентос и мейобентос оз. Белого. Биомасса бентоса озера оказалась невысокой, он не отличался разнообразием, что связано с бедными органическим веществом илами и однообразием условий, в результате простой морфометрии озера. Не была найдена каспийская мизиды – *Paramisis ullskyi*, обнаруженная ранее в р. Шексне, вытекающей из озера.

Одновременно с расширением географии работ, начались детальные исследования биологии отдельных групп и видов гидробионтов. Т.Л. Поддубной велись исследования по группе донных животных – олигохет. Это направление, успешно развиваемое под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского, дало в дальнейшем замечательные результаты.

Интерес к питанию водных беспозвоночных был распространен на различные группы. Изучалось питание хищных циклопов (А.В. Монаков), хищных тендипедит (В.П. Луферов), массовых видов тубифицид (Т.Л. Поддубная). Это было связано с решением проблемы низких биомасс в открытой части Рыбинского водохранилища и скоплением олигохет в низовьях речных плесов, а также устьях впадающих в водохранилище рек. Экспериментальными исследованиями Т.Л. Поддубной (1961) было показано, что черви не пропускают через себя весь грунт, а избирательно выбирают органические частицы. Поэтому их количество на слабо-заиленном и торфянистом грунте Главного плеса особенно низкое.

Диссертационная работа А.В. Монакова «Основные черты биологии циклопов» была защищена в 1959 г. Им впервые для нескольких видов циклопид были получены данные о качестве и количестве потребляемых пищевых объектов, а также о пищевом поведении рачков. Это было начало большого научного пути Андрея Ва-

силевича, связанного с питанием хищных циклопов, а затем с питанием и пищевым поведением многих групп водных беспозвоночных. Впервые в ИБВВ АН СССР была разработана и применена изотопная методика для количественной оценки питания циклопов (Монаков, Сорокин, 1958, 1959). С применением методики меченого C^{14} были получены количественные данные по питанию *Daphnia longispina* и *D. pulex*. На достоверном материале было доказано, что оптимальные условия для питания дафний складываются при биомассе водорослей и бактерий 1.6–1.7 г/м³ и 2–5 млн.кл./мл соответственно. При дальнейшем росте концентрации пищевых объектов оказалось, что их усвоение колебалось в незначительных пределах. А.В. Монаковым одновременно с участием в общих лабораторных экспедиционных исследованиях – изучением горизонтального распределения зоопланктона весной в Рыбинском водохранилище, а также зоопланктона и зообентоса в Камском (1963), постоянно велись эксперименты по питанию циклопов. Было показано, что крупные прибрежные *Macrocyclus* активно нападают на других рачков, на мелких личинок тендипедит и олигохет. Их суточный рацион по весу оказался равен весу хищника.

Т.Л. Поддубная в 1962 г. в Зоологическом Институте в Ленинграде защитила кандидатскую диссертацию «Исследования по биологии массовых видов тубифицид (*Limnodrilus newaensis* Mich. и *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.) Рыбинского водохранилища». Оппонентами были О.В. Чекановская и Ц.И. Иоффе. В работе рассматривалось расселение тубифицид по вновь затопленным участкам, их современное горизонтальное распределение в связи с характером грунта, особенности питания, размножения, роста, жизненных циклов, сезонной динамики. Была оценена роль олигохет в питании рыб. Материалы диссертационной работы публиковались в трудах института.

С 1958 г. одновременно с «Трудами...» стал выходить «Бюллетень Института биологии водохранилищ». Впервые в «Бюллетене» были опубликованы материалы по состоянию бентоса в зимний период 1952–1955 гг. Была отмечена значительная пятнистость, неоднородность распределения, особенно заметная при точном совпадении мест сбора зимой со льда (Мордухай-Болтовской, Поддубная, 1958).

Эмилией Дмитриевной Мордухай-Болтовской изучалась биология и питание крупных хищных ветвистоусых – *Bythotrephes* и *Lepidodora*. Были определены жертвы – излюбленные объекты питания, оптимальная температура, суточные рационы. Последние составляли 40–45% от веса хищника. Материалы были опубликованы в Докладах АН СССР (1956, 1958). Производились вскрытия рачков, выловленных в природе, и экспериментальные наблюдения. Оказалось, что наиболее интенсивное хищное питание у битотрефа – до 30 жертв в сутки. Интенсивность потребления зависит от освещенности, в темноте рачки питаются хуже, что оправдывает наличие у рачка огромного, сложного глаза. У лептодоры питание происходит и в темноте, видимо, большую роль играют тактильные органы чувств.

Качественная и количественная характеристика питания и морфологическое строение прибрежного хищника – рачка-полифема принадлежит Л.Г. Буториной. Изучение крупных и со сложным поведением хищных ветвистоусых *Bythotrephes* и *Cercopagis* было в дальнейшем продолжено И.К. Ривьер, а позже аспирантами С.С. Зозулей и Л.Ф. Литвинчук.

Сотрудник лаборатории В.П. Луферов с 1956 г. публиковал свои исследования, посвященные питанию хищных тендипедид, в ДАН СССР, а также в Бюллетене ИБВВ АН СССР (1958). Хищные тендипедиды питаются мирным мотылем и в свою очередь служат пищей донных рыб. Это направление развивалось в лаборатории, привлекались новые объекты исследований. Большие материалы по питанию хищных форм – *Procladius* и *Ablabesomyia* – были опубликованы в Трудах ИБВВ АН СССР (1961).

Изучение питания хищных беспозвоночных – циклопов, тендипедид, а затем ветвистоусых (битотрефа, лептодоры, полифема) имело своей целью оценить воздействие беспозвоночных хищников на популяции их жертв в бентосе, зарослях, пелагиали. Были получены неожиданные результаты. Оказалось, что в некоторых случаях воздействие хищников аналогично выеданию рыбами. Сами хищники в свою очередь служат избираемой пищей рыб.

До середины 60-х гг. в Рыбинском водохранилище еще сохранились затопленные леса; их большие площади были вблизи устья р. Чеснавы и Бабинских островов, у Среднего Двора и т.д. Здесь недосягаемыми были большие скопления окуня, плотвы, густеры, щуки. Среди затопленных стволов развивалась необычайно разнообразная

и количественно богатая фауна. Спиливались такие объемы ствола, размер которых имел бы одинаковую поверхность. Организмы, в том числе и мирные, выбирались. Фауна обрастателей по данным В.П. Луферова (1963) насчитывала 115 видов и 14 групп. В.П. Луферов, исследовавший фауну затопленных лесов в 1959 г., т.е. на 18-й год затопления, нашел в районе Центрального мыса вселенца *Dreissena polymorpha*. Моллюск в массовом количестве селился на стволах затопленных деревьев, особенно вблизи дна, достигая численности 90 тыс. экз./м² при биомассе 3.8 г/м². В период более ранних исследований эпифауны лесов в 1952–1954 гг., дрейссена не была отмечена. Не была она обнаружена и в бентосе в 1953–1955 гг. В дальнейшем дрейссена распространялась в водохранилище и стала основным компонентом бентоса.

Николай Николаевич Смирнов – один из старейших сотрудников лаборатории, вошел в ее состав в 1957 г. Н.Н. Смирнов включился в работы по зарослевой фауне, участвовал в экспедициях по Волге до Астрахани, по Горьковскому, Шекснинскому, Рыбинскому водохранилищам. Уже в те годы Н.Н. Смирновым, наравне со сборами общих проб по зарослевой фауне, были собраны обширные материалы по хидоридам – недостаточно изученной группе ветвистоусых. Проводились также экспериментальные работы по физиологии и функциональной морфологии хидорид. Эти исследования в дальнейшем легли в основу фундаментальных монографий Н.Н. Смирнова «Фауны СССР» «Хидориды» (1971) и «Macrothricidae и Moinidae фауны мира» (1976). Затем дополненные и переработанные монографии вышли на английском языке: *The Macrothricidae* (1992) и *The Chydorinae and Syciinae (Chydoridae) of the World* (1996).

В.И. Митропольским по материалам бентосных съемок в Рыбинском водохранилище в 1955–1957 гг. было начато пристальное изучение донных моллюсков – сфериид. Впервые было произведено определение моллюсков, собранных на Рыбинском водохранилище, составлен список видов (Митропольский, 1958). В дальнейшем Всеволод Иннокентьевич стал известным среди гидробиологов СССР знатоком этой группы.

В 1961 г. в Трудах Института биологии водохранилищ вышла обобщенная работа Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах». На Горьковском водохранилище исследования велись на 3-х

створах и 35-ти станциях, на Куйбышевском – на 6-ти створах и 40 станциях. Материал исследований 1954 г. (до залития) и последующих 1955–1958 гг. составил 796 количественных проб, включающих в себя около 6000 подъемов дночерпателя. Сбор материала производился сотрудниками лаборатории А.Ф. Гунько, И.П. Дьяченко, Л.А. Луферовой, лаборантами А.Н. Егуновой, В.П. Шихиным. Основная обработка проб произведена В.И. Митропольским и В.П. Шихиным с участием и под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Объем работ, сбор и обработку проб следует оценивать как научное подвижничество. Изучение заливаемых водоемов и наземных биотопов началось еще до залития. Основой достоверности изменений бентоса на том или ином биотопе была строгая геодезическая фиксация станций, отработанная четкая работа с дночерпателем. Сбор материала производился ежемесячно или с мая по октябрь ежедекадно. Особенно трудоемкими были сборы в зимние периоды 1955–1958 гг., проводимые 1–2 раза в течение зимы на станциях Чкаловского, реже Пучежского створов. Результатом исследований было составление списка видов, встречаемых по годам. Этот список послужил отправной точкой оценки состояния донной фауны на последующие 50 лет наблюдений. Первые два года на затопленной суше наблюдалась биомасса мотыля $40\text{--}20\text{ г/м}^2$, что связано с избытком детрито-бактериальной пищи, появившейся от распадающейся наземной растительности. Другим важнейшим фактором, способствующим появлению громадного количества мотылей, было снижение, почти прекращение проточности и накопление не вымываемых течением детритных частиц в придонных слоях. На третий год существования водохранилища количество мотыля начало снижаться; началось расселение из русла Волги олигохет и увеличение их количества. Работа дала исчерпывающие ответы, на вопросы, возникшие в результате научных споров о продуктивности донных биоценозов водохранилищ, а в конечном итоге – об их общей рыбопродуктивности. Было показано, что вновь залитое водохранилище в первый же год испытывает фазу временного расселения организмов, а затем вымирание этой фауны залитых биотопов. Во вторую половину лета возникает временный биоценоз мотыля с очень высокой (до 40 г/м^2) биомассой, которая, однако, снижается к третьему году. Затем наступает более длительный процесс формирования истинного бентоса с преобладанием олигохет в русловых участках. Биомасса донных сообществ

снижается, ее величина определяется количеством органического детрита и скоростями течения.

Изучение бентоса Горьковского водохранилища продолжалось и на 5–7-й год его существования. Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1963) было отмечено выравнивание видового состава и количественных показателей на различных биотопах, кроме русла, где доминировали олигохеты. Повсюду резко сократилось количество бентоса.

В этой работе приводится общая схема формирования бентоса на русле Волги и затопленной суши. Выявлен значительный подъем количества гетеротопов в первые 1–3 года после залития, а затем резкое их снижение в обоих случаях. Однако на русле количество гетеротопов осталось выше, чем на затопленной суши, одновременно на русле возросло количество гомотопов – олигохет. На 6–7-й год наблюдалось снижение биомассы обеих групп на этих биотопах. Этими исследованиями был прослежен процесс первичного эвтрофирования, изначальные этапы формирования истинного бентоса, количество которого оказалось очень невысоким (до 3 г/м^2).

Таким образом, вопрос об уровне продуктивности водохранилищ был решен; их продуктивность оказалась низкой. Дальнейшие наблюдения в течение 10–50 лет показали, что происходит медленный процесс возрастания биомассы по мере накопления иловых отложений, увеличения в них доли органического вещества, а также в результате естественного и антропогенного эвтрофирования водоема.

Весной 1956 г. на Рыбинском водохранилище впервые была произведена съемка горизонтального распределения рачкового зоопланктона. В опубликованной статье (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963), также впервые были сведены все материалы, собранные в зимний период в 1955–1958 гг. в Волжском плесе и некоторых точках над руслами рек Главного, где в средних слоях были отмечены скопления дафний биомассой 1.5 г/м^3 . Это были первые данные по зоопланктону подо льдом. Как известно, подледный период длится на Рыбинском водохранилище около полугода (с ноября по апрель).

Горизонтальное распределение после вскрытия льда в мае при штилевой погоде определялось поверхностными изотермами. В прогретых речных отрогах преобладали развивающиеся ветвистоусые, в холодной центральной водной массе – кольский циклоп, биомассы которого были в 2 раза выше, чем ветвистоусых. Впервые были получены данные о резкой неравномерности, распределении зоопланк-

тона в период ранневесеннего прогрева и разнокачественности его видового состава (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

Одновременно с бентосом Горьковского водохранилища изучался зоопланктон, был прослежен процесс его формирования. Так же, как изучение бентоса, начавшееся до зарегулирования – в 1955 г., в этом же году была произведена съемка зоопланктона. Этим исследованиям была посвящена диссертационная работа Л.А. Луферовой. Было показано, что в первый год после зарегулирования в составе зоопланктона встречаются виды из болот, временных водоемов, стариц; видовой состав расширяется. На второй год происходит формирование зоопланктона, которое на Горьковском водохранилище произошло быстро за счет большого притока лимнических форм из донорского Рыбинского водохранилища. Следующей обширной работой Ларисы Андреевны было изучение формирования зоопланктона на Шекснинском водохранилище. Зарегулирование стока р. Шексны выше г. Череповца произошло в 1963 г.; уже через два года обильный «белозерский» зоопланктон развился в Сизьменском и приплотинном расширении.

Одновременно с изучением процесса формирования зоопланктона во вновь образованных водохранилищах Л.А. Луферова приступила к изучению ракообразных – остракод Рыбинского водохранилища. Этой малоизученной группе ракообразных на Верхней Волге не уделялось внимания. Не был известен даже видовой состав остракод. Первые же исследования Л.А. Луферовой значительно его дополнили.

Тамара Марковна Трибуш поступила на работу в ИБВВ РАН в 1956 г. В лаборатории она была занята изучением зоопланктона и в частности коловраток. Она принимала участие в обработке и публикации материалов по стандартным съемкам зоопланктона Рыбинского водохранилища совместно с А.В. Монаковым и Л.М. Семеновой. Т.М. Трибуш (Владимирова) продолжала изучение коловраток Рыбинского водохранилища, в результате чего было описано 11 новых для водоема видов. В дальнейшем ею была предпринята попытка расчета продукции зоопланктона Рыбинского водохранилища по материалам 1968–1970 гг. (Бюлл. ИБВВ РАН, 1975).

Для выполнения дипломной работы И.К. (Болдина) Ривьер в 1956 г. в составе лаб. Ихтиологии, руководимой Александром Алексеевичем Остроумовым, участвовала в экспедициях по сбору мате-

риала по питанию густеры Горьковского и Рыбинского водохранилищ. Имея дело с фрагментами водных беспозвоночных, она пользовалась консультациями прекрасного специалиста – знатока фауны беспозвоночных Верхней Волги Веры Федоровны Фенюк, а также В.И. Митропольского и Ф.Д. Мордухай-Болтовского. После защиты диплома И.К. Болдина была принята на работу в лабораторию Ихтиологии в июле 1957 г. Занималась питанием белоглазки, стерляди Горьковского и Куйбышевского водохранилищ, после смерти А.А. Остроумова – питанием сеголетков всех видов фитофильных рыб и снетка под руководством Дмитрия Александровича Панова. Ею опубликовано 5 работ, посвященных питанию донных рыб. Было прослежено изменение пищевого спектра реофильных рыб при зарегулировании стока. Для стерляди было показано резкое изменение состава пищи в условиях водохранилища, вызывающих нарушение всей биологии стерляди и резкое падение ее численности. Внезапный переход Д.А. Панова в Институт прудового хозяйства в г. Дмитров не позволил И.К. Ривьер завершить работы по питанию рыб.

Осенью 1963 г. И.К. Ривьер была принята в аспирантуру под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Темой работы стало изучение экологии и биологии полифемид Каспийского моря. В тот период казалось, что тема диссертации далека от проблем Верхней Волги. Однако уже в конце 60-х гг. прошлого века в связи с гидростроительством на Днепре, Дону и Волге каспийские виды стали активно заселять водохранилища. В экспедициях по Каспию в 1964–1966 гг. И.К. Ривьер был собран обширный материал по полифемоидеям и в 1968 г. в МГУ была защищена диссертационная работа «Экология и биология полифемид Каспийского моря». В дальнейшем по вопросам морфологии, систематики, биологии размножения, миграциям полифемоидей было опубликовано более 20 работ, в том числе 2 монографии (одна на английском языке) – определители, а также разделы по полифемоидеям в «Определителе пресноводных беспозвоночных России» (1995) и «Биоте Российских вод Японского моря» (2005).

В 1964 г. Ф.Д. Мордухай-Болтовской прошел по конкурсу на заведование кафедрой зоологии в Педагогический институт им. Герцена в г. Ленинграде. В лаборатории к этому времени уже были кандидатами наук его ученики: А.В. Монаков, Т.Л. Поддубная, В.П. Луферов, Л.А. Луферова. Заведующим лабораторией был избран А.В.

Монаков. Было продолжено изучение биоценозов и познание биологии массовых видов и групп, а также экспериментальные работы по питанию, жизненным циклам ракообразных, олигохет, моллюсков и т.д.

Л.М. Семенова поступила на работу в лабораторию Зоопланктона и зообентоса в 1965 г. Под руководством А.В. Монакова и совместно с ним занималась изучением горизонтального распределения зоопланктона в Рыбинском водохранилище. Сама методика сбора проб в 1963 и 1964 гг. была уникальной: водоем был разделен на спектры, одновременно в работе участвовало 4 судна. В сентябре 1964 г. съемка была произведена новым, изготовленным в экспериментальных мастерских института, батометром Фридингера-Дьяченко-Ламбергса.¹ Общий материал составил 280 проб. Было показано, что даже по сравнению с «торпедой», облавливающий больший объем воды, батометр, благодаря вертикально открывающимся крышкам и свободно прорезывающий толщу воды, обладает большей «уловистостью» даже крупных ветвистоусых. В работе сделан подробный и глубокий анализ причин неравномерного распределения зоопланктона в весенне-летний и осенний периоды, что связывалось с динамикой прогрева водных масс.

В дальнейшем научные интересы Людмилы Михайловны были связаны и родом *Bosmina* в Рыбинском водохранилище. В 60-е гг. прошлого века род *Bosmina* еще не был подразделен на два подрода: *Bosmina*, куда относится по сути один вид – *B. longirostris*, и *Eubosmina*, включающая несколько видов. В Рыбинском водохранилище встречаются: *B.(E.) coregoni*, *B.(E.) longispina*, *B.(E.) crassicornis* и несколько подвидов – например, *B.(E.) coregoni coregoni* и *B.(E.) coregoni gibbera*. В 1965–1966 гг. Л.М. Семеновой была подробно изучена сезонная динамика численности *B.(E.) longispina*, выявлены сроки образования покоящихся яиц; были произведены многочисленные наблюдения в лаборатории за ростом и размножением босмин. Максимальное число яиц у этого вида оказалось – 12, максимальное число приплодов – 11, максимальная продолжительность жизни при 16–18 °С – 30–45 дней; при температуре 25–27 °С все эти

¹ Фридингер – изобретатель принципа работы батометра; Дьяченко и Ламбергс – сотрудники института и мастерских – создатели и испытатели прибора.

показатели значительно снижались, а продолжительность жизни сокращалась до 10 дней. В дальнейшем, участвуя в разделе тематики лаборатории, связанной с изучением биологии и питания ракообразных, Л.М. Семеновой было детально на большом материале изучены различные аспекты питания в природе, в эксперименте, усвоение пищи, суточные рационы *B.(E.) longispina*, *B.(E.) coregoni*. Последующие исследования Л.М. Семеновой были связаны с изучением группы ракообразных – Ostracoda.

В 1969 г. Ф.Д. Мордухай-Болтовской возвратился в ИБВВ РАН, и была создана новая лаборатория – Экологии водных беспозвоночных. Большую поддержку в момент создания лаборатории оказали коллеги – крупнейшие гидробиологи Волги – Николай Андреевич Дзюбан и Сергей Михайлович Ляхов.

Необходимость создания такой лаборатории диктовалась тематикой, разработка которой была поручена Институту Президиумом АН СССР и Госкомитетом по науке. В связи с новым этапом развития энергетики страны – строительством крупных ТЭС с прямой системой охлаждения на водохранилищах Верхней Волги перед институтом была поставлена задача – всестороннего углубленного изучения воздействия сброса теплых вод на экосистему водоема.

В состав лаборатории Экологии водных беспозвоночных вошли специалисты по гидрологии – В.Ф. Рошупко, Т.М. Марченко, по микробиологии – А.К. Столбунов, фитопланктону – В.Г. Девяткин, высшей водной растительности – А.А. Биочино, простейшим – Н.В. Мамаева. В изучении зоопланктона участвовали: И.К. Ривьер, Г.И. Маркевич, В.Н. Столбунова, О.Д. Жаворонкова, Л.П. Быкова, Е.А. Коренева, Е.С. Величко, фауне зарослей – Г.И. Биочино, Н.Н. Жгарева, Е.М. (Пустовая) Коргина; зообентос изучали В.И. Митропольский, В.П. Семсрой, Е.С. Величко. Поступили в аспирантуру И.А. Скальская, С.С. Зозуля и А.П. Кузичкин. Таким коллективом с участием специалистов, способных оценить состояние различных звеньев экосистемы, подверженной влиянию подогрева сбросными водами, были получены уникальные результаты. Ф.Д. Мордухай-Болтовской руководил этими комплексными работами. Им была составлена обширная программа исследований на Иваньковском (Конаковская ГРЭС) и Горьковском (Костромская ГРЭС) водохранилищах, в которой экспедиционные сборы материала сочетались с экс-

Учреждение Российской академии
наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН

БИБЛИОТЕКА

ИНВ. №

62425

периментами в природе и лаборатории. Одновременно исследовались абиотические факторы среды.

В Борке по инициативе Филарета Дмитриевича было создано два симпозиума по влиянию теплых вод на экосистемы водоемов: Первый в 1971 г., Второй – в 1974 г. На симпозиумы съезжались гидробиологи со всего Советского Союза. Проблема воздействия дополнительного тепла оказалась сложной и неоднозначной. Участники обратили внимание на слабую изученность влияния подогрева, как эвтрофирующего фактора на водную растительность. Необходимо было усилить изучение воздействия подъема температуры воды на бактериопланктон с позиций развития патогенной микрофлоры при максимальном подогреве, оценить возможность паразитарных и инфекционных заболеваний. Ученые предупреждали об опасности строительства ТЭС и АЭС на водохранилищах многоцелевого использования.

Сам Филарет Дмитриевич привлек всю мировую литературу по вопросу влияния дополнительного тепла и, учитывая полученные сотрудниками лаборатории новые данные, выступал с обобщающими докладами на Всесоюзных симпозиумах и совещаниях за пределами института.

В 1975 г. был издан специальный сборник «Экология организмов водохранилищ-охладителей». В нем опубликована обзорная статья Ф.Д. Мордухай-Болтовского «Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов», основанная на многочисленной мировой литературе по этому вопросу (125 отечественных публикаций и 168 – иностранных работ). В итоге, благодаря полученным в лаборатории материалам, было показано, что в Средней полосе постоянный подогрев вызывает ускорение всех процессов роста и развития. Угнетение происходит лишь в короткие промежутки лета при максимальном естественном прогреве и температуре воды не выше 30 °С. Эту температуру следует считать термическим порогом для гидробионтов умеренного пояса. Влияние дополнительного тепла часто выявляется с трудом из-за совокупного воздействия целого комплекса факторов абиотического и биотического порядка – т.е. имеет место явление «синергизма».

Полученные в лаборатории «Экологии водных беспозвоночных» результаты по оценке влияния подогретых вод расценивались среди отечественных гидробиологов как лучшие по этой проблеме.

По влиянию подогрева на отдельные сообщества было сделано несколько законченных исследований, раскрывающих реакции организмов на термическое воздействие.

Владимиром Георгиевичем Девяткиным в 1974 г. в Московском Университете на кафедре гидробиологии была защищена диссертационная работа «Влияние подогретых вод Конаковской ГРЭС на фитопланктон Иваньковского водохранилища». Оппонентом работы был доктор биологических наук Иван Иванович Николаев – крупнейший лимнолог, планктолог, большой знаток планктонных сообществ водоемов разного типа.

Н.В. Мамаева, кроме общих вопросов протистологии, изучала влияние подогрева на инфузорий. В течение 1971–1976 гг. ею были изучены инфузории Волжских водохранилищ. Первые исследования начались на Рыбинском зимой 1971 г., затем продолжались на 31-ой станции по всему водоему в течение 1972–1976 гг. Иваньковское и Угличское водохранилища были обследованы в 1972, 1973 и 1975 гг. На 11 станциях были произведены наблюдения (пять съемок за сезон 1972 г.) на Горьковском водохранилище. В 1972 г. была обследована Волга от Горьковского водохранилища до Волгоградского. Кроме этого в 1975 и 1976 гг. Нилой Васильевной был собран материал в дельте Волги и Северном Каспии. Обширные сведения по инфузориям, включающие видовой состав, аннотированный список инфузорий, их распределение по водохранилищам р. Волги, реакции массовых видов на факторы среды, применение инфузорий как индикаторов сапробного состояния воды, легли в основу монографии Н.В. Мамаевой «Инфузории бассейна Волги» (1979). Энтузиазм исследователя, непревзойденная работоспособность (постоянное, в любых условиях изучение живого материала) завершились прекрасной монографией, настольной книгой каждого, кто устремиться изучать эту группу микрозоопланктеров в бассейне Волги.

Виктор Петрович Семерной – выпускник биологического факультета Казанского Университета, ученик Н.А. Ливанова, стал сотрудником лаборатории уже имея собственные интересы в бентологии. С середины 60-х гг. В.П. Семерной занимался изучением олигохет водоемов Сибири, Ивано-Арахлейских озер, водоемов Читинской, Тюменской областей, р. Амур, затем Забайкалья, оз. Байкал, водоемов Монголии. Кандидатская диссертация «Малощетинковые черви (Oligochaeta) озер Забайкалья» была защищена в 1974 г. Из-

вестный в России специалист по группе олигохет, Виктор Петрович в дальнейшем сосредоточил свои исследования на мало изученной фауне малощетинковых червей оз. Байкал. Знаток морфологии и систематики олигохет, он в своих работах имел поддержку и содействие Ф.Д. Мордухай-Болтовского как по вопросам систематики вообще, так и систематики *Oligochaeta* в частности. Интересы В.П. Семерного распространялись на экологию олигохет, биологию, распределение. Им рассмотрены также вопросы зоогеографии, происхождения и эволюции фауны олигохет Байкала, его бассейна, Забайкалья, Монголии, Дальнего Востока. Последние 30 лет Виктор Петрович ведет курсы гидробиологии, экологии, зоологии беспозвоночных в Ярославском Университете. В 2004 г. в Зоологическом Институте РАН им защищена докторская диссертация. В 2005 г. в серии определителей по фауне Байкала вышла монография В.П. Семерного «Олигохеты озера Байкал», объемом 47 печатных листов!

В августе 1971 г. в Ленинграде состоялся XVIII-й лимнологический конгресс. Ф.Д. Мордухай-Болтовской выступил на секции водохранилищ с докладом «Формирование флоры и фауны в водохранилищах Волги» (в соавторстве с Н.А. Дзюбаном и В.А. Экзерцевым). На пленарном заседании с программным докладом: «Водохранилища мира» выступил сотрудник ИБВВ АН СССР Михаил Алексеевич Фортунатов и Артур Борисович Авакян (Институт водных проблем АН СССР). В докладе был представлен план обобщений по всем водохранилищам мира и необходимость дальнейших исследований. Это было начало большой работы, совместных усилий обоих институтов. Всего было издано три монографии посвященных водохранилищам мира, в двух из них приняла участие И.К. Ривьер.

На конгрессе с большим докладом «Сезонная биологическая структура Онежского озера» выступил известный лимнолог, сотрудник института Озероведения И.И. Николаев. В докладе было показано, что детальное изучение сезонных процессов в крупных озерах помогает понять и некоторые закономерности развития биоты в озерных водохранилищах, особенности их антропогенного эвтрофирования.

На конгрессе была организована ассоциация кладоцерологов. Среди планктонистов, изучающих зоопланктон водохранилищ Волги, в ассоциацию вошли В.А. Вьюшкова и И.К. Ривьер. Исследования по систематике, морфологии и биологии группы *Cladocera* –

Polyphemoidea, возглавляемые Ф.Д. Мордухай-Болтовским, были уже известны за рубежом. По изучению группы полифемоидей Филарет Дмитриевич тесно общался, публиковал совместные статьи с болгарским зоологом А. Влкановым, румынским кладоцерологом С. Негря, вел переписку и обмен оттисками с замечательным исследователем подонид Внутреннего Японского моря Такаши Онбе.

В Борок к Болтовскому приезжали известные зоологи – исследователи пресных вод Х. Касперс, Г. Фрайер, А.Е. Руттнер-Колиско и многие др. В начале 60-х гг. в лаборатории Зоопланктона и зообентоса работал молодой кладоцеролог Клайд Голден, в дальнейшем ставший прекрасным специалистом по Moinidae, который произвел ревизию этого семейства.

В 1971–1973 гг. в связи с длительным засушливым периодом на Волжском каскаде наблюдалось прогрессирующее падение уровня. Самый низкий уровень на Рыбинском водохранилище был зарегистрирован в 1973 г., когда весной наполнение водоема едва достигало отметки 100 м, а к осени падение достигло отметки почти 98 м. Таким образом, обширные площади мелководий (до 1672 км²) в течение трех лет не подвергались затоплению. За этот период здесь погибла водная растительность, отмерло большинство (не способных к миграциям) водных животных, выросла наземная растительность, в том числе кусты земляники, поросль березы и т.д.

В 1972 г. в Иваньковском плесе Иваньковского водохранилища и в Рыбинском водохранилище регистрировалось мощное «цветение» сине-зелеными. В Иваньковском водохранилище *Moina brachiata* (прибрежный вид – α - β -мезосапроб) заселила пелагиаль. В Главный плес Рыбинского водохранилища распространилась *Daphnia cucullata* – обитатель Волжского плеса, почти исчез счеток. Такие явления были неизвестны ранее для этих водоемов. Наблюдалось прогрессирующее падение уровня Каспия, особенно заметное в наиболее продуктивном, но и самом мелководном Северном Каспии. Повсюду наблюдалась депрессия видов водных животных арктического и бореального происхождения, а южные виды, характерные для эвтрофных вод расширяли свои ареалы.

В 1975 г. (после XXV съезда КПСС) по распоряжению правительства перед научными учреждениями была поставлена задача приступить к проведению научных исследований по такой крупной проблеме, как переброска части стока северных и сибирских рек в

бассейн Волги, в Казахстан и Среднюю Азию. Институтом биологии внутренних вод АН СССР основные исследования должны проводиться на р. Волге, всех ее водохранилищах, а также в бассейне Верхней Волги. В течение 1974–1979 гг. работы велись на водоемах Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Исследованиями был охвачен огромный регион – от оз. Онега через ряд каналов и мелких озер до оз. Белого и через Шекснинское водохранилище до Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Другой путь переброски – р. Северная Двина, р. Сухона – оз. Кубенское – Северо-Двинский канал с цепочкой мелких озер, затем более крупное – Сиверское – далее р. Шексна и Шекснинский плес Рыбинского водохранилища.

Лаборатория Экологии водных беспозвоночных под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского приступила к изучению современного состояния водоемов трасс переброски, их зоопланктона, зообентоса, фауны зарослей с целью дать прогностические оценки состояния этих сообществ при поступлении перебрасываемых северных вод. Экспедиционными работами по гидробиологии руководила И.К. Ривьер. Были произведены многочисленные сборы материала на Онежском озере и малых озерах Волго-Балта, Белом, Сиверском, Кубенском озерах, малых озерах Северо-Двинской водной системы, Шекснинском и Рыбинском водохранилищах. Изучение водоемов трасс переброски северных вод производилось совместно и Институтом озероведения АН СССР. В 1973–1974 гг. в экспедициях по Волго-Балтийскому и Северодвинскому пути от Борка до Белого и Кубенского озер принимал участие И.И. Николаев. Огромный опыт исследований на озерах, личное участие во всех этапах работ, эрудиция, доброжелательность, человечность создавали вокруг этого человека среду искренности и доверия. Результатом этих исследований стали две совместные статьи И.И. Николаев и И.К. Ривьер о зоопланктоне оз. Кубенского (1977) и оз. Белого (1979).

Особое внимание в экспедициях было уделено качеству воды, оцениваемому по современному состоянию зоопланктона и зообентоса. Изучалась кормовая ценность этих сообществ для рыбного населения. Остро стоял вопрос о прогностических оценках изменений сообществ под влиянием перебрасываемых потоков северных вод. Исследования на трассах имели серьезный комплексный характер: изучались все возможные параметры среды, а также фито-, бактерио- и зоопланктон, высшая водная растительность, рыбное население.

Сбор и обработка материалов велась на высоком техническом уровне с применением оригинальных приборов и методик, разработанных в институте. Специально по инициативе и под редакцией Ф.Д. Мордухай-Болтовского было выпущено методическое руководство «Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов» (1975).

По мнению И.И. Николаева на озерах Северо-Запада было особенно важно изучение сезонности гидробиологических процессов, поскольку подледный период длится более полугода. Условия жизни в водной среде в регионе сурового климата при колебании температуры воды всего в 20 °C (от 0 – +4 до +20 °C) несравненно более благоприятны, чем на суше, где годовые колебания достигают 60 °C (от –30 до +30 °C). В условиях водоема криофильный комплекс функционирует зимой во всей толще воды, перемещаясь летом в холодный гипolimнион. Однако функционирование зоопланктона в зимний период было изучен недостаточно.

На большинстве водоемов трассы переброски гидробиологические исследования ранее вообще не велись, либо имели только реконсцировочный характер. Впервые была подробно изучена экосистема оз. Белого, как лабильная, подверженная ветровому воздействию, в какой-то степени ущербная из-за мелководности озера и его волновому взмучиванию. Выше озера по каналам, где идут постоянные дноуглубительные работы, и проходят крупнотоннажные суда с минимальным запасом глубины под днищем, прозрачность воды составляет всего 2–10 см, а количество взвеси – до 500 г/м³. Перебрасываемые чистые воды Онежского озера с высокими скоростями течения, подмывая неукрепленные берега каналов и захватывая минеральную взвесь со дна, устремились бы в Белое озеро, экологические условия в котором могли измениться катастрофически. Прозрачность воды снизилась бы до 10–20 см, донные биоценозы оказались засыпаны минеральными частицами.

Положения о негативных изменениях в экосистемах оз. Кубенского и Сиверского при переброске были основаны на глубоком изучении биоты озер. Озеро Сиверское оказалось особенно интересным. Это глубокий стратифицированный с холодным гипolimнионом относительно чистый водоем населен необычайно богатым зоопланктоном. В его состав входят реликтовые виды ледникового происхождения, среди которых обитатели холодного гипolimниона *Cyclops scutifer*, *Daphnia longiremis*, коловратки р. *Notholca* и др. Озеро Си-

верское – южная граница ареала *Cyclops scutifer*, населяющего озера Скандинавии, Кольского полуострова, Северной Карелии. Усиление проточности вызвало бы разрушение стратификации, исчезновение холодного гипolimниона и гибель уникальной фауны. В целом впервые были произведены зимние сборы зоопланктона на озерах Белом, Сиверском, Кубенском, пяти малых озерах Северо-Двинской системы, Рыбинском водохранилище.

В изучении оз. Сиверское принимали участие молодые специалисты лаборатории: Г.И. Маркевич, Е.А. Коренева, О.Д. Жаворонкова, Л.П. Гребенюк.

Публикации материалов с освещением вопросов, связанных с негативными прогностическими оценками, имели затруднения. Однако в 1982 г. вышел сборник трудов ИБВВ АН СССР «Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем». В нем из 18 статей – 6 принадлежат сотрудникам лаборатории Экологии водных беспозвоночных. Здесь же опубликована первая статья И.К. Ривьер по результатам подледных исследований «Зимний зоопланктон Рыбинского водохранилища».

Наравне с разработкой крупных проектов, связанных с влиянием теплых вод, переброской стока северных рек в лаборатории велись традиционные исследования биоценозов, биологии массовых видов; попутно решались вопросы морфологии и систематики. Сам Филарет Дмитриевич продолжал уделять много времени изучению Polyphemoidea. В 1971–1972, 1974 и 1978 гг. выходят его статьи в СССР и за рубежом, посвященные этой группе. Продолжается изучение гаммарид, илиокриптид.

З.Н. Чиркова занималась изучением питанием рыб в составе лаборатории ихтиологии. Под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского стала изучать мейобентос, в частности сем. Ilyocryptidae – крупных донных ветвистоусых. Совместно с Филаретом Дмитриевичем в 1971 г. З.Н. Чирковой были опубликованы материалы по мейобентосу Белого, Кубенского и других озер Северо-Двинской системы; совместно с Е.С. Величко изучался мейобентос Ивановского водохранилища. Видовой состав и экология сем. Ilyocryptidae были изучены З.Н. Чирковой в Ивановском и Рыбинском водохранилищах. Ею сделана ревизия рода *Ilyocryptus*, совместно с Ф.Д. Мордухай-Болтовским описан новый вид – *Ilyocryptus cornutus Mor-duckai-Boltovskoi et Chirkova* (1973).

Оценивая общую продуктивность водохранилищ, Филарет Дмитриевич рассматривал прибрежную, мелководную зону как важнейший компонент экосистемы. Это особенно актуально для водоемов с искусственным колебанием уровня, нарушающим природные процессы развития растительных сообществ и зооценозов. Обобщающая работа по фауне зарослей Рыбинского водохранилища была опубликована им в Трудах Дарвинского заповедника (1974).

Зоопланктон мелководий различного типа под руководством Ф.Д. Мордухай-Болтовского в течение аспирантского срока (1973–1976 гг.) исследовала Валентина Никитична Столбунова. Были изучены зооценозы открытых, полузащищенных и защищенных мелководий Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ. Кроме этих работ, В.Н. Столбунова взяла на себя обязанность проводить сборы по многолетнему мониторингу зоопланктона на первых двух водохранилищах. Наблюдения на них проводились с 1956 г. По этой программе Валентиной Никитичной опубликовано 25 работ. С 1979 г. В.Н. Столбунова включилась в комплексные работы, проводимые институтом на озерах Плещеево и Неро. Этот период длился целое десятилетие, в которое наряду со сбором проб на этих озерах, проводимых Валентиной Никитичной собственноручно, не прекращались работы в мелководной зоне Рыбинского водохранилища, а также регулярно продолжались стандартные сборы на Ивановском и Угличском водохранилищах. Валентину Никитичну всегда отличала исключительная добросовестность в работе, большие опыт и знания изучаемых объектов, неподдельный интерес к любимому делу. Участвуя в разработке трех больших тем – «Мониторинг Ивановского и Угличского водохранилищ», «Зоопланктон оз. Плещеево» и «Зоопланктон прибрежной зоны», она неоднократно принимала участие в различных проектах, грантах РФФИ. В 2006 г. Валентина Никитична защитила диссертационную работу «Зоопланктон оз. Плещеева» и выпустила книгу с одноименным названием. Озеро Плещеево – центральный природный объект одноименного Национального парка. Исследования В.Н. Столбуновой и ее монография – ценный вклад в изучение озера и нужная книга для гидробиологов.

Изучению фауны зарослей 30-ти летний период своей работы в институте посвятила выпускница Ленинградского Университета Нина Николаевна Жгарева. В 1973–1975 гг. она исследовала фауну зарослей в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС, затем –

водоема-охладителя Чернобыльской АС. В 1991–1997 гг. Н.Н. Жгарева изучала особенности биоценозов зарослей Рыбинского водохранилища, озер Плещеево и Неро, малых озер Дарвинского заповедника, малых рек, бобровых прудов. Список беспозвоночных, населяющих прибрежные заросли насчитывает около 500 видов. Это один из сложнейших, как в отношении методов сбора, так и определения, количественных оценок и других показателей, биоценоз. В настоящее время Н.Н. Жгарева – специалист по фауне зарослей, каких немного среди отечественных гидробиологов.

В марте 1976 г. на заседании лаборатории И.А. Скальской был сделан доклад по кандидатской диссертационной работе: «Влияние подогрева воды Конаковской ГРЭС на зооперифитон искусственных субстратов». Филарет Дмитриевич одобрил результаты и отметил, что И.А. Скальская справилась с работой в срок. После защиты кандидатской диссертации в 1976 г. И.А. Скальская целиком занялась изучением сообщества обрастателей подводных предметов – зооперифитона и воздействия на него антропогенных факторов (тепловое загрязнение, городские стоки, закисление). Ею разработана методика искусственных субстратов, с помощью которой впервые исследована сезонная динамика зооперифитона. Детально изучены основные группы организмов перифитона, особенности их биологии. И.А. Скальская – один из немногих специалистов по этому сообществу. Ею предложен ряд методов, показателей, позволяющих оценить качество водной среды по состоянию зооперифитона. За 30 лет наблюдений и исследований И.А. Скальской был получен обширный материал, позволивший представить к защите докторскую диссертацию. В 2001 г. И.А. Скальская успешно защитила диссертацию, а в 2002 г. выпустила монографию – первое обобщение по зооперифитону в отечественной гидробиологии.

Накопленные в лаборатории Экологии водных беспозвоночных знания по биологии массовых видов, питанию, миграциям проливали некоторый свет на явления скоплений беспозвоночных, их реакций, не всегда зависящих от экологических условий. Необходимость систематизировать некоторые накопленные наблюдения по поведению водных беспозвоночных стала в 70-х гг. прошлого столетия очевидной в связи с тем, что этология наземных животных, в том числе насекомых, продвинулась очень значительно. Появились работы по поведению некоторых морских беспозвоночных. Разрозненные све-

дения по миграциям, пищевому поведению, образованию скоплений пресноводных беспозвоночных уже публиковались. Следовало усилить экспериментальную часть исследований, усовершенствовать методики, обмениваться информацией.

Первый симпозиум по поведению водных беспозвоночных собрался в 1972 г. Филарет Дмитриевич на I-м и II-м симпозиумах сам с докладами не выступал, но сумел собрать специалистов, которые занимались поведением профессионально. Курт Эрнестович Фабри один из биологов, активно работающих в этологии беспозвоночных, на II-м симпозиуме сделал доклад об особенностях поведения водных животных, многообразии форм их движения и питания. Многие формы активности водных животных утрачены наземными: пассивное парение, прикрепленный образ жизни, фильтрация, седиментация и др. Все эти особенности поведения водных животных остаются мало изученными.

На I-м симпозиуме было заслушано 25 докладов, на II-м – 44, на III-м – уже 70. Наиболее интересные работы были посвящены функциональной морфологии, раскрывающей особенности движения и питания отдельных групп водных беспозвоночных. К сожалению, III-й симпозиум происходил уже без участия и руководства Филарета Дмитриевича.

В 1976 г. издательство W. Junk обратилось к Ф.Д. Мордухрай-Болтовскому с предложением выпустить монографию о Волге – «The river Volga and its life» в серии «Monographiae biologicae». Книга должна была выйти через 50 лет после выхода аналогичной монографии, написанной А.Л. Бенингом (1922). Спустя пол века после исследований А.Л. Бенинга р. Волга коренным образом изменилась – она превратилась в каскад водохранилищ. Филарет Дмитриевич собрал творческий коллектив сотрудников. Им самим из 26 разделов книги написано 5. Книга вышла на русском языке в 1978 г., на английском – в 1979.

В марте 1976 г. Филаретом Дмитриевичем для Ученого Совета была составлена докладная записка «Об основных направлениях гидробиологических исследований в Институте биологии внутренних вод», которую можно считать его завещанием для лаборатории Экологии водных беспозвоночных.

Он полагал, что изучение биотической части экосистемы должно идти в двух направлениях: аутэкологической – всестороннее

изучение систематики, морфологии, размножения, поведения, физиологии отдельных видов и – синэкологическом – изучение сообществ, от популяций до сложных многовидовых биоценозов.

Филарет Дмитриевич считал, что в последнее время особое значение приобретает изучение изменений, наблюдающихся в экосистемах, под влиянием происходящих на Земле (и в частности в бассейне Волги) нарушений среды, особенно антропогенных (гидротехническая реконструкция, эвтрофирование, подогрев, загрязнение водоемов). Поэтому при обоих аспектах исследований очень важно выяснение показателей этих изменений в составе и соотношении видов, особенностях биологии, реакциях на абиотические факторы и т.д.

Лаборатория Экологии водных беспозвоночных занимается гидробиологическими исследованиями водных беспозвоночных – центрального звена трофических цепей – наиболее разнообразного по составу и связям с другими звеньями экосистемы.

Главными темами лаборатории должны стать:

1. Изучение сообществ и биоценозов пелагиали, бентали и литорали. Особенно внимательно должны изучаться сообщества зарослей и перифитон, мейобентос.

2. Изучение поведения. Это позволит обнаружить и понять связи между членами биоценоза и биоценозами. Особое значение имеет изучение трофических связей между хищниками и жертвами, между беспозвоночными и рыбами.

После ухода из жизни Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского 19 августа 1978 г. лаборатория Экологии водных беспозвоночных была вновь слита с лабораторией Морфологии и систематики. Однако гидробиологическая группа не утратила свою тематику. Продолжались традиционные работы: мониторинг зоопланктона Рыбинского, Ивановского и Угличского водохранилищ, мониторинг бентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ, исследования на зимних водоемах, в прибрежной зоне, в зарослях и т.д. Стандартные рейсы на Рыбинском водохранилище продолжались с четкостью, материалы приобретали все большую ценность по мере увеличения ряда наблюдений. Были проанализированы сборы зоопланктона за период 1971–1978 гг. Эти годы включали две фазы: засушливую с жаркой погодой (преобладание юго-восточного переноса) – 1971–1974 гг. и холодную с высоким уровнем воды и обильными осадками (с преобладанием северо-западного атмосферного переноса

– 1975–1978 гг.). Было показано, что в первый период в планктоне преобладает летний теплолюбивый комплекс (*Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, представители родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Brachionus*); а во второй – холодолюбивый – *Cyclops kolensis*, *Eudiaptomus*, *Bosmina longispina*, *Kellicottia* и др.

В 1977 г. в лаборатории активизировалось изучение зимней среды водоемов, которое продолжалось И.К. Ривьер до 1985 г. Было проведено 93 зимних и 16 ранневесенних экспедиций на 16 различных водоемах бассейна Верхней Волги. Изучался не только зоопланктон, но и фитопланктон (И.Л. Пырина), простейшие (Н.А. Жгарев), бактериопланктон (А.М. Саралов). Наблюдались 13 абиотических параметра среды. Материал по зоопланктону составил более 1000 проб. Экспедиции проводились с полным транспортным и приборным обеспечением. И.К. Ривьер совместно с участниками экспедиций было опубликовано более 20 работ. В 1986 г. вышла книга И.К. Ривьер «Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ». В 1987 г. по этой же теме была защищена докторская диссертация, в которой было доказано существование особых зимних биоценозов со своим видовым составом, специфическим распределением, особыми способами питания и т.д.

Александр Иванович Баканов, окончивший биологический факультет Ростовского Университета, был последним аспирантом Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. В 1984 г. А.И. Баканов защитил диссертацию «Распределение макрозообентоса и количественный учет кормовой базы рыб-бентофагов». Круг его интересов был всегда широк, он с успехом сотрудничал со специалистами самого разного профиля – ихтиологами, химиками, токсикологами, ботаниками. Широкая эрудиция, знание биологической литературы делали его сотрудничество плодотворным для всех участников. Александра Ивановича особенно интересовали количественные оценки бентоса, разработка различных индексов и показателей, помогающих оценить как состояние сообщества, так и степень трансформированности среды. Многие исследователи макрозообентоса используют индексы А.И. Баканова, употребляя их при изучении сообществ в самых различных водоемах. С 1989 г. А.И. Баканов в качестве сотрудника лаборатории Экологии водных беспозвоночных принимал самое активное участие в темах, разрабатываемых лабораторией. В журнале «Биология внутренних вод» им опубликованы статьи по

зообентосу Верхневолжских, Чебоксарского водохранилищ, оз. Неро. Большое внимание А.И. Баканов уделял вопросу микрораспределения бентоса, образованию агрегаций организмов, районированию водоемов по состоянию их донных сообществ. Александр Иванович принимал самое активное участие в составлении монографии «Экологическое районирование пресноводных водоемов» (1990). Им написаны две первые главы (по объему третья часть книги); совместно с соавторами представлены основные материалы издания «Опыт экологического районирования Рыбинского водохранилища».

А.И. Баканов всегда легко шел на контакт, вникал в любую проблему, осмысливал, помогал представить материал наиболее доходчиво и убедительно. В последние годы его работы были написаны в соавторстве с токсикологами и химиками, совместно с И.А. Скальской и Б.А. Флеровым рассмотрены вопросы таксономического состава зооперифитона и зообентоса, их роли и месте в экосистемах верхневолжских водохранилищ.

Огромный многолетний труд Нины Романовны Архиповой позволил получить новые сведения о видовом богатстве и распределении малощетинковых червей четырех водохранилищ Верхней Волги, биотопической сопряженности и функциональном обилии различных видов. Показано, что в донных биоценозах профундали и литорали водоемов формируются моно- и бидоминантные олиго- и мезомиксные сообщества олигохет. Экспансия и обилие доминирующих видов обусловлены наличием подходящих биотопов и особенностями биологии червей.

В 1984 г. в состав группы Экологии водных беспозвоночных вошел Григорий Харлампиевич Щербина – выпускник КТИРПиХ, который окончил в 1980 г. Сразу после окончания института он поступил в аспирантуру и изучал бентос оз. Выштынецкого. Результаты семилетних наблюдений легли в основу кандидатской диссертации, которая была успешно защищена в 1985 г. В ИБВВ Г.Х. Щербина продолжил изучение макрозообентоса и начал с наблюдений за его сезонной динамикой на открытых мелководьях Рыбинского водохранилища. Им проводились, возглавлялись и организовывались работы, связанные с мониторингом зообентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Эти исследования являлись продолжением наблюдений, начатых в 50-е гг. прошлого века, еще до строительства Горьковского водохранилища. Они представляют особую ценность,

не имеют аналогов в мире. В 1987–1989 гг. Г.Х. Щербина – участник изучения донных сообществ водоема-охладителя Чернобыльской АЭС, где определялось накопление радионуклеидов и тяжелых металлов в организмах. В 1990–1997 гг. Г.Х. Щербиной были организованы и проведены круглогодичные исследования зообентоса прибрежья Рыбинского водохранилища. Было собрано более 600 проб. Исследования такого объема на мелководье были произведены впервые.

С 1993 по 1997 г. Григорий Харлампиевич участник Российско-Американского проекта по изучению антропогенного воздействия на водные экосистемы. Одновременно в этом плане изучались Шекснинский плес, подверженный загрязнению промышленной зоны г. Череповца, Горьковское водохранилище в районах загрязнения – ниже крупных городов. Параллельно велись эксперименты по разработанной Г.Х. Щербиной методике – оценке влияния тяжелых металлов на макрозообентос и рыб-бентофагов, а также накопление тяжелых металлов кормовыми организмами и рыбами. Г.Х. Щербина постоянно руководит студентами, молодыми специалистами, соискателями, аспирантами. В настоящее время им обобщаются обширные материалы по состоянию макрозообентоса Верхней Волги.

В 1989 г. уже голосованием коллектива заведующей лабораторией была избрана И.К. Ривьер. С 1989 по 1994 г. в лаборатории разрабатывались программы Министерства экологии и природных ресурсов РСФСР «Экология водоемов в условиях интенсивного антропогенного воздействия (промышленные стоки)» и «Разработка критериев и методов оценки состояния и динамики водных экосистем по показателям биоразнообразия для целей экологического мониторинга». Под редакцией И.К. Ривьер вышли сборники трудов «Современное состояние экосистемы озера Неро» (1991) и «Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия» (1993).

С 1991 по 1994 г. по гранту государственных научно-технических программ в лаборатории выполнялась тема «Экологическая безопасность России». Было произведено пять комплексных экспедиций по изучению акваторий ниже городов Череповец и Тверь, где отмечалось наибольшее влияние промышленных и бытовых стоков. Исследованы около 30-ти гидрологических, гидрохимических и гидробиологических показателей качества воды, характери-

зующих влияние сточных вод. Обработка, обобщение и осмысление материалов легли в основу отчетов, опубликованы многочисленные статьи. И.К. Ривьер (гидробиология) совместно с А.С. Литвиновым (гидрология, гидрохимия) принимали участие в нескольких конференциях по водной экологии и качеству среды. Обобщение результатов исследований на водоемах позволили выделить и оконтурить «токсические зоны», где гидробиологические процессы искажены, «зоны повышенной продуктивности – эвтрофные», где процессы антропогенного эвтрофирования наиболее выражены, а также обширную зону «относительного экологического благополучия».

В 1989 г. в состав лаборатории вошла Валентина Ивановна Лазарева – гидробиолог Дарвинского заповедника, где она интенсивно и успешно занималась изучением малых озер. Исследования этих озер совпало с возросшим интересом к закислению пресных вод под воздействием кислых осадков. В 1991 г. Валентиной Ивановной была защищена кандидатская диссертация по этой теме. На обширном материале было показано, что рН ниже 6 вызывает «олиготрофизацию» водоемов. Изменение зоопланктона водоема связано не столько с изменением рН среды, а определяется всем комплексом факторов, сопутствующих ацидификации водных экосистем.

В последующем для оценки уровня закисления озер использовались методы с учетом особенностей геоморфологии водосборов; 20-летние ряды наблюдений на озерах позволили В.И. Лазаревой произвести анализ всего зоопланктона с применением индекса плотности, различных модификаций индекса биоценотического сходства и т.д. География работ расширилась, сборы велись на озерах Вологодской области, в Карелии, исследовался зоопланктон Рыбинского водохранилища, оз. Неро. В.И. Лазарева успешно публикует свои материалы, выступает на конференциях.

Евгения Александровна Соколова, окончив Ярославский Университет в 1979 г., как гидробиолог первые годы занималась изучением зоопланктона Куйбышевского водохранилища, освоила методики, видовой состав. Однако большой задел исследований по микробиологии – курсовая, дипломная работы под руководством В.И. Романенко, а затем большой срок работы в лаборатории Микробиологии позволили ей стать специалистом-микробиологом по изучению процессов сульфатредукции в водоемах различного типа. По этой проблеме Е.А. Соколова защитила кандидатскую диссертацию.

Как сотрудник лаборатории Экологии водных беспозвоночных с 1994 г. Е.А. Соколова с успехом занимается исследованием зоопланктона Рыбинского водохранилища по материалам стандартных сборов, параллельно изучает тонкие вопросы структуры популяций и распределения северного вселенца – лимносиды, экология и биология которого до сих пор оставались неизвестными.

В 1989 г., окончив Ярославский Университет, в состав лаборатории Экологии водных беспозвоночных вошла Светлана Николаевна Перова. Продолжая тему своей дипломной работы по зообентосу, она приступила к исследованию беспозвоночных дна в Горьковском водохранилище, продолжая традиционные работы лаборатории, начатые еще в середине 50-х гг. прошлого столетия. К началу оформления своей диссертационной работы по макробентосу Горьковского и Рыбинского водохранилищ, С.Н. Перовой было опубликовано 24 работы. В 2004 г. диссертационная работа была успешно защищена. Ею установлены закономерности развития макрозообентоса в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, которые проявились в увеличении биоразнообразия (в Рыбинском с 80-х гг. 20-го столетия) с 36 до 78 видов, и биомассы в Горьковском водохранилище на русле с 5.0 г/м² (1956 г.) до 33.0 г/м² (2000 г.).

Владимир Анатольевич Гусаков приступил к работе в качестве гидробиолога, окончив Киевский Госуниверситет в 1990 г. Ему была предложена тема, которую в 1978 г. Ф.Д. Мордухай-Болтовской назвал в качестве приоритетной – изучение мейобентоса. Мейобентос – одно из наиболее трудно поддающихся исследованию сообществ. Населяющий наилот и верхний горизонт дна мейобентос включает в себя как целые типы (тихоходки), классы (нематоды, олигохеты), так и массу отрядов, семейств и родов – всего более 200 видов. Как переходное сообщество, включающее покоящиеся стадии планктонных гидробионтов (копепод, ветвистоусых, коловраток), мейобентос требует круглогодичного наблюдения, сборов материала в течение всего подледного периода. Как сообщество, расселенное по всему дну, от уреза воды до русловых и озерных глубин, мейобентос должен собираться по всему дну водоема, включая осушную зону, где он продолжает сохранять жизнеспособность в течение нескольких месяцев до нового залития. Новые сведения по биологии и экологии этого сообщества позволили В.А. Гусакову представить в 2002 г. к защите кандидатскую диссертацию. Исследования мейобентоса – один из

самых малочисленных разделов среди гидробиологических работ. Однако важность изучения этого составного и пограничного сообщества и ценность полученных Владимиром Анатольевичем результатов понимается многими. Так, академик РАН В.Н. Большаков заметил, что к одному из основных достижений лаборатории в первую очередь следует отнести изучение мейобентоса в водохранилищах, как особом типе водоемов.

Александр Витальевич Крылов вошел в состав лаборатории в 1989 г., имея большой опыт экологических наблюдений в природе, работы в школе и на станции юных натуралистов, чтения курсов экологии и проведения практических занятий. Ему было предложено изучение проблемы малых рек. Действительно, малые реки на протяжении всей истории гидробиологических работ в ИБВВ РАН оказались вне внимания сотрудников. Труднодоступные, с неразработанной методикой гидробиологических исследований малые реки были «белым пятном» среди водных объектов. Пристальное их изучение А.В. Крыловым совпало с экспансией бобров – явлением уникальным, преобразующим реки из быстрых потоков в огромные пруды. Знаменательно совпадение явлений, хотя и разномасштабных, но единых по экологической сущности. Расширение и интенсификация гидробиологических исследований в лаборатории в 1953–1955 гг. совпали с преобразованием Средней Волги в водохранилища, с формированием каскада Волжских водохранилищ. Почти через 50 лет образование каскадов прудов на малых реках совпало с началом их интенсивного изучения. А.В. Крылов в период своих работ на малых реках Ярославской, Вологодской, Московской, Псковской, Брянской, Ивановской и других областей сумел организовать комплексные исследования качества воды и состояния сообществ гидробионтов. Малые реки самые первые и ранимые водные объекты, на которые обрушивается воздействие человека, проявляющееся в особо многочисленных и порой необратимых нарушениях их хрупкой среды.

Анна Геннадьевна Кирдяшева исследует биологию и экологию ветвистоусых ракообразных р. *Daphnia* в акватории Рыбинского водохранилища и многочисленных водоемах и водотоках его бассейна.

Важное место в работе сотрудников лаборатории занимает пестование студентов, которые впоследствии становятся аспирантами, исследования которых полностью вписываются в основные направления лабораторной тематики. Так, Екатерина Геннадьевна Пря-

ничникова проводит полевые и экспериментальные исследования биологии и экологии двух видов-вселенцев – *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*, а Светлана Михайловна Смирнова продолжила изучение зоопланктона оз. Неро на современном этапе.

Бессменные и преданные исследовательскому делу И.М. Лебедева и Н.К. Овчинникова пришли в лабораторию почти одновременно, в 1971 и 1972 гг., когда ее возглавлял Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской. Ирина Михайловна Лебедева, получив среднее специальное образование (Пошехонский сельхоз. техникум) и имея склонность к биологии, быстро освоила сбор, определение организмов и математическую обработку проб зоопланктона и в течение 25 лет производила эту ответственную работу. И.М. Лебедеву отличает организованность и обязательность, чем она служит достойным примером молодежи.

Надежда Константиновна Овчинникова, имеющая неполное высшее образование, овладела всеми методиками сбора зоопланктона, факторов среды, обработки проб, профессионального изготовления рисунков, таблиц. Кроме этого, она бессменно управляется со всеми материальными ценностями лаборатории.

Долгие годы верным помощником в исследованиях А.И. Баканова была Нина Андреевна Волгина. На ее плечи ложилась работа, как по сбору проб, так и по их первичной обработке. В настоящее время Нина Андреевна оказывает помощь в разборе многочисленных проб макрозообентоса.

Неоценимую помощь в сборе и первичной обработке материалов по зарослевой фауне, набору текстов статей и отчетов оказывает Алла Михайловна Струнникова, которая за десятилетие работы в лаборатории стала прекрасным лаборантом-исследователем.

В настоящее время в составе лаборатории трудятся 18 человек:

Ривьер Ирина Константиновна – д.б.н., г.н.с.

Скальская Ираида Александровна – д.б.н., гл. н.с.

Щербина Георгий Харлампиевич – к.б.н., в.н.с.

Лазарева Валентина Ивановна – в.н.с., к.б.н.

Гусаков Владимир Анатольевич – с.н.с., к.б.н.

Перова Светлана Николаевна – к.б.н., с.н.с.

Столбунова Валентина Никитична – к.б.н., с.н.с.

Соколова Евгения Александровна – к.б.н., с.н.с.

Жгарева Нина Николаевна – с.н.с.

Архипова Нина Романовна – н.с.

Кирдяшева Анна Геннадьевна – м.н.с.

Пряничникова Екатерина Геннадьевна – ст. лаборант-исследователь.

Смирнова Светлана Михайловна – аспирант.

Овчинникова Надежда Константиновна – ведущий инженер.

Лебедева Ирина Михайловна – ведущий инженер.

Струнникова Алла Михайловна – ст. лаборант-исследователь.

Волгина Нина Андреевна – ст. лаборант-исследователь.

Крылов Александр Витальевич – д.б.н., в.н.с.

ОБ ЭКОЛОГИИ КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЕЙ (ANNELIDA: OLIGOSCHAETA, ARHANONEURA), ОБИТАТЕЛЕЙ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

© 2007 г. Н.Р. Архипова

*ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
arhip@ibiw.yaroslavl.ru*

По собственным и литературным данным представлены сведения о фауне малощетинковых червей и афанонеур водных объектов в бассейне Верхней и Средней Волги (52–62° с.ш. и 30–48° в.д.). Всего зарегистрировано 113 видов из 10 семейств. Наиболее изучен и многочислен видовой состав семейств Naididae (45 видов) и Tubificidae (31 вид). Фауна олигохет и афанонеур в регионе состоит преимущественно из широко распространенных видов. Число видов выше в наиболее исследованных природных комплексах – водохранилищах (95 видов), реках (82) и озерах (80). По состоянию изученности фауны к началу 21-го века в регионе выделены экологические группы по распространению видов, приуроченности их к определенным биотопам и условиям среды. Процесс формирования фауны малощетинковых червей и афанонеур в волжских водохранилищах происходит по пути адаптации различных видов, обитавших в р. Волге, ее притоках и других водных системах ее бассейна, к изменившимся условиям существования.

ВВЕДЕНИЕ

Малощетинковые черви (Oligochaeta, Annelida) населяют континентальные водотоки и водоемы различного типа, литораль и сублитораль морей и влажный субстрат материков. В пресноводных объектах среди беспозвоночных животных олигохеты играют важную роль в структурно-функциональной организации экосистем: – занимают одно из первых мест по видовому разнообразию и количественному развитию; – в значительной степени определяют темпы илообразования и минерализации донных осадков, процессы самоочищения экосистем; – активно участвуют в возвращении в круговорот растворенных веществ покоящихся в осадках органических и минеральных компонентов;

- представляют ценный кормовой объект для хищных беспозвоночных и бентосоядных рыб;
- служат промежуточными, дополнительными и резервуарными хозяевами различных гельминтов, половозрелые стадии которых вызывают опасные заболевания ценных промысловых рыб и водоплавающей птицы;
- известны виды с хищным и паразитическим образом жизни.

Определенные виды олигохет и их сообщества имеют немало важное значение в мониторинге, типологии и оценке санитарного состояния водотоков и водоемов. Сведения об экологии различных видов могут быть успешно использованы в разработке системы мер рациональной эксплуатации природных комплексов и сохранения естественных биофондов.

Целенаправленное изучение малощетинковых червей в бассейне р. Волги было начато в конце 19-го – начале 20-го веков и по времени совпало с появлением в России пресноводных стационаров. Первая сводка о состоянии изученности группы в р. Волге и ее бассейне представлена в монографии А.Л. Бенинга (1924). К началу 21-го века, более чем за 100-летний период исследований, накоплен значительный и разнокачественный литературный материал по фауне и экологии олигохет в различных водных объектах волжского бассейна. Неоценимый вклад в изучение малощетинковых червей внесли Д.А. Ласточкин (1927а, б, 1930, 1935, 1936, 1944, 1949 и др.), И.И. Малевич (1927, 1929, 1940, 1952, 1956 и др.).

В водохранилищах волжского бассейна эколого-фаунистические исследования олигохет проводятся с момента возникновения водоемов. Однако, несмотря на многолетние наблюдения, группа остается недостаточно изученной, что в немалой степени может быть обусловлено трудоемкостью сбора и обработки полевого материала, а также сложностью идентификации червей. Некоторые специальные обобщающие сведения о составе и степени изученности фауны олигохет в водохранилищах и других водных объектах Верхней и Средней Волги представлены ранее (Архипова, 2005).

Основная цель настоящей работы заключается в изучении путей и особенностей формирования фауны олигохет в водохранилищах Верхней и Средней Волги. В соответствии с намеченной целью были поставлены следующие задачи:

- обобщить сведения о видовом составе малощетинковых червей в разнообразных по экологическому статусу водных объектах Верхней и Средней Волги;
- выявить ареалы распространения различных видов;
- установить экологические типы и жизненные формы олигохет;
- определить фаунистическое сходство водных объектов;
- проследить процесс формирования фауны олигохет в водохранилищах;
- оценить степень изученности группы на территории региона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Использованы материалы собственных наблюдений и литературные данные по фауне и экологии олигохет и афанонур водных объектов, расположенных в бассейне Верхней и Средней Волги на территории двадцати административно-территориальных субъектов (52–62° с.ш. и 30–48° в.д.).

Собственные многолетние данные получены автором в результате сбора дночерпательных количественных проб макро- и мейобентоса в литорали и профундали четырех волжских водохранилищ: Ивановского, Угличского, Рыбинского и Чебоксарского (Архипова, 2005), а также в реках, пруда и озерах Верхней Волги.

Использованы сведения об олигохетах, представленных автору для определения сотрудниками ИБВВ РАН И.А. Скальской (Рыбинское водохранилище), А.И. Бакановым (р. Ока), С.Н. Перовой (озера Владимирской области) и Нижегородского Государственного университета А.А. Кравченко (Горьковское водохранилище).

В общей сложности проанализировано около 100 тыс. особей олигохет из 370 проб с 215 станций. Для идентификации животных использовали классические определители и работы по фауне и таксономии олигохет (Sperber, 1950; Чекановская, 1962; Brinkhurst, Jamieson, 1971; Тимм, Попченко, 1978; Тимм, 1987 и др.). Неполовозрелые особи некоторых фенотипически близких видов тубифицид идентифицированы по щетинковому аппарату (Архипова, 1996).

Семейства Aeolosomatidae и Potamodrilidae рассматриваются в классе Polychaeta (подкласс Aphanoneura, отряд Aeolosomatida) (Fauchald, Rouse, 1997; Rouse, Fauchald, 1997; Семерной, 2004). В связи с особенностями морфологии эолосоматид и потамодрилид вопрос о филогенезе и таксономическом статусе их долгое время ос-

тавался дискуссионным. Ранее представители этих семейств, как примитивные олигохеты, включались в классические труды и определители (Stephenson, 1930; Чекановская, 1962; Bunke, 1967; Hrabě, 1981 и др.).

Таксономические списки олигохет и афанонеур составлены для 15 групп водных объектов. Пойменные и стоячие водоемы, для которых в литературе не указан тип, объединены в две синтетические группы. В таксономические списки включены некоторые виды: 1) по провизорному определению, 2) нахождение которых в регионе сомнительно, 3) валидность которых спорна или не подтверждена. Для четырех семейств кольчатых червей приводятся также виды, идентифицированные лишь до рода и семейства. Игнорированы сомнительные виды: указанные как новые для науки *Mesenchytraeus nodularis* (Грандильевская-Дексбах и др., 1928; Ласточкин, 1930) и *Chaetogaster fluviatilis* (Ласточкин, 1936), зарегистрированный по провизорному определению *Aeolosoma aurigena* (Плотников, 1901).

Автором в водоемах и водотоках региона обнаружено 57 видов из 32 родов и шести семейств, в их числе 55 видов – в водохранилищах (Архипова, 2005), *Nais barbata* – оз. Плещеево и *Rhynchelmis limosella* – р. Нерль и прудах Ярославской области.

Степень сходства фауны кольчатых червей водных экосистем определяли по модифицированному коэффициенту общности Жаккара (Митропольский, Мордухай-Болтовской, 1975): $C = (c \times 100)/d$, где c – число видов, общих между двумя биоценозами, d – общее число видов, обнаруженных в обоих биоценозах.

Для экологической характеристики червей по отношению к проточности использована терминология, предложенная Н.В. Фоменко (1972). Экологический тип вида (в том числе провизорно) устанавливали по биотопической приуроченности.

Классификация жизненных форм Lumbricidae дана по И.И. Малевичу (1956) и Т.С. Перель (1979).

Понятие *местообитание вида* трактуется как «пространственно ограниченная совокупность условий *абиотической* и *биотической* среды, обеспечивающая весь цикл развития особей, популяции или вида в целом» (Реймерс, Яблоков, 1982).

Определения гидрологических терминов, в том числе *водотоки*, *водоемы*, *водные объекты*, приняты по А.И. Чеботареву (1970). В

составе водных объектов рассматриваются водотоки, водоемы, болотные комплексы (болота, топи, торфяники).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Видовое богатство и ареалы распространения олигохет и афанонеур. Фауна олигохет и афанонеур в бассейне Верхней и Средней Волги в изученных экосистемах региона состоит преимущественно из видов, широко распространенных в пределах зоогеографических районов суши, от европейских до всесветных. К настоящему времени зарегистрировано 113 водных, амфибиотических и наземных видов из 53 родов и 10 семейств (табл. 1). Наиболее изучены и доминируют по видовому составу семейства Naididae (45 видов) и Tubificidae (31 вид). В других семействах известно от 1 до 11 видов. По одному виду содержат семейства Potamodrilidae и Protoparidae. Наидиды преобладают по видовому богатству во всех водных объектах. Тубифициды выступают как субдоминанты в родниках, ручьях, реках, озерах, прудах и водохранилищах, уступают свое место по числу видов элосоматидам в канавах, временных и заболоченных водоемах и болотах, случайны (1 вид) в колодцах и отсутствуют в торфяниках.

Наибольшее число видов, включая виды, найденные на побережье, зарегистрировано в экосистемах водохранилищ, рек и озер – соответственно 95, 82 и 80 видов. Видовое богатство и экологическая неоднородность фауны олигохет и афанонеур этой группы водоемов и водотоков связаны с их более крупными размерами и большим разнообразием биотопов по сравнению с экосистемами других типов, в фауне которых известно от 6 до 48 видов. Наименьшее количество видов отмечено в экстремальных условиях обитания червей – в колодцах (6 видов) и торфяниках (7 видов). Там характерно максимальное биотопическое упрощение и присутствие эврибионтных и специфичных видов. В малых лотических водных объектах (родниках, ручьях), лимнических и близких к ним по гидрологии (колодцах, лужах, канавах, прудах) видовое богатство червей возрастает по мере структурного усложнения и повышения стабильности экосистем. В деградирующих водных экосистемах – заболоченных водоемах и болотах – происходит некоторое сокращение числа видов, однако, видовое разнообразие в них остается достаточно высоким (38 видов).

Таблица 1. Таксономический состав подкласса Oligoschaeta и подкласса Arhanopecta в водных объектах Верхней и Средней Волги

Таксон	Po	Pу	Ре	ПВ	СВ	Оз	Лү	Ка	Ко	Пр	Ст	Во	ЗВ	Бо	То
ТИП ANNELIDA															
Класс CLITELLATA															
Подкласс OLIGOSCHAETA Grube, 1850															
ОТРЯД NAIDOMORPHA Čekanovskaja, 1962															
СЕМ. NAIDIDAE BENHAM, 1890															
Подсем. Naidinae Lastoĉkin, 1921															
<i>Sylaria lacustris</i> (Linnaeus, 1767)	+	+	+	+	+ ²⁾	+	+	+	+	+	-	+ ¹⁾	+	+	-
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin, 1907)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt, 1847)	+	-	+	+	+	+	-	+	-	+	+	+	-	-	+
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovský, 1884)	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>V. intermedia</i> (Bretscher, 1896)	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>V. macrochaeta</i> (Lastoĉkin, 1921)	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855)	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Dero digitata</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	-	+	+ ³⁾	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>D. dorsalis</i> Ferronière, 1899	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>D. obtusa</i> Udekem, 1855	-	+	+	-	-	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Aulophorus furcatus</i> (Oken, 1815)	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+	-
<i>Nais pseudobutusa</i> Piguet, 1906	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-	+ ¹⁾	-	+	-
<i>N. barbata</i> Müller, 1774	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+ ¹⁾	-	+	-
<i>N. simplex</i> Piguet, 1906	+	-	+	-	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-
<i>N. behningi</i> Michaelsen, 1923	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>N. communis</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-
<i>N. elinguis</i> Müller, 1774	+	+	+	+	-	+	+ ²⁾	-	+	+	-	+	-	+	-
<i>N. variabilis</i> Piguet, 1906	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	+ ¹⁾	-	+	+ ⁴⁾

[illegible]

Таксон	Рo	Рy	Рe	ПВ	СВ	Оз	Лу	Ка	Ко	Пр	Ст	Во	ЗВ	Бо	То
<i>P. amphibiotica</i> Lastöckin, 1927	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>P. bilobata</i> (Bretscher, 1903)	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-
<i>P. rosea</i> (Piguet, 1906)	-	-	+	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+	+	-
? <i>P. menoni</i> (Aiyer, 1929)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
СЕМ. TUBIFICIDAE VEJDOVSKÝ, 1884															
Подсем. Rhyacodrilinae Hrabě, 1963															
<i>Rhyacodrilus coccineus</i> (Vejdovský, 1876)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Bothrioneurum vejdoxkyanum</i> Štolc, 1886	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Branchiura sowerbyi</i> Beddard, 1892	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
? <i>Monopylephorus limosus</i> (Hatai, 1898)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Подсем. Tubificinae Eisen, 1879															
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher, 1899	-	-	+	+	-	+	+	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>A. pigueti</i> Kowalewski, 1914	-	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>A. pluriseti</i> (Piguet, 1906)	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
? <i>A. japonicus</i> Yamaguchi, 1953	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Peipsidrilus pusillus</i> Timm, 1977	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>T. ignotus</i> (Stolc, 1886)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. smirnowi</i> Lastöckin, 1927	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. newaensis</i> (Michaelsen, 1902)	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879	-	-	+	+	-	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Emboloccephalus velutinus</i> (Grube, 1879) *	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel, 1868	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+	-
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède, 1862	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>L. parvus</i> Southern, 1909 **	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>L. profundicola</i> (Verrill, 1871)	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-

[illegible]

Таксон	Рo	Рy	Рe	ПВ	СВ	Оз	Лy	Ка	Ко	Пр	Ст	Во	ЗВ	Бо	То
<i>M. sp.</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Enchytraeidae gen. sp.	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
ОТРЯД LUMBRICOMORPHA Benham, 1890															
СЕМ. LUMBRICULIDAE VEJDovsky, 1884															
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lamprodrilus isoporus</i> Michaelsen, 1901 *	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparède, 1862	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhynchelmis tetralheca</i> Michaelsen, 1920	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>R. limosella</i> Hoffmeister, 1843	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lumbriculidae gen. sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
СЕМ. BRANCHIOBELLIIDAE GRUBE, 1851															
<i>Branchiobdella pentodonta</i> Whitman, 1882	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. sp.</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
СЕМ. CRIODRILIDAE VEJDovsky, 1884															
? <i>Criodrilus lacuum</i> Hoffmeister, 1845	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
СЕМ. LUMBRICIDAE CLAUS, 1876															
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	+	+	+	-	-	(+)	-	(+)	-	(+)	-	+	-	+	-
<i>Aporrectodea caliginosa</i> (Savigny, 1826)	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-
<i>A. longa</i> (Ude, 1885)	-	-	(+)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. rosea</i> (Savigny, 1826)	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Allolobophora chlorotica</i> (Savigny, 1826)	-	-	(+)	-	-	(+)	-	-	-	-	-	(+)	-	(+)	-
<i>Dendrobaena octaedra</i> (Savigny, 1826)	+	+	(+)	-	-	(+)	-	-	-	-	-	(+)	-	+	-
<i>Dendrodrilus rubidus</i> (Savigny, 1826)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	+	-
<i>Octolasion lacteum</i> (Örley, 1885)	-	-	(+)	-	-	(+)	-	-	-	-	-	+	-	(+)	-
<i>Lumbricus castaneus</i> (Savigny, 1826) ***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. rubellus</i> Hoffmeister, 1843	-	-	(+)	-	-	(+)	-	-	-	(+)	-	(+)	-	(+)	-

Таксон	Рo	Рy	Рe	ПВ	СВ	Оз	Лу	Ка	Ко	Пр	Ст	Во	ЗВ	Бо	То
<i>L. terrestris</i> Linnaeus, 1758 ***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(+)	-	-	-
ТИП ANNELIDA															
Класс POLYCHAETA															
Подкласс APHANONEURA Vojdovsky, 1884															
ОТРЯД AEOLOSOMATIDA															
СЕМ. AEOLOSOMATIDAE BEDDARD, 1895															
<i>Aeolosoma hemprichi</i> Ehrenberg, 1828	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+ ¹⁾	-	+	+
<i>A. quaternarium</i> Ehrenberg, 1828	-	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>A. niveum</i> Leydig, 1865	-	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>A. headleyi</i> Beddard, 1888	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-
<i>A. variegatum</i> Vojdovsky, 1884	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	-
<i>A. tenebrarum</i> Vojdovsky, 1884	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
<i>A. travancorensis</i> Aiyer, 1926	-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-	-
<i>A. sp.</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+ ¹⁾	-	-	-
<i>Rheomorpha neiswestnovae</i> (Lastočkin, 1935)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
СЕМ. POTAMODRILIDAE BUNKE, 1967															
<i>Potamodrilus fluvialis</i> (Lastočkin, 1935)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Примечание. В графе 1 подчеркнуты виды, впервые зарегистрированные автором в регионе; вопросительный знак рядом с таксоном указывает на его провизорное определение. Вид, обозначенные звездочками: * нахождение в регионе сомнительно, ** валидность не подтверждена, *** в ряде литературных источников не указан тип водных объектов. В графах 2-16: Рo – родники, Рy – ручьи, Рe – реки и протоки, ПВ – пойменные водоемы, СВ – стоячие водоемы, Оз – озера, Лу – лужи, Ка – канавы, Ко – колодцы, Пр – пруды, Ст – ставки (запруды), Во – водохранилища, ЗВ – заросшие и заболоченные водоемы, Бо – болота и топи, То – торфяники; 1) также – в каналах, 2) – ямах, 3) – временных водоемах, 4) – сфагновых зарослях; «+» – присутствие вида в пробах, «(+)-» – виды найдены на побережье, вблизи водоемов и водотоков, по краю болот и на затопленной суше, «-» – отсутствие вида в пробах, «+?» – нахождение вида в лужах сомнительно.

По широте распространения в водных объектах региона можно наметить 6 экологических групп олигохет и афанонеур. Группы выделены по имеющейся регистрации видов в различных экосистемах.

I группа: повсеместно встречающиеся виды. Объединяет типичных лимнофилов *Nais communis*, *N. variabilis*, *Chaetogaster diastrophus*, *Lumbriculus variegatus*, которые отмечены почти во всех рассматриваемых экосистемах. В крайних границах обитания виды зарегистрированы в сходных условиях: болота, сфагновые заросли, торфяники.

II группа: широко распространенные виды. Включает 24 эвривалентных вида, которые освоили разнообразные экосистемы, однако, пока не отмечены в некоторых крайних, экологически разнотипных границах обитания: в родниках, ручьях, лужах, колодцах, болотах и торфяниках. В группу входят *Aeolosoma hemprichi*, *A. niveum*, *A. variegatum*, *Stylaria lacustris*, *Ripistes parasita*, *Vejdovskyella comata*, *Slavina appendiculata*, *Dero digitata*, *D. obtusa*, *Nais pseudobutusa*, *N. barbata*, *N. simplex*, *Ophidonais serpentina*, *Chaetogaster diaphanus*, *Ch. crystallinus*, *Ch. langi*, *Ch. limnaei*, *Pristina longiseta*, *P. aequiseta*, *P. rosea*, *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus claparedeanus*, *L. hoffmeisteri*, *Eiseniella tetraedra*.

III группа: виды с ограниченным распространением. Самая большая группа, состоящая из 59 видов, не попадающих в предыдущие две группы и не показывающих приуроченности к определенным экосистемам.

Из представителей двух наиболее изученных и многочисленных по видовому составу семейств Naididae и Tubificidae сюда вошли виды, которые отмечены как редкие или спорадически встречающиеся, а также распространенные довольно широко, но не найденные пока в некоторых малых естественных и искусственных экосистемах, во временных и заболоченных водоемах, болотах и торфяниках. Из нандид отмечены *Arcteonais lomondi*, *Vejdovskyella macrochaeta*, *Dero dorsalis*, *Aulophorus furcatus*, *Nais pardalis*, *Specaria josinae*, *Haemonais waldvogeli*, *Uncinaiis uncinata*, *Homochaeta naidina*¹, *Paranais simplex*, *P. frici*, *Pristina foreli*², *P. breviseta*, *P. amphibiotica*, *P. bilobata*, *P. menoni*. Среди тубифицид зарегистрированы *Bothrioneu-*

¹ Сомнительный вид (Timm, 2005).

² Рассматривается как экоморфа *P. aequiseta* (Loden, Harman, 1980).

rum vej dovsky an um, Branchiura sowerbyi, Monopylephorus limosus, Aulodrilus limnobius, A. pigueti, A. pluriseta, A. japonicus, Peipsidrilus pusillus, Tubifex smirnowi, Spirosperma ferox, Embolocephalus velutinus, Psammoryctides albicola, Potamotheix bavaricus, P. hammoniensi s.

Группа объединяет виды из малоизученных семейств: Aeolosomatidae (*Aeolosoma quaternarium, A. headleyi, A. tenebrarum, A. travancorens e*), Enchytraeidae (*Cognettia sphagnetorum, Henlea ventriculosa, H. stoll i, Fridericia callosa, F. leydigi, Enchytraeus albidus*³, *E. buchholzi, Marionina argentea, M. lobata*), Lumbriculidae (*Lamprodrilus isoporus, Stylo drilus heringianus, Rhynchelmis tetratheca, R. limosella*), Branchiobdellidae (*Branchiobdella pentodonta*), а также наземные виды семейства Lumbricidae (*Aporrectodea caliginosa, A. longa, A. rosea, Allolobophora chlorotica, Dendrobaena octaedra, Dendrodrilus rubidus, Octolasion lacteum, Lumbricus castaneus, L. rubellus, L. terrestris*), обитающие на побережье вблизи водотоков, водоемов, по краю болот и изредка попадающие в воду. В группу включен *Criodrilus lacium*, указанный по провизорному определению для Москвы-реки (Малевич, 1956).

IV группа: типично речные виды (виды, приуроченные главным образом к рекам и другим проточным системам). Группа включает 13 реофилов и лимно-реофилов, которые обитают в реках, водоемах поймы (прудах и озерах), водохранилищах, попадают ся во внепойменных озерах с разной степенью проточности, в том числе замкнутых. Это *Vej dovskyella intermedia, Nais bretscheri, Amphichaeta sannio, Chaetogaster setosus, Rhyacodrilus coccineus, Tubifex ignotus, T. newaensis, Limnodrilus parvus*⁴, *L. profundicola, Isochaetides michaelseni, Psammoryctides barbatus, Potamotheix bedoti, Ilyodrilus templetoni*. В группу провизорно включен типичный лимнофил *Limnodrilus udekemianus*. Он встречается преимущественно в водотоках (родниках, ручьях, реках) и проточных водоемах, а также в пойменных прудах, непроточных озерах и болотах, в своем генезисе тесно связанными с реками.

V группа: специфически (?) речные виды. Объединяет 11 видов с разным экологическим статусом по отношению к проточно-

³ Наземный почвенный вид (Timm, 2005). Регистрация в водной среде возможна по ошибочным определениям.

⁴ Рядом исследователей рассматривается как экоморфа *L. hoffmeisteri*.

сти. Они отмечены пока преимущественно в реках и водохранилищах региона. В их число входят *Rheomorpha neiswestnovae*, *Potamodrilus fluviatilis*, *Nais behningi*, *Piguetiella blanci*, *Amphichaeta leydigi*, *Chaetogaster krasnopolskiae*, *Psammoryctides moravicus*, *Potamothrix heuscheri*, *P. moldaviensis*, *P. vejovskyi*, *Propappus volki*.

VI группа: характерные ключевые виды. В регионе отмечен один вид *Nais elinguis*. Он приурочен к родникам, однако, встречается и в более крупных водотоках и водоемах в местах выхода ключевых источников, в условиях удовлетворительной проточности и волнового воздействия.

Состав вышеуказанных экологических групп червей по семействам представлен в табл. 2. Приведенная схема, несомненно, будет претерпевать изменения в процессе дальнейшего изучения фауны.

Таблица 2. Фаунистический состав экологических групп олигохет и афанонеур в регионе

Семейство	Число видов в группе					
	I	II	III	IV	V	VI
Naididae	3	17	16	4	4	1
Tubificidae	0	3	14	10	4	0
Propappidae	0	0	0	0	1	0
Enchytraeidae	0	0	9	0	0	0
Lumbriculidae	1	0	4	0	0	0
Branchiobdellidae	0	0	1	0	0	0
Criodrilidae	0	0	1	0	0	0
Lumbricidae	0	1	10	0	0	0
Aeolosomatidae	0	3	4	0	1	0
Potamodrilidae	0	0	0	0	1	0
Всего	4	24	59	14	11	1

2. Приуроченность к определенным биотопам и руководящим условиям среды. По имеющимся сведениям в фаунистических комплексах малоцетинковых червей и афанонеур в водных объектах региона число видов с узкой экологической специализацией невелико. Это, прежде всего, свободно живущие стенобионты, полиреофильные псаммофилы *Potamodrilus fluviatilis* и *Chaetogaster krasnopolskiae*. К ним присоединяются бранхиобделлиды, обитающие на речных раках, и *Chaetogaster limnaei*, ведущий комменсально-паразитический образ жизни на брюхоногих моллюсках. Большинство видов, судя по разнообразию освоенных ими экосистем и биото-

пов, в той или иной степени эврибионтны. Однако и среди них отчетливо или пока провизорно просматривается приуроченность к определенным условиям обитания (табл. 3). Неясен экологический статус некоторых редких и проблемных в регионе представителей фауны.

По предпочтению видами определенных условий среды в пределах одной экосистемы выделены девять экологических групп (типов) червей. Анализ фаунистических комплексов водных объектов показал, что проточность биотопов при прочих благоприятных условиях обитания – первостепенный фактор, определяющий видовой состав червей и их количественное развитие. Среди свободно живущих видов по приуроченности их к биотопам с определенной проточностью зарегистрированы поли-, α -мезо, β -мезо- и лимно-реофилы, типичные лимнофилы и водные политопы. Седьмая группа объединяет виды, ведущие комменсально-паразитический образ жизни на водных животных. Восьмая группа – земноводные виды. Их биотопы расположены в воде и во влажной почве побережья водотоков и водоемов, во мхах болот и дистрофирующих озер. Девятая группа включает наземные виды, обитающие на побережье и участках суши вблизи водных объектов и изредка попадающие в воду. Десятая группа представлена редкими и проблемными видами неопределенного экологического типа.

Преобладают по видовому богатству типичные лимнофилы – 47 видов из 5 семейств. В составе прочих групп отмечено от 2 до 14 видов. Видовое богатство реофилов и лимно-реофилов (33 вида из 7 семейств) отчетливо ниже такового типичных лимнофилов. В группу водных политопов объединены наидиды, нашедшие для себя благоприятную среду обитания в контрастных по экологическим условиям водных объектах и биотопах. К ним принадлежат *Nais pseudobutusa*, *N. pardalis*, *Specaria josinae*, *Uncinais uncinata*, *Chaetogaster crystallinus*, *Ch. langi*, *Pristina aequiseti*, *P. bilobata*. Условно в группе рассматриваются сомнительный вид *Homochaeta naidina* и проблемный в регионе *Amphichaeta sannio*. Водные комменсалы и паразиты представлены *Chaetogaster limnaei* и бранхиобделлидами. К видам, ведущим типичный земноводный образ жизни, отнесены *Pristina amphibiotica*, *Henlea ventriculosa*, *Eiseniella tetraedra*.

Таблица 3. Местообитание и экологические типы малощетинковых червей и афанеур

Таксон	Местообитание	Экологический тип вида
ТИП ANNELIDA		
Класс CLITELLATA		
Подкласс OLIGOSCHAETA		
ОТРЯД NAIDOMORPHA		
СЕМ. NAIDIDAE		
Подсем. Naidinae		
<i>Stylaria lacustris</i>	Б, ЭБ, НБ, Пф, Пл	типичный лимнофил (фитофил)
<i>Arteonais lomondi</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (пелофил)
<i>Ripistes parasita</i>	Б, ЭБ, Пф, Пл, С	типичный лимнофил (фитофил)
<i>Vejdovskyella comata</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фито- и бриофил)
<i>V. intermedia</i>	Б, Пф, С	α-мезо-реофил (пелофил)
<i>V. macrochaeta</i>	Б	? типичный лимнофил (пелофил)
<i>Slavina appendiculata</i>	Б, Пф, С	типичный лимнофил (фито- и бриофил, пелофил)
<i>Dero digitata</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фито- и бриофил, пелофил)
<i>D. dorsalis</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фитофил, пелофил)
<i>D. obtusa</i>	Б, Пф, Пл	типичный лимнофил (фитофил, пелофил)
<i>Aulophorus furcatus</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фитофил, пелофил)
<i>Nais pseudobutusa</i>	Б, Пф, Пл, С	полигон (фитофил)
<i>N. barbata</i>	Б, Пф, Пл, С	? типичный лимнофил (фитофил)
<i>N. simplex</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фито- и бриофил)
<i>N. behningi</i>	Б, Пф, Пл	поли-реофил (литофил)
<i>N. communis</i>	Б, Пф, С	типичный лимнофил (фитофил, пелофил)

Таксон	Местообитание	Экологический тип вида
<i>N. elinguis</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u> , <u>Пл</u>	? α-мезо-реофил (? литофил)
<i>N. variabilis</i>	<u>Б</u> , <u>НБ</u> , <u>Пф</u> , <u>Пл</u>	? типичный лимнофил (фитофил)
<i>N. pardalis</i>	<u>Б</u> , <u>НБ</u> , <u>Пф</u> , <u>Пл</u>	полигон
<i>N. bretscheri</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	поли-реофил (литофил)
<i>Specaria josinae</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	полигон (пелофил)
<i>Pignetiella blanci</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	α-мезо-реофил (литофил)
<i>Haemonais walhovgeli</i>	<u>Б</u> , <u>ЭБ</u>	типичный лимнофил (пелофил)
<i>Orphidonais serpentina</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	типичный лимнофил (фитофил, пелофил)
<i>Uncinatis uncinata</i>	<u>Б</u> , <u>ЭБ</u> , <u>Пф</u>	полигон (пелопсаммофил)
<i>Homochaeta naidina</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	? полигон
Подсем. Paranaidinae		
<i>Paranaeis simplex</i>		
<i>P. friei</i>	? <u>Пф</u> , <u>С</u>	? типичный лимнофил (фитофил) ?
Подсем. Chaetogastrinae		
<i>Amphichaeta leydigi</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	α-мезо-реофил (пелофил)
<i>A. sannio</i>	<u>Б</u>	? полигон (пелофил)
<i>Chaetogaster diastrophus</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	типичный лимнофил (фито- и бриофил)
<i>Ch. diaphanus</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u> , <u>Пл</u> , <u>С</u>	типичный лимнофил (фитофил)
<i>Ch. crystallinus</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u> , <u>Пл</u>	полигон
<i>Ch. langi</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u> , <u>Пл</u> , <u>С</u>	полигон
<i>Ch. limnaei</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u> , <u>М</u>	комменсал (зоофаг)
<i>Ch. krasnopolskiae</i>	<u>Б</u>	поли-реофил (псаммофил)
<i>Ch. setosus</i>	<u>Б</u>	поли-реофил
Подсем. Pristiniinae		
<i>Pristina foreli</i>	<u>Б</u> , <u>Пф</u>	типичный лимнофил (фитофил)

Таксон	Местообитание	Экологический тип вида
<i>P. longiseta</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фито- и бриофил)
<i>P. aequiseta</i>	Б, Пф	политоп
<i>P. breviseta</i>	Пф	?
<i>P. amphibiotica</i>	Б, Пф	земноводный
<i>P. bilobata</i>	Б, Пф	политоп
<i>P. rosea</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (фито- и бриофил)
<i>? P. menoni</i>	?	? типичный лимнофил (фито- и бриофил)
СЕМ. TUBIFICIDAE		
Подсем. Rhyacodrilinae		
<i>Rhyacodrilus coccineus</i>	Б	лимно-реофил (пело- и детритофил)
<i>Bothrioneurum vejtdovskyanum</i>	Б	? лимно-реофил (оксифил)
<i>Branchiura sowerbyi</i>	?	?
<i>? Monopylephorus limosus</i>	Б	?
Подсем. Tubificinae		
<i>Aulodrilus limnobius</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (пело- и детритофил)
<i>A. pluriseta</i>	Б	типичный лимнофил (пелофил)
<i>A. pigueti</i>	Б	α-мезо-реофил (пелофил)
<i>? A. japonicus</i>	Б	? типичный лимнофил (пелофил)
<i>Peipsidrilus pusillus</i>	Б	? лимно-реофил
<i>Tubifex tubifex</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (пелофил)
<i>T. ignotus</i>	Б	лимно-реофил (пело- и детритофил)
<i>T. smirnowi</i>	Б	? лимно-реофил (?пелопсаммофил)
<i>T. newaensis</i>	Б	β-мезо-реофил (пелофил)
<i>Spirosperma ferox</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (пело- и детритофил, оксифил)
<i>Emboloscephalus velutinus</i>	Б	типичный лимнофил (пелофил)

Таксон	Местообитание	Экологический тип вида
<i>Limnodrilus clapparedaeus</i>	Б	типичный лимнофил (пело- и детритофил)
<i>L. hoffmeisteri</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (пело- и детритофил)
<i>L. parvus</i>	Б	β-мезо-реофил
<i>L. profundicola</i>	Б	? β-мезореофил (пелопсаммофил)
<i>L. udekemianus</i>	Б, Пф	типичный лимнофил (пело- и детритофил)
<i>Isochaetides michaelsoni</i>	Б	β-мезо-реофил (пелофил)
<i>Psammoryctides albicola</i>	Б, Пф	лимно-реофил (пело- и детритофил)
<i>P. barbatus</i>	Б	лимно-реофил (пело- и детритофил)
<i>P. moravicus</i>	Б	? лимно-реофил (пелофил)
<i>Potamothrix bavaricus</i>	Б	типичный лимнофил (пелофил)
<i>P. bedoti</i>	Б	β-мезо-реофил (пелофил)
<i>P. hammoniensis</i>	Б	типичный лимнофил (пелофил)
<i>P. heuscheri</i>	Б	типичный лимнофил (пелофил)
<i>P. moldaviensis</i>	Б	β-мезо-реофил (пелофил)
<i>P. vejovskyi</i>	Б	? лимно-реофил (пелофил)
<i>Ilyodrilus templetoni</i>	Б	лимно-реофил (пело- и детритофил)
СЕМ. PROPAPPIDAE		
<i>Propappus volki</i>	Б	поли-реофил (псаммофил)
СЕМ. ENCHYTRAETIDAE		
<i>Cognettia sphagnetorum</i>	Б, Пф	? типичный лимнофил (фито- и бриофил)
<i>Henlea ventriculosa</i>	Б?, Пч	? земноводный
<i>H. stollii</i>	Б	? типичный лимнофил
<i>Fridericia callosa</i>	Б, Пч	наземный
<i>F. leydigii</i>	Пф?, Пч	наземный
<i>Enchytraeus albidus</i>	Б?, Пф?, Пч	наземный

Таксон	Местообитание	Экологический тип вида
<i>? E. buchholzi</i>	Б	?
<i>Marionina argentea</i>	Б	? типичный лимнофил (пелопсаммофил)
<i>M. lobata</i>	Б	? типичный лимнофил
ОТРЯД LUMBRICOMORPHA		
СЕМ. LUMBRICULIDAE		
<i>Lumbriculus variegatus</i>	Б, Пф, Пл, ПП	типичный лимнофил (детритофил, фито- и бриофил)
<i>Lamprodrilus isoporus</i>	Б	? типичный лимнофил (оксифил)
<i>Stylodrilus heringianus</i>	Б	? лимно-реофил (оксифил)
<i>Rhynchelmis tetratheca</i>	Б	? лимно-реофил (оксифил)
<i>R. limosella</i>	Б, Пф	лимно-реофил (детритофил, оксифил)
СЕМ. BRANCHIOBELLIDAE		
<i>Branchiobdella pentodonta</i>	Р	Паразит речных раков
СЕМ. CRIODRILIDAE		
<i>? Criodrilus lacuum</i>	Б	лимно-реофил
СЕМ. LUMBRICIDAE		
<i>Eiseniella tetraedra</i>	ПП, Б, Пф	земноводный
<i>Aporrectodea caliginosa</i>	Пч, Б	наземный (почвенный)
<i>A. longa</i>	Пч	наземный (почвенный)
<i>A. rosea</i>	Пч, Б, Пф?	наземный (почвенный)
<i>Allobophora chlorotica</i>	Пч	наземный (почвенный)
<i>Dendrobaena octaedra</i>	ПП, Б, Пф?	наземный (подстилочный)
<i>Dendrodrilus rubidus</i>	ПП	наземный (почвенно-подстилочный)
<i>Octolasion lacteum</i>	Пч, Б	наземный (почвенный)
<i>Lumbricus castaneus</i>	ПП	наземный (подстилочный)
<i>L. rubellus</i>	ПП, Б	наземный (почвенно-подстилочный)

Таксон	Местообитание	Экологический тип вида
<i>L. terrestris</i> ТИП ANNELIDA Класс POLYCHAETA Подкласс APHANONEURA ОТРЯД AEOLOSOMATIDA СЕМ. AEOLOSOMATIDAE <i>Aeolosoma hemprichi</i> <i>A. quaternarium</i> <i>A. niveum</i> <i>A. headleyi</i> <i>A. variegatum</i> <i>A. tenebrarum</i> <i>A. travancorensae</i> <i>Rheomorpha neiswesthovaе</i> СЕМ. POTAMODRILIDAE <i>Potamodrilus fluvialilis</i>	Пч, Б Б, НБ, Пф, Пл Б, ЭБ, Пф, Пл Б, ЭБ, Пф Б, Пф? Б, Пф Б, Пф Б Б, Пф Б	наземный (почвенный) типичный лимнофил (фито- и бриофил) типичный лимнофил (фито- и бриофил) типичный лимнофил (фито- и бриофил) типичный лимнофил (фито- и бриофил) типичный лимнофил (фито- и бриофил) типичный лимнофил (фито- и бриофил) α-мезо-реофил поли-реофил (псаммофил) поли-реофил (псаммофил)

Примечание. В графе 1 вопросительный знак указывает на провизорное определение таксона, в графах 2, 3 – соответственно на провизорное определение местообитания и экологического типа вида или отсутствие конкретных сведений. В графе 2: Б – бентос, НБ – нектобентос, ЭБ – эпибентос, Пф – перифитон, Пл – планктон, С – сесстон, М – брехоногие моллюски, Р – речные раки, Пч – почва, ПП – поверхностные слои почвы и подстилка. Подчеркнуто местообитание, где преимущественно зарегистрирован вид.

К наземным обитателям принадлежат 10 зарегистрированных видов люмбрицид и энхитреиды *Fridericia callosa*, *F. leydigi* и *Enchytraeus albidus*. Таксономическая структура рассматриваемых экологических групп представлена в табл. 4.

Таблица 4. Таксономическая структура экологических групп олигохет и афанонеур по приуроченности к определенным биотопам и условиям среды

Семейство	Число видов в группе									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Naididae	4	4	0	0	23	10	1	1	0	2
Tubificidae	0	1	6	10	12	0	0	0	0	2
Propappidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Enchytraeidae	0	0	0	0	4	0	0	1	3	1
Lumbriculidae	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0
Branchiobdellidae	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Criodrilidae	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Lumbricidae	0	0	0	0	0	0	0	1	10	0
Aelosomatidae	1	1	0	0	6	0	0	0	0	0
Potamodrilidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	7	6	6	14	47	10	2	3	13	5

Примечание. Экологические группы: I – поли-реофилы; II – α -мезо-реофилы; III – β -мезо-реофилы; IV – лимно-реофилы; V – типичные лимнофилы; VI – водные политопы; VII – комменсалы и паразиты; VIII – земноводные; IX – наземные; X – виды неопределенного экологического типа.

Экологическая пластичность и соответственно возможность распространения червей в различных экосистемах в немалой степени зависят от их способности облигатно или факультативно обитать в бентосе, перифитоне, планктоне, на водных животных, вести земноводный образ жизни. По регистрации видов в различных местообитаниях предварительно выделены десять экологических групп (табл. 5).

Самая большая по объему группа I – население дна (бентос) включает 40 видов из 8 семейств. Основу группы составляют тубифициды – 24 вида. В других семействах число облигатных донных обитателей невелико – 1–5 видов. Значительным видовым богатством с преобладанием наидид характеризуются группы III и V. Они объединяют виды, обитающие факультативно в бентосе и перифитоне (33 вида), бентосе, перифитоне, планктоне и сестоне (17 видов). Почти в полном составе в эти группы входят эолосоматиды – 7 ви-

дов. Прочие экологические группы, включающие водные, амфибиотические и наземные виды олигохет, невелики по объему. В наиболее многочисленные из малых групп VIII и IX входят люмбрициды и энхитреиды, ведущие земноводный и наземный образ жизни. В группах II, IV, VI, VII, X зарегистрировано по одному представителю из семейств Naididae, Lumbriculidae и Branchiobdellidae. В зооперифитоне была обнаружена проблемная для региона *Pristina breviseta* (Скальская, 2002), в перифитоне и сестоне – *Paranaïs frici*. В составе бентоса, перифитона, планктона и обитателей влажного грунта побережья водных экосистем встречается *Lumbriculus variegatus*. *Chaetogaster limnaei*, ведущий комменсально-паразитический образ жизни на брюхоногих моллюсках, зарегистрирован в бентосе и перифитоне. На речных раках паразитирует *Branchiobdella pentodonta*. Группа XI сформирована из видов, для которых в литературных источниках указана экосистема без четкого обозначения их местообитания.

Таблица 5. Таксономическая структура экологических групп олигохет и афанеур по местообитанию видов

Семейство	Число видов в группе										
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
Naididae	5	1	20	1	15	0	1	0	0	0	2
Tubificidae	24	0	6	0	0	0	0	0	0	0	1
Propappidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Enchytraeidae	4	0	1	0	0	0	0	3	1	0	0
Lumbriculidae	3	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0
Branchiobdellidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Criodrilidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Lumbricidae	0	0	0	0	0	0	0	7	4	0	0
Aeolosomatidae	1	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0
Potamodrilidae	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Всего	40	1	33	1	17	1	1	10	5	1	3

Примечание. Местообитание видов: I – бентос; II – перифитон; III – бентос, перифитон; IV – перифитон, сестон; V – бентос, перифитон, планктон, сестон; VI – бентос, перифитон, планктон, влажный грунт побережья водоемов; VII – моллюски, бентос, перифитон; VIII – влажный грунт побережья водоемов, бентос, перифитон; IX – торфяные болота и влажный грунт побережья водоемов; X – речные раки; XI – нет четкого указания среды обитания.

Объем групп олигохет и афанонеур, зарегистрированных в одном или нескольких местообитаниях, отчетливо различается и насчитывает соответственно 46 и 64 вида. Среди видов, факультативно встречающихся в бентосе, перифитоне, планктоне и других местообитаниях, преобладают по видовому богатству наидиды (табл. 3). Уступают им эолосоматиды. Виды этих двух семейств доминируют в бентосе и (или) перифитоне. Единичны находки в перифитоне тубифицид, типичных представителей бентоса. Обитание их на погруженных в воду естественных и искусственных субстратах может быть вызвано, прежде всего, формированием подходящего для жизни илового слоя. Наземные виды семейств *Enchytraeidae* и *Lumbricidae*, встречающиеся в водоемах и водотоках, выдерживают непродолжительное обводнение.

3. Пути и особенности формирования фауны олигохет и афанонеур в водохранилищах. Фауна олигохет и афанонеур больших и малых водохранилищ Верхней и Средней Волги, сформированная из биофондов рек, пойменных водоемов и водоемов междуречья, имеет высокое сходство с фауной рек ($C = 74\%$) и озер ($C = 67\%$), которые в свою очередь в значительной степени объединены общим видовым составом ($C = 75\%$). Значительная видовая общность ($C \geq 50\%$) установлена при парном сравнении для ряда малых и больших, проточных и замкнутых экосистем (родников, ручьев, канав, рек, пойменных водоемов, луж, прудов, озер и болот). Фаунистические комплексы малых экосистем нередко почти в полном составе представлены в более крупных системах, что может быть обусловлено как подходящими условиями обитания при монотонности биотопов, так и большим биотопическим разнообразием.

В число видов, не найденных пока в водохранилищах, но обитающих в реках, озерах и экосистемах другого типа, входят некоторые представители недостаточно изученных семейств *Aeolosomatidae*, *Enchytraeidae*, *Lumbriculidae*, *Branchiobdellidae*. К ним присоединяются специфически речной поли-реофил, псаммофил *Chaetogaster krasnopolskiae*, тепловодный и случайный в фауне региона *Branchiura sowerbyi*, проблемные в регионе виды *Amphichaeta sannio*, *Pristina breviseta*, *Pristina menoni*, *Criodrilus lacuum*.

В свою очередь в фауне водохранилищ впервые были указаны виды, ранее неизвестные в других водных объектах региона. Широко распространяется и местами достигает значительной численности

Potamothrix bedoti (Архипова, 2004, 2005). Другие виды встречаются реже и в меньшем количестве. К ним принадлежат представители южной, бореальной и северной фауны, расширяющие свой ареал обитания в результате хозяйственной деятельности человека: *Paranais simplex*, *P. frici*, *Bothrioneurum vej dovskyanum*, *Monopylephorus limosus*, *Aulodrilus japonicus*, *Peipsidrilus pusillus*, *Emboloccephalus velutinus* (?), *Potamothrix bavaricus*, *P. heuscheri*, *P. vej dovskiyi*, *Rhynchelmis tetratheca*.

Ниже приводятся сведения о распространении олигохет и афанонеур в водохранилищах Верхней и Средней Волги.

Поли-реофилы. В группе рассматриваются шесть видов из четырех семейств: *Rheomorpha neiswestnovae*, *Potamodrilus fluviatilis*, *Nais behningi*, *Nais bretscheri*, *Chaetogaster setosus* и *Propappus volki*.

Виды этой группы, наиболее требовательные к высокой проточности и концентрации кислорода в воде, в водохранилищах распространяются на свойственных им в реках биотопах. Они обитают в донных биоценозах в речных руслах и в литорали, где сказывается воздействие стоковых и волновых течений, встречаются среди зарослей макрофитов и в эпифитных обрастаниях на естественных и искусственных субстратах, где фотосинтетическая деятельность растений обеспечивает необходимый приток кислорода. Попадают в составе одной или нескольких жизненных форм.

В речной части водохранилищ на разных этапах их существования на реобиотопах в условиях хорошей проточности в бентосе отмечены иногда в значительном количестве *Potamodrilus fluviatilis*, *Chaetogaster setosus* и *Propappus volki* (Ласточкин, 1949; Баканов, Флеров, 1996; Архипова, Баканов, 1998), а также редкий и малочисленный *Nais behningi* (Перова, Щербина, 2001). *Chaetogaster setosus*, экологически более пластичный, зарегистрирован в речном плесе в песчаной литорали и на илистом биотопе бывшего русла реки (Гусаков, 1993), *Nais behningi* – в литоральных зарослях макрофитов (Бентос Учинского водохранилища, 1980).

В районах воздействия тепловых стоков ГРЭС встречались в мейобентосе мелководной зоны *Chaetogaster setosus* и *Propappus volki* (Семерной, 1975), в обрастаниях бетонной наброски водоканала *Nais behningi* (Скальская, 1989).

Nais bretscheri, попадающийся в реках чаще в бентосе на плотных грунтах, в водохранилищах и их притоках, находящихся в зоне

подпора, обычен в зооперифитоне на затопленных деревьях, погруженных в воду искусственных субстратах и доминирует среди наидид на отдельных станциях (Луферов, 1963; Скальская, 1978, 1989, 1990).

Экология *Rheomorpha neiswestnovae* близка к таковой *Potamodrilus fluviatilis*. Однако первый вид избегает очень сильного воздействия водных потоков (Ласточкин, 1944). В водохранилищах он может обитать и достигать массового развития в псаммоне литорали (Сахарова, 1963), встречаться среди зарослей макрофитов и в зооперифитоне на естественных и искусственных субстратах (Бентос Учинского водохранилища, 1980).

α-мезо-реофилы. В водохранилищах региона в качестве представителей этой группы зарегистрированы пять видов из трех семейств: *Aeolosoma travancorense*, *Vejdovskyella intermedia*, *Piguetiella blanci*, *Amphichaeta leydigi* и *Aulodrilus pigueti*. Указанные виды отмечены преимущественно в бентосе на реобиотопах речной части и в руслах рек речных плесов, в открытой и закрытой литорали. Наидиды и *Aulodrilus pigueti* достигают в донных биоценозах значительно-го количественного развития – сотни и тысячи экз./м² (Ласточкин, 1949; Щербина и др., 1997; Архипова, 2005).

Сравнительный анализ распространения в волжских водохранилищах поли- и α-мезо-реофилов выявил общую тенденцию. Обе группы видов встречаются в бентосе речной части во фрагментах речных биоценозов, в речных плесах в бывших руслах рек и в литорали. При ухудшении условий обитания в донных биоценозах с уменьшением проточности биотопов зоолосоматиды и наидиды переходят в эпифитные обрастания на естественных и искусственных субстратах.

β-мезо-реофилы. В волжских водохранилищах группа представлена видами сем. Tubificidae (*Tubifex newaensis*, *Isochaetides michaelsoni*, *Potamothrix moldaviensis*, *P. bedoti*, *Limnodrilus profundicola*, *L. parvus*).

Эдификаторы потамофильной группы животных в русловых речных биоценозах *Tubifex newaensis* и *Isochaetides michaelsoni* в водохранилищах обычны на речных участках, в литорали и профундали речных плесов. Местами они достигают значительного обилия (сотни и тысячи экз./м²). На залитой территории междуречья отмечены на биотопах, близких по гидрологическим условиям речным.

Potamothrix moldaviensis и *P. bedoti*, встречающиеся в реках и проточных водоемах поймы в составе переменной части лимнофильной группы в биоценозах *Limnodriletum* (Ласточкин, 1949), в водохранилищах обитают в речных плесах в руслах бывших рек, где по количественному развитию в донных сообществах могут принадлежать к числу лидирующих видов олигохет. *P. moldaviensis* поселяется на реобиотопах в литорали водоемов (пойменные участки рек) и в профундали залитой территории междуречья. В своем распространении он в значительной степени приурочен к агрегациям дрейссены. *P. bedoti*, размножающийся преимущественно путем архитомии, экологически более пластичен и в сформированных водохранилищах быстро осваивает удобные для обитания участки дна за пределами речных русел.

Для четырех вышеуказанных видов сохраняется приуроченность к основным биотопам. Наиболее характерны чистые и илистые пески, заиленная почва и продуктивные илы в условиях удовлетворительной проточности.

В группу β -мезо-реофилов провизорно включен *Limnodrilus profundicola*. В водохранилищах он отмечен как редкий и немногочисленный.

Limnodrilus parvus, таксономическая самостоятельность которого остается спорной, отмечен Д.А. Ласточкиным (1949) в волжских водохранилищах в прежних руслах рек в составе формирующегося биоценоза *Limnodriletum*. Указывался неоднократно в фауне олигохет больших и малых водохранилищ региона другими исследователями (Жадин, Данильченко, 1941; Малевич, Зевина, 1958; Учинское и Можайское водохранилища, 1963; Бентос Учинского водохранилища, 1980).

Лимно-реофилы. Группа малощетинковых червей, требовательных к наличию небольшой проточности биотопов (ниже 0.3 м/сек). Занимает промежуточное положение между истинными реофилами и типичными лимнофилами. В состав группы включены виды, предпочитающие в естественных экосистемах (реках, озерах, пойменных водоемах) прибрежную зону, а также некоторые редкие виды, зарегистрированные в открытой части рек и водохранилищ. К лимно-реофилам отнесены десять видов тубифицид (*Rhyacodrilus coccineus*, *Bothrioneurum vej dovskyanum*, *Peipsidrilus pusillus*, *Tubifex ignotus*, *T. smirnowi*, *Psammoryctides albicola*, *P. barbatus*, *P.*

moravicus, *Potamothrix vej dovskiyi*, *Ilyodrilus templetoni*) и три вида люмбрикулид (*Stylodrilus heringianus*, *Rhynchelmis tetratheca*, *R. limosella*). Как и в естественных экосистемах, в водохранилищах лимно-реофилы обитают в местах с удовлетворительной проточностью. Они зарегистрированы на илисто-песчаных биотопах в литорали и сублиторали, в профундали междуречья и в руслах бывших рек. Большинство представителей группы встречаются спорадически и немногочисленны. Исключение составляет пелофильный *Ilyodrilus templetoni*. Из заиленных участков плесов рек и непроточных водоемов поймы он распространился в профундаль водохранилищ. На илистых биотопах русел бывших рек по встречаемости и количественному развитию он входит в число субдоминантных видов (Архипова, 2004).

Типичные лимнофилы. Самая большая группа видов, нашедших для себя в водоемах и водотоках региона комфортные условия обитания на лимнобиотопах от побережья до профундали. Обитают в прибрежных зарослях макрофитов, на открытых заиленных грунтах и глубоких илах в условиях небольшой проточности и отсутствия течения.

В водохранилищах группа представлена 40 видами из четырех семейств (табл. 1 и 3). Ведущая роль по частоте встречаемости и количественному развитию на открытых грунтах принадлежит тубифицидам. Максимальная плотность их отмечена в бывших руслах рек на глубоких продуктивных илах и в литорали в местах скопления органических остатков. Тубифициды часто встречаются и достигают значительного количественного развития в литоральных зарослях макрофитов в бентосе между корнями растений. Эолосоматиды, наидиды и *Lumbriculus variegatus* в составе одной или нескольких жизненных форм обитают, главным образом, в прибрежных зарослях. В молодых водохранилищах *Lumbriculus variegatus* наряду с лимно-реофилами *Stylodrilus heringianus*, *Rhynchelmis limosella* и *Psammoretyctides albicola* отмечен как вид, характерный для заливной задержанной суши (Поддубная, 1958, 1965, 1972, 1988; Митропольский, 1978 и др.).

Политопы. В группе рассматриваются *Nais pardalis*, *Specaria josinae* и *Uncinaiis uncinata*. В различных водных экосистемах региона эти виды нашли для себя благоприятные условия обитания на лимно-

и реобиотопах. В водохранилищах, судя по биотопической приуроченности видов, отчетливо проявляется их оксифильность.

В естественных экосистемах *Nais pardalis* встречается преимущественно в грунте и растительных остатках мелководий. В р. Волге он указан как обильный вид в донных биоценозах *Dorylaime-tum* Prorari (Ласточкин, 1944), в водохранилищах обычен и доминирует в зооперифитоне на погруженных в воду субстратах (Скальская, 1989, 1990; Скальская, Мыльникова, 1988). Как и предыдущий вид *Specaria josinae* и *Uncinais uncinata* в естественных экосистемах преобладают в грунте. В водохранилищах они зарегистрированы в большом обилии в речной части в донных фрагментах речных зооценозов (Ласточкин, 1949), *Specaria josinae* также – в плесовых участках на илистых биотопах бывших русел рек (Архипова, 2005) и на заиленных песках в профундали залитого междуречья, а *Uncinais uncinata* – в прибрежных зарослях макрофитов (Соколова, 1963).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Фауна малощетинковых червей и афанонев в бассейне Верхней и Средней Волги представлена преимущественно стандартным набором видов, обычных в водных экосистемах Европы. К настоящему времени по собственным и литературным данным зарегистрировано 113 видов малощетинковых червей из 53 родов и 10 семейств. Более богато представлены семейства Naididae (45 видов) и Tubificidae (31 вид). Максимальное число видов обнаружено в экосистемах водохранилищ, рек и озер – соответственно 95, 82 и 80 видов.

По широте распространения видов в регионе выделены шесть экологических групп: повсеместно встречающиеся виды, широко распространенные, с ограниченным распространением, типично речные, специфически речные, характерные ключевые. По отношению к руководящим факторам среды и приуроченности к определенным биотопам отмечены девять экологических групп (типов) червей: поли-, α -мезо-, β -мезо- и лимно-реофилы, типичные лимнофилы и водные политофы, виды, ведущие комменсально-паразитический образ жизни на водных животных, земноводные и наземные. Подавляющее большинство видов эвривалентны. Число стенобионтов невелико – 4 вида из трех семейств. Они представлены комменсалами, паразитическими и свободно живущими речными видами.

Широта экологического распространения различных видов в значительной степени определяется не только их специфическим отношением к факторам среды, но и разнообразием жизненных форм. Способность червей факультативно обитать в различных биотопах и сообществах животных обеспечивает им большую устойчивость к экстремальным воздействиям среды и позволяет выбрать наиболее комфортную экологическую нишу в местах с изменившимися условиями существования.

Несомненно, полученные сведения об экологических группах олигохет и афанонур, обитателей водных объектов волжского региона, будут претерпевать изменения в ходе дальнейших исследований. Накопление знаний может скорректировать число и объем экологических групп, указанных в настоящей работе. Подтверждением этого служат исследования, проведенные в смежных с волжским регионом территориях России и сопредельных стран (Тимм, 1987; Timm, 2005; Попченко, 1988; Батурина, 2004, 2006).

Процесс формирования фауны малоцетинковых червей в волжских водохранилищах происходит главным образом по пути адаптации различных видов, обитавших в р. Волге, ее притоках и водоемах ее бассейна, к изменившимся условиям существования. В общих чертах он подтверждает прогнозы и результаты стартовых мониторинговых наблюдений освоения олигохетами равнинных речных водохранилищ (Ласточкин, 1935, 1947, 1949; Жадин, 1948; Иосифов, 1960; Екатерининская, 1960, 1964, 1972; Поддубная, 1965; Архипова, Баканов, 2003 и др.). Видовой состав фаунистических комплексов олигохет в водохранилищах, как и в реках региона (Ласточкин, 1927, 1936, 1944; Жадин, 1940; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941), весьма динамичен. Он в немалой степени зависит от гидрологических параметров водоема на разных его участках, а также экологической пластичности видов.

В результате настоящих исследований, направленных на изучение путей и особенностей формирования фауны олигохет и афанонур в водохранилищах Верхней и Средней Волги, установлено:

- Узкоспециализированные виды (стенобионтные лито- и псаммофилы, поли-реофилы), отмеченные в реках преимущественно как облигатные обитатели дна, в водохранилищах сохраняются на речных участках, распространяются в песчаной литорали речных плесов, где сказываются воздействия

волновых и циркуляционных придонных течений, а также переходят к факультативному (бентос–перифитон) или облигатному обитанию в перифитоне.

- α -мезо-реофилы, требовательные к наличию высокой проточности биотопов, и водные политопы, выдерживающие ее, в водохранилищах либо сохраняют свою приуроченность к донным биотопам (пелофилы *Vejdovskyella intermedia*, *Specaria josinae*, *Piguetiella blanci*, *Amphichaeta leydigi*, *Aulodrilus pigueti*), либо переходят к факультативному или облигатному существованию в зооперифитоне (*Nais pardalis*, *Uncinais uncinata*).
- Обитатели речного бентоса β -мезо-реофилы, лимно-реофилы и типичные лимнофилы, в различной степени требовательные к составу грунта, в водохранилищах не утратили своей значимости в структурной организации донных сообществ. Они остались обитать в прежних руслах рек, в пойменных водоемах и водоемах залитого междуречья и расширили свой ареал за счет увеличения удобных для существования илисто-песчаных и илистых биотопов в профундали и литорали.
- Благодаря максимальной реализации в новых условиях биологического потенциала выросла численность популяций видов, имевших в бентосе рек подчиненное значение в составе лимнофильных групп. К числу таких видов среди тубифицид прежде всего принадлежат *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix moldaviensis*, *P. hammoniensis*, *P. bedoti* и *Ilyodrilus templetoni* (Архипова, 2004).
- Детрито- и фитофильные виды олигохет и афанонеур (лимно-реофилы, типичные лимнофилы и амфибиотические) занимают в водохранилищах биотопы, адекватные таковым в естественных водотоках и водоемах: в открытой мелководной литорали (в скоплениях нитчатых водорослей), в прибрежных зарослях макрофитов, у уреза воды и на затопляемом побережье (во влажном грунте, среди опавших листьев и растительных остатков). Они принадлежат к числу пионеров-гидробионтов, осваивающих залитую задернованную сушу. Фитофильные наидиды входят в постоянный состав зооперифитона на погруженных в воду субстратах (навигационных шестах и буях), обитают в эпифитных обрастаниях на бетон-

ной наброске и облицовке водоканалов, деревянных конструкций и т.д.

- Имеющиеся к настоящему времени сведения о закономерностях переформирования фауны кольчатых червей в перестраивающихся экосистемах на примере волжских водохранилищ требуют дальнейшего проведения подробных исследований с охватом не только типичных, но и малоизученных участков акватории водоемов и их побережья. Ранее нами было установлено (Архипова, 2005), что в пяти крупных волжских водохранилищах фауну олигохет и афанонеур за весь период существования водоемов исследовали, главным образом, в макробентосе открытой литорали и в профундали, реже в перифитоне на естественных и искусственных субстратах. Недостаточно, слабо или вообще не изучена группа в мейозообентосе, в зарослях прибрежья, на заболачивающихся участках мелководий и во влажных грунтах побережья водоемов.

Выводы. К началу 21-го века в водных объектах и на их побережье в бассейне Верхней и Средней Волги зарегистрировано 113 видов (включая сомнительные) *Oligochaeta* и *Aphanoneura* из 53 родов и 10 семейств. Фауна червей в водных экосистемах региона сформирована преимущественно из широко распространенных видов. Относительно разнообразен видовой состав *Naididae* (45 видов) и *Tubificidae* (31 вид). Число выявленных видов выше в природных комплексах, для которых характерно большое разнообразие биотопов, – водохранилищах (95 видов), реках (82 вида), озерах (80 видов).

По амплитуде экологического распространения в изученном регионе выделены шесть групп червей, в которые входят виды повсеместные, широко распространенные, с ограниченным распространением, приуроченные в различной степени к определенному типу водоемов. По предпочтению определенных биотопов и условий среды наибольшее видовое богатство характерно для типичных лимнофилов (47 видов из 5 семейств). В составе прочих экологических групп отмечено от 2 до 14 видов. Олигохеты и афанонеуры облигатно или факультативно обитают в бентосе, перифитоне, планктоне, на водных животных, ведут земноводный образ жизни. Способность червей факультативно обитать в нескольких биотопах и сообществах

животных обесценивает их большую экологическую пластичность и позволяет занять в экосистеме наиболее подходящую нишу.

Процесс формирования фауны олигохет и афанонеур в волжских водохранилищах шел и идет преимущественно по пути адаптации различных видов, обитавших в р. Волге, ее притоках и других водных системах ее бассейна, к изменившимся условиям существования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность за прочтение и редакцию статьи, высказывание ценных замечаний доктору биологических наук, профессору Т. Тимму.

Список литературы

- Архипова Н.Р. Морфология всерных щетинок тубифицид (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 178–187.
- Архипова Н.Р. Роль *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (Tubificidae, Oligochaeta) в структурной организации сообществ олигохет Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов». Ярославль, 16–17 декабря. Ярославль, 2004. С. 114–119.
- Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 82–97.
- Архипова Н.Р., Баканов А.И. Олигохеты макробентоса Чебоксарского водохранилища // Биол. внутр. вод. 1998. № 3. С. 34–39.
- Архипова Н.Р., Баканов А.И. К вопросу об экологии малощетинковых червей (Oligochaeta) Чебоксарского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2003. № 4. С. 63–72.
- Баканов А.И., Флеров Б.А. Состояние сообществ донных организмов Верхней Волги (территория Ярославской области) // Биол. внутр. вод. 1996. № 1. С. 79–84.
- Батурина М.А. Распределение олигохет в различных водоемах и биотопах европейского северо-востока России // Тез. докл. 15-й Коми республиканской молодежной конференции. Сыктывкар, 2004. Т. II. С. 28–29.
- Батурина М.А. Некоторые сведения об экологических группировках олигохет в водных экосистемах Севера // Вестник Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2006. № 6(104). С. 26–27.

- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Монографии Волжской Биологической Станции. Саратов: Сарполиграфпром, 1924. 398 с.
- Бентос Учинского водохранилища М.: Наука, 1980. 251 с.
- Грандильевская-Дексбах М.Л., Кордэ Н.В., Алексеев В.П., Ласточкин Д.А. Материалы по фауне Плещеева озера // Тр. Переславль-Залесск. истор.-худож. и краеведч. музея. Переславль-Залесский, 1928. Вып. 8. С. 20–78.
- Гусаков В.А. Видовой состав и распределение мейобентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 74–93.
- Екатерининская Н.Г. Фауна олигохет Камского отрога Куйбышевского водохранилища // Тр. Татарского отделения ГосНИОРХ. Вып. 9. Казань, 1960. С. 141–152.
- Екатерининская Н.Г. Фауна малощетинковых червей Камского отрога Куйбышевского водохранилища по материалам 1960–1962 гг. // Тр. Татарского отделения ГосНИОРХ. Вып. 10. Казань, 1964. С. 133–141.
- Екатерининская Н.Г. Формирование фауны олигохет и их распределение в Волгоградском водохранилище // Водные малощетинковые черви: Тр. ВГБО. Т. XVII. М.: Наука, 1972. С. 134–141.
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ (проблема перестройки фауны рек СССР в связи с строительством гидротехнических сооружений) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. V. Вып. 3–4. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 519–992.
- Жадин В.И. Донная фауна от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 8. Вып. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948. С. 413–466.
- Жадин В.И., Данильченко П.Г. Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. VII. Вып. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 129–147.
- Изосимов В.В. Материалы по фауне олигохет Куйбышевского водохранилища за 1958 и 1959 годы // Тр. Татарского отделения ГосНИОРХ. Вып. 9. Казань, 1960. С. 129–140.
- Ласточкин Д.А. Материалы к фауне *Oligochaeta limicola* России. 3. Фауна *Oligochaeta limicola* Иваново-Вознесенской и Владимирской губерний // Изв. Иваново-Вознесенск. политехн. ин-та. Т. 10. Иваново-Вознесенск, 1927а. С. 65–76.
- Ласточкин Д.А. Материалы по фауне *Oligochaeta limicola* России. 4. *Oligochaeta limicola* р. Оки // Раб. Окск. биол. ст. Муром, 1927б. Т. 5. Вып. 1. С. 1–36.
- Ласточкин Д.А. Ассоциации животного населения береговой области Переславльского (Плещеева) озера // Изв. Иваново-Вознесенск. политехн. ин-та. Т. XVII. Иваново-Вознесенск, 1930. С. 3–99.

- Ласточкин Д.А.* Качественное изменение донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины // Тр. Ивановск. с.-х. ин-та. Вып. 1. Иваново: Гос. изд-во Ивановской области, 1935. С. 85–95.
- Ласточкин Д.А.* Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи // Тр. Ивановск. с.-х. ин-та. Вып. 2. Иваново: Гос. изд-во Ивановской области, 1936. С. 167–190.
- Ласточкин Д.А.* Кормовые ресурсы Верхней Волги // Изв. АН СССР, сер. биол. № 2. М.: Изд-во АН СССР, 1944. С. 102–120.
- Ласточкин Д.А.* Рыбинское водохранилище // Журн. «Природа». 1947. № 5. С. 40–44.
- Ласточкин Д.А.* Динамика донного населения равнинных водохранилищ // Тр. ВГБО. Т. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 57–72.
- Луферов В.П.* Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 123–129.
- Малевич И.И. Oligochaeta* Косинских водоемов // Тр. Косинской биол. ст. МОИП. Вып. 5. М.: Главнаука, 1927. С. 3–16.
- Малевич И.И. Oligochaeta* водоемов Мещерской низменности (Рязанской губ.). Материалы по фауне и экологии // Тр. Косинской биол. ст. МОИП. Вып. 9. М.: Главнаука, 1929. С. 41–63.
- Малевич И.И.* Материалы по фауне *Oligochaeta* рек СССР // Бюлл. МОИП, отд. биологии. Т. XLIX. Вып. 3–4. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1940. С. 181–185.
- Малевич И.И.* Олигохеты Галичского озера и прилежащих водоемов // Тр. Всесоюзного гидробиол. общ-ва. Т. 4. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 230–251.
- Малевич И.И.* Малощетинковые черви (*Oligochaeta*) Московской области // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та. им. В.П. Потемкина. Т. 61. Вып. 4–5. М., 1956. С. 403–437.
- Малевич И.И., Зевина Г.Б.* Материалы по фауне малощетинковых червей (*Oligochaeta*) Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок» им. Н.А. Морозова. Вып. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 399–406.
- Митропольский В.И.* Состояние зообентоса Рыбинского водохранилища в 1973 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1978. № 39. С. 18–22.
- Митропольский В.И., Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Макробентос. // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 158–170.
- Неизвестнова-Жакина Е.С., Ляхов С.М.* Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. VII. Вып. 1. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 193–287.
- Перель Т.С.* Распространение и закономерности распределения дождевых червей фауны СССР. М.: Наука, 1979. 272 с.

- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса различных участков Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 93–100.
- Плотников В. Nematoda, Oligochaeta и Hirudinea, найденные в Бологовском озере и его окрестностях в 1899 г. // Тр. Пресноводной биол. ст. Императорского С-Петербургского о-ва естествоиспытателей. Т. I. СПб., 1901. С. 244–251.
- Поддубная Т.Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. станции «Борок» им. Н.А. Морозова. Вып. 3. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 195–213.
- Поддубная Т.Л. Формирование фауны тубифицид и их распределение в Рыбинском водохранилище // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.–Л.: Наука, 1965. С. 20–36.
- Поддубная Т.Л. Малошетинковые черви (Oligochaeta) // Рыбинское водохранилище. Приложение. Л.: Наука, 1972. С. 321–323.
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–141.
- Попченко В.И. Водные малошетинковые черви Севера Европы. Л.: Наука, 1988. 288 с.
- Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 144 с.
- Сахарова М.И. Микробентос песчаных пляжей Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища (гидробиологические и ихтиологические исследования). М.: Изд-во МГУ, 1963. С. 39–70.
- Семерной В.П. О составе фауны олигохет (Oligochaeta) в Ивановском водохранилище // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1975. № 27. С. 21–24.
- Семерной В.П. Олигохеты озера Байкал. Новосибирск: Наука, 2004. 527 с.
- Скальская И.А. Развитие наидид (Naididae, Oligochaeta) в зооценозах обрабатываемых Горьковского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1978. № 40. С. 27–31.
- Скальская И.А. Трансформация структуры зооперифитона Горьковского водохранилища при многолетнем воздействии подогретых вод Костромской ГРЭС // Ин-т. биол. внутр. вод. АН СССР – Борок, 1989. 34 с. Библиогр. 18 назв. – рус. (Рукопись деп. в ВИНТИ 28. 12. 89. № 7745–В89).
- Скальская И.А. Стрессовые состояния зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск: Изд-во ИБВВ АН СССР, 1990. С. 59–72.
- Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2002. 255с.
- Скальская И.А., Мыльникова З.М. Изменение структуры зооперифитона Рыбинского водохранилища в условиях антропогенных нагрузок на водоем

- // Экология и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1988. С. 33–53. (Рукопись деп. в ВИНТИ 20. 06. 88. № 7151–В98).
- Соколова Н.Ю. Фауна зарослей некоторых макрофитов Учинского водохранилища // Учинское и Можайское водохранилища. М.: Изд-во МГУ, 1963. С. 108–153.
- Тимм Т. Малошетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: Изд-во «Валгус», 1987. 299 с.
- Тимм Т.Э., Попченко В.И. Малошетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Мурманской области // Гидробиологические исследования. Тарту: Изд-во АН ЭССР, 1978. Т. 7. С. 71–132.
- Учинское и Можайское водохранилища. М.: Изд-во МГУ, 1963. С. 419–423.
- Фоменко Н.В. Об экологических группах олигохет (Oligochaeta) р. Днепра // Водные малошетинковые черви: Тр. ВГБО. М.: Наука, 1972. Т. XVII. С. 94–106.
- Чеботарев А.И. Гидрологический словарь. Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1970. 306 с.
- Чекановская О.В. Водные малошетинковые черви фауны СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411с.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья (Материалы конференции, посвященной 85-летию со дня рождения Н.А. Дзюбана). Тольятти: Ин-т. экологии волжск. бассейна, 1997. С. 109–114.
- Brinkhurst R.O., Jamieson B.G.M. Aquatic Oligochaeta of the World / With contributions by D.G. Cook, D.V. Anderson, J. Van Der Land. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1971. 860 p.
- Bunke D. Zur Morphologie und Systematic der Acolosomatidae Beddard 1895 und Potamodrilidae nov. fam. (Oligochaeta) // Zool. Jb. Syst. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1967. Bd 94. H. 2/3. S. 187–368.
- Fauchald K., Rouse G.W. Polychaete systematics: Past and present // Zool. Scripta. 1997. Vol. 26. № 2. P. 71–138.
- Hrabě S. Vodní máloštětinatci (Oligochaeta) Československa // Acta Universitatis Carolinae – Biologica. Praha: Univerzita Karlova, 1981. Vol. 1979. № 1–2. P. 1–167.
- Loden M.S., Harman W.J. Ecophenotypic variation in setae of Naididae (Oligochaeta) // Aquatic Oligochaete Biology / Edited by Brinkhurst R.O. and Cook D.G. New York: Plenum Press, 1980. P. 33–39.
- Rouse G.W., Fauchald K. Cladistics and polychaetes // Zool. Scripta. 1997. Vol. 26. № 2. P. 139–204.
- Sperher C. A guide for the determination of European Naididae // Zool. Bidråg. fran. Uppsala. 1950. Bd 29. P. 46–79.
- Stephenson J. The Oligochaeta. Oxford: Clarendon Press, 1930. 978 p.

Timm T. Some misused names in aquatic Oligochaeta // Advances in Earthworm Taxonomy II (Annelida: Oligochaeta). Proceedings of the 2nd International Oligochaeta Taxonomy Meeting dedicated to Victor Pop. (Cluj–Napoca, Romania, 4–8 September 2005). Cluj University Press, 2005. P. 53–60.

ON ECOLOGY OF THE ANNELID WORMS (ANNELIDA: OLIGOCHAETA, APHANONEURA) IN THE WATER BODIES OF THE UPPER AND MIDDLE VOLGA

N.R. Arkhipova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

On the author's own and literature data, a survey of oligochaete and aphanoneuran fauna in various water bodies in the Upper and Middle Volga basin (52–62° N, 30–48° E) is given. There were registered 113 species from 10 families. Naididae (with 45 species) and Tubificidae (31 species) were the most diverse families. The oligochaete and aphanoneuran fauna in water bodies of the region consists mainly of the species widely spread in Europe and elsewhere. The highest species diversity was observed in the natural complexes with large diversity of biotopes – in reservoirs (95 species), rivers (82) and lakes (80). Several groups of species were distinguished according to their ecological distribution and ecological valence. The process of formation of oligochaete and aphanoneuran fauna in the Volga reservoirs is proceeding by means of adaptation to changing life conditions by various species inhabiting the Volga River and the other water bodies in its basin.



АРХИПОВА НИНА РОМАНОВНА

– старший научный сотрудник.

Тема исследования: «Пути и особенности формирования фауны олигохет в волжских водохранилищах».

Подтема: «Экология *Potamothenis hammoniensis* (Mich.) (Tubificidae, Oligochaeta) в водохранилищах Верхней и Средней Волги». Исследования проводятся в рамках Международной биологической программы «Человек и биосфера», проект 8 «б» «Вид и его продуктивность в ареале».

Основные направления исследований:

1) морфология фенотипически близких видов тубифицид, 2) структурная организация сообществ олигохет бентоса, 3) биология структурообразующих видов.

- Архипова Н.Р. Особенности биологии и продукция *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap. (Oligochaeta, Tubificidae) на серых илах Рыбинского водохранилища // Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Ярославль: Изд-во ИБВВ АН СССР, 1976. С. 5–15.
- Архипова Н.Р. Строение коконов *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix mol-daviensis* (Tubificidae, Oligochaeta) // Зоол. журн. 1983. Т. LXII. Вып. 11. С. 1734–1736.
- Архипова Н.Р. Строение коконов некоторых олигохет // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 115–132.
- Архипова Н.Р. Морфология всеерных щетинок тубифицид (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 178–187.
- Фишогенова Н.П., Архипова Н.Р. Morphology of some species of the genus *Aulodrilus* Bretscher // Hydrobiologia. Belgium. Kluwer Academic Publishers, 1994. Vol. 278. P. 7–15.
- Лапкина Л.Н., Архипова Н.Р. Устойчивость олигохет сем. Tubificidae к фосфорорганическим пестицидам // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34. № 4. С. 56–64.
- Архипова Н.Р., Баканов А.И. К вопросу об экологии малощетинковых червей (Oligochaeta) Чебоксарского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2003. № 4. С. 63–72.
- Архипова Н.Р. Роль *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (Tubificidae, Oligochaeta) в структурной организации сообществ олигохет Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Мат. Всеросс. научно-практич. конф. Ярославль, 16–17 декабря 2004. Ярославль, 2004. С. 114–119.

МЕЙОБЕНТОС РЕКИ ОКИ

© 2007 г. В.А. Гусаков

*ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
gusakov@mail.ru*

Впервые исследовано сообщество мейобентоса в р. Оке – втором по величине притоке р. Волги. Приводятся данные о видовом составе, численности и биомассе сообщества в проточной русловой зоне и на затишных (без течения) участках. Рассматриваются имеющие отношение к донной мейофауне реки материалы ранее проводившихся наблюдений.

ВВЕДЕНИЕ

Ока – один из крупнейших притоков Волги, протекающий по густонаселенным индустриальным областям Центральной России. Неоднократно отмечалось важное значение этого водотока как источника питьевого и промышленного водоснабжения (Строганов, Захаров, 1927; Жадин, 1961, 1964а и др.). Для оценки качества экосистемы р. Оки в прошлом веке несколько раз проводились ее комплексные гидробиологические исследования, наиболее подробные из которых состоялись в 1923–1924 гг. и 1959 г. (Жадин, 1964а). В ходе этих работ изучалось и донное население реки, включая и некоторые группы беспозвоночных, которые в настоящее время относят к мейобентосу. Однако обобщающий анализ сообщества организмов мейофауны, в отличие от макробентоса, не проводился. Примечательно, что р. Ока – один из первых пресных водоемов, в которых в практике мировой гидробиологии были начаты исследования микроскопического населения донных осадков (Неизвестнова-Жадина, 1935; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941 и др.).

После 1959 г. сравнительно подробные гидробиологические наблюдения на р. Оке не проводились до 1993 г., когда река была обследована рядом специалистов на участках своего среднего и нижнего течения (Баканов и др., 1996). Во время этих работ впервые как сообщество был изучен и мейобентос. Полученные результаты до сих пор существовали почти исключительно в виде отчетов. Настоящая статья восполняет этот пробел. В ней приводится полное описание качественного состава мейобентоса и уровня его количественного развития

на изученных в 1993 г. биотопах, анализируются комплексы организмов, играющих главную роль в структуре сообщества.

РАЙОНЫ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Общая характеристика района исследований

Ока – типичная равнинная река лесной зоны европейской части России. Это второй по величине после р. Камы приток Волги. Исток р. Оки расположен в центре Средне-Русской возвышенности на высоте 266 м над уровнем моря, устье – в г. Нижний Новгород. Длина реки равна 1480 км, площадь бассейна – 245000 км². Ее главнейшими притоками являются реки Угра, Москва, Мокша и Клязьма. По гидрологическим и морфометрическим признакам р. Ока делится на три участка: верхний (от истока до устья р. Москвы), средний (от устья р. Москвы до впадения р. Мокши) и нижний (от р. Мокши до г. Нижнего Новгорода) (Бакастов, 1964). Исследования мейобентоса, представленные в настоящей работе, проводились на двух последних отрезках, в связи с чем их характеристики рассматриваются ниже более подробно.

Ширина меженного русла р. Оки в среднем и нижнем участках колеблется от 200 до 550 м. Глубина в плесах в межень местами достигает 10–15 м. Для реки характерны большие годовые колебания уровня воды, амплитуда которых в районе г. Нижнего Новгорода составляет 12 м. Минимальный уровень наблюдается подо льдом в конце зимы, максимальный – весной в половодье. Скорость течения в межень на перекатах достигает 1 м/с, в районе плесов – 0.10–0.25 м/с. Во время паводков местами она доходит до 2 м/с. Летняя температура воды может составлять 25 °С. Благодаря течению в русловой зоне реки по всей вертикали потока чаще всего наблюдается практически полная гомотермия и высокий уровень содержания кислорода. Стратификация отмечается лишь локально на затишных участках (в затоках, старицах и т.п.) (Жадин, 1940; Бакастов, 1964).

Донные осадки р. Оки представлены всеми типами – от каменистых до илистых. Распределение грунтов по водоему в целом отвечает интенсивности течения на тех или иных участках. Характер седиментов на большей части акватории реки не остается постоянным. Он динамичен и находится в сильной зависимости от годовых изменений гидрологического режима. Особенно сильное влияние на перераспределение грунтов оказывают паводки, во время которых многократно возрастает скорость течения и происходит изменение

уровня реки. В эти периоды промываются даже старицы и пойменные водоемы, откуда выносятся значительное количество осадков вместе с донными организмами, оседающими в дальнейшем где-нибудь ниже по течению. Максимальные перестройки в донных биоценозах наблюдаются во время весеннего половодья. Затем, по мере снижения уровня и скорости течения, происходит относительная стабилизация биотопов и биоценозов на них. На некоторых участках реки, большей частью в ее медиальной зоне, нестабильность грунтов сохраняется и в меженный период, в связи с чем при изучении ее донного населения возникла необходимость специального выделения биоценоза подвижных песков, отличающегося своеобразием населяющей его фауны (Жадин, 1940, 1964б; Неизвестнова-Жадина, 1937; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941 и др.).

Собственные воды реки характеризуются относительно небольшим содержанием органических веществ, соединений азота и фосфора. Концентрация указанных ингредиентов значительно возрастает после впадения рек Москвы, Пры, Клязьмы и после принятия сточных вод г. Дзержинска, служащих, таким образом, основными источниками загрязнения р. Оки. Влияние перечисленных источников на состав окских вод прослеживается на протяжении нескольких десятков километров по течению и отмечается при каждом комплексном обследовании реки (Алекин, 1948; Озерецковская, Смирнова, 1964; Баканов и др., 1996 и др.). Русловые участки находятся под непосредственным влиянием стоков, если таковые имеются, но накопление здесь загрязняющих веществ затруднено (места возможного накопления, как правило, хорошо промываются весной) и они могут транспортироваться вниз по течению. Прибрежные и придаточные участки реки менее подвержены или совсем неподвержены влиянию стоков в межень, но при изменении уровня и характера течений сюда могут поступать и отлагаться несомые в русловой части взвеси, авто- и аллохтонное органическое вещество, т.е. здесь возможна многолетняя аккумуляция осадков (Жадин, 1940, 1964б и др.). Как показали наблюдения 1959 и 1993 гг., экологическая ситуация в р. Оке продолжает ухудшаться. По последним данным (Баканов и др., 1996) доля поступающих в нее сточных вод (без учета рассеянного стока с водосборной площади) составляет 19.2% среднегодового стока (в два раза выше, чем в среднем по Волге).

Последние из более-менее подробных данных о большинстве основных сообществ гидробионтов р. Оки опубликованы по результатам исследований 1959 г. Общая численность бактериопланктона и бактериобентоса среднего и нижнего участков р. Оки в тот период варьировала в широких пределах – от 1.0 до 9.5 млн. кл./мл и от 8.3 до 6324.2 млн. кл./г соответственно. Распределение плотности бактерий было очень неравномерным по вертикальному и горизонтальному профилю реки. Оно также сильно зависело от основных источников загрязнения (Родина, 1964). Фитопланктон р. Оки на всем ее протяжении был довольно однообразен и постоянен. В его составе насчитывалось порядка двухсот видов и форм. За 35 лет (с 20-х гг. прошлого века) альгофлора практически не изменилась. Численность водорослей по течению реки распределялась очень неравномерно, она была сравнительно невелика – 550–5000 тыс. кл./л. По составу водорослей на всем протяжении реки сильно загрязненные участки обнаружены не были (Мокеева, 1964). В 1993 г. по сравнению с 1959 г. отмечено увеличение общего количества фитопланктона в приустьевом участке и возрастание роли среди доминантов некоторых видов диатомовых водорослей, что в целом свидетельствует о повышении трофности вод р. Оки (Ляшенко, 1996). В зоопланктоне в 1959 г. насчитывалось около сотни видов животных. Преобладали коловратки (примерно половина списка). Количество видов ракообразных возрастало вниз по течению. Из последних чрезвычайно слабо развиты были ветвистоусые. Биомасса сообщества в среднем и нижнем течении колебалась от 0.23 до 1.45 г/м³. Ее максимальные значения наблюдались в районе впадения притоков (рек Москвы, Пры и др.), также отмечалась обратная зависимость между скоростью течения и данным показателем. Численность подчинялась тем же закономерностям и равнялась 44.9–303.1 тыс. экз./м³. В вертикальном распределении зоопланктона каких-либо закономерностей не обнаруживалось. В составе зоопланктона и в соотношении его основных групп изменений с 20-х гг. прошлого века практически не произошло (Моных, 1964).

В отличие от многих других сообществ, макробентос р. Оки в 1959 г. в сравнении с прошлыми наблюдениями претерпел значительные изменения. Эти изменения явились результатом действия различных факторов, важнейшими из которых послужили вносимые человеком загрязнения и возросшее илонакопление на отдельных

участках реки, что привело к замене лито-, псаммореофильных животных в биоценозах более стойкими к загрязнению пелорео- и пелофильными. В среднем и нижнем течении главное негативное воздействие на бентос р. Оки оказывали воды р. Москвы и стоки городов Рязани и Дзержинска. Биомасса сообщества (без унионид) в разных биотопах колебалась от 0.1 до 207.3 г/м², численность достигала несколько сотен тысяч экз./м². В целом наибольшее влияние на характер распределения фауны макробентоса и его количественные показатели оказывали гидрологические условия, тип донных отложений и загрязнение (Жадин, 1964б). В 1993 г. численность макробентоса составила 0.2–96.7 тыс. экз./м², биомасса – 0.3–310.8 г/м². Минимальные значения наблюдались на плотных песчаных грунтах русловой зоны реки, максимум отмечен у левого берега в черте г. Нижнего Новгорода. Как и в прошлые годы, особенно негативное влияние на сообщество оказывали воды р. Москвы и стоки г. Дзержинска (Баканов, 1996).

В целом, по последним данным (1993 г.) в исследованных сообществах р. Оки произошли следующие изменения: обеднение видового состава зоопланктона и зообентоса, сокращение ареалов отдельных видов (особенно окси- и реофильных), возрастание степени доминирования наиболее стойких к загрязнению и эвтрофированию представителей флоры и фауны и, как следствие, упрощение структуры биоценозов, нарушение их экологической однородности. Тем не менее, несмотря на значительное ухудшение ситуации, экосистема реки пока не исчерпала способности к самоочищению. Катастрофических изменений в биогеоценозах большей части водоема не отмечено, хотя локально сообщества водных организмов находятся в критической ситуации (Баканов, 1996; Баканов и др., 1996 и др.).

Материал и методы исследований

Материал был собран 4–13 сентября 1993 г. на участках нижнего и среднего течения р. Оки. Исходя из вышеизложенных особенностей гидрологического режима реки, влияющего на осадконакопление на различных участках, для получения сравнительного материала и анализа возможного антропогенного влияния пробы отбирались в проточной русловой зоне (РЗ) и в зонах седиментации (ЗС), представляющих собой затишные (со слабым проявлением или полным отсутствием течения) участки акватории (заливы, затоны, закося и т.п.). Кроме того, станции устанавливались, как правило, выше

и ниже крупных городов и, в ряде случаев, в устьях основных притоков р. Оки. Начало осени, когда производился отбор проб, является сравнительно благоприятным отрезком времени для оценки сообщества мейобентоса в реке, так как к этому периоду происходит, как отмечалось, определенная стабилизация донных биотопов и сообществ на них.

Всего в РЗ собрано 15 проб, в ЗС – 12 (см. схемы на рис. 1, 2). Глубина на большинстве станций РЗ была в пределах 2.0–3.5 м, на станциях 3, 5, 7, 14 она равнялась 4.5–6.7 м. Станции ЗС располагались в основном в прибрежье на глубинах 0.4–2.0 м, в отдельных случаях на более глубоких участках – 3.2–3.8 м (станции 2, 15, 23) и даже 7.0 м (ст. 8). Придонная температура воды в период наблюдений составляла 13.0–15.3 °С. Каких-либо закономерностей в ее распределении в зависимости от глубины и местоположения станций не отмечено. Грунт в РЗ был представлен в основном чистыми песками, реже – слабозаиленными (станции 3, 5, 22, 29), в ЗС – заиленными песками, песчанистыми илами и илами, иногда с растительными остатками.

Материал собран микробентометром «С-1» с площадью сечения трубки ~9 см² (Методика..., 1975). На каждой станции производили по 3 подъема грунта, которые объединяли в одну интегральную пробу. Для исследования брали верхние 5 см донных осадков и такой же слой воды над ними. Последующая обработка материала не отличалась от изложенной в ранее опубликованных работах (Гусаков, 2005а и др.). Для оценки сходства таксономического состава сообщества применяли известный индекс Чекановского-Серенсена (I_{CS}) (Песенко, 1982), выделение комплексов структурообразующих видов осуществляли при помощи модифицированного индекса плотности Арнольди (d) (Щербина, 1993; Гусаков, 2002). Основными считали представителей с $d \geq 5\%$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономический состав мейобентоса в р. Оке

Специальное изучение видового состава мейобентоса в р. Оке ранее не проводилось. Относительно подробные фаунистические исследования беспозвоночных в реке, охватившие и некоторые группы донной мейофауны, осуществлялись во время работ 1923–1924 гг. и 1959 г. (Бенинг, 1921б; Бронштейн, 1925; Соколов, 1925; Липина, 1926; Ласточкин, 1927; Филиппев, 1928; Жадин, 1940; Акатова, 1964;

Панкратова, 1964; Чекановская, 1964; Янковская, 1964 и др.). Кроме этого, некоторые представители сообщества отмечались в материалах по окскому микро-, макробентосу и планктону (Бенинг, 1921а; Неизвестнова-Жакина, 1935; Жадин, 1940, 1964б; Неизвестнова-Жакина, Ляхов, 1941; Монаков, 1964 и др.).

В 1993 г. в мейобентосе р. Оки обнаружены представители 13 таксономических групп гидробионтов, среди которых наибольшую общую встречаемость имели олигохеты и нематоды (табл. 1). Последние не были найдены только на одной русловой станции. Встречаемость остальных групп в РЗ нельзя назвать высокой. На станциях ЗС, помимо круглых и малощетинковых червей, регулярно попадались ($P = 92-100\%$) кладоцеры, циклопы, остракоды и личинки хирономид. Довольно обычными здесь были и моллюски.

Таблица 1. Встречаемость (P , %) и видовое богатство (S , число видов и форм) групп мейобентоса в исследованных зонах (РЗ и ЗС) р. Оки в 1993 г.

Группа	P			S		
	РЗ	ЗС	Общая	РЗ	ЗС	Общее
Nematoda	93	100	96	18	29	35
Oligochaeta	100	100	100	8	13	17
Hirudinea	—	8	4	—	1	1
Tardigrada	7	8	7	1	1	1
Hydrachnellae	—	17	7	—	2	2
Cladocera	13	100	52	2	15	15
Cyclopoida	40	100	67	6	14	14
Harpacticoida	33	42	37	4	2	5
Ostracoda	13	92	48	2	11	11
Trichoptera	—	8	4	—	1	1
Ceratopogonidae	7	—	4	1	—	1
Chironomidae	40	100	67	7	23	25
Mollusca	13	67	37	1	3	3
Весь мейобентос	100	100	100	50	115	131

Общее количество идентифицированных в материале видов и форм (таксонов более крупного, чем вид, ранга) составило 131 (см. табл. 1, 2). Богатство донной мейофауны в РЗ было более чем в два раза ниже по сравнению с ЗС. Общими для обеих зон были только 34 представителя, в связи с чем индекс сходства видового состава мейобентоса между ними весьма невысок — 41%.

Самыми разнообразными в видовом отношении были те же группы, что имели и наибольшую встречаемость – черви, рачки, хирономиды. Как в целом, так и в отдельных зонах выделялись нематоды (см. табл. 1, 2). В РЗ они составляли более 35% от всех обнаруженных видов и форм мейобентоса. Подавляющее большинство рачков (кладоцер, циклопов, остракод) и личинок хирономид было отмечено в ЗС. В основном именно они определяли заметное превосходство по видовому богатству мейобентоса в этой зоне по сравнению с русловой как в отдельных пробах, так и в общем.

Таблица 2. Состав мейобентоса в исследованных зонах (РЗ и ЗС) р. Оки в 1993 г.

Таксон	РЗ	ЗС
Nematoda		
<i>Monhystera stagnalis</i> Bastian	+	-
<i>M. gr. uncispiculatum</i> Gagarin ¹	+	+++
<i>Daptonema dubium</i> (Bütschli)	++	++
<i>Paraplectonema pedunculatum</i> (Hofmänner)	+	+
<i>Paraphanolaimus behningi</i> Micoletzky	-	+
<i>P. anisitsi</i> (Daday)	-	+
<i>Plectus cirratus</i> Bastian	-	+
<i>P. palustris</i> de Man	+	-
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man	-	+
<i>Chromadorita leuckartii</i> (de Man)	+	-
<i>Chromadorina viridis</i> (Linstow)	+	-
<i>Ironus tenuicaudatus</i> de Man	-	+
Tobrilidae gen. spp.	+	+
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	+	++
<i>T. helveticus</i> (Hofmänner)	-	+
<i>T. brevisetosus</i> (Schneider)	-	+
<i>T. tenuicaudatus</i> Gagarin	-	+
<i>Peritobrilus nothus</i> (Gagarin)	+	+
<i>Semitobrilus gagarini</i> (Ebsary)	+	++
<i>Brevitobrilus stefanskii</i> (Micoletzky)	+	+++
<i>Tripyla glomerans</i> Bastian	-	+
<i>Enoploides fluviatilis</i> Micoletzky	++	-
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian	+	++

¹ Объединены трудноразличимые при отсутствии самцов виды *Monhystera paludicola* de Man и *M. uncispiculatum* Gagarin.

Таксон	P3	3C
<i>M. aquaticus</i> Coetzee	+	-
Dorylaimidae gen. spp.	+	+++
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	+	+++
<i>Idiodorylaimus robustus</i> Gagarin	-	+
<i>Laimydorus pseudostagnalis</i> (Micoletzky)	-	+
<i>Mesodorylaimus bastiani</i> (Bütschli)	-	+
<i>Crocodorylaimus dadayi</i> (Thorne et Swanger)	-	+
<i>Calodorylaimus insignis</i> (Gagarin)	-	+
<i>Labronema andrassyi</i> Gagarin	-	+
<i>Thornia steatopyga</i> (Thorne et Swanger)	-	+
<i>Aquatides aquaticus</i> (Thorne)	-	+
Mermithidae gen. spp.	+	+
Oligochaeta		
<i>Aeolosoma tenebrarum</i> Vejdovsky	-	+
<i>Potamodrilus stephensoni</i> (Lastočkin)	+	-
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovsky)	-	+
<i>V. intermedia</i> (Bretscher)	-	+
<i>Nais communis</i> Piguet	-	+
<i>N. variabilis</i> Piguet	-	+
<i>N. bretscheri</i> Michaelsen	+	-
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted)	+	-
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber	+	++
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen)	-	+
<i>Ch. langi</i> Bretscher	+	+
<i>Ch. setosus</i> Svetlov	-	+
<i>Pristina aequisetā</i> Bourne	-	+
<i>P. bilobata</i> (Bretscher)	-	+
Tubificidae gen. spp.	+	+++
Enchytraeidae gen. spp.	+	-
<i>Propappus volki</i> Michaelsen	+++	+
Hirudinea		
<i>Piscicola geometra</i> (Linné)	-	+
Tardigrada		
<i>Pseudobiotus megalonyx</i> (Thulin)	+	+
Hydrachnellae		
<i>Unionicola aculeata</i> (Koenike)	-	+
<i>Piona coccinea</i> (Koch)	-	+
Cladocera		
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars	-	+

Таксон	P3	3C
<i>I. sordidus</i> (Liévin)	-	++
<i>I. agilis</i> Kurz	-	+++
<i>Macrothrix laticornis</i> (Fischer)	-	++
<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird	-	++
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	-	+++
<i>Chydorus sphaericus</i> (Müller)	-	+
<i>Alona quadrangularis</i> (Müller)	+	+++
<i>A. rectangula</i> Sars	+	+
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	-	+
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler	-	+
<i>C. lilljeborgi</i> Schoedler	-	+
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler)	-	++
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	-	+
<i>Monospilus dispar</i> Sars	-	+
Cyclopoida		
Cyclopoidae gen. spp.	+	+++
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine)	-	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	++
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+	++
<i>Cyclops</i> spp.	-	+
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	-	+++
<i>C. vicinus</i> Uljanin	-	+
<i>C. insignis</i> Claus	-	+
<i>Acanthocyclops</i> spp.	-	+
<i>A. americanus</i> (Marsh)	+	+
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	+	+++
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	-	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	-	+
<i>Th. crassus</i> (Fischer)	+	++
Harpacticoida		
<i>Ectinosoma abrau</i> (Kritschagin)	+	+
<i>Nitocrella hibernica</i> (Brady)	+	-
<i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine)	-	+
<i>Attheyella crassa</i> (Sars)	+	-
<i>Paraleptastacus spinicauda</i> (T. et A.Scott)	+	-
Ostracoda		
<i>Ilyocypris decipiens</i> Masi	+	++
<i>I. bradyi</i> Sars	-	+
<i>Cypridopsis vidua</i> (Müller)	-	+

Таксон	P3	3C
<i>Cypria ophthalmica</i> (Jurine)	-	++
<i>C. curvifurcata</i> Klie	-	+
<i>Physocypria fadeevi</i> Dubowsky	-	++
<i>Candona</i> spp.	-	++
<i>C. candida</i> (Müller)	-	+
<i>C. balatonica</i> Daday	-	+
<i>Darwinula stevensoni</i> (Brady et Robertson)	-	+
<i>Limnocythere inopinata</i> (Baird)	+	++
Trichoptera		
Hydroptilidae gen. spp.	-	+
Ceratopogonidae		
Ceratopogonidae gen. spp.	+	-
Chironomidae		
Tanypodinae gen. spp.	-	+
<i>Procladius</i> spp.	-	++
<i>Tanytus punctipennis</i> Meigen	-	+
Chironominae gen. spp.	+	++
<i>Stempellinella minor</i> (Edwards)	+	+
<i>Stempellina almi</i> Brundin	+	+
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>gregarius</i> Kieffer	-	+
<i>Paratanytarsus</i> ex. gr. <i>lauterborni</i> (Kieffer)	-	+
<i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i> (Walker)	+	+
<i>Chironomus</i> spp.	-	+
<i>Cryptochironomus</i> spp.	+	-
<i>C. ex. gr. defectus</i> Kieffer	-	+
<i>C. borysthenicus</i> Tshernovskij	+	-
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	-	+
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards)	-	+
<i>Harnischia curtilamellata</i> Kieffer	-	+
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	-	+
<i>Parachironomus</i> ex. gr. <i>pararostratus</i> Harnisch	-	+
<i>Limnochironomus</i> ex. gr. <i>nervosus</i> (Staeger)	-	+
<i>L. ex. gr. tritonus</i> (Kieffer)	-	+
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen)	-	+
<i>P. convictum</i> (Walker)	-	++
<i>P. scalaenum</i> (Schränk)	+	+
<i>Paratendipes</i> ex. gr. <i>albimanus</i> (Meigen)	-	+
Orthoclaadiinae gen. spp.	-	+

Таксон	РЗ	ЗС
Mollusca		
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	—	+
Pisidiidae gen. spp.	+	++
<i>Valvata</i> spp.	—	+

Примечание. «—» — представитель не обнаружен; «+» — встречен ($P < 50\%$); «++» — обычен ($P = 50-74\%$); «+++» — присутствует стабильно ($P = 75-100\%$).

Ранее для р. Оки было известно около 30 видов круглых червей (Филипьев, 1928; Жадин, 1940; Неизвестнова-Жадина, 1941). В 1993 г. дополнительно отмечено еще примерно 20 представителей группы. Детальное сравнение старых данных с нашими провести затруднительно по причине заметных изменений в таксономии нематод, произошедших с тех пор, а также в связи с описанием за этот период множества новых видов. Самыми распространенными среди нематод в 1993 г. в ЗС были *Dorylaimus stagnalis* ($P = 100\%$), *Monhystera gr. uncispiculatum* (92%), *Brevitobrilus stefanskii* (75%), молодь и не идентифицированные до вида взрослые особи из семейства Dorylaimidae (75%), *Daptonema dubium* (67%), *Tobrilus gracilis* (67%), *Mononchus truncatus* (58%), *Semitobrilus gagarini* (50%) (см. табл. 2). В РЗ высокую встречаемость имели только два вида: *D. dubium* (73%) и *Enoploides fluviatilis* (60%). Последний обнаружен исключительно в русловой зоне. Он считается реликтом каспийской фауны и характерен для биотопов подвижного песка Оки и других рек Волжского бассейна (Филипьев, 1928; Жадин, 1940; Неизвестнова-Жадина, 1941). *D. dubium*, как видно, примерно одинаково распространен в обеих зонах реки. Возможно, это справедливо и для старых данных, если именно этот вид указывался в них как представитель р. *Theristus*, к которому он тогда и относился (Филипьев, 1928; Жадин, 1940; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941). В названных работах одним из самых характерных для нематофауны реки отмечался также и *D. stagnalis*. В отличие от *E. fluviatilis* он отдавал предпочтение в разной степени заиленным грунтам, что соответствует и результатам наблюдений 1993 г.

Фауна олигохет в р. Оке исследовалась специалистами-систематиками и бентологами (Ласточкин, 1927; Жадин, 1940, 1964; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941; Чекановская, 1964). В обобщающей работе О.В. Чекановской (1964) указывается 28 видов червей из мелких (эумейобентических) видов и представителей псевдо-

мейобентоса, молодь которых возможно точно диагностировать (Aeolosomatidae, Naididae, энхитреида *Propappus volki*). Среди них не были отмечены обнаруженные в 1993 г. *Chaetogaster setosus*, *Pristina bilobata* и *Amphichaeta leydigi*. Последний вид, наряду со встреченной в каждой пробе молодью Tubificidae, был одним из самых распространенных ($P = 50\%$) в мейобентосе ЗС. В русловой части высокую встречаемость (80%) имел только *P. volki*. Подобно нематоде *E. fluviatilis* он предпочитает проточные участки с чистым песчаным или слегка заиленным грунтом и упоминается как одна из самых характерных олигохет р. Оки при каждом ее обследовании (Ласточкин, 1927; Неизвестнова-Жакина, 1935; Жадин, 1940, 1964б; Неизвестнова-Жакина, Ляхов, 1941; Чекановская, 1964 и др.).

Ни один из представителей хирономид, занимающих по видовому богатству второе место после круглых червей (см. табл. 1), не встречался в РЗ чаще, чем в 20% проб. Во второй зоне самыми обычными были *Procladius* spp. (67%), *Polypedilum convictum* (58%) и нераспознаваемые до вида личинки младших возрастов из подсемейства Chironominae (50%). Фауна хирономид в р. Оке в свое время была изучена довольно подробно (Липина, 1926; Жадин, 1940, 1964б; Панкратова, 1964). Среди примерно полусотни фигурирующих в указанных источниках представителей группы, находки и идентификация которых возможны в размерном диапазоне мейобентоса, не удалось обнаружить упоминание видов *Stempellinella minor*, *Cryptochironomus borysthenticus* и *Tanytus punctipennis*, найденных в 1993 г. Следует подчеркнуть, что таксономия комаров-звонцов, как и нематод, за прошедшие годы претерпели значительные изменения. По этой причине, а также в связи с трудностью диагностирования многих видов данной группы на ранних личиночных стадиях развития, полноценное сравнение результатов наблюдений разных лет весьма затруднительно.

Подобно личинкам хирономид рачки (кладоцеры, циклопы и остракоды) не были характерны для русловой зоны реки. На участках ЗС из ветвистоусых наиболее часто встречались *Disparalona rostrata* (92%), *Ilyocryptus agilis* (92%), *Alona quadrangularis* (83%), *Macrothrix laticornis* (67%), *Ilyocryptus sordidus* (67%), *Leydigia leydigi* (58%) и *Pleuroxus uncinatus* (58%). Все найденные виды (см. табл. 2) в предыдущие годы уже отмечались в реке. Фауна этих рачков рассматривалась в специальных работах и в составе планктона и бентоса (Бенинг,

1921а, б; Неизвестнова-Жадина, 1924, 1935; Жадин, 1940, 1964б; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941; Акатова, 1964; Монаков, 1964 и др.). Всего в названных источниках из принадлежащих к мейобентосу семейств Chydoridae, Macrothricidae и Ilyocyrtidae указано 23 вида.

Среди циклопов наиболее распространенными в ЗС в 1993 г. были диапаузирующие копеподиты IV–V возрастов планктонных рачков *Cyclops kolensis* (83%), *Diacyclops bicuspidatus* (75%), *Thermocyclops crassus* (75%) и не идентифицированные личинки II–III возрастов (75%), а также придонные виды *Paracyclops fimbriatus* (67%) и *Eucyclops serrulatus* (67%). Ранее фауна циклопов в р. Оке была рассмотрена в тех же работах, что и кладоцер. Всего было отмечено около 18 представителей группы, среди которых не указывался обнаруженный в 1993 г. *Acanthocyclops americanus*.

У остракод максимальная встречаемость в 1993 г. в ЗС была отмечена у *Limnocythere inopinata* (58%). *Ilyocypris decipiens*, *Physocypris fadeevi*, *Cypria ophthalmica* и молодь р. *Candona* были найдены в половине проб. Сведения о фауне остракод р. Оки имеются в работах А.Л. Бенинга (1921а, б), З.С. Бронштейна (1925), В.И. Жадина (1940), Н.А. Акатовой (1964). В названных источниках среди 13 указанных видов не фигурируют выявленные в 1993 г. *Cypria curvifurcata*, *Darwinula stevensoni* и *Candona balatonica* (см. табл. 2).

Остальные представители мейобентоса, как уже отмечалось, осенью 1993 г. в р. Оке встречались редко. Единственный обнаруженный вид тихоходок *Pseudobiotus megalonyx*, по-видимому, является первым указанием по фауне данной группы в реке. Из других таксонов в ранее опубликованной литературе (Бенинг, 1921б; Соколов, 1925; Жадин, 1940, 1964б; Янковская, 1964 и др.) не удалось найти упоминание найденных в 1993 г. клеща *Unionicola aculeata* и гарпактицид *Ectinosoma abraui*, *Attheyella crassa*, *Paraleptastacus spinicauda* (см. табл. 2).

Среди всех впервые выявленных в р. Оке в 1993 г. видов мейобентоса особый интерес представляет рачок *P. spinicauda*, так как это первая его находка не только в бассейне Волги, но, видимо, и во внутренних пресных водоемах в целом (Гусаков, 1996). Эта гарпактицида – типичный обитатель интерстициали морского песчаного побережья. Вид известен из Северного, Балтийского, Черного морей, Атлантического океана, считается эвритермным и эвригалинным (Lang, 1948; Апостолов, 1983; Апостолов, Маринов, 1988). В р. Оке

P. spinicauda был найден на песчаном дне сильно проточного руслового участка ниже г. Касимова (ст. 18) (см. схему на рис. 1). О том, что вид вполне адаптировался к речным условиям, свидетельствует структура его популяции: обнаружены разновозрастные и разнополые особи, включая самцов со сперматофорами и самок с яйцевыми мешками. Мы предполагали (Гусаков, 1996), что рачок должен продолжить свое расселение по русловой зоне реки. Возможны его находки и в других местах Волжского бассейна (а также прочих речных систем, примыкающих к морским областям обитания вида), так как с трудом можно допустить проникновение *P. spinicauda* сразу на столь значительное расстояние от своего естественного ареала без «промежуточных станций» (разве что, с балластными водами). К сожалению, ни подтвердить, ни опровергнуть это пока нельзя, так как исследования мейобентоса р. Оки больше не проводились. Не известны нам и иные указания на обнаружение данного вида гарпактицид во внутренних пресных водоемах.

Факт вселения морской гарпактициды *P. spinicauda* в р. Оку свидетельствует о продолжении процесса насыщения фауны рек, подвергшихся отрицательному воздействию оледенения, за счет понто-каспийских широковалентных в экологическом отношении видов (Жадин, 1940). Данное явление активно изучается в последние десятилетия, но, в основном, на примере позвоночных и более крупных, по сравнению с мейобентосом, беспозвоночных животных. Очевидно, целенаправленные исследования в этом направлении мелких представителей гидрофауны позволят получить новые интересные материалы, что иллюстрирует случай с *P. spinicauda*.

В общем, суммируя старые и вновь полученные данные, можно пока констатировать обитание в донной мейофауне р. Оки чуть более 200 видов. Довольно длительные промежутки между отдельными наблюдениями, разная изученность групп животных и, что уже подчеркивалось, значительные изменения в таксономии некоторых из них не позволяют провести полноценный сравнительный анализ донной мейофауны в разные годы, проследить возможные изменения в общем составе донной мейофауны реки и распространении в ней отдельных видов. В табл. 3 приведены данные по количеству видов и форм основных групп сообщества в прошлые периоды наблюдений.

Большее количество выявленных в 1920-е и 1959 гг. представителей олигохет и хирономид объясняется целенаправленным их

изучением в тот период (Липина, 1926; Ласточкин, 1927; Панкратова, 1964 и др.), а большее богатство фауны круглых червей в 1993 г. (см. табл. 1) – включением в списки ранее неизвестных новоописанных видов.

Таблица 3. Количество выявленных в р. Оке в разные годы видов и форм основных групп мейофауны

Группа	1920-е гг.	1959 г.
Nematoda	25	Нет данных
Oligochaeta*	27	19
Cladocera	17	10
Cyclopoida	9	12
Ostracoda	10	8
Chironomidae**	40	44
Итого:	128	93

Примечание: * – кроме Lumbriculidae и Tubificidae; ** – кроме фитофильных, литореофильных видов (групп видов) и представителей, которых нельзя диагностировать в размерном диапазоне мейобентоса.

Сходство видового состава мейобентоса р. Оки в 1993 г. и изученных примерно в это же время (1990–1995 гг.) Рыбинского и Горьковского водохранилищ (Гусаков, 2005а, б) составляет 58% и 64% соответственно. Общность сообщества между самими водохранилищами закономерно выше – 74%. Главные различия заключаются в своеобразие русловой зоны реки, где обитают реофильные виды, нахождение которых в зарегулированных водоемах возможно лишь локально (в устьях притоков, нижних бьефах плотин и т.п.). К примеру, самая обычная для р. Оки псаммореофильная нематода *E. fluviatilis* в названных водохранилищах за многолетний период исследований не найдена.

Обратим внимание на еще один аспект. При анализе донной мейофауны Рыбинского и Горьковского водохранилищ отмечалось высокое сходство сообщества и между различными участками и биотопами внутри этих водоемов (Гусаков, 2005а, б). Даже в прибрежных и русловых зонах сравнительно проточного речного участка Горьковского водохранилища мейобентос на 74% состоял из одних и тех же видов, что почти в два раза выше индекса I_{CS} для РЗ и ЗС р. Оки. Гидродинамические условия на речном участке Горьковского

водохранилища (течение, изменение уровня) во многом определяют режим работы вышележащего Рыбинского гидроузла, в р. Оке они подчинены в основном природной сезонной регуляции (половодье, паводки и т.д.). Таким образом, искусственное зарегулирование водотоков и сопутствующие нарушения естественных гидрологических циклов (а также изменения самих гидрологических факторов на различных участках) приводят, очевидно, к постепенному нивелированию состава донной мейофауны на их акватории. Вероятно, это происходит потому, что в подобных условиях узкоспециализированные виды резко сокращают свою численность или исчезают совсем, а преимущество получают виды с широким экологическим диапазоном. Тем не менее, некоторые общие черты в распределении речного мейобентоса и проточных участков водохранилищ сохраняются. Мы отмечали преобладание круглых и малощетинковых червей по встречаемости и видовому богатству в РЗ р. Оки и преимущественное обитание рачков в ЗС. Тоже наблюдалось и в речной части Горьковского водохранилища: роль кладоцер и циклопов возрастала здесь от русла к берегу и по мере удаления от плотины (и соответствующего ослабления течения) по всему профилю участка, а относительная роль червей была выше на наиболее проточных русловых участках верхней зоны плеса (Гусаков, 2005а). Такое положение дел объясняется тем, что обитающие в грунте черви (инфауна) менее подвержены влиянию (вымыванию, сносу и т.п.) течения в отличие от населения поверхности грунта (эпифауна) и плавающих у дна форм (планктон-бентос), каковыми являются придонные рачки. Характерно также, что в речном плесе Горьковского водохранилища хотя и редко, но еще встречаются типичные псаммореофильные виды – например, олигохеты *P. volki* и *Potamodrilus stephensoni* (Гусаков, 2005а).

Количественное развитие мейобентоса в р. Оке

В литературе отсутствуют сведения о видовом богатстве, численности, биомассе и составе комплексов основных организмов донной мейофауны р. Оки как целого сообщества. Имеются ограниченные количественные данные лишь по отдельным группам и наиболее массовым представителям (Неизвестнова-Жадина, 1935; Жадин, 1940; Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941; Акатова, 1964; Панкратова, 1964; Чекановская, 1964 и др.). В частности, показано (Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941), что на мергеле (обнаженных коренных породах – глине и известняке) число хидорид и остракод не превы-

шает 15–20 экз./см³, а микроскопических нематод и олигохет достигает 104 экз./см³. На илах количество нематод может достигать до 7000 экз./дм² (много *D. stagnalis* и некоторых других видов). На песке среднее обилие нематод составляет 205 экз./дм² (преобладает *E. fluviatilis*), из олигохет здесь явный лидер *P. volki*: в среднем – 1517 экз./дм², а максимально – до 16690 экз./дм². Обилие вида уменьшается от середины реки к берегу. О.В. Чекановская (1964), также отмечая доминирование *P. volki* на песчаных и илисто-песчаных грунтах реки, приводит более скромные цифры его плотности – до 11.2 тыс. экз./м².

В 1993 г. число видов и форм мейобентоса на станциях РЗ находилось, как правило, в пределах 5–10, составляя в среднем 8±6. Минимум (2 вида) отмечен на ст. 29, максимумы (26 и 14) ниже г. Дзержинска на станциях 5 и 3 соответственно (см. схему на рис. 1). В ЗС видовое богатство сообщества было существенно выше. Его средняя величина равнялась 36±7 видам и формам, минимальное значение – 27 (ст. 2), а максимальное – 52 (ст. 17). Каких-либо закономерностей в распределении видового разнообразия сообщества в обеих зонах относительно городов и притоков не выявлено. Разве что, стоит обратить внимание на заметное (относительно средних параметров) увеличение показателя в РЗ после г. Дзержинска (станции 5, 3). Возможно, это свидетельствует об эвтрофирования данного участка реки, что подтверждается особенностями развития здесь и других исследованных сообществ (Баканов, 1996; Баканов и др., 1996). Численность мейобентоса на отдельных станциях РЗ в 1993 г. варьировала в широких пределах – от 3.7 до 195.4 тыс. экз./м² (рис. 1), среднее значение равнялось 62.8±14.9 тыс. экз./м². Начиная от г. Касимова прослеживалось определенное увеличение плотности мейофауны после каждого города. Конкретные причины этого не установлены за неимением подробных характеристик исследованных биотопов. Вероятно, все определялось только гидродинамикой (некоторым ослаблением течения), но не стоит исключать и влияние городов как источников дополнительных биогенов. Практически на всех станциях РЗ основное количество донной мейофауны составляли круглые и малощетинковые черви, местами (некоторые из точек со слабозаиленными песками) – также личинки хирономид (см. рис. 1).

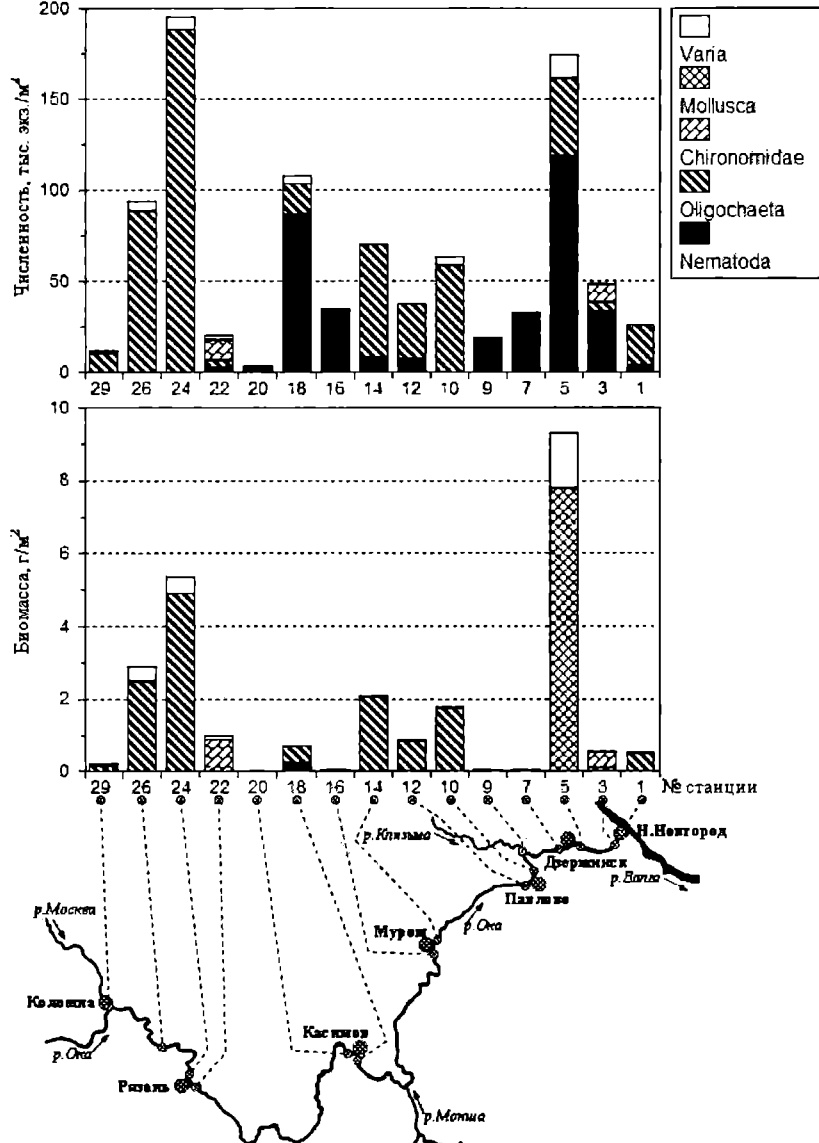


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб, численность и биомасса мейобентоса в русловой зоне р. Оки осенью 1993 г.

Абсолютная и относительная численность нематод достигали 118.8 тыс. экз./м² (ст. 5) и 92–99% (станции 7, 9, 16) от всего мейобентоса, олигохет – 188.0 тыс. экз./м² (ст. 24) и 91–96% (станции 10, 24, 26, 29). Основным фаворитом по численности у первых являлся *E. fluviatilis*, плотность особей которого достигала 85.5 тыс. экз./м² (ст. 18), а в относительных единицах – 96% (ст. 7) от всей мейофауны. Из других круглых червей на отдельных станциях были многочисленны *D. dubium* (до 50% от общего количества мейобентоса и 86.6 тыс. экз./м² в абсолютных значениях на ст. 5) и *M. gr. uncispiculatum* (до 27% на ст. 3 и 14.4 тыс. экз./м² на ст. 5). Среди малощетинковых червей на большинстве станций преобладала молодь *P. volki*. Например, на ст. 24 ее количество равнялось 185.0 тыс. экз./м², что составляло 95% от всей мейофауны. На ст. 29 более 90% от всего мейобентоса (11.1 тыс. экз./м²) достигал не найденный ни в одной другой точке *Nais bretsheri*. Определяющая роль в обилии личинок хирономид, там где они составляли видимую часть всего сообщества (станции 3 и 22), почти исключительно принадлежала виду *Polypedilum scalaenum* (соответственно 17% и 53% от общего показателя сообщества, 8.1 и 10.7 тыс. экз./м²).

Биомасса мейобентоса на большинстве станций РЗ была невысокой – <1.0 г/м². Наименьшие значения (минимум – 0.03 г/м² на ст. 20) отмечены там, где по численности доминировали имеющие небольшой индивидуальный вес нематоды. На станциях, где по сравнению с круглыми червями более многочисленной была олигохета *P. volki*, была выше и биомасса (~2.0–5.0 г/м²) (см. рис. 1). На ст. 24 суммарный вес особей данного вида достигал 4.9 г/м². Его относительная роль была максимальной на станциях 10 и 14 (99% от всего мейобентоса). Хирономида *P. scalaenum* составляла 74–90% биомассы всего мейобентоса на станциях 3 и 22. На станции 5, где 84% (7.8 г/м²) приходилось на молодых моллюсков-пизидиид, отмечено рекордное для РЗ общее значение биомассы – 9.3 г/м². Средняя биомасса сообщества в РЗ равнялась 1.7±0.7 г/м².

Итак, численность мейобентоса на станциях РЗ р. Оки в 1993 г. колебалась в значительных пределах. Вплоть до г. Дзержинска по численности здесь преобладали псаммореофильные олиготрофные виды – нематода *E. fluviatilis* и молодь малощетинкового червя *P. volki*. Широкий размах численности при неизменных доминантах и низкое видовое богатство характерны для бентоса русловых участков

рек, как следствие постоянного воздействия подвижных водных масс – естественного фактора среды. После г. Дзержинска (станции 5, 3) количество видов и форм на русле резко возрастает (примерно в 2–3 раза по сравнению со средним), меняется комплекс лидирующих видов – на первые места выходят нематоды-политопы *D. dubium* и *M. gr. uncispiculatum*, пелореофильная хирономида *P. scalaenum*. Увеличение количественных показателей и биоразнообразия на русле реки за счет политопных и пело-, пелореофильных видов при снижении роли в сообществе лито- и псаммореофилов – ненормальное явление, которое свидетельствует об эвтрофировании данного участка (Жадин, 1964б).

На станциях в ЗС численность мейобентоса в 1993 г. изменялась от 78.8 (ст. 8) до 632.3 тыс. экз./м² (ст. 2), но в большинстве случаев она находилась в пределах 100–200 тыс. экз./м² (рис. 2). Высокий показатель на ст. 2 определил сравнительно высокую, на фоне общей картины, среднюю численность сообщества в ЗС – 202.2±42.9 тыс. экз./м². Доля различных групп в суммарных показателях сообщества на исследованном участке реки была крайне неравномерной. В основном преобладали круглые черви и ветвистоусые рачки, в отдельных случаях – олигохеты. На многих станциях заметный вклад в общее количество донной мейофауны вносили также циклопы, остракоды, личинки хирономид.

Относительная численность нематод на станциях ЗС достигала 51–68% (станции 4, 6, 13, 23, 25), что в абсолютных значениях составляло 78.4–103.2 тыс. экз./м². Наиболее многочисленным были черви *D. dubium* (до 62.5 тыс. экз./м² и 41% от общей плотности мейобентоса), *D. stagnalis* (до 42.9 тыс. экз./м² и 30%), *M. gr. uncispiculatum* (до 38.5 тыс. экз./м² и 28%), *S. gagarini* (35.9 тыс. экз./м² и 25%), *Tobrilus tenuicaudatus* (до 24.1 тыс. экз./м² и 16%), *T. gracilis* (до 22.2 тыс. экз./м² и 14%), *B. stefanskii* (16.7 тыс. экз./м² и 12%). Доля кладоцер была максимальной на станциях 15, 17, 19 (44–69%, 106.6–145.4 тыс. экз./м²). В группе выделялись *D. rostrata* (87.7 тыс. экз./м², 27%), *M. laticornis* (38.9 тыс. экз./м², 22%), *I. agilis* (30.0 тыс. экз./м², 17%) и *A. quadrangularis* (20.7 тыс. экз./м², 11%). Относительная численность циклопов, остракод и хирономид в ЗС не превышала соответственно 32% (ст. 8), 20% (ст. 13) и 19% (ст. 4).

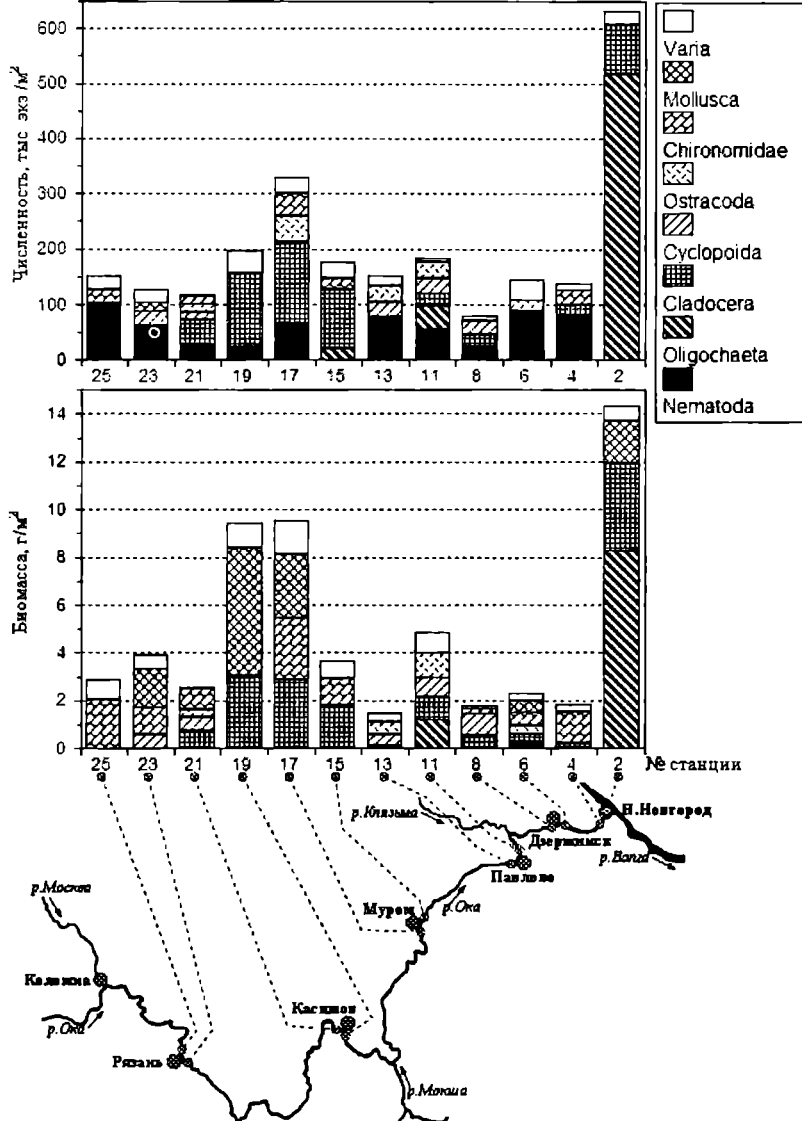


Рис. 2. Схема расположения станций отбора проб, численность и биомасса мейобентоса в зонах седиментации р. Оки осенью 1993 г.

Максимальное количество циклопов в мейобентосе ЗС зарегистрировано на станциях 11 и 13 (26.3 тыс. экз./м²), ракушковых рачков и комаров-звонцов – на ст. 17 (47.7 и 40.7 тыс. экз./м² соответственно). Среди первых преобладали покоящиеся копеподиты *C. kolensis* (до 15.5 тыс. экз./м², 15% от количества всего мейобентоса), вторых – *L. inopinata* (до 36.6 тыс. экз./м², 11%) и *C. ophthalmica* (до 14.4 тыс. экз./м², 10%), третьих – *P. scalaenum* (до 16.3 тыс. экз./м², 11%). Немногочисленные на большинстве станций малощетинковые черви в черте г. Нижнего Новгорода (ст. 2) имели чрезвычайно высокую плотность – 518.4 тыс. экз./м² (82% от общей), что обуславливало соответствующий рекордный показатель для всего мейобентоса. Подавляющее большинство особей приходилось на молодых представителей семейства Tubificidae – 508.4 тыс. экз./м² (80% от всей мейофауны).

Биомасса мейобентоса в ЗС р. Оки в 1993 г. изменялась от 1.5 (ст. 13) до 14.4 г/м² (ст. 2), средняя равнялась 4.9±1.2 (см. рис. 2). Относительное распределение ее величин по станциям в целом соответствовало таковому по численности. Основной вклад в общую биомассу сообщества вносили личинки хирономид (до 71% на ст. 4 и 25), моллюски (до 57% на ст. 19), циклопы (до 50% на ст. 8), клadoцеры (до 49% на ст. 15), остракоды (до 35% на ст. 13). В абсолютных величинах максимальные значения биомассы для указанных групп (не всегда на тех же станциях, где была отмечена их максимальная относительная роль) выражались в следующих цифрах: Chironomidae – 2.6 г/м², Mollusca – 5.4 г/м², Cyclopoida – 0.9 г/м², Cladocera – 3.7 г/м², Ostracoda – 1.0 г/м². Среди выделяющихся по данному параметру отдельных представителей назовем молодь моллюсков из семейства Pisidiidae (до 43% от всего мейобентоса и 2.2 г/м²) и рода *Valvata* (до 43%, 4.1 г/м²), личинок хирономид *P. scalaenum* (до 41%, 1.2 г/м²), *Microchironomus tener* (до 25%, 0.8 г/м²), *Chironomus* spp. (до 23%, 0.4 г/м²), *Procladius* spp. (до 16%, 0.7 г/м²), *Polypedilum nubeculosum* (до 16%, 0.6 г/м²), *Limnochironomus* ex. гр. *nervosus* (до 13%, 1.8 г/м²) и *P. convictum* (до 12%, 0.5 г/м²), циклопа *C. kolensis* (до 28%, 0.6 г/м²), клadoцер *I. agilis* (до 21%, 0.9 г/м²), *D. rostrata* (до 14%, 1.3 г/м²), *L. leydigi* (до 13%, 1.8 г/м²) и *M. laticornis* (до 11%, 0.5 г/м²), остракод *C. ophthalmica* (до 15%, 0.2 г/м²) и *I. decipiens* (до 12%, 0.6 г/м²).

Наличие эвтрофированного участка в ЗС на ст. 2 хорошо соотносится, на наш взгляд, с наличием такого же участка на русловых станциях 5 и 3, расположенных выше по течению. По-видимому, в данном случае мы сталкиваемся с наглядным примером переотложения взвесей и органики из русловой зоны в места с благоприятными для седиментации условиями, о чем говорилось выше. Не исключено, конечно, что существенный вклад в ситуацию на ст. 2 вносят стоки самого г. Нижнего Новгорода. Следует учитывать также и естественный для рек процесс более интенсивной аккумуляции осадков в приустьевых областях. Еще отметим, что хотя выше по течению подобных участков в р. Оке не выявлено, нахождение их там при более детальном изучении акватории вполне возможно.

Вышеизложенные особенности количественного распределения отдельных представителей мейобентоса в 1993 г. в исследованных зонах р. Оки хорошо суммируются при вычислении индекса плотности d , базирующегося на встречаемости, относительной средней численности и биомассе видов. Так, в РЗ закономерно преобладают черви (рис. 3).

Беспорным лидером является олигохета *P. volki*, на доминирование которой в проточных участках реки неоднократно указывалось и другими исследователями (Ласточкин, 1927; Неизвестнова-Жакина, 1935; Жадин, 1940, 1964б; Неизвестнова-Жакина, Ляхов, 1941; Чекановская, 1964 и др.). Аналогичен по своим экологическим предпочтениям и занимающий второе место по индексу d в РЗ круглый червь *E. fluviatilis*. Он, однако, плохо переносит заиливание грунта, даже слабое (Филиппев, 1928; Неизвестнова-Жакина, Ляхов, 1941 и др.), поэтому на отдельных русловых станциях был малочислен или не встречался совсем. Менее требовательные к качеству донных осадков нематода *D. dubium* (политоп) и хирономида *P. scalaenum* (пелореофил) в заметном количестве, как было показано, встречаются в обеих исследованных зонах. Первый, однако, к группе основных представителей сообщества принадлежит только в РЗ.

Polypedium scalaenum – единственный вид, вошедший в состав структурообразующих видов как в РЗ, так и в ЗС (см. рис. 3). Помимо него в данном комплексе организмов присутствуют еще два комара-звонца – *M. tener* и *Procladius* spp., но все три представителя хирономид находятся на последних позициях рассматриваемого диапазона индекса d . В целом же, если не принимать во внимание пре-

обладание тубифицид, среди которых могут скрываться несколько различных видов, и высокий индекс плотности которых – следствие их аномально высокой численности на, всего лишь, одной станции (ст. 2), можно утверждать, что основное значение в мейобентосе ЗС принадлежит ветвистоусым рачкам. Шесть из 13 представителей, вошедших здесь в группу структурообразующих видов, – кладоцеры. Из других, еще не указанных, организмов в составе рассматриваемого комплекса присутствовали циклоп *C. kolensis*, круглый червь *D. stagnalis* и молодь моллюсков-пизидиид.

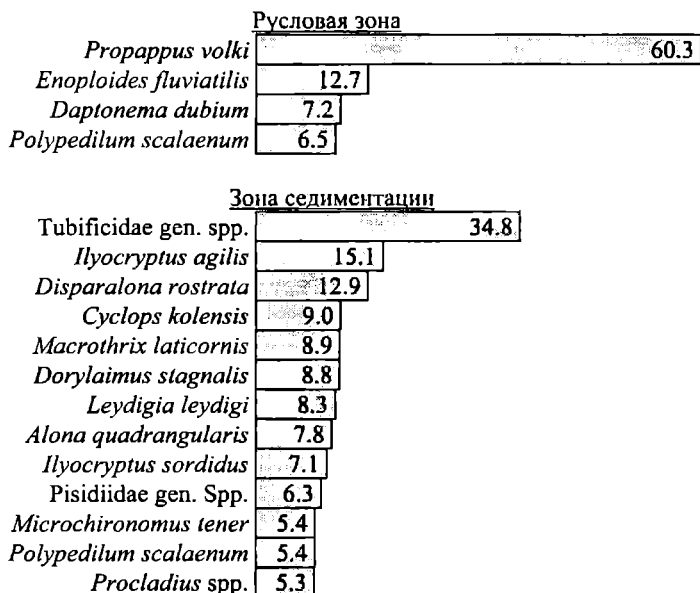


Рис. 3. Ранговое распределение по величине индекса плотности (d , %) структурообразующих представителей мейобентоса р. Оки в 1993 г.

Как видно (см. рис. 3), по составу структурообразующих видов обе исследованные зоны р. Оки еще более четко различаются, чем по совокупному списку видов. Рассчитанный по ним индекс I_{CS} равен всего 12% (один общий вид). Это еще раз подчеркивает своеобразие русловой зоны реки, где возможно более-менее нормальное существование преимущественно роющих и интерстициальных организмов (инфауны).

Сравнение наших данных с материалами по макробентосу р. Оки, который собирался параллельно на тех же самых станциях (Баканов, 1996), позволяет оценить роль мейофауны в донном населении реки в тот период. На русле организмы мейобентоса в среднем составляли $54.7 \pm 4.5\%$ общего для мейо- и макрофауны видового богатства, $87.1 \pm 5.2\%$ общей численности и $29.1 \pm 8.5\%$ биомассы. На станциях ЗС доля мейофауны в видовом разнообразии и суммарной численности была еще выше – $73.7 \pm 1.5\%$ и $94.3 \pm 1.2\%$ соответственно. По биомассе же она была не высокой – $14.4 \pm 3.5\%$. Таким образом, на затишных (без течения) участках мейобентос составляет основу видового богатства и численности донного населения (мейо- и макрофауны), но в биомассе его роль не велика. В проточной зоне мейофауна также существенно преобладает по численности, составляя при этом около трети всей биомассы. Разнообразие мейо- и макрофауны в РЗ примерно равно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведено исследование сообщества мейобентоса в проточной русловой зоне и на затишных участках (в зоне седиментации) среднего и нижнего течения р. Оки – второго по величине притока р. Волги. Работы проводились в осеннее (сентябрь) время в период относительной стабилизации (в гидрологическом отношении) донных биотопов и биоценозов бентоса на них.

В составе сообщества выявлен 131 представитель из 13 таксономических групп. Видовое богатство в ЗС более чем в два раза выше по сравнению с РЗ. Сходство донной мейофауны между двумя зонами невелико – чуть выше 40%. На русле наибольшую встречаемость имеют нематоды и олигохеты, в ЗС наиболее распространены эти же группы червей, рачки (кладоцеры, циклопы и остракоды), личинки хирономид и моллюски. По числу обнаруженных видов и форм выделяются круглые черви. В РЗ они составляют более трети от общего списка организмов. Заметное отличие мейобентоса ЗС от РЗ определяется существенно более высоким видовым разнообразием хирономид и уже названных групп рачков в первой зоне.

В ходе идентификации материала отмечено около 35 ранее неизвестных в фауне р. Оки видов. Наибольший интерес среди них представляет морская эвритермная и эвригалинная гарпактицида *Paraleptastacus spinicauda*. Ее находка – еще один пример наблюдае-

мого в последние десятилетия процесса вселения морских видов в экосистемы внутренних пресных водоемов.

Количественный анализ данных позволил установить однозначное превосходство мейобентоса ЗС над сообществом в РЗ по всем показателям. В среднем по станциям видовое богатство мейофауны в первой зоне было в 4.5, а по численности и биомассе – примерно в 3 раза выше, чем во второй. Вполне очевидно, что данное различие определяется, главным образом, гидродинамическими условиями (интенсивностью течения) и, как следствие, характером донных отложений. На важность этих факторов для донного населения реки неоднократно указывалось и другими исследователями. В РЗ по численности преобладали круглые и малощетинковые черви и, иногда, личинки хирономид, по биомассе – в основном олигохеты, в отдельных точках хирономиды и моллюски. На непроточных участках основу численности в разных соотношениях составляли нематоды, олигохеты, кладоцеры, циклопы, остракоды и комары-звонцы, биомассы – эти же группы, а также моллюски.

На основе количественных данных проанализированы (с помощью индекса плотности) комплексы структурообразующих представителей мейобентоса. Установлено, что в РЗ первостепенное значение в сообществе принадлежит реофильной олигохете-энхитреиде *Propappus volki*. В ЗС, если исключить олигохет-губифицид (сборный таксон), основную роль в сумме играют донные ветвистоусые рачки.

Проведено сравнение доли мейобентоса в общих количественных показателях бентоса (мейо- и макро-) в изученных биотопах реки. Выяснено, что в ЗС мейофауна составляет основную часть в донном населении по видовому богатству и численности, но по биомассе ее роль здесь незначительна. На русле мейобентос также существенно преобладает по численности и составляет примерно половину общего количества видов и форм и около трети биомассы бентоса.

На большей части исследованного отрезка р. Оки не выявлено заметных отклонений в структуре мейобентоса в зависимости от возможных источников поступления загрязняющих веществ (городов и притоков) в обеих зонах. Локальные нарушения зафиксированы лишь в приустьевом отрезке после г. Дзержинска. В РЗ сразу после города преобладающие ранее псаммореофильные виды сменяются пелореофильными и политопными организмами, а в ЗС ниже по те-

чению в черте г. Нижнего Новгорода отмечают аномально высокие для речных экосистем показатели численности и биомассы сообщества при высокой степени доминирования олигохет-тубифицид. Указанные изменения свидетельствуют о ненормально повышенной трофности данных участков и, с большой долей вероятности, связаны со стоками городов. Значительные нарушения в сообществах гидробионтов, включая макробентос, на данном отрезке реки и связь их с антропогенным влиянием отмечались в результатах многих других выполненных здесь наблюдений.

В целом, очевидно, что проведенных исследований (как старых по отдельным группам, так и последних по всему сообществу) далеко еще недостаточно для полной оценки качественного состава, количественного развития, структуры мейобентоса на различных биотопах р. Оки и их зависимости от естественных и антропогенных факторов. Пока затронуты лишь самые поверхностные пласты. Также, к сожалению, по многим причинам невозможно провести полноценное сравнение последних данных с ранее полученными материалами, имеющими отношение к донной мейофауне реки, что позволило бы пополнить уже известные сведения. Поэтому необходимы новые детальные (с подробным анализом условий среды) работы. Исследования мейобентоса в крупных не зарегулированных реках единичны.

Список литературы

- Акатова Н.А. Низшие ракообразные мезобентоса реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С.142–148.
- Алекин О.А. Гидрохимия рек СССР. Ч. 2. Л.: Гидрометеониздат, 1948. 184 с.
- Апостолов А.М. Състав и разпространение на мезопсамалните видове от подраздел Harpacticoida (Copepoda, Crustacea) в акваторията на Българското черноморско крайбрежие // Acta Zool. Bulg. 1983. № 23. С. 43–53.
- Апостолов А.М., Маринов Т.М. Copepoda, Harpacticoida (морски харпактикоиди) // Фауна на България. Т. 18. София: Изд. Бълг. Акад. на Науките, 1988. 384 с.
- Баканов А.И. Мониторинг состояния р. Оки по зообентосу // Экология. 1996. № 2. С. 156–160.
- Баканов А.И., Горбенко А.Ю., Гусаков В.А., Косолапов Д.Н., Ляшенко О.А., Ривьер И.К. О современном экологическом состоянии нижней и средней Оки // Мат. VII съезда ГБО РАН. Казань, 14–20 окт. 1996 г. Казань: Полиграф, 1996. Т. 3. С. 5–7.
- Бакастов С.С. Некоторые данные по гидрологии реки Оки от Калуги до

Устья // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 11–23.

Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне придаточных ситем реки Волги. II. Материалы по гидрофауне реки Оки. 1. Планктон реки Оки у г. Муром // Раб. Окской биол. ст. 1921а. Т. 1, № 2–3. С. 25–61.

Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне придаточных систем реки Волги. II. Материалы по гидрофауне р. Оки. 2. Заметка о ракообразных бассейна р.Оки у г. Муром // Раб. Окской биол. ст. 1921б. Т. 1, № 2–3. С. 93–115.

Бронштейн З.С. К познанию Ostracoda р. Оки и её бассейна // Раб. Окской биол. ст. 1925. Т. 3, № 2–3. С. 106–120.

Гусаков В.А. Находка морского рачка *Paraleptastacus spinicauda* (Copepoda, Cylandropsyllidae) в реке Оке // Зоолог. журн. 1996. Т. 75, № 12. С. 1884–1886.

Гусаков В.А. Структурная характеристика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ: Дис. ... канд. биол. наук, Борок, 2002. 247 с.

Гусаков В.А. Мейобентос Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005а. С. 98–141.

Гусаков В.А. Состав, количественное развитие и динамика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005б. С. 106–118.

Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 992 с.

Жадин В.И. Река Ока – источник водоснабжения // Изв. АН СССР. Сер. биолог. 1961. № 5. С. 814–820.

Жадин В.И. Гидробиологическое изучение реки Оки в 1923–1924 и 1959 гг. (История, организация экспедиций) // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964а. С. 3–10.

Жадин В.И. Донные биоценозы реки Оки и их изменения за 35 лет // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964б. С. 226–288.

Ласточкин Д.А. Материалы по фауне Oligochaeta limicola России. 4. Oligochaeta limicola реки Оки // Раб. Окской биол.ст. 1927. Т. 5, № 1. С. 5–34.

Липина Н.Н. Личинки хирономид из бассейна р. Оки // Раб. Окской биол. ст. 1926. Т. 4. С. 72–124.

Ляшенко О.А. Фитопланктон реки Оки // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: ВО РЭА, ИБВВ РАН, 1996. С. 60–61.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Мокеева Н.П. Альгофлора реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 92–105.

- Монаков А.В. Зоопланктон реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 106–112.
- Неизвестнова-Жакина Е.С. Зоопланктон р. Оки под г. Муромом по сборам 1919–22 гг. // Раб. Окской биол. ст. 1924. Т. 3, № 1. С. 1–45.
- (Неизвестнова-Жакина Е.С.) Neiswestnova-Shadina K. Zur kenntnis des rheophilen mikrobenthos // Arch. Hydrobiol. 1935. Bd. 28. S. 555–582.
- Неизвестнова-Жакина Е.С. Распределение и сезонная динамика биоценозов речного русла и методы их изучения // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 4. С. 1247–1275.
- Неизвестнова-Жакина Е.С., Ляхов С.М. Динамика донных биоценозов Оки в связи с динамикой гидрологических факторов // Тр. ЗИН АН СССР. 1941. Т. 7, № 1. С. 193–287.
- Озерецковская Н.Г., Смирнова Н.Ф. Гидрохимическое исследование реки Оки от истока до устья летом 1959 г. // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 24–51.
- Панкратова В.Я. Личинки тендипедит (хирономид) реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 189–207.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Родина А.Г. Микробиологические исследования реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 52–80.
- Соколов И.И. К фауне гидрокарин реки Оки с дополнениями по гидрокаринофауне г. Мурома // Раб. Окской биол. ст. 1925. Т. 3, № 2–3. С. 89–105.
- Строганов С.Н., Захаров Н.Г. Волга, Ока и Москва-река в качестве источников водоснабжения г. Москвы. Гидробиологические исследования // Тр. комиссии по изысканию новых источников водоснабжения г. Москвы. 1927. № 3. 209 с.
- Филиппов И.Н. Свободные нематоды из реки Оки // Раб. Окской биол.ст. 1928. Т. 5, № 2–3. С. 81–112.
- Чекановская О.В. Малощетинковые черви реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 113–122.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. С-Пб: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.
- Янковская А.И. Водяные клещи реки Оки // Загрязнение и самоочищение реки Оки. М.-Л.: Наука, 1964. С. 155–163.
- Lang K. Monographie der Harpacticiden. Bd. 2. Stockholm: Lund, H. Ohlsson, 1948. 1683 s.

V.A. Gusakov

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

For the first time the community of meiobenthos in the river Oka (the second-largest inflow of the Volga) is investigated. Data about a species composition, abundance and biomass of the community in channel (flowing) zone and in quiet (without stream) areas are given. Data of the previous researches, concerning some groups of bottom meiofauna of the river, are considered.



ГУСАКОВ ВЛАДИМИР АНАТОЛЬЕВИЧ

– старший научный сотрудник,
кандидат биологических наук.

Основная квалификация: Гидробиология, зоология беспозвоночных.

Область научных интересов: мейобентос пресных водоемов.

Опыт работы: Научные исследования ведутся с 1990 г. Изучение сообщества выполняется с определением до видового уровня представителей основных таксономических

групп, входящих в его состав (Nematoda, Oligochaeta, Tardigrada, Hydrachnellae, Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Chironomidae). Опубликовано более 30 научных работ. В 2002 г. защищена кандидатская диссертация: «Структурная характеристика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ». Принимал участие в качестве исполнителя во многих грантах РФФИ, федеральных программах и хозяйственных договорах, руководил одним грантом РФФИ.

Основные направления деятельности:

Проводятся исследования видового состава, количественных показателей, сезонной и многолетней динамики сообщества мейобентоса, его основных групп и видов в водохранилищах Верхней и Средней Волги (Иваньковском, Рыбинском, Горьковском), в крупных, средних и малых реках (Ока, Которосль, Латка и др.), в малых разнотипных озерах северо-востока и центра России (на территории Вологодской и Владимирской области). Для массовых видов из доминирующих групп сообщества (прежде всего, круглых червей и рачков) подробно рассматриваются популяционная структура, основные экологические и биологические аспекты их существования в различных условиях. В плане особого интереса изучается способность организмов донной мейофауны существовать в прибрежье водохранилищ в ус-

ловиях искусственного регулирования степени их наполнения (анализируется выживание видов при различной продолжительности осушения и промерзания грунта; исследуются резервы, источники и пути восстановления отдельных популяций и всего сообщества после завершения безводного периода в зависимости от степени и скорости изменений уровня воды, характера биотопа и других факторов). Наблюдается реакция мейобентоса на другие антропогенные воздействия (эвтрофирование, загрязнение, сброс подогретых вод из системы охлаждения электростанций и др.).

Основные публикации:

Гусаков В.А. Видовой состав и распределение мейобентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. С. 74–93.

Гусаков В.А. Находка морского рачка *Paraleptastacus spinicauda* (Copepoda, Cylandropsyllidae) в реке Оке // Зоолог. журн. 1996. Т. 75. № 12. С. 1884–1886.

Гусаков В.А. Сезонная динамика нематод открытой литорали Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 1997. № 2. С. 32–40.

Гусаков В.А. Новые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 83–91.

Гусаков В.А. Мейобентос озер Дарвинского государственного заповедника // Биол. внутр. вод. 2000. № 2. С. 94–105.

Гусаков В.А. Влияние гидрологического режима на распределение и динамику донных циклопов в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 2001. Т. 28. № 1. С. 99–109.

Гусаков В.А. Мейобентос Горьковского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2005. С. 98–141.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *DAPHNIA* В ВОДОЕМАХ ХИБИНСКОГО ГОРНОГО МАССИВА

© 2007 г. А.Г. Кирдяшева

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Для уточнения видового состава и распределения представителей рода *Daphnia* обследовано 28 разнотипных водоемов и водотоков Хибинского горного массива. Дафнии обнаружены в трех озерах (Большой Вудъявр, Малый Вудъявр, Голубое) и трех временных водоемах. Видовой состав представлен *D. galeata* G.O. Sars, 1864, *D. pulex* Leydig, 1860, *D. middendorffiana* Fisher, 1851. Изучены половая, возрастная и количественная структуры популяций. Проанализировано пространственное распределение рачков в оз. Большой Вудъявр. *D. galeata* неравномерно распределена по акватории озера, что обусловлено значительными различиями в условиях разных участков водоема. Временные водоемы населены одним видом – *D. pulex*. В олиготрофном оз. Малый Вудъявр обнаружена только *D. galeata*. В оз. Большой Вудъявр обитают все три вида дафний. В результате антропогенного эвтрофирования водоема численность и биомасса рачков достигают очень высоких значений.

ВВЕДЕНИЕ

Хибинский горный массив – один из основных природных регионов Кольского полуострова, имеющий пограничное положение между горно-тундровыми ландшафтами севера Фенноскандии и равнинными восточно-европейскими тундрами. Кроме этого, Хибины относятся к природным объектам, которые последними освободились от влияния покровных и горных ледников последнего оледенения. На территории массива расположены водные объекты, отличающиеся своим происхождением и гидрологическими характеристиками. Для региона характерны олиготрофные водоемы с кислыми водами и небольшой минерализацией. Часть водных объектов испытывает сильную антропогенную нагрузку, что приводит к изменению их гидрохимических характеристик. Все это вызывает интерес к исследованию водоемов региона. До сих пор водные системы Хибин изучены недостаточно. В 2000–2001 гг. группой ученых исследованы диатомовые комплексы в донных отложениях двух озер Хибинского

горного массива, на основе которых проведена реконструкция долгосрочных изменений состояний этих водоемов (Денисов и др., 2006). Подробным изучением состава водных беспозвоночных региона занимался Н.В. Вехов. В 2001–2003 гг. им обследовано >70 водоемов разного типа, выявлено 47 видов ракообразных, проведены исследования вертикального и горизонтального распределения зоопланктона (Вехов, устное сообщение).

Цель настоящей работы – уточнение видового состава дафний и изучение особенностей их распределения в водоемах Хибинского горного массива

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в 28 разнотипных водоемах и водотоках Хибинского горного массива в июле – начале августа 2004 г. Из обследованных водных объектов дафнии обнаружены в трех озерах и в четырех временных водоемах искусственного происхождения:

Оз. Большой Вудъявр (см. рисунок) ($67^{\circ}38'$ с.ш., $33^{\circ}40'$ в.д.) – самый крупный водоем Хибинского горного массива с площадью зеркала 3.24 км^2 . Примерно до середины озера тянется мелководье глубиной $\leq 1.5 \text{ м}$, далее идет резкий склон, максимальная измеренная глубина – 40 м. Дно озера каменистое, с небольшим слоем ила. На южном берегу расположен г. Кировск, на восточном – микрорайон Юкспорйок. С севера в озеро впадает руч. Вудъяврйок (Кукисийок), соединяющий Большой Вудъявр с оз. Малый Вудъявр, с юго-запада из оз. Большой Вудъявр вытекает р. Белая. Озеро подвергается антропогенному воздействию. На его берегах расположены апатит-нефелинобогатительная фабрика и технический водозабор ОАО «Апатит». С северо-восточной стороны часть озера отделена дамбой и превращена в отстойник отработанных шахтных вод, поступающих в него с водами р. Саамская (Лопарский ручей) и р. Юкспорйок. Из-за влияния стоков производства наблюдается тенденция к защелачиванию водоема (среднее значение pH – 8.3, максимальное – 9. минимальное – 7.6) и обогащению его биогенными элементами, в первую очередь фосфором (Денисов и др., 2006). Пробы отбирали на семи глубоководных и трех прибрежных станциях. Основные характеристики станций приведены в таблице.

Оз. Малый Вудъявр (см. рисунок) ($67^{\circ}39'$ с.ш., $33^{\circ}36'$ в.д. – юго-западная часть озера) значительно меньше оз. Большой Вудъявр, средняя глубина $\sim 5 \text{ м}$. Дно каменистое, с тонким слоем ила, вода зе-

леновато-голубого цвета. На момент исследований (21.07.2004 и 27.07.2004) температура поверхности воды составляла в пелагиали 12–13 °С, в литорали – 15.2 °С, прозрачность была до дна (8 м). В озеро впадают ручьи, берущие начало в горах и ручей, вытекающий из оз. Сейтесъявр.

Таблица. Основные характеристики мест отбора проб оз. Большой Вудъявр

Дата отбора проб	Станция	Глубина, м	Прозрачность, м	Т, °С	Дно	Примечание
20.07.04	7	34	5	<u>15</u> 11.5	Камень, наилок	Малочисленные высшие водные растения Обширные заросли высшей водной и околоводной растительности Песчаная ванна на берегу размером 2×0.5 м
	8	0.70	До дна	18	Камень	
	9	0.10-0.20	То же	18.2	Камень, у кромки берега наилок	
29.07.04	10	0.15	»	24	Песок, ил	
8.08.04	1	3.5	2.5	14.2	Камень	Цветение воды То же Уровень воды сильно понизился, много гниющих растительных остатков
	2	2.5	2.0	То же	То же	
	3	40	То же	16.4	Камень, наилок	
	4	36	2.0	То же	То же	
	5	20	2.5	16.8	»	
	6	3	То же	16.2	»	
	8	0.30	До дна	18.5	Камень, у кромки берега наилок	

Примечание. Над чертой – температура поверхности воды, под чертой – на глубине 10 м.

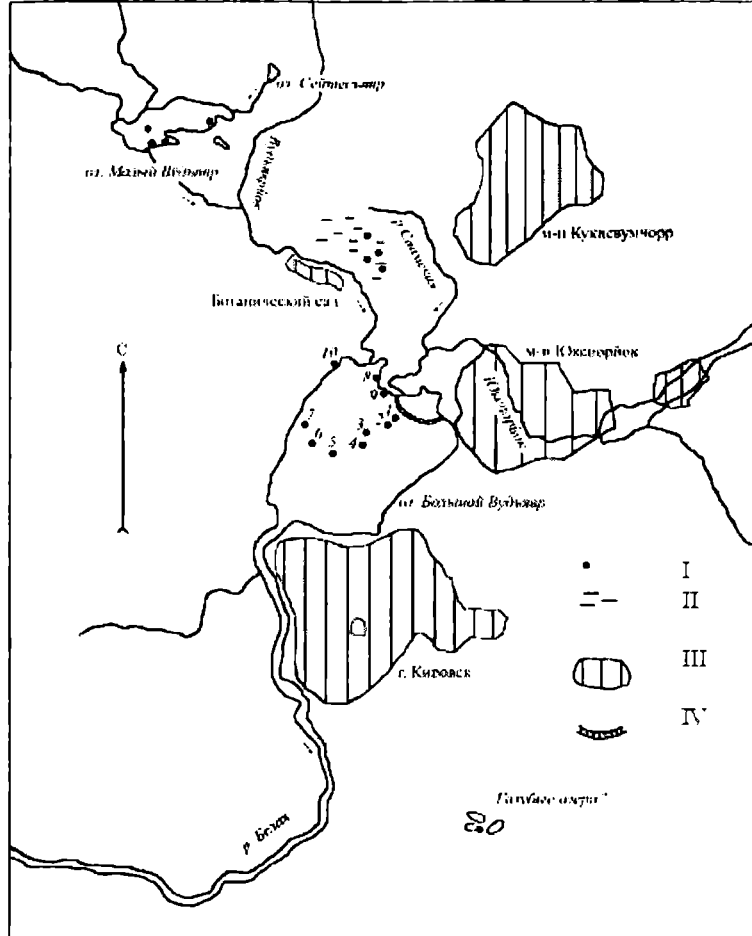


Рис. Карта-схема района исследований: I – точки отбора проб, II – временные водоемы, III – населенные пункты, IV – дамба; 1–10 – номера станций.

Голубое озеро – местное название (см. рис.) ($67^{\circ}35'$ с.ш. $33^{\circ}42'$ в.д. – середина озера), расположено на высоте 407 м над уровнем моря, в 3–4 км к юго-востоку от г. Кировск. Озеро небольшое, сильно вытянутое в длину, проточное. Максимальная глубина – 3 м, дно ка-

менистое, у берега тонкий слой ила и остатки макрофитов. Вода зеленовато-голубого цвета, прозрачность до дна. Температура поверхности воды во время отбора проб (23.07.2004) составила 14.8 °С.

Временные водоемы (см. рис.): лужа в траве около тропы, канавы искусственного происхождения вдоль шоссе дорог. Во время исследований (19.07.2004 и 27.07.2004) глубина водоемов составляла от 0.1 м до 1.5 м, на дне находились в массе разлагающиеся остатки макрофитов. Температура колебалась от 17.8 до 19 °С, прозрачность воды, до дна. Почти полностью водоемы заросли прибрежно-водной растительностью.

В пелагиали озер пробы отбирали сетью Джеди из газа № 76, с диаметром входного отверстия 18 см. В литорали и мелких водоемах – ведром, с последующим процеживанием через газ № 76. Материал фиксировали 4%-ным формалином.

В пелагической части озер Большой Вудъявр (станции 1–7), и Малый Вудъявр для количественного учета рачков и оценки структуры популяции отбирали интегральные пробы. На глубоководных участках оз. Большой Вудъявр (станции 4–6), плотность дафний оценивали по численности (экз./м³) в слое воды глубиной 10 м. Кроме того, на обоих озерах отбирали материал для анализа вертикального распределения дафний – с поверхности до дна через каждые 4 м на ст. 3 оз. Большой Вудъявр и с поверхности до дна через каждые 2 м на оз. Малый Вудъявр.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных водоемах обнаружено три вида дафний: *Daphnia galeata* G.O. Sars, 1864, *D. pulex* Leydig, 1860, *D. middendorffiana* Fisher, 1851. *D. galeata* и *D. pulex* имеют всесветное распространение, *D. middendorffiana* относится к группе северных видов.

В оз. Большой Вудъявр обитают все три вида дафний: в пелагиали – *D. galeata*, в литорали – *D. pulex* и *D. middendorffiana*.

В северных водоемах вегетационный сезон начинается позже и длительность его значительно меньше, чем в средней полосе. Например, в Рыбинском водохранилище пик численности *D. galeata* приходится на вторую половину июля. В оз. Большой Вудъявр общая численность *D. galeata* во второй половине июля составляла 3.7 тыс. экз./м³ (ст. 3). Температура воды в этот период была невысокая (см. табл.). Популяция дафний состояла на 88.7% из молодежи. На долю партеногенетических самок приходилось лишь 9.1%. Из-за короткого

лета структурные перестройки популяций дафний происходят быстрее, чем в более южных районах. При одновременном наращивании численности за счет партеногенетического размножения, популяция готовилась и к гамогенезу. Среди молодежи самцы составляли 27.3%, доля половозрелых самцов в популяции достигала 2.2%, также встречены единичные экземпляры эфиппийных самок. При исследовании вертикального распределения рачков обнаружено, что основная масса дафний держалась в верхнем 4 метровом слое воды. Численность рачков в этом слое достигала 10.1 тыс. экз./м³. На глубине 4–8 м от поверхности их количество сокращалось почти в пять раз, а в 8–12 метровом слое попадались лишь единичные экземпляры. В более глубоких слоях, дафнии не обнаружены. Какой-либо приуроченности половых и возрастных групп к разным горизонтам не отмечено. К началу августа температура воды в центре озера повысилась (см. табл.) и численность *D. galeata* в центре озера возросла в три раза, достигая 11.3 тыс. экз./м³ (среднее по станциям 4–5). Увеличилась доля гамогенетических особей: эфиппийные самки составили 3.2%, самцы – 9.5% общей численности (среднее по шести станциям). Также несколько повысилась и доля партеногенетических самок – 15.9% численности популяции (среднее по шести станциям), тем не менее, основу популяции по-прежнему составляла молодежь.

При анализе количественной структуры популяции *D. galeata*, выявлена неоднородность распределения дафний по разным районам озера (см. рис.). Неравномерность горизонтального распределения рачков связана с рядом факторов. Это могут быть различия в температуре и глубине разных частей водоема (см. табл.), неравномерное распределение водорослей, вследствие чего и численность бактерий может оказаться неодинаковой даже на очень близко находящихся друг от друга участках (Мануйлова, 1964). Кроме того, в проточных озерах, к которым относится и оз. Большой Вудъявр, численность рачков может колебаться в связи с влиянием притоков. На станциях 1 и 2 зафиксирована самая низкая для водоема температура поверхности воды. Подток холодной воды в открытую часть озера происходит через дамбу из отстойника шахтных вод. На участок, ограниченный дамбой, вода поступает из р. Саамская, берущей начало в горах, и на момент исследований температура воды в отстойнике не превышала 10.1 °C. На ст.1 численность дафний составляла 2.2 тыс. экз./м³ – в несколько раз меньше, чем в остальных районах озера. В первую

очередь это связано со спецификой биотопа, имеющего условия средние между пелагиалью и литоралью (см. табл.). При нагонном ветре рачки вымываются о камни дамбы, что вызывает избегание пелагической *D. galeata* данного района озера. Негативное влияние низкой температуры воды на этой станции менее значимо для количественного развития рачков. Так, на ст. 2 температура поверхности воды была, как на ст. 1, однако располагалась она на некотором удалении от дамбы и здесь рачки не подвергались механическому воздействию. Численность дафний (10.2 тыс. экз./м³) на ст. 2 превышала таковую на ст. 1 в 4.5 раза.

При удалении от дамбы к середине озера (станции 4–6) количество дафний увеличивается. Здесь снижается влияние холодной воды из отстойника, уменьшается перемешивание водных масс, и поверхностные слои воды сильнее прогреваются (см. табл.). В самой глубокой части озера (станции 4, 5) наблюдали цветение воды. Максимальные количества рачков зафиксированы на ст. 4, где плотность популяции *D. galeata* достигала 12.8 тыс. экз./м³. Далее, по направлению от центра озера к западному берегу, численность дафний снижалась до 9.8 тыс. экз./м³ на ст. 5 и 7.9 тыс. экз./м³ на ст. 6. На ст. 7 количество рачков опять повышалось, достигая 11.0 тыс. экз./м³.

При анализе возрастной и половой структур популяции *D. galeata* в разных районах озера каких-либо существенных различий не выявлено. Везде основу популяции составляла молодежь, процент гамогенетических особей был небольшой. Только на станциях 6 и 7 наблюдали повышение доли партеногенетических самок до 26% и 23% соответственно, на остальных обследованных участках доля партеногенетических самок составляла только 12% общей численности (среднее по станциям 1–5).

Высокая плотность популяции *D. galeata* в северном оз. Большой Вудьяр связана с тем, что водоем подвергается сильному антропогенному воздействию. В результате этого гидрохимические условия озера сильно отличаются от таковых других водоемов Хибинского горного массива. Поступающие в озеро большие количества биогенных веществ вызывают его эвтрофирование. Достаточный прогрев поверхностных слоев воды и ее цветение обеспечивают развитие бактериопланктона, являющегося, наряду с водорослями, важным кормовым объектом дафний. Кроме того, *D. galeata* питается крупными диатомовыми водорослями (Монаков, 1998), а поступле-

ние биогенов в оз. Большой Вудъявр вызывает массовое развитие диатомовых водорослей (Денисов и др., 2006). Антропогенное защелачивание озера не играет заметной роли в развитии популяции *D. galeata*. Этот эврибионтный вид, встречается при диапазоне pH 5.2–9, наиболее часто – при 6.2–8.2 (Bērziņš, Bertilsson, 1990).

В литоральной части озера совместно обитают *D. middendorffiana* и *D. pulex*. *D. middendorffiana* относится к северным видам. Характерна для холодных вод, встречается в небольших тундровых и высокогорных водоемах при пониженной кислотности (pH 5.5–6.5). В оз. Большой Вудъявр вода слишком щелочная для этого вида, однако плотность популяции рачка здесь может быть очень высокой. Так, на ст. 9 во второй половине июля численность *D. middendorffiana* достигала 1.1 тыс. экз./л. Этот участок озера сильно зарос прибрежно-водными и околководными растениями, вода фактически не подвержена ветровому перемешиванию и хорошо прогревается (см. табл.). Кроме того, разлагающиеся остатки макрофитов обеспечивают хорошую кормовую базу для рачков. *D. middendorffiana* вместе с *D. pulex* образуют по всей площади этой части побережья сплошное скопление. Несмотря на большую прозрачность воды, дна не было видно из-за очень высокой плотности рачков. Биомасса обоих видов дафний достигала чрезвычайно высоких значений – 322 г/м³. На ст. 8 (см. табл.) водных и околководных растений очень мало и вода сильно перемешивается. Скопления дафний в этой части побережья наблюдали только в штилевую погоду, как правило, в вечернее и ночное время. Рачки агрегировались вокруг немногочисленных растений. Очень плотные скопления дафний отмечены в песчаных ваннах (ст. 10) – вымытых волнами углублениях в песке, изолированных от озера. В таких ваннах температура воды значительно выше, чем в водоеме, на дне скапливаются гниющие остатки растений, занесенных ветром. Все это создает благоприятные условия для развития планктона.

На ст. 9 основу популяции *D. middendorffiana* составляла молодь (96.3%), партеногенетические и эфиппальные самки были малочисленны (2.3 и 1.4% соответственно). Несмотря на наличие эфиппальных самок, самцы в водоеме не обнаружены. Это характерно для большинства популяций вида (Глаголев, 1995). Возможно, самцы в озере столь редки, что при отборе материала не попали в процеживаемый объем воды. В оз. Лаго-ди-Камп (Италия) самки *D. midden-*

dorffiana откладывают эфиппиумы с «псевдосексуальными» яйцами при отсутствии самцов (Fertagi, 1967). Известны факты образования эфиппиев без оплодотворения и у других видов дафний (Смирнов, 1975). На ст. 9 плотность *D. pulex* достигала 92 экз./л (лишь 7.7% общей численности обоих видов). Как и у *D. middendorffiana*, основу популяции составляла молодь, но доля ее была ниже – 62%. Партеногенетические самки составляли 34.5% общей численности. Наряду с партеногенетическим размножением дафнии готовились и к гамогенетическому, 3.5% численности приходилось на самцов. В начале августа плотность дафний на ст. 9 снизилась в 50 раз и составила всего 22 экз./л, в литорали озера присутствовала только *D. middendorffiana*. Доля эфиппиальных самок этого вида оставалась такой же, как и в июле, 1.5%. Процент партеногенетических самок возрос до 42. Основу популяции по-прежнему составляла молодь (56.5%), однако новорожденные рачки фактически отсутствовали, а молодь была представлена самками, почти достигшими половозрелости. Сильное падение численности рачков и фактически прекращение партеногенетического размножения вероятнее всего связано с резким ухудшением условий в этой части водоема. Из-за отсутствия дождей и жаркой погоды уровень воды в озере сильно понизился, у берега скопилась масса гниющих водорослей и остатков макрофитов, вода имела гнилостный запах. В течение всего периода наблюдений небольшое количество половозрелых самок *D. middendorffiana* находили в открытой части озера, куда, вероятнее всего, рачки были занесены ветром или течением.

В оз. Малый Вудъявр обнаружена только *D. galeata*. Плотность популяции была небольшой и составляла на момент исследований 3800 экз./м³. Половой и возрастной составы популяции были сходны с таковыми в оз. Большой Вудъявр. Молодь составляла 93.1%, доля партеногенетических самок была невелика – всего 6.9%, эфиппиальных самок и половозрелых самцов не обнаружено. Однако, почти половина (43%) молоди состояла из неполовозрелых самцов. При анализе вертикального распределения рачков максимальная численность зафиксирована на глубине 2–4 м, в верхнем горизонте (0–2 м) плотность дафний была в два раза ниже, у дна (4–6 м) – в пять раз. Различий в соотношении разных возрастных и половых групп по горизонтам не наблюдали. В отличие от оз. Большой Вудъявр, оз. Малый Вудъявр не подвергается антропогенному воздействию, имеет

более низкие температуры воды и является олиготрофным. Возможно, это объясняет отсутствие в водоеме других видов дафний и относительно невысокую численность *D. galeata*.

В Голубом озере обнаружены дафнии из группы видов *D. pulex*. Малое количество экземпляров и отсутствие самцов не позволили надежно идентифицировать их до вида.

Дафнии временных водоемов представлены лишь *D. pulex*. В пересыхающей (глубина ~10 см), сильно заросшей луже популяция дафний в конце июля состояла в основном из эфиппидальных самок. Партеногенетические самки, молодь и самцы, обнаружены только в единичных экземплярах. Все свидетельствовало о неблагоприятных и нестабильных условиях в водоеме. Через 7 сут водоем почти пересох, и дафнии исчезли.

В другом водоеме, копаном котловане у дороги, условия были более стабильны. Водоем наполовину затенен кустарником, что предотвращает его быстрое пересыхание, и максимальная глубина в нем достигала 1 м. Наличие высшей водной растительности, крутые берега, обеспечивающие смыв биогенов и высокая температура воды создавали благоприятные условия для развития *D. pulex*. Общая численность достигала 10,7 тыс. экз./м³. Основная часть популяции (97,4%), состояла из молоди, партеногенетические самки составляли 2,6% общей численности рачков, самцы были немногочисленны, а эфиппидальные самки отсутствовали.

Третий водоем – длинная канава вдоль дороги, сплошь заросшая осокой. Глубина в месте отбора проб составляла 1,2 м. Температура воды достигала 19 °С. По-видимому, водоем полностью не пересыхает. Как и в предыдущем водоеме, популяция состояла в основном из молоди (85,2%), однако доля партеногенетических самок была больше (11,5%), на самцов приходилось 3,3% общей численности популяции, эфиппидальные самки не обнаружены. Несмотря на благоприятные условия, плотность популяции в этом водоеме была в два раза меньше, чем в предыдущем, и достигала 4,9 тыс. экз./м³. Это объясняется его большими размерами (канава тянется вдоль всего шоссе) и соответственно большим разбавлением планктона.

Таким образом, из 7 видов рода *Daphnia*, отмеченных на севере Европейской части России, в водоемах Хибинского горного массива обнаружено 3 вида: *Daphnia galeata*, *D. pulex*, *D. middendorffiana*. Из них только *D. middendorffiana* относится к комплексу северных ви-

дов, *D. galeata* и *D. pulex* имеют всеветное распространение. Численность и биомасса популяций дафнии в оз. Большой Вудъявр достигают очень высоких значений вследствие антропогенного эвтрофирования водоема. Неравномерность распределения *D. galeata* по акватории озера связана с сильной разницей в глубинах озера, различием температурных условий и влиянием притоков. Массовое развитие *D. middendorffiana* и *D. pulex* в мелководной части водоема обусловлено тем, что условия литорали этого озера, приближены к условиям временных водоемов, для которых эти виды характерны. Наличие только одного вида дафний – пелагической *D. galeata* – ее относительно небольшая численность в олиготрофном оз. Малый Вудъявр связаны, по-видимому, с недостаточным поступлением в водоем биогенных веществ и более низкими температурами, чем в оз. Большой Вудъявр. Во временных водоемах обнаружена лишь *D. pulex*. Ее количественная, возрастная и половая структуры различаются в зависимости от условий водоема, однако популяции не имеют каких-либо особенностей, существенно отличающих их от популяций вида в других регионах.

Список литературы

- Глаголев С.М. Род *Daphnia* // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. С. 48–58.
- Денисов Д.Б., Даувальтер В. А., Кашулин Н.А., Каган Л.Я. Долговременные изменения состояния субарктических водоемов в условиях антропогенной нагрузки (по данным диатомового анализа) // Биол. внутр. вод. 2006. № 1. С. 24–30.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л., 1964. 326 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и биологии РАН, 1998. 319 с.
- Смирнов Н.Н. Биология ветвистоусых ракообразных // Итоги науки и техники. ВИНТИ. Зоология беспозвоночных. М., 1975. 115 с.
- Bērziņš B., Bertilsson J. Occurrence of micro-crustacean in relation to pH and humic content in Swedish water bodies // Hydrobiologia. 1990. V. 199. P. 65–71.
- Ferrari I. Considerazioni sistematiche ed ecologiche sulla *Daphnia middendorffiana* di un lago dell'alta Val. Baguanco // Mem. ist. Ital. Idrobiol. 1967. V. 22. P. 64–78.

Автор выражает глубокую благодарность директору Полярно-альпийского ботанического сада-института КНЦ РАН В.К. Жирову и. сотруднику РНИИ культурного и природного наследия Н.В. Вехову, за помощь в проведении полевых исследований.

Работа выполнена при поддержке программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования».



КИРДЯШЕВА

АННА ГЕННАДЬЕВНА

–младший научный сотрудник

Научные интересы: биология, экология, систематика рода *Daphnia* в бассейне Рыбинского водохранилища.

Основные публикации:

Кирдяшева А.Г., Ривьер И.К. Представители рода *Daphnia* в Рыбинском водохранилище // Актуальные проблемы экологии Ярославской области

ти – 3: Мат. докл. научно-практич. конф. 2005 г. Ярославль: изд-во ВВО РЭА, 2005. С. 198–201.

Кирдяшева А.Г. Представители рода *Daphnia* в водоемах Хибинского горного массива // Мат. конф. «Актуальные проблемы Белого моря и водоемов Европейского Севера», 2005 г. Вологда, 2005. Ч. 1. С.180–182.

Кирдяшева А.Г. Морфология и экология *Daphnia curvirostris* Eylmann во временном водоеме побережья Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 142–151.

К ВОПРОСУ О ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИНАХ МЕЖГОДОВЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ХАРАКТЕРИСТИК ЗООПЛАНКТОНА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

© 2007 г. А.В. Крылов

*ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Количество атмосферных осадков – один из факторов, способных определять межгодовые флюктуации показателей зоопланктона и трофического статуса водных объектов. Зоопланктон озера и малого водотока по-разному реагирует на снижение количества осадков. В литорали озера отмечены изменения структурно-функциональных характеристик зоопланктона, происходящие при процессах деэвтрофирования, на различных участках малой реки – при процессах эвтрофирования.

ВВЕДЕНИЕ

Быстрые и заметные изменения трофического статуса водных объектов происходят под влиянием аллогенного поступления биогенных и органических веществ, интенсивность поступления которых зависит не только от точечных источников загрязнения, но и от поверхностного стока с водосбора, который определяется атмосферными осадками (Антропогенные воздействия..., 2003).

Наиболее яркие флюктуации развития сообществ водных беспозвоночных происходят при резких колебаниях количества атмосферных осадков. Именно поэтому представляемые результаты исследований ограничены лишь сравнением двух сезонов, которые характеризовались наиболее резкой разницей. В связи с этим цель работы – определение изменений зоопланктона литорали озер, проточного и зарегулированного участка малой реки при резких колебаниях количества атмосферных осадков в летние сезоны разных вегетационных периодов. На взгляд автора, исследования такого рода весьма актуальны. Дело в том, что в последнее время большое количество исследований на водных объектах носят относительно кратковременный характер – от 2-х до 3-х полевых сезонов. В связи с этим часто появляются данные, кардинально различающиеся по многим показателям, и возникают вопросы их интерпретации. Однако «пус-

ковой» механизм для объяснения причин тех или иных различий зачастую отсутствует, хотя порой он лежит буквально на поверхности и определяется поверхностным стоком.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили на водных объектах разного типа: озере и малой реке. Озеро Угий-Нур относится к бассейну Северного Ледовитого океана и расположено в Хангайском горном районе МНР. Водосбор озера испытывает нагрузку от выпаса домашнего скота. По содержанию хлорофилла «*a*» и величине первичной продукции озеро относится к олиготрофному типу (Экология и хозяйственное..., 1985), по структурно-функциональным характеристикам зоопланктона – к β -мезотрофному (Лимнология и палеолимнология..., 1994). Пробы зоопланктона (всего 8) собирали на литорали в августе 2002 и 2003 гг.

На малой реке Куекша (Костромская обл., Островский р-н) пробы зоопланктона (всего 16) отбирали в августе 2001 и 2002 гг. на проточном и зарегулированном участках.

С помощью батометра объемом 2.5 л или ведром объемом 5 л через планктонную сеть с размером ячеек 64 мкм процеживали от 25 до 50 л воды с последующей фиксацией 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике (Методика изучения биогеоценозов..., 1975).

Состояние зоопланктона оценивали по числу видов, численности, биомассе, относительному обилию таксономических, хищных и мирных групп, индексу трофности (Мяземтс, 1980), относительному обилию видов индикаторов эвтрофных вод (Андроникова, 1996; Мяземтс, 1980), продукционными характеристикам таксономических групп зоопланктеров, определенных физиологическим методом (Определение продукции популяций..., 2000).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В 2002 г. на территории МНР наблюдался дефицит атмосферных осадков – в период июля–августа их выпало всего 28 мм, а в июле–августе 2003 г. их количество увеличилось до 95 мм (Wesche, 2005).

В 2002 г. наибольшее число видов отмечено среди коловраток, основу численности и биомассы зоопланктона составляли ветвистые рачки (табл. 1).

Таблица 1. Показатели структурно-функциональных характеристик зоопланктона исследованных озер и проточно-зарегулированного участка реки

Показатели		Оз. Угуй-Нур		Участки на р. Куекша				
				Проточный		Зарегулированный		
		2002	2003	2001	2002	2001	2002	
Число видов	Rotatoria	6	9	2	1	2	0	
	Copepoda	3	1	2	3	4	1	
	Cladocera	4	3	8	9	4	2	
Численность, тыс. экз./м³		0.54	14.6	4.4	5.5	15.8	139.5	
Доля от общей численности, %	Rotatoria	19.4	37.0	38.5	27.3	6.3	0	
	Copepoda	36.1	8.2	60.6	34.9	31.4	4.3	
	Cladocera	44.5	54.8	0.9	37.8	62.5	95.7	
Биомасса, г/м³		0.006	1.16	0.06	0.17	0.6	4.8	
Доля от общей биомассы, %	Rotatoria	0.2	36.7	4.1	1.5	0.2	0	
	Copepoda	5.4	3.7	95.4	35.0	21.7	4.1	
	Cladocera	94.4	59.6	0.5	63.5	78.1	95.9	
Индекс трофности, E		2.1	18.0	1.0	2.7	1.52	0	
N Cyclopoida / N Cladocera		1.23	6.67	0.015	1.08	1.98	22.2	
% (от общей численности) индикаторов эвтрофных вод		29.7	58.3	2.1	28.2	3.2	93.9	
P коловраток, кал/(м³×сут)		0.02	5.70	0.20	0.17	0.09	0	
P веслоногих, кал/(м³×сут)		0.36	0.56	2.32	0.66	3.02	6.18	
P ветвистоусых, кал/(м³×сут)		0.33	7.22	0.01	3.32	16.25	164.00	

Продукция мирных и хищных животных, питающихся в основном в толще воды, а также мирных организмов, добывающих пищу и с поверхности субстрата, было примерно одинаковым (табл. 1). По величине индекса трофности зоопланктон характеризовал литоральную зону озера, как эвтрофную (табл. 1).

В 2003 г. в зоопланктоне произошли резкие изменения. В частности, снизилось разнообразие (в 3 раза) и обилие веслоногих ракообразных (в 4.4 раза от общей численности и в 1.5 от общей биомассы), увеличилось число видов (в 1.5 раза) и доля коловраток (в 1.9 раза от общей численности и в 183.5 раза от общей биомассы), возросла численность (в 27 раз) и биомасса (в 193.3 раза) всего сообщества, величина индекса трофности – до гипертрофной, соотношение $N_{Cyclopoida}/N_{Cladocera}$ (в 5.4 раза), относительное обилие индикаторов эвтрофных вод (в 2 раза), а также продукция таксономических групп зоопланктеров, особенно ветвистоусых ракообразных (в 21.9 раза) (табл. 1).

По сравнению с летом 2001 г. в 2002 г. количество атмосферных осадков в бассейне Верхней Волги снижалось с 145.4 мм до 86.4 мм (данные представлены по количеству осадков на акваторию Рыбинского водохранилища). В условиях уменьшения количества атмосферных осадков увеличивались плотность и биомасса зоопланктона (в 1.2 и 2.8 раза соответственно на проточном участке и в 8.8 и 8.0 раза – на зарегулированном), относительное обилие ветвистоусых рачков (в 42 раза от общей численности и в 127 раз от общей биомассы на проточном участке, в 1.5 и 1.2 раза – на зарегулированном), индекс трофности, $N_{Cyclopoida}/N_{Cladocera}$ (в 72 раза на проточном и в 11.2 раза на зарегулированном), обилие видов индикаторов эвтрофных вод (13.4 и 29.3 раз) (табл. 1). Одновременно сокращалось относительное обилие коловраток и веслоногих ракообразных, продукция всех таксономических групп зоопланктеров, и особенно ветвистоусых рачков (в 332 раза на проточном участке и в 10.1 раза на зарегулированном). Наиболее ярко эти изменения проявились на зарегулированном участке.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как следует из результатов исследования, зоопланктон разных типов водных объектов неоднозначно реагирует на изменение количества атмосферных осадков. Так, при их увеличении на литорали озера наблюдается реакция зоопланктона, характерная при наличии биогенной и органической нагрузки – повышается численность и

биомасса зоопланктона, обилие и доля коловраток в общей численности и биомассе, доля индикаторов эвтрофных вод, увеличивается продукция зоопланктона и в первую очередь коловраток и ветвистых ракообразных (Андроникова, 1996; Мязметс, 1980). В лотической системе, даже при частичном ее зарегулировании, аналогичные изменения зоопланктона наблюдаются, напротив, при уменьшении количества осадков, когда в круговорот вступают ранее накопленные и аккумулирующиеся после весеннего паводка вещества. При увеличении количества атмосферных осадков отрицательное влияние аллогенного поступления органических и биогенных веществ в реку сглаживает скорость течения, благодаря чему зоопланктон «сохраняет» или «приобретает» признаки реофильного комплекса организмов.

Выводы. Изменения количества атмосферных осадков, вызывали межгодовые флюктуации трофического статуса водных объектов. Снижение поверхностного стока способствовало изменению структурно-функциональных характеристик зоопланктона литорали озер в направлении, которое наблюдается в процессе деэвтрофирования. Снижение поверхностного стока вызывало изменения структурно-функциональных характеристик зоопланктона проточных и зарегулированных участков малой реки, аналогичные происходящим в процессе эвтрофирования. Заслуживает внимания более подробное исследование данного вопроса, что позволит учитывать влияние важного фактора – количества атмосферных осадков – для анализа экологического состояния различных типов водных объектов.

Автор приносит благодарность сотрудникам Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АН Монголии за организацию исследований. Работа завершена при поддержке «Фонда содействия отечественной науке»

Список литературы

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. С.-Пб.: Наука, 1996. 189 с.
- Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия. М.: Наука, 2003. 367 с.
- Лимнология и палеолимнология Монголии. С.-Пб.: Наука, 1994. С. 122–131.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 138–157.
- Мязметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

Определение продукции популяций водных сообществ. Новосибирск: Наука, 2000. 63 с.

Экология и хозяйственное значение рыб МНР. М.: Наука, 1985. С. 175–181.
Wesche K. Englosure studies indicate non-equilibrium dynamics in southern Mongolian rangelands // Ecosystems of Mongolia and frontier areas of adjacent contries: natural resources, biodiversity and ecological prospects. Ulanbaataar, 2005. P. 198–200.

THE ZOOPLANKTON INTERANNUAL CHANGES AND THE ATMOSPHERIC PRECIPITATION QUANTITY

A.V. Krylov

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

Atmospheric precipitations were one of factors which can cause interannual fluctuations of zooplankton parameters and the trophic status of water objects. The zooplankton of the lake and of the small water-current differently reacts on the reduction of precipitations quantity. The changes of structurally functional characteristics of zooplankton, which inherent to the process of deeutrophication, were observed in the littoral zone of lakes. On the different sites of the small river these changes are akin to those under the process of eutrophication.



КРЫЛОВ АЛЕКСАНДР ВИТАЛЬЕВИЧ

– ведущий научный сотрудник,
доктор биологических наук.

Область научных интересов: экология малых рек; качество воды; зоопланктон водохранилищ, озер и малых рек.

Основные направления деятельности:
исследования зоопланктона малых рек, озер и водохранилищ в условиях влияния

естественно-гидрологических, антропогенных и зоогенных факторов (рыбы-планктофаги, бобры, птицы).

Основные публикации:

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов // Экология. 2000. № 1. С. 24–27.

Крылов А.В. Изменение структурной организации зоопланктона малой реки в условиях различной проточности // Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 51–54.

- Крылов А.В.* Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002. № 5. С. 350–357.
- Крылов А.В.* Функциональные характеристики зоопланктона различных участков малых рек // Биология внутренних вод. 2006. № 4. С. 53–56.
- Крылов А.В., Чалова И.В., Цельмович О.Л.* Ветвистоусые ракообразные в условиях зарегулирования малых рек человеком и бобрами // Экология. 2006. №6. С. 1–6.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дгебуадзе Ю.Ю.* Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.

СОСТАВ РАКООБРАЗНЫХ И КОЛОВРАТОК РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2007 г. В.И. Лазарева

*ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
lazareva_v57@mail.ru*

Первые сведения о составе зоопланктона (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida, Rotatoria) Рыбинского водохранилища относятся к 1946–1953 гг. (Киселева, 1954; Мордухай-Болтовская, 1956). Первый полный список видов по материалам 50–60-х гг. XX-го столетия сотрудников Института биологии внутренних вод РАН приведен в работе (Рыбинское водохранилище..., 1972). До и после него неоднократно публиковали частные списки видов отдельных участков акватории водохранилища: Волжского плеса (Монаков, 1958, 1968; Владимирова, 1971, 1978; Маркевич, 1978, 1985; Гусаков, 2002; Столбунова, 2003), Моложского, Шекснинского и северной части Главного плесов (Киселева, 1954; Воронина, 1959; Преображенская, 1960; Лещинская, 1975; Лазарева, 1988), устьевых участков рек-притоков (Крылов, 2005), зимнего зоопланктона в Главном плесе (Ривьер, 1986). Современный (1987–2004 гг.) состав зоопланктона всей акватории дан в работе (Лазарева, 2005). В Рыбинском водохранилище найдена основная часть (>90%) видов, указанных в обширных (>300 видов) списках фауны Верхней Волги (Волга и ее жизнь, 1978; Экологические проблемы..., 2001). Однако до сих пор отсутствует отдельный список ракообразных и коловраток этого водоема, включающий все сведения, полученные после 1972 г. Ниже приведен наиболее полный список видов, выявленных в водохранилище за полвека исследований (с 1946 по 2006 г.), а также дополненный новыми данными по водохранилищам Верхней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское).

Таблица. Полный список видов ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища (1946–2006 гг.)

Таксоны	Списки видов				
	Общий ¹ Верхняя Волга	Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
Класс РАКООБРАЗНЫЕ – CRUSTACEA					
Сем. Sididae					
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars	+	+	+++	+++	+++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+	++	+++	+++
<i>D. orghidani</i> Negrea*	+	+	–	–	+
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller)*	+	+	–	–	–
Сем. Holopediidae					
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach	+	+	+	–	+
Сем. Daphnidae					
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller)	+	+	+	–	+
<i>D. pulex</i> (De Geer)	+	+	–	–	–
<i>D. cristata</i> Sars	+	+	+++	++	+++
<i>D. longiremis</i> Sars	+	+	–	+	+
<i>D. galeata</i> Sars	+	+	+++	+++	+++
<i>D. hyalina</i> (Lcydig)	+	+	+	–	–
<i>D. cucullata</i> Sars	+	+	+++	++	++
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller)	+	+	++	+	+
<i>C. dubia</i> (Richard)	+	+	–	–	+
<i>C. pulchella</i> Sars	+	+	–	–	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	+	+	–	–	–
<i>C. megops</i> Sars	+	+	+	–	–
<i>Simocephalus expinosus</i> Koch	+	+	–	–	–
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	–	–
<i>S. serrulatus</i> (Koch)	+	+	–	–	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	+
Сем. Moinidae					
<i>Moina micrura</i> Kurz	+	+	–	–	–
<i>M. brachiata</i> (Jurine)	+	+	–	–	+
Сем. Macrothricidae					
<i>Ophryoxus gracilis</i> Sars	+	+	+	–	–
<i>Echinisca rosea</i> (Lievin)	+	+	–	–	–
<i>Macrohtrix hirsuticornis</i> Norman et Brady	+	+	–	–	–
<i>M. laticornis</i> (Fischer)	+	+	–	–	+

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>M. spinosa</i> King	+	+	–	–	–
<i>M. groenlandica</i> Lilljeborg	+	+	–	–	–
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>Derpanotrix dentata</i> (Euren)	+	+	–	–	–
<i>Bunops serricaudata</i> (Daday)	+	–	–	–	–
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
Сем. Ilyocryptidae					
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz	+	+	–	–	+
<i>I. acutifrons</i> Sars	+	+	+	+	+
<i>I. sordidus</i> (Lievin)	+	+	–	–	+
<i>I. cornutus</i> Mordukhai-Boltovskoi et Chirkova	+	+	–	–	–
Сем. Chydoridae					
<i>Euryercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	+	+	–	+	+
<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars)	+	+	–	–	–
<i>P. striatus</i> (Schoedler)	+	+	+	–	–
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	–
<i>P. adunctus</i> (Jurine)	+	+	+	–	+
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>P. uncinatus</i> Baird	+	+	+	+	+
<i>Kurzia latissima</i> Kurz	+	+	–	–	–
<i>Alonella nana</i> (Baird)	+	+	+	–	+
<i>A. excisa</i> (Fischer)	+	+	–	–	–
<i>A. exigua</i> (Lilljeborg)	+	+	–	–	–
<i>Rhynchotalona fulcata</i> (Sars)	+	+	+	–	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	+	+	+	+	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+++	+++	+++
<i>C. gibbus</i> Lilljeborg	+	+	+	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz	+	+	–	–	–
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird)	+	+	–	–	–
<i>Anchistropus emarginatus</i> Sars	+	+	–	–	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+
<i>A. rectangularis</i> Sars	+	+	+	–	+
<i>A. guttata</i> Sars	+	+	+	–	–
<i>A. costata</i> Sars	+	+	–	+	+
<i>A. karelica</i> Stenroos	+	+	–	–	+
<i>A. protzi</i> Hartwig	+	+	–	–	–
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	+	+	+	–	+
<i>A. elongatus</i> (Sars)	+	+	+	–	–
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler	+	+	+	–	+

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>C. lilljeborgi</i> Schoedler	+	+	–	–	–
<i>C. fennicus</i> Stenroos	+	–	–	–	–
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler)	+	+	–	+	+
<i>L. acanthocercoides</i> (Fischer)	+	+	–	–	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+	+	+	–	–
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	+	+	+	+	+
<i>B. intermedia</i> (Sars)*	+	+	–	–	+
<i>Monospilus dispar</i> Sars	+	+	–	+	+
<i>Tretocephala ambigua</i> (Lilljeborg)	+	–	–	–	–
<i>Oxiurella tenuicaudis</i> (Sars)	+	+	–	–	–
Cem. Bosminidae					
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	+++	+	+++
<i>B. coregoni</i> Baird	+	+	+++	+++	+++
<i>B. c. gibbera</i> (Schoedler)	+	+	–	+	+
<i>B. c. thersites</i> Poppe	+	+	+	–	–
<i>B. c. kessleri</i> Uljanin	+	+	–	+	+
<i>B. longispina</i> Leydig	+	+	+++	+++	+++
<i>B. l. obtusirostris</i> Sars	+	+	+	+	++
<i>Bosmina crassicornis</i> (P.E. Müller)	+	+	++	+++	+++
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard	+	+	–	–	+
Cem. Polyphemidae					
<i>Polyphemus pediculus</i> L.	+	+	+	–	+
Cem. Cercopagidae					
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	+	+	+++	+++	+++
Cem. Leptodoridae					
<i>Leptodora kindtii</i> Focke	+	+	+++	+++	+++
Cem. Cyclopidae					
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	+	+	+	+	–
<i>M. fuscus</i> (Jurine)	+	+	–	–	–
<i>M. distinctus</i> (Richard)	+	+	–	–	–
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+	+	+	+
<i>E. speratus</i> (Lilljeborg)	+	+	–	–	–
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)	+	+	+	+	+
<i>E. macrurus</i> (Sars)	+	+	+	+	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	+	+	+	+	++
<i>P. affinis</i> (Sars)	+	+	–	–	–
<i>P. poppei</i> (Rehberg)	+	+	–	–	–
<i>Ectocyclops faleratus</i> (Koch)	+	+	+	–	–
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+	+	++	+++	+++
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	+	+	++	+	+
<i>C. strenuus</i> Fischer	+	+	+	+	+

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>C. insignis</i> Claus	+	+	+	–	–
<i>C. lacustris</i> Sars	+	+	–	–	–
<i>C. abyssorum</i> Sars	+	+	–	–	–
<i>C. scutifer</i> Sars	+	+	–	+	+
<i>C. furcifer</i> Claus	+	+	+	–	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	+	+	++	++	+
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus)	+	+	–	–	–
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	+	+	+	+	++
<i>A. robustus</i> (Sars)	+	+	–	+	+
<i>A. americanus</i> (Marsh)	+	+	–	+	+
<i>A. a. spinosus</i> Monchenko	+	+	–	+	+
<i>A. capillatus</i> (Sars)	+	+	+	–	–
<i>Diacyclops languidoides</i> (Lilljeborg)	+	+	–	–	+
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus)	+	+	–	+	–
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg)	+	+	–	–	–
<i>D. crassicaudis</i> (Sars)*	+	+	–	–	+
<i>M. varicans</i> (Sars)	+	+	–	–	–
<i>M. bicolor</i> (Sars)	+	+	–	–	–
<i>Microcyclops rubellus</i> (Lill.)*	+	+	–	–	+
<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg)	+	+	–	+	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	+	+	+++	+++	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	+	+	+++	+++	+++
<i>T. crassus</i> (Fischer)	+	+	+	++	++
<i>T. rylovi</i> (Smimov)	+	+	–	–	–
<i>T. dybowskii</i> (Lande)	+	+	–	–	–
Cem. Diaptomidae					
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+	+++	+++	+++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)	+	+	+	++	++
<i>Arctodiaptomus laticeps</i> Sars*	+	+	–	–	+
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i> (Marenzeller)	+	+	–	–	+
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski)	+	+	–	–	–
Cem. Temoridae					
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	+	+	+++	++	+++
<i>H. saliens</i> Lilljeborg	+	+	–	–	–
<i>H. caspia</i> Sars	+	–	–	–	–
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg)	+	+	+	+	++
<i>E. lacustris</i> (Poppe)	+	+	+	–	+
<i>E. gracilis</i> (Sars)	+	–	–	–	–
<i>E. affinis</i> (Poppe)	+	+	+	–	+

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
Класс КОЛОБРАТКИ – ROTATORIA					
Сем. Notommatidae					
<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>N. aurita</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>N. glyphura</i> Wulfert	+	+	–	–	–
<i>N. tripus</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>Taphrocampa selenura</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>T. annulosa</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>Cephalodella sterea</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>C. forficula</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>C. tantilla</i> Myers	+	+	–	–	–
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	+
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall)	+	+	–	+	–
<i>C. tenuiseta</i> (Burn)	+	+	–	–	–
<i>C. hoodi</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>C. carina</i> Wulfert	+	+	–	–	–
<i>C. gigantea</i> Remane	+	+	–	–	–
<i>C. volvocicola</i> (Zawadowsky)	+	+	–	–	–
<i>C. catellina</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>C. globata</i> (Gosse)	+	+	–	+	–
<i>C. gracilis</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>C. pachyodon</i> Wulfert	+	+	–	–	–
<i>Cephalodella</i> sp.	–	+	+	–	–
<i>Pleurotrocha petromyzon</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>Monommata longiseta</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>M. astia</i> Myers	+	+	–	–	–
<i>Eothinia elongata</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>Eosophora najas</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>Drilophaga bucephalus</i> Vejdevsky	+	+	–	–	–
Сем. Trichocercidae					
<i>Trichocerca</i> (s.str.) <i>cylindrica</i> (Imhof)	+	+	+	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>capucina</i> (Wierzejski et Zacharias)	+	+	+	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>longiseta</i> (Schränk)	+	+	–	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>mucosa</i> (Stokes)	+	+	–	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>rattus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>stylata</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>T.</i> (s.str.) <i>pusilla</i> (Lauterborn)	+	+	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>bicristata</i> (Gosse)	+	+	+	–	–

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>T. (s.str.) elongata</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>T. (s.str.) iernis</i> (Gosse)	+	+	+	–	–
<i>T. (D.) parvula</i> (Carlin)	+	+	+	+	+
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse)	+	+	+	+	+
<i>T. (D.) taurocephala</i> (Hauer)	+	+	+	–	–
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse)	+	+	+	–	–
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski)	+	+	+	+	+
<i>T. (D.) bidens</i> (Lucks)	+	+	+	–	–
<i>T. (D.) rousseleti</i> (Voigt)	+	+	–	++	+
<i>T. (D.) brachyura</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>T. (D.) cavia</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>T. (D.) intermedia</i> (Stenroos)*	+	+	–	–	+
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings)*	+	+	–	–	+
Cem. Gastropodidae					
<i>Gastropus stylifer</i> Imhof	+	+	–	–	–
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	+	+	+	–	+
<i>A. agilis</i> Zacharias	+	+	–	+	–
<i>A. minima</i> Hofsten	+	+	–	–	–
<i>Postclausa hyptopus</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>P. minor</i> (Rousselet)	+	+	–	–	–
Cem. Synchaetidae					
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias	+	+	–	–	++
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg	+	+	+++	+	+++
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg	+	+	–	++	+
<i>S. stylata</i> Wierzejski	+	+	–	–	+
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	++
<i>S. longipes</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>S. verrucosa</i> Nipkow	+	+	–	–	–
<i>S. lakowitziana</i> Lucks	+	+	–	–	–
<i>S. kitina</i> Rousselet*	+	+	–	–	+
<i>P. vulgaris</i> Carlin	+	+	+++	++	+
<i>P. dolichoptera</i> Idelson	+	+	+	+	+
<i>P. minor</i> Voigt	+	+	–	+	+
<i>P. longiremis</i> Carlin	+	+	+	–	+
<i>P. euryptera</i> Wierzejski	+	+	+	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova	+	+	+	+	++
<i>P. major</i> Bruckhardt	+	+	+	+++	+++
<i>P. remata</i> Skorikov	+	+	–	–	–
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	+	+	+	+++
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander)	+	+	+	+	+
<i>P. triacanthum</i> (Bergend)	+	+	+	–	+

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>P. lenticulare</i> Herrick	+	+	–	–	–
Cem. Dicranophoridae					
<i>Dicranophorus forcipatus</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>D. grandis</i> (Ehrenberg)	+	–	–	–	–
<i>D. hercules</i> Wiszniewski	+	+	–	–	–
<i>Encentrum martens</i> Wulfert	+	+	–	–	–
<i>E. lupus</i> Wulfert	+	+	–	–	–
<i>E. saundersiae</i> (Hudson)	+	+	–	–	–
<i>Myersinella tetraglena</i> (Wiszniewski)	+	+	–	–	–
Cem. Asplanchnidae					
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+	+++	++	+++
<i>A. p. helvetica</i> Imhof	+	+	–	–	+
<i>A. henrietta</i> Langhaus	+	+	+	–	++
<i>A. herricki</i> Guerne	+	+	+	++	++
<i>A. girodi</i> Guerne	+	+	–	–	+
<i>A. brighwelli</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>A. sieboldi</i> (Leydig)	+	+	–	–	+
<i>Asplanchnopus multiceps</i> Schrank	+	+	+	–	–
Cem. Lecanidae					
<i>Lecane</i> (s.str.) <i>luna</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+
<i>L.</i> (s.str.) <i>ohioensis</i> (Herrick)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>tenuiseta</i> Harring	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>pusilla</i> Harring et Myers	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>crepida</i> Harring	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>rhenana</i> Hauer	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>elsa</i> Hauer	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>flexilis</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>sulcata</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>ungulata</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>nana</i> (Murray)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (s.str.) <i>ludwigii</i> (Eckstein)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (Monostyla) <i>lunaris</i> (Ehrenberg)	+	+	+	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>arcuata</i> (Bryce)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>bulia</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>closterocerca</i> (Schmarda)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>mologensis</i> (Bogoslovsky)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>furcata</i> (Murray)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>rugosa</i> (Harring)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>cornuta</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>L.</i> (M.) <i>stenroosi</i> (Meissner)	+	+	–	–	–

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>L. (M.) hamata</i> (Stokes)	+	+	–	–	–
<i>L. (M.) pyriformis</i> (Daday)	+	+	–	–	–
<i>L. (M.) quadridentata</i> (Ehrenberg)	+	–	–	–	–
Cem. Epiphanidae					
<i>E. senta</i> (O.F. Müller)	+	–	–	–	–
<i>E. macroura</i> (Barrois et Daday)	+	+	–	–	–
<i>E. brachionus</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>Cyrtonia tuba</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
Cem. Proalidae					
<i>Proales doliaris</i> (Rousselett)	+	+	–	–	–
<i>P. sigmoidea</i> (Skorikov)	+	+	–	–	–
<i>P. werneckii</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>P. parasita</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>P. decipiens</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>P. fallaciosa</i> Wulfert	+	+	–	–	–
Cem. Trichotriidae					
<i>Trichotria truncata</i> Whitellegge	+	+	+	–	+
<i>T. tetractis</i> Ehrenberg	+	+	–	–	+
<i>T. curta</i> (Skorikov)	+	–	–	–	–
<i>T. pocillum</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	+
<i>T. similis</i> (Stenroos)	+	+	–	–	–
<i>Wolga spinifera</i> (Western)	+	–	–	–	–
Cem. Mytilinidae					
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>M. mucronata</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>M. trigona</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>M. crassipes</i> (Lucks)	+	+	–	–	–
<i>M. bicarinata</i> (Perty)	+	+	–	–	–
<i>Lophocharis oxysternon</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>L. salpina</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
Cem. Colurellidae					
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>C. colurus</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>C. gastracanthu</i> Hauer	+	+	–	–	–
<i>C. adriatica</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>C. uncinata</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>L. patella</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>L. acuminata</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>L. ehrenbergi</i> (Perty)	+	–	–	–	–
<i>L. rhomboidula</i> (Bryce)	+	+	–	–	–

Таксоны	Общий ¹ Верхняя Волга	Списки видов Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>L. rhomboides</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>L. dactyliseta</i> (Stenroos)	+	–	–	–	–
<i>L. triptera</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>L. cristata</i> (Rousselet)	+	+	–	–	–
<i>L. elliptica</i> Wulfert	+	+	–	–	–
<i>Lepadella</i> sp.	–	+	+	–	–
Сем. Euchlanidae					
<i>Diplois daviesiae</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	+	+	+	+	++
<i>E. lucksiana</i> (Hauer)	+	+	+++	++	+++
<i>E. deflexa</i> Gosse	+	+	+	–	+
<i>E. meneta</i> Myers	+	+	+	–	+
<i>E. incisa</i> Carlin	+	+	+	–	–
<i>E. callista</i> Myers	+	+	+	–	–
<i>E. lyra</i> Hudson	+	+	+	–	+
<i>E. oropha</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>E. contorta</i> (Wulfert)	+	+	–	–	–
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg	+	+	–	–	+
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>Eudactylota eudactylota</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
Сем. Brachionidae					
<i>Platias quadricornis</i> (Ehrenberg)	+	+	+	–	–
<i>P. polyacanthus</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>P. patulus</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas	+	+	+	+	+
<i>B. angularis</i> Gosse	+	+	+	+	++
<i>B. quadridentatus</i> Hermann	+	+	+	–	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	+	+	+	+	++
<i>B. bennini</i> Leissling	+	–	–	–	–
<i>B. leydigii</i> Cohn	+	+	–	–	–
<i>B. nilsoni</i> Ahlstrom	+	+	–	–	+
<i>B. rubens</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>B. budapestinensis</i> Daday	+	+	+	–	–
<i>B. urceus</i> (Linnaeus)	+	+	+	–	–
<i>B. variabilis</i> Hempel*	+	+	–	–	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+++	+++	+++
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn)	+	+	+	–	+
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+	+++	++	+++
<i>K. hiemalis</i> Carlin	+	+	+	–	–
<i>K. serrulata</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>K. valga</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–

Таксоны	Списки видов				
	Общий ¹ Верхняя Волга	Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>K. tropica</i> (Apstein)	+	+	–	–	–
<i>K. testudo</i> (Ehrenberg)	+	+	+	–	–
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	+	+	+++	+++	+++
<i>Notholca cinetura</i> Skorikov	+	+	+	–	–
<i>N. acuminata</i> (Ehrenberg)	+	+	+	–	–
<i>N. labis</i> Gosse	+	+	+	–	–
<i>N. caudata</i> Carlin	+	+	–	–	–
<i>N. squamula</i> (O.F. Müller)	+	+	+	–	–
<i>N. cornuta</i> Carlin	+	+	–	–	–
<i>Anureopsis fissa</i> Gosse	+	+	–	–	–
Cem. Flosculariidae					
<i>Floscularia ringens</i> (Linnaeus)	+	–	–	–	–
<i>F. melicerta</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>Limnias ceratophylli</i> Schrank	+	+	–	–	–
<i>Pygura crystallina</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>P. melicerta</i> Ehrenberg	+	+	–	–	–
<i>Beauchampia crucigera</i> (Dutrochet)	+	+	–	–	–
<i>Sinanterina socialis</i> (Linnaeus)	+	+	–	–	–
<i>Laciniaria flosculosa</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
Cem. Conochilidae					
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank)	+	+	+++	++	+++
<i>C. unicornis</i> Rousselet	+	+	++	++	+++
<i>Conochiloides natans</i> (Seligo)	+	+	–	–	–
<i>C. coenobasis</i> Skorikov	+	+	–	+	+
Cem. Testudinellidae					
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	+	+	–	–	–
<i>T. caeca</i> (Parsons)	+	+	–	–	–
<i>T. incisa</i> (Ternetz)	+	+	–	–	–
<i>T. emarginula</i> (Stenroos)	+	+	–	–	–
<i>T. mucronata</i> Gosse	+	+	–	–	–
<i>T. truncata</i> (Gosse)	+	+	–	–	–
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson	+	+	–	+	–
<i>P. complanata</i> Gosse	+	+	–	–	–
Cem. Filiniidae					
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	+	+	+++	+	++
<i>F. major</i> (Colditz)	+	+	–	–	+
<i>F. terminalis</i> (Plate)	+	+	–	–	–
<i>F. brachiata</i> (Russelet)	+	+	–	–	–
Cem. Hexarthridae					
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	+	+	+	–	–
<i>H. intermedia</i> (Wiszniewski)	+	+	–	–	–

Таксоны	Списки видов				
	Общий ¹ Верхняя Волга	Рыбинское водохранилище ²			
		Полный	1983– 1988	1997– 1999	2001– 2006
<i>H. propinqua</i> (Bartos)	+	+	–	–	–
Отряд PAEDOTROCHIDA					
Сем. Collothecidae					
<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet)	+	+	–	–	–
<i>C. mutabilis</i> (Hudson)	+	+	–	–	–
<i>C. atrochoides</i> (Wierzejski)	+	–	–	–	–
<i>C. ornata</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>C. balatonica</i> Varga	+	+	–	–	–
<i>C. campanulata</i> (Dobie)	+	+	–	–	–
<i>Stephanoceros fimbriatus</i> (Goldfuss)	+	+	–	–	–
Сем. Atrochidae					
<i>Acyclus trilobus</i> (Lucks)	+	+	–	–	–
Отряд BDELLOIDA					
Сем. Philodinidae					
<i>Philodina inopinata</i> Milne	+	+	–	–	–
<i>Dissotrocha macrostyla</i> (Ehrenberg)	+	–	–	–	–
<i>D. aculeata</i> (Ehrenberg)	+	–	–	–	–
<i>Rotaria rotatoria</i> (Pallas)	+	+	–	–	–
<i>R. neptunia</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>R. neptunoida</i> Harring	+	+	–	–	–
<i>R. tridens</i> (Montet)	+	+	–	–	–
<i>R. tardigrada</i> (Ehrenberg)	+	+	–	–	–
<i>R. sordida</i> (Western)	+	+	–	–	–
<i>R. macrura</i> (Schrank)	+	+	–	–	–
<i>R. quadrioculata</i> (Murray)	+	+	–	–	–
<i>R. socialis</i> (Kellicott)	+	+	–	–	–
<i>Rotaria</i> sp.	+	+	+	–	–
Сем. Adinetidae					
<i>Adineta gracilis</i> Janson	+	+	–	–	–
Сем. Habrotrichidae					
<i>Habrotricha rosa</i> Donner	+	+	–	–	–
Число видов Cladocera	87	83	40	29	49
Число видов Copepoda	51	46	23	23	28
Число видов Rotatoria	245	235	60	35	61
Суммарное число видов	383	364	123	87	138

Примечание. +++ – вид встречается постоянно в большинстве проб (>80%); ++ – вид обычен (30–80% проб); + – вид редок (<30% проб), прочерк – вид не обнаружен.

* – помечены виды, впервые отмеченные в планктоне водоемов в 2000–2006 гг.

¹ – Общий список видов приведен для четырех водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское) согласно работы (Экологические проблемы...,

2001) с дополнениями для осушной зоны Рыбинского водохранилища (по: Маркевич, 1985) и более поздним находкам В.И. Лазаревой.

² – Полный список видов Рыбинского водохранилища составлен В.И. Лазаревой по собственным данным за 1982–2006 гг., материалам архива Лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН (1956–1999 гг.) и сведениям, приведенным в работах (Трибуш, 1960; Преображенская, 1960; Владимирова, 1971, 1978; Смирнов, 1971; Рыбинское водохранилище..., 1972; Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1972; Мордухай-Болтовской и др., 1975; Маркевич, 1978, 1985; Ривьер, 1986, 1993; Лазарева, 1988, 2005; Гусаков, 2002; Столбунова, 2003; Крылов, 2005).

Списки видов, найденных в 1983–1988, 1997–1999 и 2002–2006 гг. с оценкой встречаемости в планктонных сборах даны (по: Лазарева, 2005) с более поздними дополнениями.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования».

Список литературы

- Владимирова Т.М.* К фауне коловраток Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1971. № 12. С. 33–34.
- Владимирова Т.М.* Коловратки побережья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978. С. 5–15.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронина Н.М.* Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюзн. гидробиол. общ. Т.9. 1959. С. 249–278.
- Гусаков В.А.* Структурная характеристика мейобентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2002. 247 с.
- Киселева Е.И.* Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематич. совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 22–31.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Лазарева В.И.* Фауна Дарвинского заповедника. Зоопланктон. // Флора и фауна заповедников СССР. М.: ВИНТИ, 1988. С. 6–20.
- Лазарева В.И.* Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 182–224.
- Лецинская А.С.* Количественный и качественный состав зоопланктона Моложского залива Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда: Сев.-Зап. кн. изд-во, 1975. Вып. 14. С. 73–134.
- Маркевич Г.И.* Дополнения к фауне коловраток Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной

- зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978 (Труды, вып. 39(42)). С. 16–24.
- Маркевич Г.И. К фауне коловраток бассейна Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. 1985. № 67. С. 23–26.
- Монаков А.В. Зоопланктон волжского устьевго участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. станции «Борок». Вып.3. 1958. С. 214–225.
- Монаков А.В. Фауна циклопид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука, 1968. С. 33–40.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Вып. 2. 1956. С. 108–124.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Столбунова В.Н., Ривьер И.К. О нахождении *Moina brachiata* (Jurine) и *M. micrura* (Kurz) в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1975. № 28. С. 21–25.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Чиркова З.Н. Новый вид *Ilyocryptus* (Cladocera, Macrothricidae) из Рыбинского водохранилища // Зоол. журн. 1972. Вып. 5. С. 647–653.
- Преображенская Е.Н. Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского госзап. Вологда, 1960. Вып. 6. С. 253–322.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 205–232.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. 1971. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Трибуш Т.М. Некоторые наблюдения над коловратками семейства Asplanchnidae Рыбинского водохранилища // Бюл. ин-та биол. водохранилищ. 1960. № 6. С. 18–19.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биол. внутр. вод. 2003. №2. С. 80–85.
- Экологические проблемы верхней Волги. Ярославль, Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.



ЛАЗАРЕВА ВАЛЕНТИНА ИВАНОВНА

– кандидат биологических наук,
ведущий научный сотрудник.

Область научных интересов: экология, экосистемы озер и водохранилищ, структура сообществ озерного зоопланктона, аллогенные и аутогенные сукцессии, механизм ацидификации водоемов. В 1982–1995 гг. занималась исследованием трансформации сообществ и экосистем малых озер под влиянием природного и антропогенного закисления, изучением состава и структуры сообществ

зоопланктона закисленных водоемов. Кандидатская диссертация по специальности 03.00.16 – экология посвящена теме «Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления».

С 1996 г. исследует динамику состава, структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища в связи с эвтрофированием его экосистемы. Работает над проблемой трофических взаимодействий в планктоне озер и водохранилищ, исследует жизненные циклы, динамику популяций коловраток и рачков в водоемах разного типа.

С 2003 г. анализирует динамику и пространственное распределение зоопланктона с целью оценки кормовой базы каспийской тюльки в Рыбинском водохранилище.

С 2005 г. включилась в работу по изучению распространения инвазионных видов в водохранилищах Верхней Волги, отслеживает особенности распространения в водоемах региона и увеличение численности коловраток *Asplanchna henrietta* Langh. и рачков *Diaphanosoma orghidani* Negrea.

Новые публикации:

Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зоопланктон // Биол. внутр. вод. 2003. № 1. С. 49–57.

Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зообентос и литоральные зооценозы // Биол. внутр. вод. 2003. № 4. С. 73–84.

Лазарева В.И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток *Asplanchna priodonta* Gosse в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2004. №4. С. 59–68.

- Лазарева В.И. Цикл развития и динамика численности хищного рачка *Heteroscope appendiculata* Sars (Copepoda, Temoridae) в небольшом лесном пруду // Биол. внутр. вод. 2005. № 4. С. 40–46.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Биология внутренних вод. 2007. №1. С. 61–72.
- Кияшко В.И., Халько Н.А., Лазарева В.И. О суточном ритме и избирательности питания тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) в Рыбинском водохранилище // Вопросы ихтиол. 2007. Т. 4. № 3. С. 389–398.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПАРАМЕТРЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *DIAPHANOSOMA BRACHYURUM* (LIEVIN) (CRUSTACEA, SIDIDAE) В ВОДОЕМАХ РАЗНОГО ТИПА

© 2007 г. В.И. Лазарева

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
lazareva_v57@mail.ru

В течение 2000–2002 гг. исследованы сезонная динамика численности, плодовитости и размерно-возрастной структуры популяции *Diaphanosoma brachyurum* s.str. (Lievin 1848) (Crustacea, Sididae) в эвтрофированной литорали Рыбинского водохранилища, болотном олиготрофном озере с pH воды <5 и небольшом эвтрофном лесном пруду. В лабораторном эксперименте наблюдали продолжительность эмбрионального и постэмбрионального развития рачков, их жизни, партеногенетического и гамогенетического размножения, а также динамику индивидуальной плодовитости, активацию латентных яиц и другие параметры жизненного цикла. Обсуждаются особенности сезонного цикла развития вида в водоемах разного типа.

ВВЕДЕНИЕ

Diaphanosoma brachyurum – планктонный вид, обитающий в эпилимнионе малых и крупных озер с различным уровнем трофии, а также в прудах, старицах и даже реках с медленным течением (Flössner, 1972; Лазарева, 1992, 1994; Коровчинский, 2004). Н.М. Коровчинский (Коровчинский, 2004) выделяет типичный вид *D. brachyurum* s.str. (Lievin 1848), распространенный от запада Европы до востока Сибири. Он наиболее обилен в водоемах умеренного пояса от 45 до 60 градуса с.ш. (Herzig, 1984; Коровчинский, 2004). Кроме этого вида отмечают ряд близких форм, систематическое положение которых не ясно и которые встречаются на востоке Азии, в южной и северной Америке, Индонезии и Африке (Коровчинский, 2004).

Литературные данные по биологии *D. brachyurum* относятся в основном ко всей группе видов «*D. brachyurum*», в которую входят моноциклические тепловодные формы, массовое размножение которых наблюдается в диапазоне температуры воды от 15 до 23 °C (Flössner, 1972; Herzig, 1984; Коровчинский, 2004). Несмотря на

чрезвычайно широкое распространение и высокую численность во многих водоемах Палеарктики, специальных исследований жизненного цикла *D. brachyurum* не много. В большинстве из них рассматриваются его фрагменты (Мануйлова, 1964; Herzig, 1984; Бойкова, Котов, 1997, Бойкова, 2002), наиболее полный обзор сведений об этом приведен в работе (Коровчинский, 2004). Ряд данных содержится в статьях по сезонной динамике массовых видов зоопланктона (Матвеев, 1978, 1983; Полищук, 1986; Гиляров, 1987; Гиляров и др., 1981; Романовский, Гиляров, 1996). Лучше других исследована популяция в оз. Глубокое в Московской области (Бойкова, 2002).

В Рыбинском водохранилище и окрестных водоемах биологию *D. brachyurum* изучала Л.Ф. Мануйлова, но большая часть материалов осталась не опубликованной, только некоторые сведения вошли в работу (Мануйлова, 1964). Целью настоящей работы был сравнительный анализ сезонного цикла развития и его основных характеристик для трех популяций *D. brachyurum* s. str. из разнотипных водоемов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевой материал собирали в литорали Рыбинского водохранилища в 2001–2002 гг., в небольшом лесном пруду в 2000–2002 гг. и болотном оз. Мотыкино в 1988–1989 и 2002 гг. Пробы отбирали малой сетью Джели с диаметром входа 12 см и ситом №47 с диагональю ячеек 210 мкм. Проводили вертикальные ловы от дна до поверхности, при глубине <1 м в водохранилище через сеть фильтровали 20–80 л воды, которую зачерпывали пластиковым ведром. Животных собирали с апреля по октябрь. В водохранилище и пруду с интервалом 2–4 дня в апреле–июле, после – через 7–14 дней. В 2002 г. исследования проводили только до середины июня. В оз. Мотыкино пробы отбирали не реже одного раза в месяц (обычно через 7–14 дней), в 2002 г. зоопланктон исследовали однократно в июле. Параллельно с отбором проб измеряли температуру поверхности воды водоемов.

Рыбинское – третье в каскаде волжских водохранилищ после Иваньковского и Угличского. Это один из крупнейших искусственных водоемов, площадь его водного зеркала при нормальном подпорном (проектном) уровне воды (102 м БС) составляет 4550 км², более 20% занимают мелководья с глубинами до 2 м (Экологические проблемы..., 2001). Колебания уровня воды в течение года составляют в среднем 3.4 м, максимальные достигают 5 м (Экология фито-

планктона., 1999). Выделяют три речных (Волжский, Моложский, Шекснинский) и один Главный озеровидный плесы (Рыбинское водохранилище, 1972). С 80-х гг. XX в. водохранилище относят к эвтрофному типу водоемов, речные плесы и литораль более эвтрофированы, чем пелагиаль Главного плеса (Экология фитопланктона..., 1999). Пробы отбирали в литорали Волжского плеса, в небольшом лишенном зарослей заливе, отделенном от открытого водоема песчаной косой и островами. По мере сработки воды из водохранилища глубина в точке отбора проб уменьшалась от 3 м весной до 0.5 м осенью.

Небольшой ($\sim 0.01 \text{ км}^2$) неглубокий (0.5–1 м) пруд (Барский) находится на территории п. Борок ИБВВ РАН у основания древней террасы Волги на расстоянии около 300 м от берега водохранилища на отметке ~ 102.5 м БС. Он не сообщается с водохранилищем и питается грунтовыми водами. Пруд окружен елово-березовым лесом, сильно засорен древесным опадом и, вероятно, сильно эвтрофирован. С июня по сентябрь наблюдается интенсивное развитие сине-зеленых водорослей. Дно пруда покрыто сплошными зарослями водных мхов и роголистника, фотосинтетическая деятельность погруженной растительности способствует формированию благоприятного кислородного режима для ракообразных. Из рыб в пруду обитает мелкий карась. Пробы отбирали в южной части пруда на расстоянии 3 м от берега.

Маленькое (0.03 км^2) мелководное (3 м) замкнутое озеро Мотыкино расположено на верховом болоте на расстоянии ~ 2 км от северного побережья Рыбинского водохранилища на отметке ~ 104 м БС. Озеро питается преимущественно атмосферными осадками и характеризуется мягкой водой с pH 4.7–5.0. Вода в нем прозрачна до дна, цветность не превышает 20 град. Pt-Co шкалы, содержание кислорода летом варьирует в пределах 5–8 мг/л и лишь в верхнем слое илов снижается до 3.5 мг/л (Лазарева и др., 1998). По концентрации в воде хлорофилла *a* (1.1–2.1 мкг/л) озеро относится к олиготрофному типу (Минеева, 1994), по совокупности признаков, определяющих специфику экосистемы, его классифицируют как кислотное светловодное олиготрофное (Лазарева и др., 1998). Пробы отбирали в центре озера.

Численность особей оценивали по стандартной гидробиологической методике после просчета фиксированной формалином пробы

под микроскопом в камере Богорова. Длину тела (от переднего края головы до задне-нижнего угла створок раковины) и размер кладки определяли у живых и фиксированных рачков в лаборатории под микроскопом МБС-1 при увеличении $24\times$. Большая часть фиксированных формалином особей теряли яйца из-за деформации створок раковинки и были на ~ 0.1 мм меньше, чем живые. Плодовитость популяции рассчитывали как среднее число яиц, приходящееся на одну половозрелую самку, экз./особь (Полищук, 1986).

При анализе структуры популяции выделяли шесть групп животных: молодь в возрасте 1–2 сут длиной 0.4–0.6 мм (молодь-1), неполовозрелые особи старше 2 сут длиной >0.6 мм (молодь-2), взрослые самки без яиц (самки ad_0), партеногенетические самки с яйцами (самки ad_{ovaP}), гамогенетические самки (самки ad_{ovaG}) и самцы. К молодым (молодь-2) относили самок с тонкими покровами тела, прозрачными вытянутыми вдоль тела яичниками, в которых четверные группы зародышевых клеток (тетрады) не различимы при указанном увеличении. У взрослых *D. brachyurum* (самки $ad_0 + ad_{ovaP}$) покровы тела заметно грубее, тетрады в яичнике хорошо различимы. На более поздних стадиях формирования яиц яичники увеличиваются (вздуваются) и заполняются зернистой массой, окрашенной в голубовато-зеленый цвет (партеногенетические яйца). Кроме того, выводковая камера взрослых самок часто заполнена эмбрионами. Яйцевая масса в яичниках гамогенетических самок (самки ad_{ovaG}) отличается более мелкой зернистостью по сравнению с партеногенетическими (Макарушин, 1992), вследствие чего яичники становятся совершенно непрозрачными. Яйцевая масса в них окрашена в серый, иногда красновато-коричневый цвет (оплодотворенные латентные яйца). Самцы при увеличении $24\times$ становятся морфологически отличимыми от самок на третий день жизни по строению антеннул. В природных популяциях началом партеногенетического размножения считали появление самок ad_{ovaP} , окончанием – отсутствие молоди младших возрастов (молодь-1). Начало двуполого размножения регистрировали по появлению самцов, его окончание – по отсутствию самцов и самок ad_{ovaG} .

В 2000–2002 гг. параллельно с наблюдениями *in situ* проводили экспериментальные исследования роста и размножения *D. brachyurum* в лаборатории. Были поставлены три серии экспериментов с животными из пруда (2000 г.) и по одной серии (2002 г.) с сам-

ками первой генерации, вышедшими из покоящихся яиц, из пруда и водохранилища. Первую серию начинали в мае–июне с самками первой генерации, отловленными в водоеме. Вторую – в июле с поколениями *D. brachyurum* на подъеме или пике численности, третью – в августе на спаде численности популяции. Каждая серия экспериментов продолжалась от 20 до 36 дней. Рачков для лабораторных экспериментов отлавливали в водоемах, в лаборатории под микроскопом МБС-1 отбирали наиболее жизнеспособных без видимых повреждений. Их измеряли, у взрослых самок подсчитывали число яиц в выводковой камере и рассаживали по одному в пластиковые стаканчики объемом 30 мл, которые заполняли водой из соответствующего водоема, профильтрованной через сито № 70 (диагональ ячеи 120 мкм). Воду в сосудах меняли каждый день с помощью сифона, животных измеряли после каждой линьки.

Молодь в течение суток после рождения отсаживали от взрослых самок, помет содержали вместе в сосудах объемом 30–150 мл в зависимости от числа животных. Смертность молоди определяли в процентах от числа особей в помете. Количество доступной для *D. brachyurum* пищи регулировали плотностью посадки. Молодые животные нормально развивались в условиях, когда на одного рачка приходилось не менее 6 мл воды. Для взрослых особей объем воды 30 мл при ежесуточной ее смене содержал заведомо избыточное количество пищи и ее дефицит мог возникнуть только при наличии такового в водоеме.

С целью подробно проследить судьбу самок *D. brachyurum* и их потомства (когорт особей), каждой из них присваивали порядковый номер, также нумеровали все пометы экспериментальных самок. Для определения характеристик жизненного цикла рачков просматривали каждые 15–30 мин в течение дня, не извлекая из экспериментального сосуда. В лабораторных условиях определяли максимальную длину тела самок к концу жизни, их длину тела к моменту закладки первого помета яиц, сумму отложенных в течение жизни яиц и количество партено- и гамогенетических пометов, количество яиц в кладке и жизнеспособных особей в помете, размер яиц, возраст перехода к гамогенезу (по появлению в яичниках латентных яиц), долю «плодовитых» самок, у которых размер кладки больше среднего, а также продолжительность жизни, эмбрионального развития (от выхода яиц выводковую камеру до отрождения молоди), постэмбрио-

нального развития (от рождения особи до выхода в ее выводковую камеру первого помета яиц), партеногенетического и гамогенетического размножения. Продолжительность партеногенеза отдельной самки в лаборатории определяли как время (сутки) от закладки первого помета до отрождения последнего, гамогенеза – от появления в яйцниках латентных яиц до конца жизни. В отличие от дафний самки *D. brachyurum* не способны возвращаться к партеногенетическому размножению после откладки латентных яиц.

Летом 2003 г. наблюдали активацию покоящихся яиц, полученных в лаборатории в 2002 г. По описанной выше схеме наблюдали за развитием и размножением вышедшей из них молоди, а также потомства этих самок-1 до стадии половозрелости. Достоверность различия морфологических характеристик и параметров жизненного цикла популяций из разных водоемов оценивали по критерию Стьюдента. Их связь с факторами среды исследовали методом корреляционного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Динамика численности и структура популяции *D. brachyurum* in situ.

Во всех водоемах *D. brachyurum* была одним из доминантных видов зоопланктона в середине лета. В литорали водохранилища наряду с ней были многочисленны *Asplanchna priodonta* Gosse, *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), в пруду – *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg), *Daphnia galeata* Sars, *Heteroscope appendiculata* Sars, *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Bosmina longirostris* и в озере – *Eudiaptomus graciloides*, *Bosmina obtusirostris* Sars.

Оз. Мотыкино. В малых мягководных болотных озерах Молого-Шекснинской низины (бассейн Рыбинского водохранилища), к которым относится оз. Мотыкино, *Diaphanosoma brachyurum* обнаружена в 60% проб в интервале pH воды 4.1–9.6 и содержания растворенного органического вещества (РОВ) 0.9–56.5 мг С/л, наиболее часто вид встречался в озерах с pH воды ~5 (Лазарева, 1998). Максимальная его доля (до 80% численности рачков) отмечена в планктоне центральной части болотных водоемов при pH 4.7 и концентрации РОВ 7.4 мг С/л, в литорали относительное обилие *D. brachyurum* в 2–3 раза ниже (Лазарева, 1992, 1994).

В центре оз. Мотыкино летом 1988–1989 гг. *D. brachyurum* формировала до 80% численности ракообразных и общей биомассы зоопланктона (30–34% биомассы сообщества в среднем за май–октябрь), в июле 2002 г. – 46% численности рачков и 65% биомассы зоопланктона. В литорали озера численность рачков была ниже в 2–2.5 раза, причиной этого, возможно, было более высокое разнообразие и численность хищных беспозвоночных по сравнению с пелагиалью. В прибрежье озера постоянно обитают восемь факультативных и три вида облигатных хищных беспозвоночных, способных потреблять рачков *D. brachyurum* (например, клопы родов *Sigara* и *Notonecta*, ручейники родов *Cyrmus*, *Phryganea*, *Limnephilus*, *Molanna*, вислокрылки *Sialis* sp.), которые формируют 26–30% биомассы сообщества (Лазарева и др., 2003). В центре водоема единственным хищником, потребляющим планктон, был *Polyphemus pediculus* L., количество которого достигало 500 экз./м³ (0.4% биомассы зоопланктона). Мелкий окунь – единственный вид рыб, обитающий в этом озере, по визуальным наблюдениям охотился преимущественно в литорали.

Diaphanosoma brachyurum появлялась в планктоне обычно в мае. В 1989 г. выход ювенильных рачков (молодь-1) из латентных яиц зарегистрирован 4 мая при температуре воды 12 °С одновременно в литорали и центре озера (600 экз./м³). Напротив, весной 1988 г. рачки не обнаружены в пробах даже 18 мая при температуре 14 °С, возможно, из-за низкой численности популяции. Молодые и взрослые особи (~3 тыс. экз./м³) найдены только в начале июня, когда вода прогрелась до 20 °С.

Вид многочислен (>80 тыс. экз./м³ и до 2 г/м³) с июня по сентябрь, отдельные особи встречаются до конца октября. Высокую численность *D. brachyurum* в озере наблюдали в течение 1–1.5 мес. Первый пик зарегистрирован сравнительно рано: в 1988 г. в третьей декаде июня (55 тыс. экз./м³), в 1989 г. (82 тыс. экз./м³) в первой декаде месяца (рис. 1), спустя 10–20 дней после максимального прогрева воды (рис. 2).

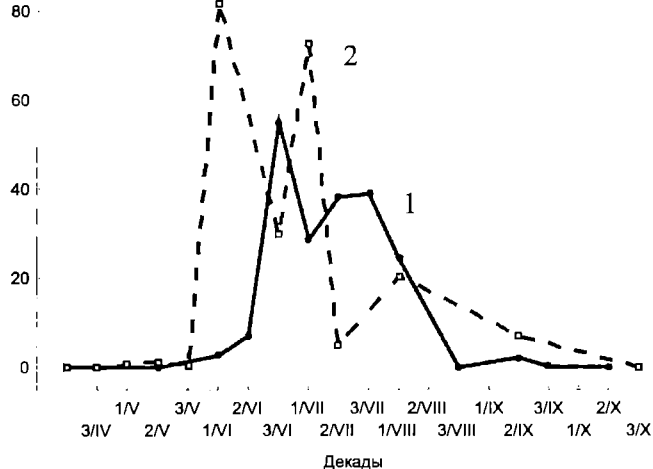


Рис. 1. Динамика численности (тыс. экз./м³) *Diaphanosoma brachyurum* в оз. Мотыкино в 1988 (1) и 1989 (2) гг.

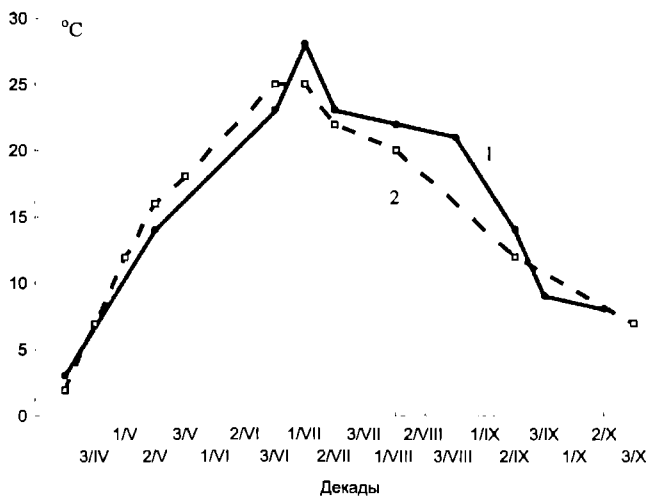


Рис. 2. Сезонная динамика температуры воды в оз. Мотыкино в 1988 г. (1) и в 1989 г. (2).

В оба года отмечен второй подъем численности (39–72 тыс. экз./м³) в июле. В июле 2002 г. партеногенетические самки вынашивали 1–3 яйца (табл. 1), плодовитость популяции была низкой (0.71 экз./особь). Доля яйценосных самок в популяции составляла 34–37%, взрослых самок без яиц – 30–38%, на долю молодежи приходилось 28–33%, самцы и самки *ad.ova* не обнаружены. Гамогенетических самок с латентными яйцами и самцов в озере наблюдали в августе–сентябре.

Наиболее подробно сезонный цикл развития *D. brachyurum* исследован на примере популяций из пруда и литорали водохранилища в 2000–2002 гг. Стартовые условия их развития были разными во все три года. Весна 2000 г. характеризовалась продолжительным возвратным похолоданием, во второй декаде мая на небольших водоемах наблюдалось восстановление ледового покрова.

Только к 20 мая температура воды достигла 10 °С, после интенсивного прогрева воды в течение третьей декады к 30 мая она составила 20 °С (рис. 3), что на 3–4 °С выше нормы для этого периода. Средняя температура воды за май и первую половину июня характеризует стартовые условия развития популяции *D. brachyurum*. В 2000 г. в пруду она составила 17.9 °С. Средняя температура воды за весь вегетационный период (май–октябрь) была 14.1 °С.

В 2001 г. весенний прогрев воды начался в конце апреля и проходил равномерно, температура воды достигла 10 °С в первых числах мая. Динамика весенней температуры воздуха и воды была близка к среднесноголетней, средняя за май–половину июня температура воды в пруду и водохранилище составила 13.8 °С, что достоверно ($p < 0.05$) ниже по сравнению с предыдущим годом. Июль 2001 г. был исключительно жарким, температура воды достигала 26 °С в пруду и 28 °С в литорали водохранилища. Средняя температура за май–октябрь составила 15 °С в пруду и 15.6 °С в водохранилище, что на 2–2.5 °С выше нормы. Сезонные кривые температуры воды в обоих водоемах практически совпадали (рис. 3).

Сухая весна 2002 г. последовала после малоснежной зимы, вследствие этого гидротермический режим пруда и водохранилища заметно различался. Прогрев воды в водохранилище начался в середине апреля, к 25 апреля температура воды достигла 10 °С. В пруду из-за низкого уровня грунтовых вод и отсутствия притока

талых вод с берегов в третьей декаде апреля еще сохранялся ледовый покров, температура воды не превышала 1.5 °С. Выравнивание температуры воды пруда и водохранилища произошло только в первой декаде мая.

Таблица 1. Сравнительная характеристика половозрелых самок *D. brachyurum* из различных водоемов в начале развития популяции (май–июнь), на подъеме и пике численности (июль) и на спаде численности (август)

Дата	n	Длина тела, мм		Число яиц в кладке, экз./особь		Т _{воды} , °С
		Средняя	Макс.	Среднее	Макс.	
Оз. Мотыкино						
6.6.2002	62	1.0±0.03	1.2	1.4±0.1	3	24
Пруд						
29.5.–2.6.2000	20	1.20±0.04	1.4	8.1±0.50	13	18–20
19–26.7.2000	38	0.94±0.01	1.2	2.1±0.20	5	21–23
7–21.8.2000	40	0.80±0.01	1.0	1.3±0.04	2	17–19
17–24.5.2001	7	1.00±0.05	1.1	4.5±0.80	7	10–14
19–26.7.2001	87	0.77±0.02	0.9	2.2±0.10	6	23–26
6–21.8.2001	79	0.78±0.02	0.9	1.8±0.10	2	17–19
13–28.5.2002	16	1.00±0.03	1.2	5.3±0.60	13	9–13
6–13.6.2002	13	0.96±0.02	1.0	3.7±0.30	5	18–20
Водохранилище						
18–21.6.2001	5	0.80±0.01	0.9	2.0±0.0	2	18–29
19–26.7.2001	46	0.93±0.03	1.1	2.2±0.1	4	24–28
6–21.8.2001	26	0.84±0.02	1.0	2.2±0.2	3	18–29
6–28.5.2002	34	0.97±0.02	1.2	6.0±0.8	8	10–14
6–13.6.2002	19	0.89±0.03	1.2	5.5±0.6	7	17–23

Примечание. n – количество просмотренных особей, Т_{воды} – температура воды.

Таким образом, гидробиологическая весна в водохранилище была ранней с медленным прогревом воды, а в пруду – поздней с более интенсивным прогревом. В третьей декаде мая наблюдалось сильное похолодание, сопровождавшееся снижением температуры воды в обоих водоемах до 9.0 °С. Средняя температура на старте развития популяций *D. brachyurum* (4 мая – 13 июня) составила 13.3 °С в пруду и 13.2 °С в водохранилище, что ниже отмеченного в предыдущем году.

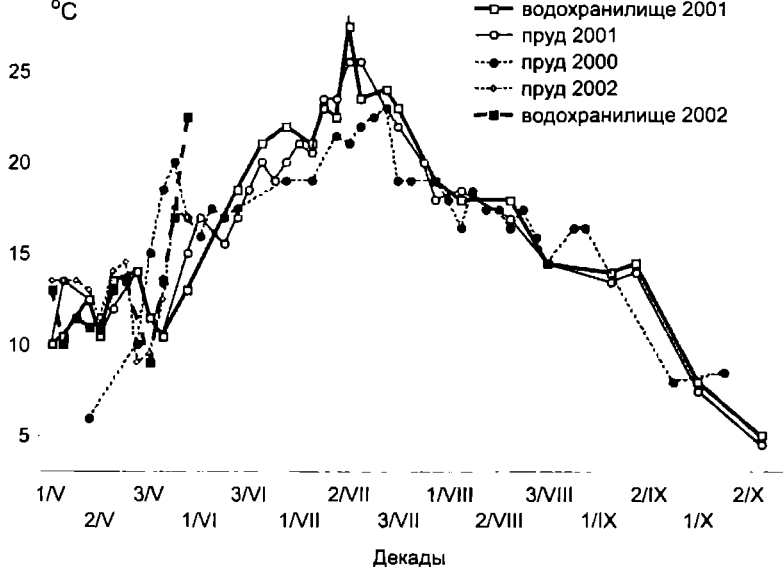


Рис. 3. Сезонная динамика температуры воды в водохранилище и пруду в 2000–2001 гг.

В целом, температурные условия развития популяций *D. brachyurum* были наиболее изменчивыми весной (рис. 3). Самую высокую температуру воды на старте сезонного цикла наблюдали в 2000 г., самую низкую – в 2002 г. Летом (июль–август) 2001 г. вода прогревалась сильнее, чем в тот же период в 2000 г.

Пруд. Первые рекогносцировочные наблюдения за развитием популяции *D. brachyurum* в Барском пруду были сделаны в июне–июле 1999 г. В первой декаде июня было отмечено рекордное количество яиц (до 18 экз./особь) в кладке очень крупных (до 1.5 мм) партеногенетических самок. Летние (20 июля) особи также были крупными (1.1–1.2 мм), почти все (90%) взрослые самки несли от 1 до 7 яиц (в среднем 3.3 ± 0.2). Вследствие этого плодовитость популяции была высокой (3.0 экз./особь) для середины лета.

Подробно динамику численности и структуры популяции в пруду наблюдали в мае–октябре 2000–2001 гг. и с апреля до середины июня в 2002 г. В 2000 г. молодые самки (молодь-1) первой генерации появились в пруду 26 мая при температуре воды 15 °C. Спустя

трое суток они достигли длины 1–1.4 мм и приступили к размножению. В течение 5 сут (29 мая – 2 июня) наблюдали наибольшее количество (5–13) яиц в кладке не только в данном сезоне, но и за все три года (табл. 1), а также максимальную за вегетационный период плодовитость популяции (рис. 4).

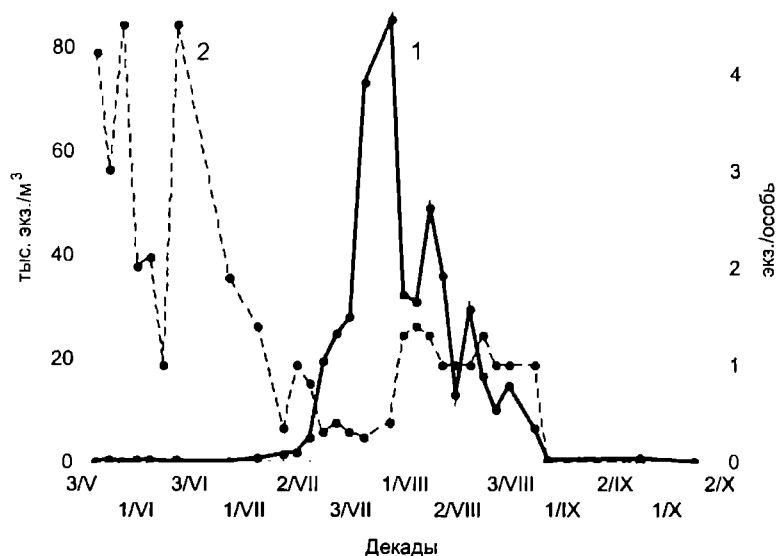


Рис. 4. Сезонная динамика численности (1) и плодовитости (2) популяции *D. brachyurum* в Барском пруду в 2000 г.

Левая ордината – численность, правая – плодовитость.

Повторно подобная отмечена в середине июня при размере кладки 6.4 ± 1.5 экз./особь, когда размножались преимущественно такие же крупные самки, как и весной. В мае–июне численность популяции была низкой (< 1 тыс. экз./м³), низкой была также доля молоди, в некоторые даты наблюдений в популяции совершенно отсутствовали молодые особи, несмотря на высокую интенсивность размножения (рис. 5). Возможно, это было связано с потреблением молодых рачков крупным планктонным хищником *Heterocope appendiculata* Sars. Количество взрослых особей и копеподитов старших возрастов (IV–V стадии развития) этого вида, для которых характерно хищное питание, составляло в этот период ~ 2.6 тыс. экз./м³ (Лазарева, 2005б).

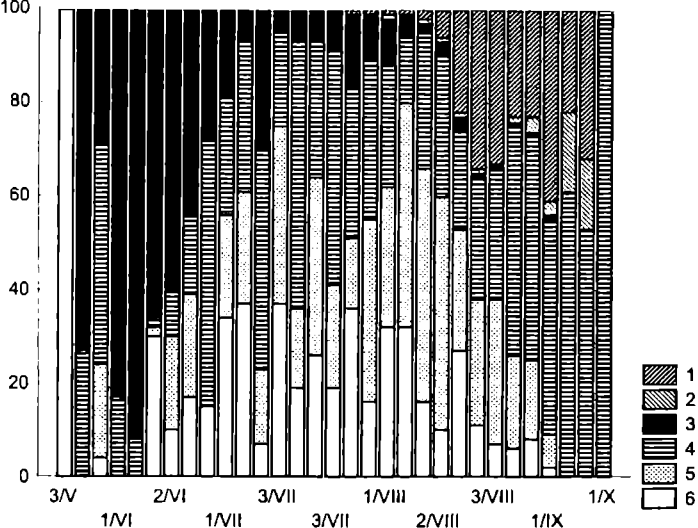


Рис. 5. Сезонные изменения структуры (%) популяции *D. brachyurum* в Барском пруду в 2000 г.

1 – самцы, 2 – гамогенетические самки с яйцами в яичнике или выводковой камере, 3 – партеногенетические самки с яйцами, 4 – взрослые самки без яиц, 5 – молодь >0.6 мм, 6 – молодь 0.4–0.6 мм.

Подъем численности популяции начался в середине июля, пик (73–86 тыс. экз./м³) наблюдали в первой декаде августа. В этот период отмечена минимальная плодовитость (0.2–0.8 экз./особь) (рис. 4). В популяции преобладали молодые самки без яиц (молодь-2 + самки ad.₀) (рис. 5). Июльские самки были существенно мельче весенних (в основном <1 мм) и откладывали не более 5 яиц (табл. 1). Второй подъем (49 тыс. экз./м³) численности *Diaphanosoma brachyurum* отмечен в середине августа. Он, вероятно, вызван завершением цикла развития *Heteroscope appendiculata* и гибелью основной части ее популяции, численность хищника снизилась <100 экз./м³ (Лазарева, 2005б). В популяции *Diaphanosoma brachyurum* в августе отмечено увеличение доли молодых особей, несмотря на сравнительно низкую плодовитость (рис. 5).

В августе 2000 г. после прохождения пика численности в популяции *D. brachyurum* отмечали минимальную за вегетационный пе-

риод длину тела (в основном 0.8 мм) половозрелых партеногенетических самок и наименьшее за все время наблюдения число яиц (чаще всего 1 экз.) в кладке (табл. 1). Численность популяции быстро снижалась и в конце августа варьировала от 6 до 15 тыс. экз./м³ (рис. 4), основную массу популяции составляли самцы и самки ad₀ (рис. 5).

Взрослые самцы (длина тела 0.7–1 мм) зафиксированы с 31 июля при температуре воды 19°C, их доля в популяции до середины августа не превышала 0.5%, численность варьировала от 30 до 300 экз./м³. С 16 августа в большом количестве (2.1–3 тыс. экз./м³) появились молодые половозрелые самцы (длина тела 0.6–0.7 мм), их доля резко возросла (до >20%), в третьей декаде месяца численность самцов достигала 10.2 тыс. экз./м³ (23–42% численности популяции) (рис. 5). Относительное обилие самцов сохранялось высоким (22–32%) до 25 сентября, температура воды к этому времени снизилась до 8°C.

Гамогенетические самки (длина тела 0.7–1 мм, численность ~120 экз./м³) с уже зрелыми (оранжевого цвета) латентными яйцами обнаружены в пруду 9 августа при температуре воды 18 °C. Доля самок ad_{ovag} в популяции до конца августа составляла не >3% общей численности, в сентябре – 15–17% (рис. 5). Максимальную их численность (490 экз./м³) наблюдали в третьей декаде августа. В сентябре наблюдали высокую относительную численность (46–61%) самок ad₀, которые, вероятно, были представлены в основном гамогенетическими особями. К этому времени партеногенетическое размножение популяции уже завершилось. Максимальная длина тела яйценосных гамогенетических самок составила 1.1 мм, средняя – 0.93±0.02 мм. По размерам тела они фактически не отличались от сентябрьских партеногенетических самок с длиной тела 0.9±0.01 мм. Самки вынашивали по 1 яйцу:

Партеногенетическое размножение прудовой популяции *D. brachyurum* в 2000 г. продолжалось с 29 мая до 1 сентября (3 мес), гамогенетическое – с 31 июля до 25 сентября (почти 2 мес). В течение месяца наблюдали одновременно оба способа размножения. В первой декаде октября при температуре воды 8°C популяция в основном завершила цикл развития, в водоеме встречались отдельные самки ad₀ (<50 экз./м³).

Прохладной весной 2001 г. при медленном и относительно равномерном прогреве воды пруда стартовые условия развития по-

пуляции *D. brachyurum*, вероятно, можно считать наиболее близкими к норме. Молодые самки (длина тела 0.5–0.6 мм) первой генерации, вышедшие из покоящихся яиц, появились в пруду 7 мая при температуре воды 12 °С. Их количество не превышало 100 экз./м³. Последовавшее во второй декаде мая похолодание привело к снижению температуры воды в пруду до 10 °С, созревание самок шло медленно, единичные особи с партеногенетическими яйцами (4 экз./особь) отмечены только спустя 10 сут (17 мая), когда вода вновь прогрелась до 12 °С. До конца мая температура воды пруда варьировала от 10 до 14 °С (рис. 3). Численность популяции была крайне низкой (<150 экз./м³). Яйценосные самки были мелкими (в основном ~1 мм), сравнимыми по длине тела с летними. Количество яиц в кладке не превышало 7 экз./особь (табл. 1), однако плодовитость популяции оказалась сравнительно высокой (>4 экз./особь), фактически равной размеру кладки по причине того, что в этот период все обнаруженные половозрелые самки вынашивали яйца (рис. 6).

В популяции преобладали (60–70%) молодые рачки (рис. 7), что свидетельствует о низкой смертности молоди, в том числе связанной с хищничеством копепод. Численность хищной части популяции *Heteroscope appendiculata* в 2001 г. до середины третьей декады мая была <1 тыс. экз./м³ (Лазарева, 2005б).

Численность *D. brachyurum* сохранялась низкой (40–600 экз./м³) до второй декады июля, низкую (0.2–0.8 экз./особь) плодовитость популяции наблюдали с 25 июня до 16 августа (рис. 6). Резкий подъем численности начался 12 июля на фоне минимальной плодовитости (0.2–0.4 экз./особь), спустя 10 дней после снижения плотности хищника <100 экз./м³. Прирост численности популяции в основном определялся увеличением количества молоди, в период 9–12 июля обилие молодых животных (молодь-1 + молодь-2) выросло с 300 до 2600 экз./м³. Пик численности (22.6–31.2 тыс. экз./м³), как и в предыдущем году, отмечен в первой декаде августа при температуре воды 18–22 °С. Однако «пиковая» численность популяции была почти в три раза ниже по сравнению с таковой в 2000 г. (рис. 4 и 6).

Длина тела размножающихся самок *D. brachyurum* на подъеме численности в июле была минимальной (в среднем 0.77 ± 0.02) за все годы наблюдения, хотя число яиц в кладке оставалось обычным (в среднем 2.2, максимум до 6 экз./особь) для этого времени (табл. 1). Вероятно, небольшая длина половозрелых особей определялась бы-

стрым созреванию молодых самок при очень высокой температуре воды, которая во второй половине июля 2001 г. составляла 23–26 °С. В популяции преобладали (70–90%) молодые особи, особенно много (50–65%) было молодки-1 (рис. 7).

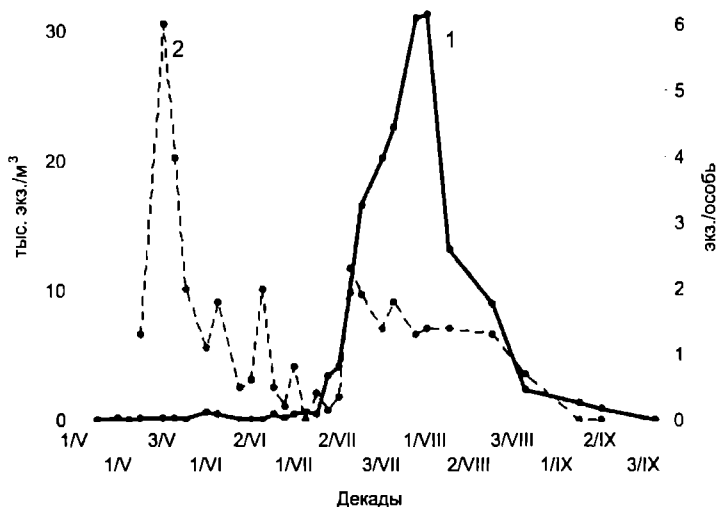


Рис. 6. Сезонная динамика численности (1) и плодовитости (2) популяции *D. brachyurum* в Барском пруду в 2001 г. Левая ордината — численность, правая — плодовитость.

В 2001 г. прудовая популяция *D. brachyurum* завершила сезонный цикл развития к концу сентября, 4 октября при температуре воды 7 °С в пробах не было обнаружено ни одного рачка. Партеногенетическое размножение наблюдали почти 4 мес с 17 мая до 11 сентября, на месяц дольше по сравнению с предыдущим годом. Гамогенез отмечали в течение 2 мес в те же сроки с 30 июля до 27 сентября, что и ранее. Популяция размножалась двумя способами в течение 1.5 мес.

На спаде численности популяции в августе линейные размеры тела половозрелых самок фактически не отличались от летних, преобладали (70% промеренных особей) рачки длиной 0.8 мм. Количество яиц в кладке снизилось, большинство самок вынашивали по 2 яйца (табл. 1). В популяции по-прежнему преобладали (50–75%) мо-

лодые особи, сравнительно высокой (до 30%) была доля самок ad._{ovap} (рис. 7).

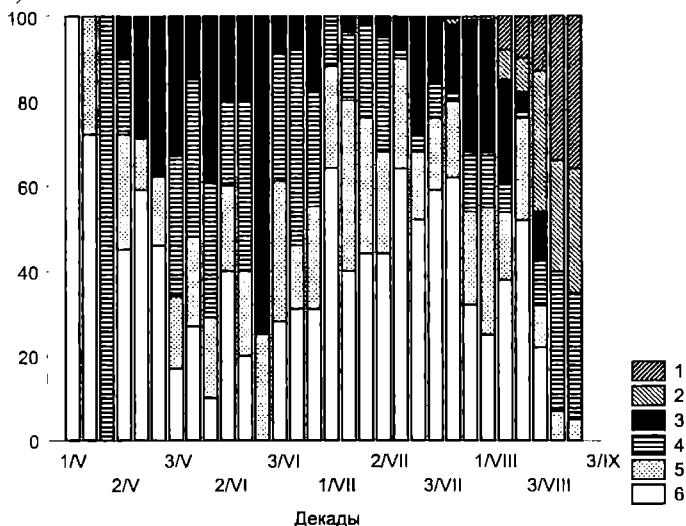


Рис. 7. Сезонные изменения структуры (%) популяции *D. brachyurum* в Барском пруду в 2001 г.

1 – самцы, 2 – гамогенетические самки с яйцами в яичнике или выводковой камере, 3 – партеногенетические самки с яйцами, 4 – взрослые самки без яиц, 5 – молодь >0.6 мм, 6 – молодь 0.4–0.6 мм.

Половозрелые самцы (длина тела 0.7 мм, численность 30 экз./м³) в 2001 г. зарегистрированы в пруду 30 июля – в те же сроки, что и в предыдущем году, но при более высокой (22 °C) температуре воды. К 13 августа их численность возросла до 830 экз./м³ и сохранялась на уровне 300–900 экз./м³ до середины сентября, максимальная доля (33–36%) самцов в популяции отмечена во второй декаде сентября при температуре воды 14 °C (рис. 7). Линейные размеры самцов мало изменялись в течение всего периода двуполого размножения, длина тела варьировала в пределах 0.6–0.7 мм (в среднем 0.68±0.01 мм).

Самки с латентными яйцами в яичниках и партеногенетическими в выводковой камере в небольшом количестве (350 экз./м³) обнаружены одновременно с появлением самцов 30 июля. Спустя неделю 6 августа при температуре воды 18 °C отмечены первые самки с латентными яйцами в выводковой камере, сроки их появления

близки к отмеченным в предыдущем году. По размерам (длина тела 0.8 ± 0.02 мм) яйценосные гамогенетические самки не отличались от партеногенетических (длина тела 0.78 ± 0.01 мм), однако они были более мелкими, чем в предыдущем году. Наибольшее их количество (340 экз./м^3) зафиксировано в первой декаде сентября, доля в популяции была высокой (26–33%) с конца августа до конца сезона (рис. 7). Самки вынашивали всегда по одному латентному яйцу.

В апреле–июне 2002 г. было детально прослежено начало развития прудовой популяции *D. brachyurum* на фоне низкой (20–130 экз./м³) ее численности (рис. 8).

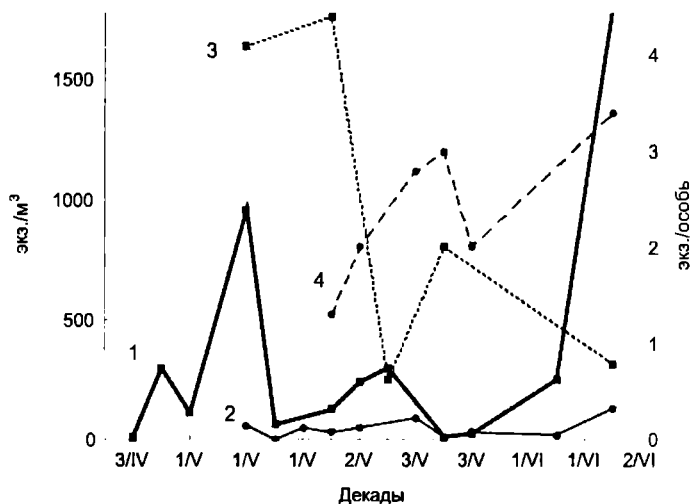


Рис. 8. Динамика численности и плодовитости *D. brachyurum* на старте развития популяций в водохранилище и пруду в апреле–июне 2002 г.

Левая ордината – численность, правая – плодовитость.

1 – численность в водохранилище, 2 – численность в пруду, 3 – плодовитость популяции в водохранилище, 4 – плодовитость популяции в пруду.

Молодые рачки (молодь-1) длиной 0.5–0.55 мм вышли из покоящихся яиц в обычные сроки (6–7 мая) при температуре воды в пруду 13 °С. Из-за низкой (11–13 °С) температуры воды первые взрослые партеногенетические самки (длина тела 0.9–1 мм) с яйцами (2–4) в выводковой камере зарегистрированы только через неделю 13 мая. К 21 мая самки *ad.ova* достигли длины тела 1–1.2 мм, макси-

мальный размер кладки увеличился до 13 яиц (табл. 1). Однако сильное похолодание в третьей декаде мая (температура воды к 20 мая снизилась до 9 °С) привело к гибели большей части популяции. 24 мая в пробах обнаружены единичные самки *ad.ovaP*, численность популяции не превышала 10 экз./м³.

Молодые особи вновь появились в популяции только 28 мая, когда вода прогрелась до 12 °С (рис. 9). Рост численности *D. brachyurum* начался во второй декаде июня, когда температура воды достигла 17 °С.

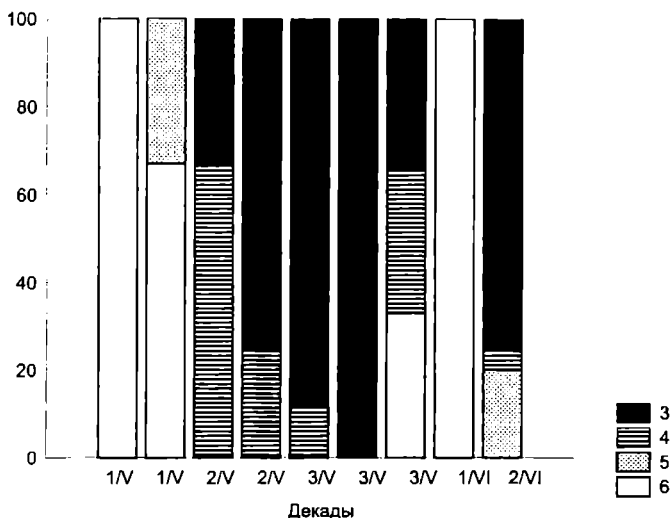


Рис 9. Изменение структуры (%) прудовой популяции *D. brachyurum* на старте развития апрель–июнь 2002 г.

1 – самцы, 2 – гамогенетические самки с яйцами в яичнике или выводковой камере, 3 – партеногенетические самки с яйцами, 4 – взрослые самки без яиц, 5 – молодь >0.6 мм, 6 – молодь 0.4–0.6 мм.

В 2002 г. по причине холодной весны отмечали наименьшие за три года наблюдений численность и плодовитость прудовой популяции на старте развития. Однако размер кладки и длина тела взрослых самок *D. brachyurum* были выше, чем весной 2001 г. с близкими значениями средней за май температуры воды (табл. 1).

Водохранилище. В Рыбинском водохранилище высокая численность *D. brachyurum* наблюдается в речных плесах и отдельных участках

открытой акватории с начала 90-х гг. прошлого века (Ривьер, 2000; Столбунова, 2003; Лазарева, 2005a). Максимальное ее количество обычно регистрируют в июле–августе в речных плесах, мелководных заливах и устьях рек. В августе 1997 г. количество *D. brachyurum* в пелагиали достигало 41 тыс. экз./м³, она входила в состав доминантов зоопланктона Моложского и Шекснинского плесов (до 23% обилия ракообразных) (Лазарева, 2005a). В августе 2003 г. наибольшее ее количество (~9 тыс. экз./м³) зафиксировано в устьевых участках западных рек-притоков водохранилища, сравнительно много рачков (до 1.2 тыс. экз./м³) наблюдали на выходе из Моложского и Шекснинского плесов.

В августе 2005 г. максимальная численность вида (до 14 тыс. экз./м³) отмечена в Шекснинском плесе водохранилища. В Главном плесе вид отсутствовал в большинстве проб в 2003 г. и в ~50% сборов планктона в 2005 г., в остальных – был малочислен (<400 экз./м³).

В литорали Волжского плеса водохранилища динамику численности и структуры популяции *D. brachyurum* изучали в мае–сентябре 2001 г. и в апреле–июне 2002 г. Основные хищники, способные потреблять этот вид рачков, в прибрежье в мае–июне представлены многочисленной молодью рыб (до 2 тыс. экз./м³), в июле–августе – мелкими циклопами родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*.

В 2001 г. рачки вышли из покоящихся яиц 7 мая одновременно с прудовыми при температуре воды 10 °С. К 10 мая отмечены мелкие (длина тела 0.8–0.9 мм) взрослые самки с яйцами (3–4) в выводковой камере. В последующем до середины июня численность популяции была низкой (<100 экз./м³), возможно, из-за пресса рыб и динамику ее структуры в этот период описать не удалось.

Подъем численности (2–3 тыс. экз./м³) популяции наблюдали с 18 июня, когда вода в литорали водохранилища прогрелась до 18 °С. Как и весной, максимальный размер самок *ad.ovar* не превышал 0.9 мм, они вынашивали по 2 яйца (табл. 1). Растянутый максимум численности с двумя пиками (42–45 тыс. экз./м³) *D. brachyurum* отмечали в течение месяца с первой декады июля до первой декады августа (рис. 10). Он начался на фоне высокой (>3 экз./особь) плодовитости популяции, ее снижение (0.6–0.8 экз./особь) во второй–третьей декадах июля предшествовало второму пику численности. Взрослые самки на пике численности были в среднем крупнее (до 1.1 мм) весен-

них, среди них преобладали особи с длиной тела 0.8–0.9 мм. Размер их кладки (в основном 2 яйца) оставался обычным для этого времени года (табл. 1). В популяции преобладали (45–80%) молодые особи (рис. 11).

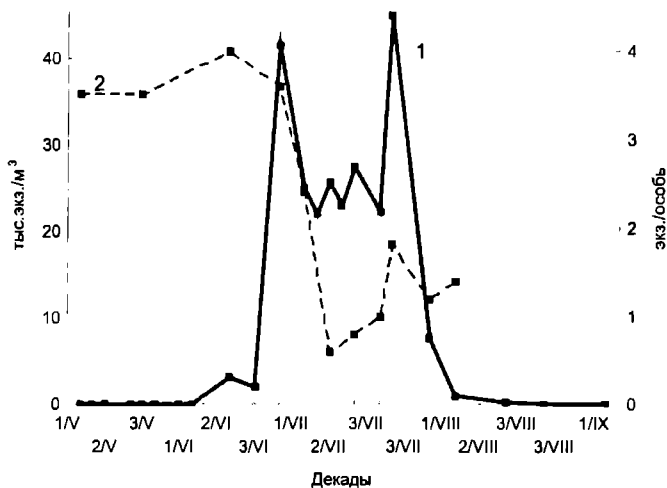


Рис. 10. Сезонная динамика численности (1) и плодовитости (2) популяции *D. brachyurum* в литорали Рыбинского водохранилища в 2001 г. Левая ордината — численность, правая — плодовитость.

На спаде численности популяции в августе взрослые самки *D. brachyurum* из литорали водохранилища были в среднем немного крупнее самок из пруда, размер кладки (до 3 яиц) был наибольшим для этого времени года (табл. 1). Однако, как и в пруду, в водохранилище в августе преобладали (>60%) самки с длиной тела 0.8 мм. Численность популяции резко снизилась (до 7–8 тыс. экз./м³) в первой декаде августа, к концу второй декады она не превышала 300 экз./м³ (рис. 10).

Крупные (длина тела 0.8 мм) самцы в количестве ~500 экз./м³ (~2% численности) зарегистрированы с 9 июля при температуре воды 21 °С, когда популяция достигла первого пика численности, на 20 сут раньше, чем в пруду. В последующем численность самцов сильно варьировала, в отдельные даты наблюдений их совершенно не обнаруживали, в другие их количество достигало 1.5–2.5 тыс. экз./м³. Наибольшая длина тела (до 0.9 мм) взрослых самцов зафиксирована

в конце июля–августе. Максимальная их доля (11–12% численности) в популяции отмечена в конце ее сезонного цикла развития во второй–третьей декадах августа (рис. 11).

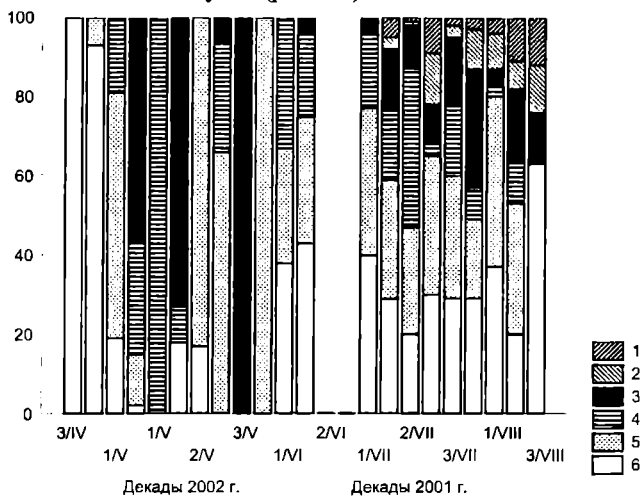


Рис. 11. Изменение структуры (%) популяции *D. brachyurum* из литорали Рыбинского водохранилища на старте развития апрель–июнь 2002 г. и во второй половине лета июль–август 2001 г.

1 – самцы, 2 – гамогенетические самки с яйцами в яичнике или выводковой камере, 3 – партеногенетические самки с яйцами, 4 – взрослые самки без яиц, 5 – молодь >0.6 мм, 6 – молодь 0.4–0.6 мм.

Неоплодотворенные гамогенетические самки *D. brachyurum* с резорбирующей яйцевой массой и особи с покоящимися яйцами в выводковой камере (преимущественно по 2 яйца) появились в первой декаде июля на пике численности популяции при температуре воды 21–22 °С. Их количество составило 300 экз./м³ или ~1% численности популяции (рис. 11). К концу второй декады июля их доля в популяции достигла 9% и в дальнейшем варьировала в пределах 7–13% общей численности. Длина тела самок ad._{ova}G колебалась от 0.8 до 1.1 мм (в среднем 0.97±0.04 мм), по размерам тела они почти не отличались от июльских партеногенетических самок (0.93±0.03 мм). На пике двуполого размножения самки ad._{ova}G вынашивали 1–2 латентных яйца (в среднем 1.48±0.09 экз./особь). Максимальная их численность (1.1–2.1 тыс. экз./м³) отмечена в конце июля – начале августа при

температуре воды 19–23 °С. Покоящиеся яйца *D. brachyurum* в литорали водохранилища по размерам и окраске не отличались от таковых в пруду.

Популяция *D. brachyurum* в водохранилище в 2001 г. завершила свое развитие очень рано, на месяц раньше прудовой уже к концу августа при температуре воды 14 °С. В третьей декаде месяца в пробах находили в основном мертвых рачков (~100 экз./м³). Их гибель, вероятно, была связана с дефицитом кислорода в воде сильно обмелевшего (глубина <1 м) залива. Отмечали также гибель других кладоцер (в основном *Bosmina longirostris* Müller), в планктоне присутствовали многочисленные коловратки и небольшое количество copepodов циклопов родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*. Партеногенетическое размножение *Diaphanosoma brachyurum* в 2001 г. наблюдали в течение 100 сут (~3.5 мес) с 10 мая до 21 августа. Двуполое размножение началось на 20 сут раньше, чем в пруду, и продолжалось в течение почти 1.5 мес (~40 сут) с 9 июля до 21 августа, весь этот период параллельно происходило партеногенетическое размножение.

В 2002 г. из-за раннего прогрева вод водохранилища первые молодые рачки (длина тела 0.45–0.7 мм, до 300 экз./м³) были зарегистрированы 29–30 апреля при температуре воды 12 °С. Особи, только что вышедшие из латентных яиц, были не менее 450 мкм и несли 4–10 желтых жировых капель, локализованных латерально вдоль кишечника. Появление новорожденных рачков первой генерации отмечено в течение восьми суток (29 апреля – 6 мая), температура воды в это время варьировала от 10 до 12 °С.

Самки ad._{ovar} с эмбрионами в выводковой камере появились только 6 мая, первые особи новой (второй) весенней генерации могли отродиться не ранее 7 мая. Самки первой генерации с длиной тела 1.0–1.1 мм (в среднем 0.99±0.02 мм) вынашивали 4–8 яиц (в среднем 6.1±0.5). Плодовитость популяции была ниже (4.1 экз./особь, рис. 8) из-за большого количества (28% численности) молодых самок ad.₀. До середины мая в популяции преобладали взрослые партеногенетические самки (рис. 11).

Как и в предыдущем году, численность *D. brachyurum* была низкой (<1 тыс. экз./м³) до середины июня (рис. 8). Ее увеличение до 1.8 тыс. экз./м³ отмечено с 13 июня, когда вода прогрелась до 23 °С. На подъеме численности максимальная длина самок ad._{ovar} достигала 1 мм, они вынашивали 4–7 яиц (табл. 1).

Ранняя весна 2002 г. в литорали водохранилища послужила причиной сдвига сроков выхода *D. brachyurum* из латентных яиц с мая на конец апреля и, возможно, более высокой численности популяции на старте развития. Самки первой генерации были достоверно более крупными и плодовитыми по сравнению с предыдущим годом (табл. 1). Подъем численности популяции наблюдали на неделю раньше, чем в 2001 г.

2. Параметры жизненного цикла *D. brachyurum* по лабораторным наблюдениям

В условиях лаборатории параллельно с наблюдениями на водоемах исследовали параметры жизненного цикла особей *D. brachyurum*, относящихся к разным поколениям, а также их потомства, фиксировали сроки и условия появления в пометах самцов и гамогенетических самок. Наибольшее внимание было уделено сравнительно слабо исследованным вопросам формирования латентных яиц, их оплодотворения, вынашивания, откладки и активации, а также развитию и размножению самок первой генерации, выходящих из этих яиц.

2.1. Покоящиеся яйца и их активация

Латентные яйца продуцировали самки всех поколений, в том числе особи первой весенней генерации. В августе 2000 г. в обычные сроки начала двуполого размножения при температуре воды в лаборатории 18–24 °С большинство (60%) самок *D. brachyurum* из пруда закладывали покоящиеся яйца в яичниках на 11–13 сут жизни, часто это происходило еще до отрождения молоди последнего партеногенетического помета. Выход яиц в выводковую камеру отмечали через 1–2 сут после их закладки в яичнике. Часть самок (30%) не откладывали партеногенетических яиц, а закладывали сразу латентные на 7–12 сут жизни. В первой декаде месяца их количество составляло 20% численности взрослых самок, во второй – 60%. У отдельных особей партеногенетические яйца резорбировались, после чего они также начинали продуцировать латентные. Как и в природе, прудовые самки в лаборатории вынашивали по 1 латентному яйцу, чаще (90% случаев) функционировал левый яичник. Только что сформировавшиеся латентные яйца *D. brachyurum* оливково-зеленого цвета, «зрелые» – оранжевые или светло-коричневые гладкие, часто блестящие, овальной формы (160 × 200 мкм).

Отдельные особи июльских генераций из пруда закладывали латентные яйца в яичниках на 16 сут, большинство этих самок в условиях лаборатории жили <15 сут и в течение всей жизни размножались только партеногенетически. Еще позже на 17–19 сут покоящиеся яйца образовывались у самок первой весенней генерации, которые также в течение жизни размножались преимущественно партеногенезом. При отсутствии самцов неоплодотворенное яйцо (крупный диск серовато-зеленого цвета с зернистой структурой) резорбировалось в выводковой камере, его остатки выбрасывались в воду при линьке. Часто у старых самок часть неоплодотворенного яйца сохранялась и после линьки, образуя V-образные «плечики» в передне-верхних углах выводковой камеры. Наблюдали до трех циклов образования и отторжения неоплодотворенных латентных яиц.

Подробно образование латентных яиц прослежено у *D. brachyurum* из пруда и водохранилища весной 2002 г. Наблюдали вышедших из латентных яиц самок первой генерации, отловленных в водоеме (самки-1), и самок второй (самки-2), вышедших из партеногенетических яиц первых двух пометов самок-1 в лаборатории. Поскольку в этом году самки из обоих водоемов продуцировали самцов уже в первых пометах, удалось получить у них оплодотворенные покоящиеся яйца, точно определить размер кладки и количество яиц, которые самка *D. brachyurum* способна отложить в течение ее жизни.

В условиях лаборатории самки-1 из водохранилища, выросшие при варьирующей и сравнительно низкой (12–16 °С) температуре воды, закладывали в яичниках первый помёт покоящихся яиц в мае на 16–22 сут, самки-2, рожденные и выросшие в лаборатории при 10–16 °С, – на 14–25 сут жизни. Спустя 1–2 сут яйца выходили в выводковую камеру. У многих самок (>60%) в присутствии самцов не происходило оплодотворения яиц, остальные откладывали по 1–2, иногда даже 3 яйца. По мере формирования яйцевых оболочек («созревания») цвет яиц менялся от темно-серого к светло-коричневому, на третьи сутки они становились ярко-оранжевыми. Самки вынашивали яйца в течение 2–3 сут и сбрасывали их в воду при линьке или без нее, иногда яйца опускались на дно сосуда вместе с мертвой самкой. Самки-1 в течение жизни давали 1–7 пометов и продуцировали до 11 яиц, самки-2 – не более четырех пометов и максимум 8 яиц.

В тех же условиях самки-1 из пруда закладывали латентные яйца в яичнике на 15–30 сутки, самки-2 – на 21–25 сут жизни. В при-

сутствии все самки откладывали по 1–2 яйца. Если самка откладывала одно яйцо, то обычно функционировал левый яичник. В течение жизни самки-1 продуцировали не более шести яиц (1–4 помета), самки-2 – максимум четыре яйца (1–2 помета).

В мае–июне 2002 г. в условиях лаборатории были собраны латентные яйца *D. brachyurum*: 31 яйцо от 8 самок-1 из пруда и 44 яйца и от 7 самок-1 из водохранилища. Их экспонировали в течение 2.5 мес при комнатной температуре (16–20 °С), затем 8.5 мес в холодильнике при температуре от 0 до –1 °С. При комнатной температуре выхода животных из латентных яиц не отмечали. После экспонирования в холодильнике и последующего прогрева в течение 1–2 ч до 22–23 °С из яиц, полученных от самок из водохранилища, на 3–4 сутки в июле 2003 г. вышли молодые рачки, активировались 23% инкубированных яиц. В тех же условиях выход молоди из яиц, отложенных прудовыми самками *D. brachyurum*, был более растянутым и наблюдался с 3 по 6 сут, однако доля активированных яиц была выше (53%).

Из покоящихся яиц выходили только самки, большинство из них выживали. Погибли в возрасте 1–2 сут 25% молодых рачков, вышедших из яиц, отложенных самками из пруда и 33% – из водохранилища. В условиях лаборатории судьбу оставшихся неактивированными яиц прослеживали в течение месяца, выход молоди из них не отмечали. Однако некоторые авторы считают (Крылов и др., 1997), что в природе *D. brachyurum* выходит из латентных яиц порционно в течение нескольких недель.

Таким образом, самки всех поколений *D. brachyurum* способны продуцировать до семи пометов покоящихся яиц. Быстрее всего становятся готовыми к двуполому размножению особи поколений на спаде численности в августе, медленнее – весенние самки, вышедшие из латентных яиц. Как в природе, так и в условиях лаборатории наибольшее количество яиц откладывали самки из водохранилища. Однако доля яиц, активированных после инкубации, оказалась вдвое выше у менее плодовитых самок из пруда. Латентные яйца, полученные от весенних самок в мае–июне, активировались только после инкубации в холодильнике. В условиях водоема они могли быть источником новых самок-1 лишь на следующий год.

2.2 Самки весенних генераций

Самки первой весенней генерации (самки-1). К ним относили рачков, вышедших весной из покоящихся яиц. Самок-1 для экспери-

мента отлавливали в водоемах в апреле–мае. В 2000 г. наблюдали прудовых самок, которые были уже взрослыми. В 2002 гг. исследовали параллельно животных из пруда и водохранилища, отлавливали молодых особей в возрасте 1–2 сут с длиной тела 0.5–0.7 мм, которых дорастивали в лаборатории. Самок-1 с длиной тела <0.45 мм в водоеме не находили.

Взрослые самки-1 *D. brachyurum* заметно крупнее рачков летних поколений (табл. 1 и 2), наиболее крупные рачки (1.3–1.5 мм) отмечены в пруду весной 2000 г. Линейные размеры самок-1 положительно коррелировали с температурой воды в период их постэмбрионального развития ($r = 0.72$, $p < 0.001$). В годы, когда рост молодых особей *D. brachyurum* происходил при температуре воды >18 °C (май 2000 г.), рачки к началу размножения достигали длины тела (1.2–1.3 мм), что близко к максимальной (1.4–1.5 мм).

Таблица 2. Сравнительная характеристика самок-1 *D. brachyurum* из пруда и водохранилища в 2000 и 2002 гг. (данные лабораторных наблюдений)

Показатель	Пруд		Водохранилище
	2000 г.	2002 г.	2002 г.
Средняя длина тела в конце жизни, мм	1.3±0.02	1.2±0.02	1.2±0.02
Пробладающая длина тела к первому партеногенетическому помету*, мм	1.2–1.3 (55%)	0.85–0.9 (90%)	0.9 (70%)
Постэмбриональный период, сут.	3±0.2	4±0.2	4±0.2
Количество партеногенетических пометов	3.3±0.4	4.5±0.5	6.4±0.9
Среднее число яиц в партеногенетической кладке, экз./особь	7.1±3	3.6±0.2	4.7±0.2
Количество партеногенетических яиц, отложенных самкой в течение жизни	25±3	16±2	29±4
Продолжительность партеногенеза особи, сут	11±1	20±2	23±3
Возраст закладки в яичнике первого помета латентных яиц (переход к гамогенезу), сут	17–19	15–30	16–22
Количество гамогенетических пометов	–	1–4	1–7

Показатель	Пруд		Водохранилище
	2000 г.	2002 г.	2002 г.
Количество покоящихся яиц, отложенных самкой в течение жизни	0**	3.2±0.6	5.4±1.7
Продолжительность гамогенеза особи***, сут	–	15±3	24±6
Средняя продолжительность жизни, сут	14±2	40±1	39±2
Максимальная продолжительность жизни, сут	>20	>41	54
Температура воды в постэмбриональный период, °С	18–20	12–16	12–16
Температура воды в течение эксперимента, °С	18–20	12–20	12–20
Просмотрено животных, экз.	20	11	17

Примечание. * – в скобках указана доля самок, впервые отложивших яйца при данной длине тела; ** – к самкам не подсаживали самцов; *** – определяли только для самок, отложивших оплодотворенные латентные яйца.

При температуре воды в лаборатории 20–23 °С самки-1 приступали к размножению на 3–4 сутки жизни, они интенсивно продуцировали партеногенетические яйца (до 13 яиц) и почти не росли (табл. 2 и 3). Если постэмбриональное развитие самок-1 проходило при температуре 12–16 °С (май 2002 г.), животные созревали более медленно и асинхронно, закладывали яйца первого помета на 3–7 сутки жизни при длине тела <1 мм и откладывали меньше яиц. Максимальной длины тела (1.2–1.3 мм) они достигали только на 19–32 сут жизни.

В 2002 г. при одинаковой температуре воды прудовые самки созревали медленнее, начинали размножение более мелкими и характеризовались меньшей индивидуальной плодовитостью, по сравнению с животными из водохранилища (табл. 2 и 3). Вероятно, на продолжительность их постэмбрионального развития оказывали влияние трофические условия водоема. Напомним, что рачков содержали на фильтрованной воде родного водоема.

Известно, что в пределах одного вида крупные ракообразные продуцируют большее число яиц, чем мелкие (Сушня и др., 1990). По наблюдениям в лаборатории количество партеногенетических яиц в кладке положительно коррелировало с длиной тела самок-1 *D. brachyurum* ($r = 0.49$, $p = 0.001$), отрицательно – с интенсивностью размножения, выраженной количеством отрожденных в течение

жизни пометов ($r = -0.34$, $p = 0.02$), и с продолжительностью жизни ($r = -0.81$, $p < 0.0001$). Наиболее плодовитые (7–12 яиц в кладке) самки-1 давали 3–4 помета и погибали на 12–20-й день жизни. В то же время, продуцирующие небольшое число яиц (3–5) рачки жили от 30 до 54 дней и давали за жизнь до 12 партеногенетических пометов.

Таблица 3. Динамика индивидуальной плодовитости самок-1 *D. brachyurum* из пруда и водохранилища в 2000 и 2002 гг. (по наблюдениям в лаборатории)

Последовательные пометы	Пруд				Водохранилище	
	2000 г.		2002 г.		2002 г.	
	Возраст, сут	Количество яиц в кладке, экз.	Возраст, сут	Количество яиц в кладке, экз.	Возраст, сут	Количество яиц в кладке, экз.
1	3–4	5.0±0.7	5–7	3.2±0.2	3–7	4.9±0.4
2	5–7	11.0±0.4	7–10	4.0±0.2	7–11	2.8±0.3
3	8–9	8.5±0.7	11–14	4.2±0.3	10–14	5.6±0.3
4	10–11	5.6±0.7	15–17	4.3±0.4	13–17	3.3±0.6
5	12–13	5.3±0.6	22–27	2.8±0.5	16–21	6.8±0.4
6	14	5.5±0.5	26–29	2.8±0.8	20–23	6.3±1.4
7	–	–	33–36	2.0±0	24–28	5.7±0.5
8	–	–	–	–	28–31	3.7±0.9
9	–	–	–	–	34–35	4.8±0.1
10	–	–	–	–	37–38	2.7±0.7
11	–	–	–	–	41–42	2.3±0.7
12	–	–	–	–	42	1.0

Примечание. Прочерк – отсутствие события.

В условиях лаборатории у прудовых самок-1 наибольшую плодовитость наблюдали во 2–4 пометах в возрасте 6–9 сут в 2000 г. и 7–17 сут в 2002 г. (табл. 3). Максимальное число яиц в кладке самок-1 из водохранилища отмечали в 5–6 пометах на 16–23 сут жизни. Плодовитость последних очень сильно варьировала от помета к помету, скорее всего, это было вызвано изменением состава и концентрации пищи в зависимости от сгонов и нагонов воды из открытой части водохранилища. Наиболее крупные старые самки и самые мелкие молодые продуцировали в 2–3 раза меньше яиц. Самки-1 из водохранилища в течение жизни в лаборатории давали 7–12 партеногенетиче-

ских пометов, прудовые в тех же условиях только 6–7. Примерно половина самок-I характеризовались индивидуальной плодовитостью выше средней («плодовитые»), многие из них после достижения половозрелости не росли, тогда как «неплодовитые», количество яиц в кладке которых было ниже среднего, росли всю жизнь.

Продолжительность периода от рождения молоди до выхода новой порции яиц (скорость созревания яиц в яичнике) определяется преимущественно трофическими условиями (Галковская, Сушня, 1984; Сушня и др., 1990), которые для питающейся бактериями и микродетритом *D. brachyurum* прямо связаны с температурой воды. В экспериментах 2000 г. при температуре 18–20 °C новая порция яиц выходила в выводковую камеру самки *D. brachyurum* спустя 30–60 мин после отрождения молоди. За две недели жизни самки-I продуцировали до 6 пометов. В условиях 2002 г. при температуре 10–16 °C у животных из водохранилища и, особенно, из пруда время от рождения молоди до выхода новой порции яиц составляло от нескольких часов до нескольких суток. За 14 дней жизни они давали максимум 3 помета. О дефиците пищи для *D. brachyurum* в обоих водоемах весной 2002 г. свидетельствовали также продолжительный период постэмбрионального развития, небольшие размеры приступающих к размножению рачков и сравнительно низкая индивидуальная плодовитость (табл. 2 и 3).

Самки-I, выросшие при сравнительно высокой (>18 °C), близкой к летней температуре воды, быстрее завершали партеногенетическое размножение и закладывали латентные яйца в яичниках. При 18–20 °C в мае 2000 г. период партеногенетического размножения самок-I составил 11 ± 0.9 сут или почти 80% средней длительности жизни (табл. 2). Для самок-I, выросших при низкой (12–16 °C) температуре в 2002 г., он был длиннее. Партеногенез в этом году занимал 20 ± 2 сут у прудовых и 23 ± 3 сут у рачков из водохранилища (50 и 60% средней продолжительности жизни соответственно). Рачки успевали произвести больше пометов, общее количество партеногенетических яиц, отложенных самками-I в течение жизни, было высоким, несмотря на сравнительно низкий размер кладки (табл. 2). Отдельные самки из водохранилища в 2002 г. продуцировали за жизнь до 62 яиц. В этом году 30% прудовых и 44% самок-I из водохранилища в течение жизни размножались только партеногенезом. Для сравнения у прудовых самок поколений на подъеме и пике числен-

ности (июль) при температуре воды 22–24 °С партеногенетическое размножение длилось 13 ± 0.4 сут (~90% всей жизни), в поколениях на спаде численности (август) при температуре воды 19–20 °С – 7.6 ± 1.6 сут (~30% длительности жизни) (табл. 6).

В апреле–мае 2002 г. в условиях низкой (12–16 °С) температуры воды в лаборатории самки-1 из пруда и водохранилища уже с первых пометов продуцировали самцов. В водоемах в это время ни самцов, ни гамогенетических самок не обнаружено, вероятно, по причине крайне низкой численности популяций *D. brachyurum*. В первой декаде августа 2000 г. при высокой численности рачков самцы в лаборатории и водоеме (пруд) отмечены с разницей в неделю. Однако в многочисленных (просмотрено >180 рачков) пометах самок обоих весенних генераций этого года самцов не зарегистрировано.

Весной 2002 г. самки-1 из пруда заложили латентные яйца в яичнике на 15–30 сут жизни, спустя 1–5 сут после отрождения последнего партеногенетического помета. Самки-1 из водохранилища – на 16–22 сут жизни, через 3–6 сут после завершения партеногенетического размножения. После того, как к ним были подсажены самцы, рачки обоих популяций начали продуцировать латентные яйца. Именно от них были получены покоящиеся яйца для опытов по инкубации и последующей их активации. При одинаковой продолжительности жизни самки-1 из водохранилища продуцировали в среднем больше латентных яиц за жизнь и дольше размножались гамогенезом, чем таковые из пруда (табл. 2).

Летом 2003 г. молодых лабораторных самок-1, выведенных из покоящихся яиц, собранных в лаборатории в 2002 г., содержали на старой воде с добавлением дистиллированной при температуре 22–24 °С. Рачки из водохранилища приступили к размножению в возрасте 3 сут (длина тела 0.8–0.85 мм), они вынашивали по 1–4 партеногенетических яйца. Прудовые самки-1 впервые отложили яйца на 3–7 сут жизни (длина тела 0.8–0.9 мм), часть из них были настолько слабы, что отложили яйца (1–4) только после добавления свежей воды из водоема. По-видимому, в этом случае наблюдалось известное явление индукции (Зернов, 1934). Материнское поколение прудовых самок-1 в 2002 г. находилось в худших трофических условиях по сравнению с таковым из водохранилища. Размер тела впервые размножающихся самок-1 в 2003 г. был сравним с отмеченным у родительского поколения самок-1 2002 г. (табл. 2).

Несмотря на дефицит пищи, выросшие при сравнительно низкой температуре воды в 2002 г. самки-1 жили почти втрое дольше, нежели рачки, выросшие при более высокой температуре в 2000 г. (табл. 2). Продолжительность жизни прудовых самок-1 составила в 2000 г. в среднем 14 ± 2 сут, в 2002 г. – 40 ± 1 сут. Также долго (39 ± 2 сут) весной 2002 г. жили рачки из водохранилища. Продолжительность жизни отдельных самок достигала 52–54 сут.

Самки второй весенней генерации (самки-2). К ним относили особей, вышедших в лаборатории из партеногенетических пометов самок-1 весной 2000 и 2002 гг. Они были почти одинакового размера с родительским поколением, но позже приступали к размножению, вынашивали меньше яиц и меньше жили в условиях лаборатории (табл. 4), хотя их содержали в тех же условиях, что и самок-1.

Наибольшее количество партеногенетических яиц (4–5) прудовые самки-2, как и родительское поколение, продуцировали во 2–4 пометах. Самки-2 из водохранилища – в 1–3 пометах, намного раньше самок-1, но в те же календарные сроки. Вероятно это определялось изменением трофических условий в водоеме. Продолжительность партеногенеза и гамогенеза самок-2 была сравнима с таковой самок-1 (табл. 4). Лишь рачки, выросшие при очень низкой ($<13^\circ\text{C}$) температуре воды, размножались партеногенезом очень недолго (в среднем 5 сут). В пометах самок-2 из обоих водоемов преобладали самки, но в некоторых появлялись самцы. Прудовые самки-2 закладывали первые латентные яйца в яичниках немного позже, а самки-2 из водохранилища – в те же сроки, что и самки-1 (табл. 2 и 4). Разрыв между последним партеногенетическим пометом и закладкой первого латентного яйца у прудовых самок-2 был близок (1–3 сут) к отмеченному в родительском поколении. Напротив, у самок-2 из водохранилища этот период был очень большим 5–11 сут.

Для самок-2 были исследованы продолжительность эмбрионального, постэмбрионального развития и время генерации в условиях переменной температуры. Известно (Галковская, Сушеня, 1984; Сушеня и др., 1990), что эмбриональное развитие ракообразных ускоряется при повышении температуры воды, а также при ее колебаниях. Это хорошо подтверждается нашими данными. В лаборатории развитие эмбрионов (самки-2) у прудовых самок-1 *D. brachyurum* при температуре воды $14\text{--}16^\circ\text{C}$ продолжалось 96–105 ч (в среднем 99 ± 1 ч), а в воде с температурой $19\text{--}20^\circ\text{C}$ – 48–50 ч. Эмбрионы у самок-1 из

водохранилища в условиях меньших вариаций температуры (15–16 °С) выходили из выводковой камеры быстрее через 60–96 ч (76±6 ч), чем у прудовых самок при температуре 14–16 °С.

Таблица 4. Сравнительная характеристика самок-2 *D. brachyurum* из пруда и водохранилища в 2002 г. (данные лабораторных наблюдений)

Показатель	Пруд		Водохранилище	
	Пометы 1 и 2	Пометы 3 и 4	Помет 1	Пометы 3 и 4
Средняя длина тела в конце жизни, мм	1.2±0.03	1.0±0.07	1.2±0.03	1.2±0.05
Преобладающая длина тела к первому партеногенетическому помету*, мм	0.85 (56%)	0.9 (50%)	0.85–0.9 (60%)	1.0 (50%)
Постэмбриональный период, сут.	7.0±1.2	6.5±0.5	6.4±0.7	4.0±0.4
Количество партеногенетических пометов	4±0.5	4±1.1	2±0.4	5±1.4
Среднее число яиц в партеногенетической кладке, экз./особь	2.5±0.2	2.1±0.2	4.3±0.3	5.5±0.9
Количество партеногенетических яиц, отложенных самкой в течение жизни	11±2	8±3	10±3	24±6
Продолжительность партеногенеза особи, сут	19±3	22±3	5±1	26±3
Возраст закладки в яичнике первого помета латентных яиц (переход к гамогенезу)**, сут	19–25 (44%)	21 (17%)	14–17 (100%)	Нет (100%)
Количество гамогенетических пометов	2–4	0	1–4	0
Количество покоящихся яиц, отложенных самкой в течение жизни	3–4	0	4±1	0
Продолжительность гамогенеза особи***, сут	17–21	0	18±4	0
Средняя продолжительность жизни, сут	32±2	25±3	35±4	23±5
Максимальная продолжительность жизни, сут	42	38	43	36

Показатель	Пруд		Водохранилище	
	Пометы 1 и 2	Пометы 3 и 4	Помет 1	Пометы 3 и 4
Температура воды в постэмбриональный период, °С	14–16	14–16	10–13	18–19
Температура воды в течение эксперимента, °С	14–20	14–20	10–20	17–20
Просмотрено животных, экз.	9	6	11	5

Примечание. Наблюдали развитие последовательных пометов самок-2, полученных в лаборатории от самок-1. * – в скобках указана доля самок, впервые отложивших яйца при данной длине тела; ** – в скобках указана доля самок, заложивших покоящиеся яйца; *** – определяли только для самок, отложивших оплодотворенные латентные яйца.

Напротив, в условиях чрезвычайно сильных колебаний (10–13 °С) температуры (в сосуды каждый день добавляли свежую холодную (9–10 °С) воду из водоема) эмбриональное развитие рачков завершалось быстрее (за 72–105 ч, в среднем за 86 ± 6 ч), чем у рачков из пруда при более высокой (14–16 °С) температуре воды (за 99 ± 1 ч).

Следует отметить большие индивидуальные вариации длительности эмбрионального периода, отклонения от среднего составляли от 3 до 20 ч. При одинаковой температуре (15–16 °С) самки-1, содержащиеся на одной и той же воде и заложившие яйца в один и тот же день, вынашивали их от 70 до 96 ч. Возможно, на продолжительность эмбрионального развития яиц влияло индивидуальное физиологическое состояние рачков, условия их роста и размножения в предшествующий период. В конце партеногенеза при температуре воды 19–20 °С у отдельных самок наблюдали абортывание эмбрионов через 24 ч., тогда как в норме при данной температуре эмбриогенез длится 48–50 ч. Молодь в большинстве случаев выживала и нормально росла. Ранее выявлено, что эмбрионы *D. brachyurum* нормально развиваются вне выводковой камеры (Бойкова, Котов, 1997). При сравнимой температуре воды средняя продолжительность эмбрионального развития рачков из пруда и водохранилища (табл. 5) оказалась близка к отмеченной для животных из оз. Глубокого (Полищук, 1986; Бойкова, Котов, 1997; Бойкова, 2002).

Таблица 5. Продолжительность эмбрионального и постэмбрионального периодов и время генерации самок различных поколений *D. brachyurum* из пруда (П) и водохранилища (В) при разной температуре воды

Температура, °С	D_e , сут	D_{post} , сут	$T_{ген}$, сут	Поколение, год (водоем)
10–13	3.6±3	6.4±0.7	10±0.7	Самки-2, 2002 (В)
14–16	4.1±0.06	6.8±0.7	10.9±0.7	Самки-2, 2002 (П)
15–16	3.2±0.3	6.0±0.6	9.2±0.6	Самки-2, 2002 (В)
17–18	3.0±0.07	–	–	Самки-2, 2002 (П)
18–19	~2.7	4.0±0.4	6.7±0.4	Самки-2, 2002 (В)
18–19	~2.7	5.4±0.2	8.1±0.2	Самки-2, 2000 (П)
19–20	~2	5.3±0.2	7.3±0.2	Самки-2, 2000 (П)
19–20	2.2±0.1	6.0±0.2	8.2±0.2	Самки-VIII, 2000 (П)
22–24	1.9±0.03	4±0.2	5.9±0.2	Самки-VII, 2000 (П)

Примечание. D_e – продолжительность эмбрионального периода, D_{post} – то же постэмбрионального, $T_{ген}$ – время генерации.

Новорожденные самки-2 очень быстро росли, при температуре 20–21 °С длина их тела удваивалась в течение 36 ч. Продолжительность постэмбрионального периода была короче при высокой температуре (табл. 5). Однако этот показатель у самок-2 сильно варьировал год от года и в различных водоемах, то же наблюдали у рачков родительской генерации (табл. 2). Время генерации варьировало от 6 до 11 сут и резко возрастало при низкой (<16 °С) температуре воды. Отмечена высокая (до 50% особей) смертность молоди в многочисленных (>6 особей) пометах весенних генераций самок-1 и самок-2. Особенно много (в среднем 22±4%) молоди гибло в больших пометах прудовых самок в 2000 г., полностью выживали не более 20% пометов. Большая часть рачков погибали во время линьки сразу после рождения, они не могли освободиться от старой мембраны. Эту стадию развития называют четвертой ювенильной линькой (Бойкова, Котов, 1997). Немногочисленные пометы весной 2002 г. чаще всего выживали целиком. Следующий всплеск смертности рачков отмечали в период закладки и созревания партеногенетических яиц, самки погибали, вероятно, из-за аномалий в развитии и функционировании гонад (яйцевая масса не выходила из яичника). Эта же причина чаще всего приводила к гибели старых гамогенетических самок. Напротив, смертность взрослых самок-1 в постэмбриональный период была низкой 10–13%.

Таким образом, самки весенних генераций обычно крупнее, а в годы с теплой весной заметно крупнее и плодовитее летних, у них короткий постэмбриональный период, они сравнительно долго размножаются партеногенетически и дают в течение жизни до 12 пометов (до 62 партеногенетических яиц). Самки-1 отличаются высокой жизнеспособностью. Однако смертность молоди в их многочисленных пометах может достигать 50%. Самки весенних генераций, способны продуцировать самцов уже в первых пометах. Как и рачки летних поколений, они могут откладывать латентные яйца. В этом случае гамогенез в популяции *D. brachyurum* может начаться весной (май), переходят к этому способу размножения от 17 до 100% весенних самок.

2.3. Самки летних генераций

В июле и августе 2000 г. в условиях лаборатории при переменной температуре исследовали параметры жизненного цикла прудовых самок *D. brachyurum* летних генераций. Для эксперимента в водоеме отлавливали взрослых яйценосных партеногенетических самок (поколение n) и молодых рачков в возрасте 1–3 сут с длиной тела 0.5–0.8 мм (поколение $n+1$), которых дорастивали в лаборатории. Кроме того, наблюдали постэмбриональное развитие молоди, полученной от самок поколения n в лаборатории, которую относили к поколению $n+1$.

В июльских поколениях на подъеме и пике численности популяции, а, особенно, в августовских – на спаде численности, размеры половозрелых самок и их плодовитость снижаются (табл. 6). Летние партеногенетические самки (поколение n) в действительности были представлены особями нескольких летних поколений, о чем свидетельствовал большой разброс по длине тела (1–1.3 мм) и плодовитости (1–7 яиц в кладке). Минимальная длительность жизни (в основном 7–10 сут) отмечена у июльских особей, когда прудовая популяция проходила пик численности.

Сразу после этого (после 24 июля) отмечено резкое уменьшение размера кладки (до 1–2, максимально 4 яйца) *D. brachyurum* (поколение $n+1$) и продолжительности партеногенетического размножения, самки давали не больше 4 пометов (табл. 6).

Таблица 6. Сравнительная характеристика самок летних поколений *D. brachyurum* из пруда в 2000 г. (данные лабораторных наблюдений)

Показатель	Июль (17–31/VII)		Август (7.VIII–8.IX)	
	Поколение <i>n</i>	Поколение <i>n</i> +1	Поколение <i>n</i>	Поколение <i>n</i> +1
Средняя длина тела в конце жизни, мм	1.1±0.01	0.94±0.02	0.99±0.01	0.86±0.01
Преобладающая длина тела к первому партеногенетическому помету*, мм	–	0.9 (53%)	–	0.8–0.9 (56%)
Постэмбриональный период, сут.	–	4±0.03	–	5.7±0.3
Количество партеногенетических пометов	4±0.2	2±0.2	2±0.2	2±0.3
Среднее число яиц в партеногенетической кладке, экз./особь	2.7±0.2	1.9±0.1	1.5±0.1	1.5±0.1
Количество партеногенетических яиц, отложенных самкой в течение жизни	8.7±0.9	3.6±0.5	2.1±0.4	2.8±0.6
Продолжительность партеногенеза особи, сут	13±0.4	8.0±0.3	7.6±1.6	8.3±1.5
Возраст закладки в яичнике первого помета латентных яиц (переход к гамогенезу)***, сут	~16 (0%)	–	7–19 (92%)	9–14 (100%)
Количество гамогенетических пометов	0	0	1–3	–
Количество покоящихся яиц, отложенных самкой в течение жизни	0	0	1.8±0.2	–
Продолжительность гамогенеза особи, сут	0	0	13±1.6	–
Средняя продолжительность жизни, сут	15±0.4	9.7±0.3	24±1.6	–

Показатель	Июль (17–31/VII)		Август (7.VIII–8.IX)	
	Поколение <i>n</i>	Поколение <i>n+1</i>	Поколение <i>n</i>	Поколение <i>n+1</i>
Максимальная продолжительность жизни, сут	>18	–	36	–
Температура воды в постэмбриональный период, °С	22–24	22–24	17–19	19–20
Температура воды в течение эксперимента, °С	22–24	22–24	19–20	19–20
Просмотрено животных, экз.	30	47	29	26

Примечание. Прочерк – отсутствие данных. * – в скобках указана доля самок, впервые отложивших яйца при данной длине тела; ** – в скобках указана доля самок, заложивших покоящиеся яйца. В июле самцы отсутствовали.

Эти показатели оставались низкими и в последующих поколениях рачков в период спада численности и гамогенеза. Максимальный размер кладки у июльских самок отмечен в первых двух пометах на 3–9 сутки жизни, у августовских – во втором на 6–8 сутки жизни (табл. 7).

Таблица 7. Динамика индивидуальной плодовитости самок летних поколений *D. brachyurum* из пруда в 2000 г. (по наблюдениям в лаборатории)

Последовательные пометы	Поколения <i>n+1</i>			
	Июль		Август	
	Возраст, сут	Количество яиц в кладке, экз.	Возраст, сут	Количество яиц в кладке, экз.
1	3–6	2.1±0.2	5–6	1.4±0.1
2	7–9	2.5±0.4	6–8	1.7±0.2
3	9–11	1.9±0.3	9–10	1.6±0.2
4	10–11	1.5±0.2	–	–

Примечание. Прочерк – отсутствие события.

В условиях лаборатории лишь единичные июльские самки закладывали латентные яйца в яичниках на 16 сутки жизни. Большинство из них не доживали до этого и размножались только партеноге-

незом. Около 60% самок после достижения половозрелости не росли. Отмечена высокая ($41 \pm 9\%$ особей в помете) смертность молоди в постэмбриональный период при обычной плотности посадки (15–30 мл воды на одну самку), в некоторых случаях погибал весь помет. Вероятно, поэтому доля молодых рачков в прудовой популяции в конце июля была сравнительно низкой (~50%) и увеличилась до 60–80% только в августе (рис. 5). При высокой плотности посадки (3–4 мл воды на самку) большинство (90%) рачков погибали, не заложив яиц на 3–8 сут жизни. Низкие продолжительность жизни, плодовитость и высокая смертность молоди свидетельствовали о дефиците пищи в водоеме в период прохождения популяцией *D. brachyurum* сезонного пика численности.

Период эмбриогенеза у июльских самок при температуре воды 22–24 °С варьировал от 41 до 49 ч (в среднем 44.6 ± 0.6). Отрождение молоди продолжалось 15–60 мин, через 0.5–2.3 ч (иногда только через 27–58 ч) отмечали выход в выводковую камеру новой порции яиц.

Первые самки с латентными яйцами в выводковой камере были зафиксированы одновременно в лаборатории и водоеме 6–7 августа при температуре воды 19–20 °С. Поэтому характеристики августовских поколений рачков в таблице 6 относятся к периоду, когда в прудовой популяции начался гамогенез.

Августовские самки отличались минимальными в сезоне размерами тела, особенно поколение $n+1$, и очень низкой плодовитостью. Большинство из них (70%) вынашивали по 1–2 яйца и давали <3 партеногенетических пометов. Период между отрождением молоди и выходом в выводковую камеру новой порции яиц варьировал от 30 до 60 мин. Смертность молоди не превышала 9%, часто выживал весь помет. Вероятно, в это время рачки уже не голодали, численность популяции в водоеме за время эксперимента снизилась с >80 до <10 тыс. экз./м³ (рис. 4). В первой декаде августа из партеногенетических яиц, отложенных самками поколения n , развивались 50% самцов и 50% самок, со второй декады месяца рождались только самцы. В лаборатории и водоеме партеногенетическое размножение *D. brachyurum* завершилось к 21 августа. В августе обнаружены самки (30% особей) *D. brachyurum*, которые не размножались партеногенетически, а сразу закладывали в яичниках латентные яйца на 7–12

сут жизни. Первые оплодотворенные латентные яйца в выводковой камере зафиксированы у них на 9–15 сут жизни.

В лаборатории основная часть (>70%) самок перешли к гамогенезу в период с 10 по 15 августа. В это же время они были обнаружены в водоеме (<3% численности популяции). В течение жизни они продуцировали 1–3 помета покоящихся яиц по одному яйцу в помете. Период гамогенетического размножения в 1.6 раза превышал период партеногенеза и занимал почти 60% жизни рачков. Средняя продолжительность жизни рачков августовских поколений была значительно больше (23 сут) по сравнению с июльскими, некоторые жили до 36 сут (табл. 6).

В условиях лаборатории зафиксированы две стратегии поведения *D. brachyurum* с целью избегания хищников: замирание без движения – «планеристы» и стремительные зигзагообразные прыжки в поисках убежища, после чего рачки затаивались на субстрате – «фигуристы». Они проявлялись уже у молодых животных в возрасте 2–3 сут. «Фигуристы» преобладали в популяции, обитающей в литорали водохранилища, которая испытывала сильный пресс молодки карповых рыб. В пруду и, особенно, в озере, где преобладали беспозвоночные хищники, среди диафанозом доминировали «планеристы». Последние исключительно удобны для наблюдения в лаборатории. Они не уходят из пучка света, спокойно дают провести измерения и осмотр, некоторые крупные старые самки даже позволяют прикасаться к ним препаровальной иглой. Принято полагать, что длительное парение в толще воды без движения, а также способность к сильным и длинным скачкам, сближают *Diaphanosoma* с копеподами и представляют стратегию успешного избегания и захвата большинством хищников (Коровчинский, 2004).

Таким образом, отличительными чертами самок *D. brachyurum* летних поколений служат небольшие размеры тела, низкая плодовитость, короткий период партеногенеза, а у особей на пике численности популяции низкая продолжительность жизни и высокая смертность молодки. В августе часть самок не откладывают партеногенетических яиц, а закладывают сразу покоящиеся. В первые 3–8 сут после начала гамогенеза к этому способу размножения переходят >70% самок, а оставшиеся партеногенетическими продуцируют самцов.

2.4. Самцы

Начало гамогенеза в популяции *D. brachyurum* определялось наличием самцов, поскольку самки всех поколений по достижении определенного возраста закладывали латентные яйца. В пруду самцы обычно появлялись в конце июля при температуре воды 19–22 °С, в водохранилище – в начале июля при температуре воды 21 °С (везде <5% численности популяции). В обоих случаях это происходило за 1–2 недели до достижения популяцией сезонного пика численности. В оз. Мотыкино самцов обнаруживали не ранее августа, когда пик численности уже миновал. В лаборатории в пометах августовских самок из пруда самцы зарегистрированы в первой декаде августа – на неделю позже, чем в водоеме. Максимальное количество самцов в обеих популяциях отмечено в конце сезона со второй половины августа до середины сентября. Это вполне объяснимо, поскольку по наблюдениям в лаборатории партеногенетические самки с середины августа и до окончания партеногенеза продуцируют преимущественно самцов. В пруду численность самцов достигала 10.2 тыс. экз./м³ (23–42% численности популяции) (рис. 5) и варьировала год от года, в водохранилище – 1.5–2.5 тыс. экз./м³ (11–12% общей численности) (рис. 11). В целом в популяциях других видов кладоцер в таежной зоне в конце цикла развития характерна более высокая доля или даже преобладание самцов (Коровчинский, 2004).

Самцы *D. brachyurum* становились способными к оплодотворению гамогенетических самок в возрасте 4–5 сут при длине тела 0.6 мм, в лаборатории они гибли после 1–3 копуляций. В водоемах в конце сезона при низкой численности самок они жили дольше, достигали 0.8–0.9 мм и по размерам тела не отличались от самок. В условиях лаборатории самые старые (20–21 сут) самцы имели длину тела 1–1.1 мм. Однако обычно они жили 7–14 сут, что намного меньше по сравнению с самками в августе (в среднем 24 сут) и, особенно, весной 2002 г. (в среднем 39–40 сут). В течение периода гамогенетического размножения, который длился до 23–38 сут, к одной самке приходилось подсаживать последовательно 3–4 самца. Возможно, из-за небольшой продолжительности жизни самцов их доля в исследованных природных популяциях *D. brachyurum* была сравнительно низкой даже в конце сезона. Напротив, в популяции *D. brachyurum* (вероятно, *D. mongolianum* Ueno) оз. Нейзидлерзее не-

многочисленные самцы живут в основном >50 сут, тогда как 50–60% весенних самок погибают на 45 сут (Herzig, 1984).

Неоднократно в условиях лаборатории наблюдали процесс копуляции. Самец прикреплялся к самке сзади в области задне-верхнего угла створок ее раковинки, обхватывая самку с боков длинными антеннулами. Вероятно, он использовал для удержания самки и специальные хватательные крючки на первой паре торакальных конечностей, которые есть у всех ктенопод (Коровчинский, 2004). Во всяком случае, он не терял обычно более крупную и сильную самку даже тогда, когда не мог сразу обхватить ее антеннулами. Самка опускала свой постабдомен вниз. Самец вводил копулятивные органы в половые отверстия самки снизу через щель в задне-нижнем углу створок, сильно сгибая свое тело почти пополам. Процесс длился около 1 мин, в это время рачки фактически не двигались, только слегка дрожали плавательные антенны. После копуляции самка начинала плавать сразу, а самец еще 1–2 мин лежал неподвижно на дне сосуда в согнутом состоянии. В условиях лаборатории наблюдали спаривание самцов не только с гамогенетическими самками, но и с партеногенетическими. Возможно, самцы *D. brachyurum* успешно спариваются и с молодыми гамогенетическими самками. Однажды оплодотворенное латентное яйцо отложила самка, которую отловили в водоеме неполовозрелой в возрасте <4 сут (длина тела 0.6 мм), и содержали в лаборатории без самца.

Таким образом, самцы *D. brachyurum* обычно меньшего размера и значительно меньше живут, чем самки. В природе они появляются в июле–августе их максимальная численность и доля в популяции наблюдаются в конце цикла развития в августе–сентябре. Самцов могут продуцировать уже самки первых двух весенних генераций, однако в этом случае гамогенетическое размножение отмечено только в условиях лаборатории.

3. Особенности сезонного цикла развития *D. brachyurum* в различных водоемах

Сведения о сроках выхода *D. brachyurum* из латентных яиц и температуре воды в водоемах умеренного пояса, при которой это происходит, редки и противоречивы. Это объясняется низкой (по моим наблюдениям <300 экз./м³) плотностью рачков на старте развития популяции, вследствие чего их обнаруживают в стандартных гидробиологических пробах только в конце мая или в июне, когда их

численность станет достаточно большой. Кроме того, сроки появления рачков первой генерации зависят от температуры воды и различаются год от года, а также для разных водоемов. В сводке (Flössner, 1972) указано, что чаще всего вид появляется в планктоне в апреле – мае при 14 °C, но в Боденском озере – только в июне при 5 °C. В оз. Нейзидлерзее (Австрия) начало вылупления *D. brachyurum* из стойких яиц отмечено в марте при температуре воды 2–3 °C, молодые особи выживают только когда температура воды достигает 4 °C, особенно успешно при 10–16 °C (Herzig, 1984). Однако (по: Коровчинский, 2004) в этом озере обитает другой вид *D. mongolianum* Ueno.

Для ряда озер центра и северо-запада России «массовый» выход *D. brachyurum* из латентных яиц отмечен при температуре воды выше 16 °C (Романовский, Гиляров, 1996). В Рыбинском водохранилище *D. brachyurum* появляется в мае при температуре воды ~12 °C (Мануйлова, 1964), что хорошо согласуется с нашими данными. Самые ранние сроки появления в планктоне отмечены в водохранилище в 2002 г. (29 апреля), самые поздние – в пруду в 2000 г., когда из-за возвратных холодов рачки вышли из покоящихся яиц только 26 мая. Обычно все три популяции из пруда, болотного озера и водохранилища начинали свое развитие в первой декаде мая при температуре воды 10–13 °C. Жизнеспособных молодых рачков при температуре <10 °C не отмечено. В пруду возвратные холода, сопровождавшиеся снижением температуры до 9 °C, приводили к прекращению партеногенеза и гибели большей части рачков весенних генераций. Тогда как в оз. Нейзидлерзее первые две весенние генерации *D. brachyurum* (вероятно, *D. mongolianum*) предпочитали размножаться при низкой (8.2–10.5 °C) температуре воды (Herzig, 1984).

Сроки выхода молоди *D. brachyurum* из 50% латентных яиц зависят от температуры воды, при которой происходит процесс, и варьируют от нескольких недель при температуре воды <10 °C до 3–4 сут при температуре >20 °C (Herzig, 1984). Яйца, отложенные самками из водохранилища, в условиях лаборатории (температура воды колебалась в пределах 22–24 °C) активировались в те же сроки (3–4 сут), которые указаны для популяции оз. Нейзидлерзее в работе (Herzig, 1984). Однако доля активированных яиц была вдвое ниже. Яйца, полученные от прудовых самок, активировались в том же количестве, но медленнее (в течение 3–6 сут), чем в популяции оз. Нейзидлерзее.

В той же работе указано, что из 90% покоящихся яиц молодь выходит на 17–25 сут при 10 °С и на 8–13 сут при 13 °С. В Рыбинском водохранилище при варьирующей (10–12 °С) температуре воды выход части особей *D. brachyurum* s. str. первой генерации отмечен в течение 8 сут, что близко к данным (Herzig, 1984). Возможно, молодые самки-1 выходили из латентных яиц и в более поздние сроки, но в условиях водоема их трудно было отличить от появившихся к тому времени самок-2.

Из латентных яиц *D. brachyurum* выходят только самки. До сих пор считали, что они способны размножаться лишь партеногенезом (Herzig, 1984; Коровчинский, 2004). Вообще в многочисленных гидробиологических работах удается обнаружить очень мало сведений о первых весенних самках кладоцер, вышедших из латентных яиц. Обычно указывают, что они крупнее, плодовитее и жизнеспособнее рачков следующих поколений (Сушня и др., 1990; Иванова, 1985). Сведения о росте, размножении и длительности жизни самок *D. brachyurum* двух первых весенних генераций приведены в работе (Herzig, 1984). Согласно его данным самки-1 и самки-2 при 10.5 °С достигали длины тела 1–1.2 мм на 25–40 сут жизни. В исследованных водоемах при той же длительности жизни рачки были крупнее до 1.3 мм в 2002 г., а в 2000 г. максимального размера 1.4–1.5 мм самки-1 достигали уже на 14–20 сут жизни. Однако развивались они при значительно более высокой температуре воды (12–20 ° и 18–20 °С соответственно) по сравнению с животными из оз. Нейзидлерзее, в котором к тому же, вероятно, обитает другой вид *D. mongolianum* (Коровчинский, 2004). В этом озере все самки-1 в условиях низкой температуры воды продуцировали самцов, а самки-2 – только партеногенетических самок. Данные об образовании весенними самками латентных яиц в работе Херцига (Herzig, 1984) отсутствуют. В нашем случае в условиях лаборатории самки-1 и самки-2 *D. brachyurum* s.str., отловленные в пруду и водохранилище, успешно откладывали довольно многочисленные латентные яйца, отдельные самки давали до 7 пометов и до 11 яиц в течение жизни. Следует отметить тот факт, что сравнительно много (44–66%) самок-1 и еще больше (60–100%) самок-2 размножались партеногенезом до конца жизни.

Считают (Бойкова, 2002; Коровчинский, 2004), что впервые размножающиеся самки *D. brachyurum* откладывают только партеногенетические яйца. Однако в августе в период интенсивного гамоге-

неза прудовой популяции были обнаружены рачки, которые не образовывали партеногенетических яиц, а на 7–12 сут жизни в их яичниках появлялись латентные. Осталось не известным, были ли это специальные гамогенетические самки, в принципе не способные к партеногенезу, или же это были рачки, у которых первое и последнее партеногенетическое яйцо резорбировалось еще в яичнике. Отмечены также рачки, у которых яйца единственного партеногенетического помета резорбировались в выводковой камере, после чего они начинали откладывать покоящиеся.

Обычно самки *D. brachyurum* вынашивают не более шести партеногенетических яиц (Мануйлова, 1964; Herzig, 1984; Бойкова, Котов, 1997; Бойкова, 2002). Для рачков летних генераций эти данные близки к нашим, максимально 6–8 яиц в июле–августе (табл. 1). Однако размер кладки самок-1 в условиях водоема (пруд и водохранилище) достигал 18 яиц в 1999 г., 13 – в 2000 г., 7 – в 2001 г. и 13 в 2002 г. До 13 яиц вынашивали самки первых двух весенних генераций, содержащиеся в лаборатории. Н.М. Коровчинский (2004) указывает для всей группы «*D. brachyurum*» максимально до 10 яиц в партеногенетической кладке, но это все равно меньше отмеченного в настоящей работе.

Время генерации (продолжительность развития особи от выхода в выводковую камеру яйца до закладки молодой самкой первых яиц нового поколения) складывается из периодов эмбрионального и постэмбрионального развития. Этот показатель зависит как от температуры, так и от трофических условий, в которых проходит постэмбриональное развитие рачков, включая созревание яиц в их яичниках. Считают (Сущеня и др., 1990; Бойкова, Котов, 1997; Бойкова, 2002), что период эмбриогенеза ракообразных с открытой выводковой камерой, в том числе *D. brachyurum*, определяется преимущественно температурой. В настоящей работе выявлены большие индивидуальные вариации длительности эмбрионального периода в пределах одного интервала температуры, отклонения от среднего составляли до 20 ч. Возможно, что на продолжительность эмбрионального развития яиц влияет индивидуальное физиологическое состояние рачков, трофические условия их роста и размножения в период, предшествующий откладке данной порции яиц. Показано, что помимо температуры скорость развития яиц зависит также от их размера (Weglenska, 1971). Отмечено укорачивание периода эмбриогенеза

при сильных колебаниях температуры, что хорошо согласуется с представлениями (Галковская, Сущенко, 1984). Кроме того, в конце партеногенеза у самок *D. brachyurum* наблюдали абортирование эмбрионов через 24 ч после начала их развития (половина эмбрионального периода при температуре 19–20°C). В условиях лаборатории эмбрионы нормально развиваются вне выводковой камеры, что ранее показано в работе (Бойкова, Котов, 1997). Однако их судьба в водоеме может быть не столь благоприятной.

На постэмбриональное развитие *D. brachyurum* оказывают влияние оба фактора (Weglenska, 1971; Галковская, Сущенко, 1984; Сущенко и др., 1990). При температуре воды 15 °C постэмбриональный период популяции в оз. Нейзидлерзее длится 10 сут, при 20 °C – ~5 сут (Herzig, 1984). В условиях переменной температуры чаще всего отмечают укорачивание продолжительности развития личиночных стадий (более 80% случаев) и снижение общей продолжительности жизни, а также более высокую выживаемость животных в постэмбриональном периоде по сравнению с условиями постоянной температуры (Галковская, Сущенко, 1984).

При температуре, варьирующей в пределах 18–20 °C, и избытке пищи эмбриональный и постэмбриональный периоды *D. brachyurum* близки (2–3 и 4–5 сут соответственно, табл. 5). Снижение температуры при прочих равных условиях ведет к увеличению времени генерации за счет замедления эмбрионального и постэмбрионального развития. Но еще более время генерации возрастает при снижении количества и/или доступности пищи за счет резкого увеличения возраста, по достижении которого самка откладывает первое партеногенетическое яйцо. При 19–20 °C у явно голодающих рачков прудовой популяции, содержащихся при высокой плотности посадки (3 см³ воды на одну самку), первые партеногенетические яйца появлялись в выводковой камере единичных особей (<10% помета) лишь на седьмые сутки жизни. В некоторых пометах самки не откладывали яиц даже на восьмые сутки. Тогда как самки, содержащиеся в более благоприятных трофических условиях (17–25 см³ воды на одну самку), когда концентрация пищи была примерно в семь раз выше, откладывали яйца на 4–5 сут, в обычные сроки при данной температуре воды. Несложный расчет показывает, что время генерации в первом случае составит >9 сут, во втором – всего 6–7 суток. В экспериментах Вигленской (Weglenska, 1971) снижение концентрации

пищи в шесть раз приводило к удвоению (с 5.5 до 11 сут) длительности периода постэмбрионального развития *D. brachyurum*.

В большинстве случаев время генерации *D. brachyurum* из пруда и водохранилища при 19–24 °С варьировало в пределах 5.9–8.2 сут (табл. 5), что близко к отмеченному О.С. Бойковой (2002) для популяции из оз. Глубокое (5.9–6.9 сут) при той же температуре воды. Это намного меньше расчетного времени генерации, которое в августе для популяции из оз. Глубокое составило 15–20 сут (Гиляров, 1987). Напротив, в исследованных водоемах для *D. brachyurum* в июле–августе наблюдали минимальное время генерации (табл. 5). Несответствие расчетного и наблюдаемого в эксперименте времени генерации популяции этого вида отмечено также в работе (Бойкова, 2002).

Сезонные кривые динамики численности *D. brachyurum* даже в одном водоеме (оз. Глубокое) сильно отличаются год от года (Матвеев, 1978; 1983), а также в пелагиали и литорали (Коровчинский, 1978; Матвеев, 1978). В большинстве случаев для водоемов, в сообществе зоопланктона которых *D. brachyurum* служит доминантом, отмечают продолжительный период высокой численности вида, который занимает июль–август, иногда и сентябрь. Во многих случаях наблюдается небольшая депрессия численности в середине лета, которую связывают со снижением доли молоди в популяции, вызванном падением рождаемости на пике численности (Гиляров и др., 1981). Плодовитость и рождаемость положительно коррелируют, они максимальны в начале (май–июнь) развития популяции, доля старших возрастных классов возрастает на спаде численности (Гиляров и др., 1981; Полищук, 1986).

В исследованных трех разнотипных водоемах максимальная в сезоне численность вида была сравнительно не высока (<100 тыс. экз./м³), в оз. Глубокое она достигает >300 тыс. экз./м³ (Матвеев, 1978; Гиляров и др., 1981). Наибольшее количество *D. brachyurum* (до 86 тыс. экз./м³) наблюдали в эвтрофном лесном пруду и олиготрофном болотном озере при сравнительно небольшой плотности рыб – потенциальных планктофагов (окунь, карась). В оз. Мотыкино продолжительность периода высокой численности диафанозома составляет 1–1.5 мес, что меньше таковой (2–3 мес) в оз. Глубокое (Матвеев, 1978; Гиляров и др., 1981). Еще короче (<1 мес) этот период в пруду, максимум численности диафанозомы в этом водоеме

сдвинут на август, вероятно, по причине высокой численности в первой половине лета хищной копеподы *Heterocope appendiculata*, которая в отдельные годы способна выедать большую часть молодых диафанозом (Лазарева, 2005б).

Численность вида в эвтрофированной литорали Рыбинского водохранилища, где диафанозома испытывала сильный пресс молоди карповых рыб, не превышала 50 тыс. экз./м³. Это близко к отмеченному в олиготрофном оз. Охотничье (Карельский перешеек), в котором рыб-планктофаги отсутствуют, и в мезотрофном оз. Ямное (Псковская обл.), представляющем нагульный водоем для 3- и 5-леток пеляди (Романовский, Гиляров, 1996). Обращает на себя внимание глубокая и продолжительная (весь июль) депрессия численности диафанозомы в водохранилище, из-за чего кривая ее динамики характеризуется двумя максимумами (рис. 10), и раннее (август) завершение сезонного цикла развития. Последнее, вероятно, вызвано обычным для водохранилища снижением уровня воды во второй половине лета (Литвинов, Рошупко, 2007).

Размерно-возрастная структура популяций планктонных ракообразных служит важным внутрипопуляционным фактором динамики численности, который определяет возможность популяции противостоять хищникам и использовать имеющуюся кормовую базу (Гиляров, 1987; Гиляров и др., 1981). Для *Diaphanosoma brachyurum* оз. Глубокое отмечают сравнительно высокую (50–70%) долю молоди в популяции на протяжении большей части вегетационного сезона, она заметно снижается только при летнем понижении численности и в конце сезонного цикла развития (Гиляров и др., 1981). В исследованных водоемах этот показатель претерпевал значительные колебания, особенно в первой половине лета. Молодые рачки преобладали в начале сезона (100% численности), когда происходило их вылупление из покоящихся яиц. Во второй половине лета их доля была высокой (>50% численности) до конца августа, фактически до прекращения партеногенеза. В водохранилище партеногенетическое размножение длилось до полного исчезновения *D. brachyurum* из планктона, поэтому доля молоди оказалась высокой и в конце цикла развития популяции. В пруду в конце августа и, особенно, в сентябре отмечали нарастание доли взрослых рачков, представленных гамогенетическими самками и самцами. В конце цикла развития в популяции при

низкой ее численности оставались лишь старые самки без яиц и самцы.

Высокая доля (66–72%) взрослых особей при низкой плодовитости популяции отмечена в оз. Мотыкино в начале июля, когда в этом водоеме наблюдается глубокая депрессия численности *D. brachyurum*, из-за которой кривая динамики численности носит отчетливо двувершинный характер. Вероятно это связано с дефицитом пищи, формирующимся к середине лета в олиготрофном водоеме. В более продуктивном (мезотрофном) оз. Глубокое популяция *D. brachyurum* лимитирована главным образом трофическим ресурсом (Гиляров и др., 1981). Косвенно недостаток пищи подтверждался малым размером кладки (<3 яиц) и высокой долей (30–38%) взрослых особей *D. brachyurum* без яиц. Потери яиц из выводковой камеры были не велики, поскольку рачков просматривали живыми и только потом фиксировали слабым (1–2%) раствором формалина. Увеличение количества самок ad_0 в отдельно взятой пробе происходит в том случае, когда возрастает разрыв между отрождением самкой молоди и выходом в ее выводковую камеру новой порции яиц. Обычно этот период составляет 30–60 мин. Он увеличивался до 2.3–58 ч при высокой концентрации рачков на пике численности в июле, когда возможен дефицит трофических ресурсов. Таким же продолжительным (от нескольких часов до нескольких суток) указанный период был у самок-1 из пруда и водохранилища в мае при низкой (10–16 °C) температуре воды, в этих условиях недостаток и/или недоступность пищи также весьма вероятны.

Напротив, высокая доля (до 100% численности) взрослых рачков в прудовой популяции *D. brachyurum* в июне, по-видимому, связана с сильным прессом хищника *Heteroscope appendiculata*, потребляющим наиболее мелких особей *Diaphanosoma brachyurum* (<0.6 мм). Количество взрослых особей и копеподитов старших возрастов (IV–V стадии развития) гетерокопы, для которых характерно хищное питание, составляло в этот период ~2.6 тыс. экз./м³ (Лазарева, 2005б). Кроме того, по наблюдениям в лаборатории для прудовой популяции *D. brachyurum* в начале лета характерна высокая смертность молоди (в среднем 22% количества молодых рачков), не связанная с хищничеством, на фоне очень высокой плодовитости популяции. В июне 2000 г. расчетная (по плодовитости) численность молоди диафанозомы в пруду была в 22–96 раз больше наблюдаемой, погибало >90%

рачков (Лазарева, 2005б). Основную их часть (>60%) потребляли хищники. В то же время, смертность взрослых самок двух первых весенних генераций, из-за своих крупных размеров (длина тела >1 мм) почти не уязвимых для копепод, в условиях лаборатории не превышала 13%, они вынашивали до 13 яиц в одной кладке (до 49 яиц в течение жизни). Возможно, такая высокая плодовитость, сопровождающаяся нежизнеспособностью части молоди, – это дань хищникам, адаптация прудовой популяции к существованию при высокой плотности копепод. Для хищников более доступны ослабленные или линяющие, а также умирающие или уже мертвые диафанозомы, не способные ни убежать, ни затаиваться. В то время как другие, более жизнеспособные особи, получают шанс избежать участи быть съеденными.

В летних поколениях рачков смертность молодых диафанозом обычно ниже, чем взрослых (Бойкова, 2002). Снижение средней продолжительности жизни рачков в период максимального развития популяции отмечено в оз. Нейзидлерзее (Herzig, 1984). В популяции из пруда также отмечали минимальную продолжительность жизни *D. brachyurum* в конце июля в период прохождения пика численности. Однако смертность молоди в это время была очень высокой ($41 \pm 9\%$ особей в помете), что определяло сравнительно низкую (~50%) долю молодых рачков в водоеме (рис. 5).

Принято считать, что большую часть вегетационного сезона кладоцеры размножаются партеногенетически. Для *D. brachyurum* обычное время, когда в популяции появляются самцы и начинается гамогенез, приходится на август–сентябрь (Коровчинский, 2004). Период, когда популяция параллельно размножается партеногенезом и гамогенезом, в той же сводке Н.М. Коровчинского определен как «продолжительное время». Там же приведены многочисленные указания на более раннее начало (июль) гамогенеза у *D. brachyurum*, у других видов рода двуполое размножение возможно еще раньше (май–июнь).

Раннее (с первой декады июля) начало гамогенеза отмечено также в популяции *D. brachyurum*, обитающей в литорали Рыбинского водохранилища. Возможно это вызвано ранним (август) завершением сезонного цикла развития из-за ежегодного понижения уровня воды в водохранилище. Прудовая и озерная популяции приступали к двуполому размножению в обычные сроки в августе и заканчивали

свое развитие в сентябре. Продолжительность партеногенетического размножения *D. brachyurum* в исследованных водоемах варьировала в пределах 3–4 мес, гамогенетическое длилось 1.5–2 мес. В течение 1–1.5 мес наблюдали одновременно оба способа размножения.

В настоящей работе установлено, что самки всех поколений *D. brachyurum* в определенном возрасте способны откладывать латентные яйца, быстрее всего (на 7–13 сут жизни) к этому приступают августовские рачки, медленнее (на 14–30 сут) – рачки первых весенних генераций. Только большинство июльских особей из-за сравнительно низкой продолжительности жизни не успевают их заложить. Возвращения к партеногенезу самок, однажды отложивших покоящееся яйцо, у этого вида не наблюдали. То же отмечает О.С. Бойкова (2002). Сигналом к началу гамогенеза служит появление в популяции самцов.

Условия, при которых в пометах партеногенетических самок рождаются самцы, относят к факторам индукции диапаузы. Согласно современным представлениям основной причиной перехода популяций кладоцер к гамогенезу и последующей эмбриональной диапаузе (стадия покоящегося яйца) служит сочетание трех факторов: фотопериода, температуры, а также концентрации, возможно, качества пищи (Алексеев, 1990). Экспериментально показано, что у дафний начало гамогенеза возможно при длинном дне и низкой температуре воды (11 °C), а также при коротком дне и высокой (27 °C) температуре (Stross, 1969). По наблюдениям Мануйловой (1964) самцы *D. brachyurum* появляются при температуре воды 18 °C.

Наши данные свидетельствуют об очень широком диапазоне температуры, при котором отмечается рождение самцов *D. brachyurum* в лаборатории (10–24 °C) и в водоеме (17–28 °C). Самки-1 из обоих водоемов, выросшие при сравнительно низкой (<16 °C) температуре воды в 2002 г., продуцировали самцов уже с первых партеногенетических пометов в мае. Теоретически в данном случае гамогенез *in situ* мог начаться с 16 мая в литорали водохранилища и с 22 мая в пруду, поскольку в это время в популяции могли быть гамогенетические самки. Но в реальности гамогенетическое размножение весенних самок наблюдали только в лаборатории. Численность популяции *D. brachyurum* в водоемах в это время была низкой (<1 экз./л), даже при наличии в ней самцов и гамогенетических самок, вероятность их встречи оказалась бы ничтожно мала. По этой причи-

не гамогенез у данного вида в исследованных водоемах весной ранее середины июня, по-видимому, можно всерьез не рассматривать.

В условиях лаборатории сравнительно часто самцы рождались в пометах прудовых самок-2, содержавшихся при температуре воды 17–18 °С, и самок-2 из водохранилища, содержавшихся при 10–14 °С. Самки-1, выведенные из латентных яиц в лаборатории при очень высокой (22–24 °С) температуре воды в июле 2003 г., тоже продуцировали самцов уже в первых пометах. Фактически весенние самки в 2002 г. рождали самцов во всем диапазоне (10–24 °С) наблюдаемых значений температуры воды в период развития популяции. Но в отдельные годы (2000 г.) этого почему-то не происходило. Летние самки рождали самцов на спаде численности популяции в июле–августе, часто при максимальной в сезоне температуре воды. Например, гамогенез *D. brachyurum* в литорали водохранилища летом 2001 г. начался в июле и не прекращался до августа, температура воды в это время достигала 28 °С. Со второй декады августа и до окончания партеногенеза прудовые самки диафанозомы в условиях лаборатории продуцировали исключительно самцов. Вероятно, температуру в качестве причины появления в пометах самцов можно исключить. В ряду важных (по: Алексеев, 1990) для индукции диапаузы факторов, в данном случае более значимым может оказаться сочетание фотопериода и концентрации пищи. Однако этот вопрос требует дополнительных исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, *D. brachyurum* представляет чрезвычайно биологически пластичный вид, способный достигать высокой численности в водоемах разного типа, который успешно противостоит прессу беспозвоночных и позвоночных хищников. В исследованных трех разнотипных водоемах он входит в число доминантных видов зоопланктона. Обычно все три популяции из пруда, болотного озера и водохранилища начинали свое развитие в первой декаде мая при температуре воды 10–13 °С. Максимальное количество партеногенетических яиц (7–18) откладывали весенние самки, летние вынашивали 1–6 яиц. Отмечена положительная корреляция между количеством яиц в кладке и размером самок. В исследованных трех разнотипных водоемах максимальная в сезоне численность вида была сравнительно не высока, ее отмечали в июне, июле или августе. Наибольшее (до 86 тыс. экз./м³) количество диафанозомы наблюдали в эв-

трофном лесном пруду и олиготрофном болотном озере при сравнительно небольшой плотности рыб – потенциальных планктофагов (окунь, карась). Раннее (с первой декады июля) начало гамогенеза и завершение цикла развития уже в августе отмечено для *D. brachyurum*, обитающей в литорали Рыбинского водохранилища. Прудовая и озерная популяции приступали к двуполому размножению в обычные сроки в августе и заканчивали свое развитие в сентябре. Продолжительность партеногенетического размножения *D. brachyurum* в исследованных водоемах варьировала в пределах 3–4 мес, гамогенетическое длилось 1.5–2 мес. В течение 1–1.5 мес наблюдали одновременно оба способа размножения.

Выявлены большие (до 20 ч) индивидуальные вариации длительности эмбрионального периода *D. brachyurum* в пределах одного интервала температуры. Возможно, на продолжительность эмбриогенеза влияют индивидуальное физиологическое состояние рачков, трофические условия их роста и размножения в период, предшествующий откладке данной порции яиц. Время генерации популяции снижается при увеличении температуры воды и возрастает при снижении количества и/или доступности пищи за счет резкого увеличения возраста, по достижении которого самка откладывает первое партеногенетическое яйцо. Минимальное время генерации *D. brachyurum* наблюдали июле–августе.

Самки всех поколений *D. brachyurum* способны продуцировать до семи пометов покоящихся яиц по 1–2 в кладке. Быстрее всего становятся готовыми к двуполому размножению особи поколений на спаде численности в августе, медленнее – весенние самки, вышедшие из латентных яиц. Большинство июльских особей из-за сравнительно низкой продолжительности жизни не успевают их заложить. Как в природе, так и в условиях лаборатории максимальное количество яиц откладывали самки из водохранилища. Возвращения к партеногенезу самок, однажды отложивших покоящееся яйцо, у этого вида не наблюдали. Латентные яйца, полученные от весенних самок в мае–июне, активировались только после инкубации в холодильнике. В условиях водоема они могли быть источником новых самок – лишь на следующий год. Из латентных яиц выходили только самки.

Самки весенних генераций обычно крупнее, а в годы с теплой весной заметно крупнее и плодовитее летних, у них короткий постэмбриональный период, они сравнительно долго размножаются

партеногенетически и дают в течение жизни до 12 пометов (до 62 партеногенетических яиц). Они отличаются высокой жизнеспособностью, однако смертность молоди в их пометах может достигать 50%. Самки весенних генераций способны откладывать латентные яйца. В этом случае гамогенез в популяции *D. brachyurum* может начаться весной (май), переходят к этому способу размножения от 17 до 100% весенних самок. Сигналом к началу гамогенеза служит появление в популяции самцов.

Отличительными чертами самок *D. brachyurum* летних поколений служат небольшие размеры тела, низкая плодовитость, короткий период партеногенеза, а у особей на пике численности популяции низкая продолжительность жизни и высокая смертность молоди. В августе часть самок не откладывают партеногенетических яиц, а закладывают сразу покоящиеся. В первые 3–8 сут после начала гамогенеза к этому способу размножения переходят >70% самок, а оставшиеся партеногенетическими продуцируют самцов.

Самцы *D. brachyurum* обычно меньшего размера и значительно меньше живут, чем самки. В природе они появляются в июле–августе их максимальная численность и доля в популяции наблюдаются в конце цикла развития в августе–сентябре. Самцов могут продуцировать уже самки первых двух весенних генераций, однако в этом случае гамогенетическое размножение отмечено только в условиях лаборатории. Рождение самцов наблюдается в очень широком диапазоне температуры (10–28 °C).

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования».

Список литературы

- Алексеев В.Р. Диапауза ракообразных: эколого-физиологические аспекты. М.: Наука, 1990. 150 с.
- Бойкова О.С. Экспериментальное исследование индивидуального роста и основных характеристик *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Sidaidae) озера Глубокого // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 8. М., 2002. С. 112–136.
- Бойкова О.С., Котов А.А. Эмбриональные линьки у *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776) и *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848) (Crustacea: Branchiopoda: Stenopoda) // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 7. М., 1997. С. 30–39.

- Галковская Г.А., Сушеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 144 с.
- Гиляров А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных. М.: Наука, 1987. 189 с.
- Гиляров А.М., Матвеев В.Ф., Полищук Л.В. Взаимосвязь динамики численности и размерной структуры популяции *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. 1981. Т. 60. Вып. 10. С. 1461–1471.
- Зернов С.А. Общая гидробиология. М.-Л.: Гос. изд-во биологической и медицинской литературы, 1934. 503 с.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т РАН, 1985. 220 с.
- Коровчинский Н.М. Сезонная динамика и пространственное распределение ракообразных в прибрежье озера Глубокого // Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978. С. 29–42.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во научных изданий КМК, 2004. 410 с.
- Крылов П.И., Полякова Е.А., Галимов Я.Р. Зоопланктон ацидного озера: стратегия выживания в условиях дефицита пищи // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1997. С. 87–106.
- Лазарева В.И. Особенности экологии ветвистоусых ракообразных в ацидных озерах юга Вологодской области // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. С-Пб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 100–114.
- Лазарева В.И. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. С-Пб.: Наука, 1994. С. 150–169.
- Лазарева В.И. Распределение озерного зоопланктона по градиентам закисления и гумификации // Биол. внутр. вод. 1998. № 1. С. 21–28.
- Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005а. С. 182–224.
- Лазарева В.И. Цикл развития и динамика численности хищного рачка *Heteroscope appendiculata* Sars (Copepoda, Temoridae) в небольшом лесном пруду // Биология внутренних вод. 2005б. №4. С. 40–46.
- Лазарева В.И., Н.Н. Жгарева, В.А. Гусаков, В.К. Иванов Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: бентос и литоральные зооценозы // Биол. внутр. вод. 2003. №4. С. 73–84.

- Лазарева В.И., Комов В.Т., Степанова И.К. Влияние водного питания на химический состав вод, трофический статус и уровень закисления болотных озер // Биол. внутр. вод. 1998. № 3. С. 52–59.
- Литвинов А.С., Роуцунко В.Ф. Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища и их роль в функционировании его экосистемы // Вод. ресурсы. 2007. Т. 34. № 1. С. 33–40.
- Макрушин А.В. Эволюция воспроизводительной системы ветвистоусых ракообразных // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. С-Пб: Гидрометеиздат, 1992. С. 46–64.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 372 с.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в 1973–1974 гг. // Экология сообществ озера Глубокого. М.: Наука, 1978. С. 9–28.
- Матвеев В.Ф. Два способа оценки взаимодействий между *Diaphanosoma*, *Bosmina* и *Daphnia* // Биоценозы мезотрофного озера Глубокого. М.: Наука, 1983. С. 7–19.
- Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. С-Пб: Наука, 1994. С. 43–64.
- Полещук Л.В. Динамические характеристики популяций планктонных животных. М.: Наука, 1986. 128 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Ривьер И.К. Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 175–194.
- Романовский Ю.Э., Гиляров А.М. Снижение численности популяции с ростом продуктивности экосистемы: анализ динамики численности *Diaphanosoma brachyurum* (Crustacea, Cladocera) в озерах разной трофности // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 9. С. 1342–1350.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биол. внутр. вод. 2003. №2. С. 80–85.
- Суцены Л.М., Семенченко В.П., Семенюк Г.А., Трубецкова И.Л. Продукция планктонных ракообразных и факторы среды. Минск: Наука и техника, 1990. 157 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1999. 263 с.
- Flössner D. Kiemen- und Blattfusser, Brachiopoda Fischlause, Brachiura. Jena: Springer-Verlag, 1972. 501 S.

- Herzig A.* Temperature and life cycle strategies of *Diaphanosoma brachyurum*. An experimental study on development, growth and survival // Arch. Hydrobiol. 1984. Bd. 101. № 1–2. P. 143–178.
- Stross R.G.* Photoperiod control of diapause in *Daphnia*. III. Two stimulus control of long-day, short-day induction // Biol. Bull. 1969. Vol. 137. № 2. P. 359–374.
- Weglenska T.* The influence of various concentration of natural food on the development, fecundity and production of planktonic crustacean filtrators // Ecol. Polska. 1971. Vol. 19. № 30. P. 427–473.

SEASONAL DYNAMICS OF DENSITY AND LIFE-CYCLE PARAMETERS OF *DIAPHANOSOMA BRACHYURUM* (LIEVIN) (CRUSTACEA, SIDIDAE) FROM DIFFERENT WATERBODY

V.I. Lazareva

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

Dynamics of density, eggs production and population structure of *Diaphanosoma brachyurum* s.str. (Lievin 1848) (Crustacea, Sididae) was examined during three years (2000–2002) in eutrophied littoral zone of Rybinsk reservoir, small oligotrophic lake (pH <5) and small eutrophic wood pond (Yaroslavl region). Embryonic and postembryonic development, average life span, parthenogenesis and gamogenesis duration, resting eggs development, dynamics of eggs production and other life-cycle parameters were experimentally studied. Characteristic properties of seasonal life-cycle of this species from different type of waterbody are discussed.

СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛЫХ ЛЕСНЫХ ОЗЕР КАРСТОВОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

© 2007 г. С.Н. Перова

*ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
perova@ibiw.yaroslavl.ru*

Изучена структура макрозообентоса семи малых лесных карстовых озер Владимирской области. В составе донных сообществ выявлено 149 таксонов рангом ниже рода, среди которых преобладают личинки хирономид и других амфибиотических насекомых. Большинство из них относится к широко распространенным, эврибионтным видам. В нейтральных озерах зарегистрировано значительно большее видовое богатство донной фауны, чем в слабозакисленных. Наибольшая численность и биомасса макрозообентоса отмечена в прибрежной зоне нейтральных озер. По видовому составу и количественному обилию сообществ донного населения оз. Юхор характеризуется как эвтрофное, оз. Малые Гараы – олиготрофное, остальные озера – мезотрофные.

ВВЕДЕНИЕ

Малые озера – неотъемлемая часть природного ландшафта Центральной России. Карстовые озера относятся к аazonальному типу, химический состав воды, которых определяется, прежде всего, их происхождением. Несмотря на то, что эти водоемы достаточно хорошо исследованы в геоморфологическом отношении (Шукин, 1964; Ступишин, 1967), до сих пор оставались слабоизученными гидро-биологические характеристики экосистем карстовых озер. Цель данной работы – изучение структуры макрозообентоса малых лесных озер карстового происхождения, расположенных на территории Владимирской области.

Исследования проводились в составе комплексных гидробиологических экспедиций, проведенных сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН весной, летом и осенью 2003–2004 гг. на семи карстовых озерах, Вязниковского района Владимирской области: Санхар, Юхор, Кшара, Поридово, Светленькое, Большие Гараы и Малые Гараы. Озера расположены в пределах Балахнинской низменности в районе левобережья р. Клязьмы, на территории Клязьминско-Лухского комплексного заказника. Озера

Санхар, Юхор, Кшара, Б. Гаравы и М. Гаравы – памятники природы регионального значения. Изучение гидробиологических характеристик указанных озер имеет большое значение в связи с тем, что они расположены среди лесных массивов, вдали от крупных населенных пунктов. Озера испытывают только рекреационную нагрузку и не подвержены такому сильному антропогенному воздействию, как наблюдается в районах с высоким уровнем развития промышленности и сельского хозяйства. С этой точки зрения, карстовые озера Владимирской области могут служить модельными водоемами для мониторинга поверхностных вод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследованные озера относятся к категории малых с площадью акватории около 1 км^2 и менее. Они различаются по ее величине: выделяются более крупные: Кшара – 1.32 км^2 , Санхар – 1.19 км^2 , Юхор – 0.33 км^2 и сравнительно небольшие по площади: Поридово – 0.15 км^2 , Б. Гаравы – 0.28 км^2 , М. Гаравы – 0.15 км^2 , Светленькое 0.02 км^2 (Гусев, 2007). Наиболее глубоководны озера Санхар (максимальная глубина 22 м), М. Гаравы (25 м), Кшара (14 м), Светленькое (15 м) и Юхор (13 м). В оз. Б. Гаравы максимальная глубина не превышала 12 м. Самое мелководное – оз. Поридово, где ее величина достигала всего 4.5 м. Водоемы в основном бессточные, за исключением озер Кшара и Юхор. Озера димиктические, с мая по октябрь в их глубоководных участках устанавливалась термическая стратификация. По величинам жесткости все озера можно отнести к категории мягководных, слабоминерализованных, к гидрокарбонатной формации (Корнева и др., 2004). По ионному составу и содержанию биогенных элементов изученные озера делятся на две группы. Первую составляют слабозакисленные ($\text{pH } 5.46\text{--}6.53$) оз. Поридово, Светленькое, Большие и Малые Гаравы с суммой ионов менее 31 мг/л , очень низким содержанием кальция и магния. Во вторую входят нейтральные ($\text{pH } 7.58\text{--}9.02$) Санхар, Кшара и Юхор, в которых перечисленные показатели в несколько раз выше (Гусев, 2007). По величинам цветности воды исследованные озера можно охарактеризовать как олигогуменные – Санхар, Кшара, Юхор, Светленькое, М. Гаравы, мезогуменное – Б. Гаравы и полигуменное – Поридово. По концентрации хлорофилла «а», содержанию общего азота и фосфора, интенсивности фотосинтеза фитопланктона и его суммарной продукции за вегетационный сезон озера Юхор и Поридово характеризуют

ся как эвтрофные, остальные озера – мезотрофные (Корнева и др., 2004; Гусев, 2007).

Сбор гидробиологического материала проводили три раза в течение вегетационного сезона (в мае, июле и сентябре). На небольших озерах Поридово, Светленькое, Б. Гарава и М. Гарава макрозообентос собирали на трех станциях в профундали и одной в литорали, на более крупных по площади озерах Санхар, Кшара и Юхор – на трех станциях в профундали и двух в литорали. Пробы макрозообентоса отбирали с помощью дночерпателей ДАК-100 и ДАК-250, с площадью захвата $1/100 \text{ м}^2$ и $1/40 \text{ м}^2$, соответственно, по 2 подъема на каждой станции. Грунт промывали через сито из газа № 32. Сбор и обработку проб проводили по стандартной методике с некоторыми уточнениями и дополнениями (Методика..., 1975; Щербина, 1993). Всего было собрано и обработано 90 количественных проб макрозообентоса.

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовались следующие показатели: число видов (S), численность (N), экз./ м^2 , биомасса (B), г/ м^2 , частота встречаемости (P), %, видовое разнообразие по Шеннону-Уиверу (H), бит/экз. (Shannon, Weaver, 1963).

Для исследования трофической структуры макрозообентоса малых лесных карстовых озер все обнаруженные виды были разбиты на следующие пять групп: I – детритофаги-собиратели, II – фитоде-тритофаги-фильтраторы+собиратели, III – фитоде-тритофаги-фильтраторы, IV – детритофаги-глотатели, V – хищники – активные хвататели. Сведения о характере пищи и способе ее добычи взяты из литературных источников (Константинов, 1958; Извекова, 1975; Шилова, 1976; Бентос Учинского..., 1980; Мотыль..., 1983; Щербина, 1993; Монаков, 1998).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В составе макрозообентоса исследованных озер выявлено 149 таксонов рангом ниже рода, относящихся к пяти типам и восьми классам беспозвоночных животных (табл. 1). Личинки амфибиотических насекомых составляют 76.5% от общего числа обнаруженных таксонов – 114 видов и форм. Из них большая часть – 80 видов – принадлежит к отряду двукрылых (Diptera), 34 вида составляют личинки поденок, ручейников, стрекоз, жуков и др. Среди двукрылых преобладают личинки хирономид – 71 вид, представленные в основ-

ном подсемейством Chironominae. Значительно меньшее количество обнаруженных видов хирономид относится к подсемействам Tanypodinae и Orthoclaadiinae (табл. 1).

Таблица 1. Число таксонов макрозообентоса малых карстовых озер Владимирской области

Таксон	Озера							Всего:
	Санхар	Юхор	Китара	Поридово	Малые Гавры	Большие Гавры	Светленькое	
NEMATODA	1	2	—	—	—	—	—	2
TREMATODA	—	—	—	—	—	1	—	1
MOLLUSCA	4	2	1	2	—	—	—	8
OLIGOCHAETA	12	7	9	3	3	6	3	22
HIRUDINEA	1	—	—	—	—	—	—	1
CRUSTACEA	1	1	—	—	—	—	—	1
INSECTA	51	46	44	27	28	27	21	114
Odonata	4	1	—	—	1	3	—	8
Heteroptera	—	—	—	—	1	—	—	1
Ephemeroptera	2	3	2	—	1	3	—	8
Coleoptera	1	3	1	—	1	—	—	6
Lepidoptera	—	—	—	—	1	—	—	1
Trichoptera	3	1	4	—	3	4	2	8
Megaloptera	—	—	1	1	1	1	1	2
Diptera	41	38	36	26	19	16	18	80
Chaoboridae	1	1	1	1	1	1	1	1
Ceratopogonidae	4	4	6	2	1	2	1	7
Tabanidae	—	—	1	—	—	—	—	1
Chironomidae	36	33	28	23	17	13	16	71
Tanypodinae	4	4	4	2	4	4	2	8
Orthoclaadiinae	2	5	2	1	4	2	2	9
Chironominae	30	24	22	20	9	7	12	54
Всего:	70	58	54	32	31	34	24	149

Кроме насекомых, в составе донной фауны озер отмечено 22 вида олигохет, 8 — моллюсков и 5 видов, относящихся к другим

группам. Большинство в фаунистическом списке составляют широко распространенные в Голарктике и Палеарктике виды и формы, характерные для многих водоемов Европейской части России. Преобладающая по числу видов группа – хирономиды, что достаточно обычно для водоемов умеренных и северных широт (Стальмакова, 1974; Биологическая..., 1975; Слепухина, 1975; Богданов и др., 1976; Нагаева, 1983; Саватеева, Лукьянова, 1983; Озера Белоруссии, 1988; Моисеенко, Яковлев, 1990; Состояние..., 1991; Беляков, 2004; Яковлев, 2005). Наибольшее число видов донных макробеспозвоночных было отмечено в нейтральных озерах: Санхар – 70, Юхор – 58 и Кшара – 54. Слабозакисленные озера оказались значительно беднее по видовому составу макрозообентоса: Поридово – 32 вида, Б. Гаравы – 34, М. Гаравы – 31 и Светленькое – 24.

Во всех исследованных озерах глубоководная зона и побережье существенно различаются по характеру донных отложений. В глубоководной зоне карстовых озер дно покрыто илистыми грунтами, различными по составу, цвету и консистенции (табл. 2). В озерах Санхар и Поридово преобладают торфянистые илы темно-коричневого цвета, в оз. Кшара – серый песчанистый ил, в оз. Юхор – мелкодисперсный оливковый ил. В небольших слабозакисненных озерах дно глубоководной зоны покрыто оливковыми или темно-коричневыми илами, часто с подушкой мха. В прибрежной зоне исследованных карстовых озер преобладают пески различной степени заиленности, с большим количеством растительных остатков: листво-вой опад, фрагменты древесины, кора и шишки сосны.

Структурные характеристики макрозообентоса в побережье и центральной части озер значительно различаются в зависимости от глубины и типа донных отложений. На больших глубинах в озерах Санхар (22 м), Юхор (11 м), М. Гаравы (24 м) макрозообентос отсутствовал, что, по-видимому, связано с неблагоприятными условиями в гипolimнионе: низкие температуры, недостаток кислорода, наличие сероводорода и высокая мутность придонного слоя воды на мягких мелкодисперсных илистых грунтах. В менее глубоких участках профундали озер донное население было очень бедным по видовому составу и представлено в основном личинками хаборуса, мотыля, церапогонид и немногими видами олигохет.

В прибрежной зоне высокое содержание кислорода, органического вещества и разнообразие биотопов создают благоприятные ус-

ловия для развития многих бентосных организмов. Литорали большинства изученных озер свойственно значительно более высокое видовое богатство и разнообразие сообществ макрозообентоса, по сравнению с профундалью.

Таблица 2. Общая характеристика биотопов карстовых озер в местах отбора проб

Озеро	Прибрежное мелководье		Глубоководные участки	
	Преобладающий тип донных отложений	Водная растительность	Преобладающий тип донных отложений	Водная растительность
Санхар	песок с растительными остатками	роголистник	торфянистый черный ил	отсутствует
Юхор	слабозаиленный мелкий песок с растительными остатками	отсутствует	черный и оливковый ил с запахом H_2S	отсутствует
Кщара	мелкий песок с растительными остатками (шишки сосны)	отсутствует	серый песчанистый и коричневый торфянистый ил	отсутствует
Поридово	мелкий песок с растительными остатками (шишки сосны)	отсутствует	торфянистый ил с растительными остатками	отмерший мох-сфагнум
М. Гаравы	мелкий белый песок с растительными остатками	зеленый водяной мох	оливковый ил	мох-сфагнум
Б. Гаравы	мелкий белый песок с растительными остатками	зеленый водяной мох	оливковый ил	мох-сфагнум
Светленькое	мелкий белый песок с растительными остатками (шишки сосны)	мох-сфагнум	оливковый ил	мох-сфагнум, нитчатые водоросли

В слабоокисленной зоне озер на каждой станции обнаружено от 1 до 7 видов донной фауны, а в прибрежье – от 3 до 34 видов (табл. 3). Соответственно и видовое разнообразие макрозообентоса, оцененное по индексу Шеннона, в прибрежье значительно выше, чем в профундали.

Таблица 3. Разнообразие макрозообентоса карстовых озер

Показатель	Озера						
	Санкар	Юхор	Кшара	Поридово	М. Гаравы	Б. Гаравы	Светленькое
Число видов	62	54	43	22	25	28	16
	13	14	12	18	9	7	8
Число видов в пробе	10-34	12-22	6-21	6-11	3-18	4-12	5-10
	1-6	3-7	1-5	2-10	1-5	1-4	1-7
H_N , бит/экс.	2.6-4.3	1.6-3.5	2.0-3.9	2.6-3.1	1.0-2.0	2.4-2.8	1.2-2.5
	0.0-2.4	1.0-2.0	0.0-1.8	0.1-2.5	1.0-1.5	0.0-1.3	0.0-2.6

Примечание. Над чертой – литораль, под чертой – профундаль, H_N – размах колебаний значения индекса Шеннона-Уивера по численности.

В слабоокисленных озерах видовое богатство и разнообразие макрозообентоса прибрежной зоны существенно меньше, чем в нейтральных (табл. 3). Особое место среди изученных озер занимает оз. Поридово, в котором видовое богатство макрозообентоса незначительно различается в центральной части и прибрежной зоне. Это связано с тем что, оз. Поридово – мелководное, полигуозное, по содержанию биогенных веществ и продукции фитопланктона характеризуется как эвтрофный водоем. Мелководность озера и высокая цветность воды способствуют насыщению среды кислородом и хорошей прогреваемости (в летние месяцы температура воды у поверхности и дна различалась незначительно). В результате этого, в водоеме создаются благоприятные условия для развития донного населения на всей площади дна.

Состав и структура донного населения в значительной степени определяется величиной рН воды исследованных озер.

Нейтральные озера

В нейтральных озерах Санхар, Кшара и Юхор наибольшее количественное обилие донного населения, зарегистрировано в прибрежной зоне, где значения средней численности и биомассы были в несколько раз выше, чем в профундали (табл. 4, 5). Основную долю от общей численности и биомассы донного населения – более 50% – составляют хирономиды. В прибрежье оз. Юхор доля хирономид в общей биомассе макрозообентоса была наиболее велика – 93%. Высокие значения биомассы хирономид в прибрежье этого водоема вызваны массовым развитием крупных личинок *Chironomus muratensis* Ryser, Scholl, Wülker, *Glyptotendipes paripes* Edwards и *Stictochironomus* gr. *histrion* (Fabricius). Кроме перечисленных видов, в сообществах донного населения оз. Юхор преобладают личинки хирономид из родов *Chironomus*, *Polypedilum*, *Dicrotendipes*, а также *Einfeldia carbonaria* Meigen, *Microtendipes pedellus* (De Geer), *Glyptotendipes glaucus* (Meigen), *Cladotanytarsus* gr. *mancus* (Walker), обычные для эвтрофных и дисэвтрофных озер (Состояние..., 1991). Олигохеты, составляющие в литорали оз. Юхор 31% от общей численности и 5% от общей биомассы, представлены типичными обитателями эвтрофных вод – *Potamothenis hammoniensis* (Michaelson), *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede и *Tubifex tubifex* (Müller). Доля других групп в структуре донного населения очень низка, по сравнению с хирономидами и олигохетами (табл. 4, 5). Изредка встречались моллюски *Valvata piscinalis* Müller, в единственном экземпляре обнаружен крупный двустворчатый моллюск *Pseudoanodonta complanata* (Rossm.). Наиболее высокое количественное обилие макрозообентоса в литорали оз. Юхор отмечено осенью 2004 г. – 19 тыс. экз./м² и 151 г/м², причем 96% численности и 99.5% биомассы составляли два вида хирономид: *Chironomus muratensis* и *Glyptotendipes paripes*. Такие высокие значения биомассы хирономид свидетельствуют о хороших кормовых условиях для рыб-бентофагов.

В прибрежной зоне оз. Санхар в структуре макрозообентоса по численности и биомассе преобладают личинки хирономид (табл. 4, 5).

Таблица 4. Структура численности групп донного населения карстовых озер в 2004 г.

Озеро Группа	Санхар		Юхор		Кшара		Поридово		М. Гаравы		Б. Гаравы		Светленькое	
	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%	N	%
Хирономиды	3798	70	7815	68	2287	73	1175	62	845	85	725	62	1542	97
	25	18	331	38	42	4	309	12	236	48	376	24	138	23
Олигохеты	1172	21	3516	31	323	10	287	15	14	2	100	9	14	1
	0	0	516	58	310	27	22	1	14	3	2	0	0	0
Хаоборус	0	0	7	0	0	0	33	2	0	0	0	0	0	0
	25	19	14	2	775	68	2279	87	215	44	1172	75	447	76
Прочие	484	9	154	1	543	17	394	21	133	13	338	29	29	2
	83	63	21	2	11	1	15	1	25	5	11	1	6	1
Общая	5455	100	11492	100	3152	100	1890	100	992	100	1162	100	1585	100
	133	100	883	100	1138	100	2625	100	490	100	1562	100	591	100

Примечание. N – средняя численность в экз./м², % – процент от общей численности; над чертой – литораль, под чертой – профундаль.

Таблица 5. Структура биомассы групп донного населения карстовых озер в 2004 г.

Озеро Группа	Санхар		Юхор		Кшара		Поридово		М. Гаравы		Б. Гаравы		Светленькое	
	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%	В	%
Хирономиды	3.89	53	47,71	93	5.77	79	2.33	62	0.98	52	2.01	37	2.96	97
	0.42	55	6.34	84	0.23	7	2.47	24	0.38	23	0.81	15	1.92	46
Олигохеты	1.52	21	2.82	5	0.22	3	0.54	14	0.01	1	0.23	4	0.04	1
	0.00	0	1.06	14	0.22	7	0.05	0	0.20	13	0.11	2	0.00	0
Хаоборус	0.00	0	0.04	0	0.00	0	0.07	2	0.00	0	0.00	0	0.00	0
	0.09	12	0.07	1	2.59	84	7.89	75	0.95	59	4.46	83	2.24	54
Прочие	1.90	26	0.74	1	1.33	18	0.85	22	0.90	47	3.23	59	0.07	2
	0.26	33	0.08	1	0.05	2	0.09	1	0.08	5	0.02	0	0.00	0
Общая	7.30	100	51.30	100	7.32	100	3.78	100	1.90	100	5.47	100	3.07	100
	0.77	100	7.55	100	3.09	100	10.50	100	1.61	100	5.40	100	4.16	100

Примечание. В – средняя биомасса в г/м², % – процент от общей биомассы; над чертой – литораль, под чертой – про-
фундаль.

Наиболее часто встречаются *Polypedilum bicrenatum* Kieffer, *P. tetracrenatum* Hirvenoja, *Lauterborniella agrayloides* Kieffer, *Tanytarsus* gr. *gregarius* (Kieffer), *Cryptochironomus obreptans* Walker, *Procladius* gr. *choreus* (Meigen), *Ablabesmyia* gr. *monilis* (Linnaeus), *Microtendipes pedellus*, *Stictochironomus* gr. *histrio*. Олигохеты, составляющие 21% от общей численности и биомассы представлены как тубифицидами, типичными для нейтральных озер, так и наидидами: *Slavina appendiculata* (d'Udekem), *Ophidonais serpentina* (Mueller), *Pristinella bilobata* (Bretscher), *Nais communis* Piguet, *Chaetogaster diaphanus* (Gruih). Доля группы «прочие» невелика по численности, но составляет 26% от общей биомассы, из-за крупных размеров отдельных особей. В состав этой группы входят личинки насекомых: жуки, стрекозы, ручейники, поденки, мокрецы. Изредка и единично встречаются моллюски: *Pseudeupera subtruncata* (Malm), *Armiger crista* Linnaeus, *Hippeutis fontana* Lightfoot.

В прибрежье оз. Кшара основную роль в структуре макрозообентоса играют хирономиды (табл. 4, 5). По количеству среди них на первом месте личинки *Stictochironomus* gr. *histrio*, наибольшее обилие которых, отмечено осенью 2003 г. – 4516 экз./м² и 12.8 г/м², что составляет 93% от общей численности и 98.5% биомассы. Кроме этого вида, обычные обитатели литорали оз. Кшара – личинки хирономид *Pseudochironomus prasinatus* (Staecker), *Procladius* gr. *choreus*, *Polypedilum bicrenatum*, *P. scalaenum* Schrank. Остальные из 28 обнаруженных видов хирономид встречаются редко и единично. Олигохеты в литорали оз. Кшара составляют незначительную долю по численности и биомассе (табл. 4, 5), они представлены как эврибионтами: *Potamothenis hammoniensis*, *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, так и зарослевыми формами: *Uncinaxis uncinata* (Oersted), *Lumbriculus variegatus* (O.F. Müller), *Tubifex smirnovi* Lastockin, *T. ignotus* (Stolc), *Aulodrilus plurisetus* (Piguet). Прибрежные донные сообщества озер Кшара и Санхар отличаются разнообразием личинок насекомых: встречаются поденки, ручейники, вислокрылки, жуки, слепни, мокрецы. Среди них по частоте встречаемости (50–100%) преобладают поденка *Caenis horaria* Linnaeus, ручейник *Ecnomus tenellus* Rambur и личинка мокреца *Palpomyia lineata* Meigen. Средние величины численности и биомассы макрозообентоса литоральной зоны озер Кшара и Санхар невелики по сравнению с оз. Юхор (табл. 4, 5).

В глубоководной зоне нейтральных озер количественные характеристики макрозообентоса в несколько раз ниже, чем в прибрежье (табл. 4, 5). Структура численности и биомассы существенно различается. В оз. Санхар донное население профундали представлено в основном личинками мотыля и цератопогонид, среди которых наиболее часто встречаются *Sphaeromias pictus* Meigen и *Mallochocheila inermis* Kieffer. Незначительную долю по численности и биомассе составляют личинки хаборуса. Олигохеты в профундали оз. Санхар не отмечены. В глубоководных участках оз. Кшара основу макрозообентоса составляют личинки *Chaoborus crystallinus* (De Geer) – 68% от общей численности и 84% биомассы (табл. 4, 5). Кроме них, в небольшом количестве встречаются личинки *Chironomus plumosus* (Linnaeus), *Camptochironomus tentans* Fabricius и олигохеты *Potamothrix hammoniensis*, *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. В профундали оз. Юхор основу численности и биомассы макрозообентоса составляют хирономиды и олигохеты, представленные, главным образом, *Chironomus plumosus* и *Potamothrix hammoniensis*.

Слабозакисленные озера

В слабозакисненных озерах Б. Гаравы, М. Гаравы и Светленькое величины средней биомассы в профундали и литорали существенно не различаются, хотя структура макрозообентоса представлена разными группами донного населения.

В прибрежной зоне небольших по площади, слабозакисненных озер Светленькое, Б. Гаравы и М. Гаравы макрозообентос очень беден, как по видовому составу, так и по количественным характеристикам. Основу численности донного населения литорали указанных озер составляют хирономиды (табл. 4). В прибрежье оз. Светленькое донное население состоит почти исключительно из личинок хирономид, которые составляют 97% численности и биомассы всего макрозообентоса. Среди них по количественным характеристикам лидирует *Microtendipes pedellus*, на долю которого приходится до 77% численности и 95% биомассы всего макрозообентоса. Второе место по численности и биомассе принадлежит личинкам *Pseudochironomus prasinatus*. В прибрежной зоне слабозакисненных озер Б. Гаравы и М. Гаравы, доминируют личинки хирономид *Microtendipes pedellus*, часто встречаются *Pseudochironomus prasinatus*, а также, обычные для литорали олиготрофных озер – *Ablabesmyia* gr. *monilis*, *Polypedilum bicrenatum*, *Procladius ferrugineus* (Kieffer) (Состояние..., 1991). Оли-

гохеты составляют незначительную долю в структуре донного населения литорали перечисленных озер, так как представлены единичными особями *Lumbriculus variegatus*, *Uncinaiis uncinata*, *Potamothenix bedoti* (Piguet)¹ и *Pristinella foreli* (Piguet)². В литорали оз. М. Гаравы и Б. Гаравы постоянно встречаются личинки мокрецов, а также ручейников, поденок, жуков, стрекоз. Личинки насекомых, входящие в состав группы «прочие», часто имеют крупные размеры отдельных особей, поэтому на их долю приходится 47 и 59% от общей биомассы макрозообентоса (табл. 5). Высокая биомасса этих животных в оз. Б. Гаравы – 3.23 г/м² может служить показателем слабого пресса рыб на донные биоценозы (Голубков и др., 1993; Голубков, 1997).

В профундали озер Б. Гаравы, М. Гаравы и Светленькое в структуре донных сообществ преобладают личинки хирономид и хаборуса (табл. 4, 5). В озерах Б. Гаравы и М. Гаравы основу численности и биомассы хирономид (до 80% от общей) составляют личинки *Sergentia coracina* (Zetterstedt). Ледниковый реликт *S. coracina* – холодолюбивый, предпочитающий богатую кислородом среду вид – обитатель глубоких озер с невысоким уровнем трофии (Биологическая..., 1975). Кроме того, по результатам многолетних наблюдений на мягководных озерах Эстонии установлено, что наличие в составе макрозообентоса хирономид *Sergentia* и *Pagastiella* связано с обилием мхов (Состояние..., 1991). Мхи значительно увеличивают площадь поверхностей, пригодных для поселения донных беспозвоночных и создают хорошие убежища от рыб-бентофагов (Голубков и др., 1997). В глубоководных участках слабозакисленных озер Владимирской области, где дно покрыто подушкой мха-сфагнума, преобладают личинки *Sergentia coracina*, а в литорали, где в донных отложениях также присутствуют мхи, регулярно встречаются личинки *Pagastiella orophila* (Edwards), характерные для олиго- и дистрофных озер Эстонии (Состояние..., 1991).

В профундали оз. Светленькое, основу донного населения составляют личинки хаборуса. Кроме них, существенный вклад в общую биомассу вносят крупные личинки *Camptochironomus pallidivittatus* Malloch и нескольких видов из рода *Chironomus*. Роль других групп в структуре макрозообентоса профундали незначительна. Из

¹ Вид идентифицирован Н.Р. Архиповой.

² Вид идентифицирован Н.Р. Архиповой.

олигохет в профундали указанных озер встречаются единичные экземпляры *Rhynchelmis limosella* и *Lumbriculus variegatus* – типичных обитателей незагрязненных вод.

Темноводное, слабозакисленное оз. Поридово отличается от других изученных озер тем, что количественные характеристики донного населения в профундали значительно выше, чем в литорали (табл. 4, 5). Это объясняется небольшой глубиной озера, а также тем, что основу биомассы макрозообентоса в прибрежье составляют мелкие личинки хирономид, а в более глубоких участках – крупные личинки мотыля и хаоборуса. В центральной части озера основу численности и биомассы составляют личинки *Chaoborus crystallinus*. Наибольшее количественное обилие – 14,9 тыс. экз./м² и 59 г/м² в оз. Поридово зарегистрировано осенью 2004 г., причем личинки хаоборуса составляли 92% от общей биомассы и 98% от общей численности макрозообентоса. Хирономиды, значительно уступающие хаоборусу по количеству, представлены крупными личинками из рода *Chironomus* и *Camptochironomus pallidivittatus*. Судя по высоким величинам численности и биомассы макрозообентоса, в центральной части оз. Поридово существуют хорошие трофические условия для бентосоядных рыб.

В прибрежной зоне оз. Поридово наиболее часто встречаются личинки хирономид *Tanytarsus* gr. *gregarius*, *Cladopelma viridula* (Fabricius), *Procladius ferrugineus*. Олигохеты представлены тремя видами: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis* и *Tubifex ignotus* (Stolc), их доля в структуре численности и биомассы сравнительно невелика (табл. 4, 5). В составе группы «прочие» отмечены личинки цератопогонид и вислокрылка *Sialis sordida* Klingstedt. Единично встречаются мелкие моллюски-пизидии: *Euglesa casertana* (Poli) и *Pseudeupera subtruncata*, которые относятся к эврионным и ацидофильным видам (Салазкин, 1976).

На качественные и количественные характеристики сообществ макрозообентоса значительное влияние оказывает средняя минерализация воды и активная реакция среды, измеряемая величиной pH. Показано, что с ростом этих величин не только изменяется качественный состав фауны, но и увеличивается средняя биомасса зоопланктона и бентоса (Салазкин, 1976; Китаев, 1984). Эти закономерности подтверждаются на примере изученных карстовых озер Владимирской области. Наибольшее количественное обилие макрозоо-

бентоса наблюдалось в оз. Юхор (табл. 4, 5), в котором зарегистрированы также самые высокие значения рН (8.5–9) и средней минерализации воды (145.8 мг/л) (Гусев, 2007). В оз. Малые Гараы, где отмечены минимальные для изученных озер значения указанных гидрохимических характеристик (5.4–6.1, 14.7 мг/л), средняя биомасса макрозообентоса была наиболее низкой.

В слабозакисленных карстовых озерах Владимирской области выявлено почти в два раза меньше видов, чем в нейтральных, что характерно для типологически сходных водоемов (Салазкин, 1976; Голубков и др., 1997; Яковлев, 2005). В состав руководящего ядра фауны слабозакисленных озер входят преимущественно организмы, выдерживающие низкие величины рН. К ним относятся некоторые олигохеты, личинки стрекоз, ручейников, некоторых видов хирономид и хаоборуса, в том числе: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Cyrrnus flavidus*, *Chaoborus crystallinus*, *Sergentia coracina* и др. Характерной чертой макрозообентоса малых карстовых озер Владимирской области является то, что в составе донных сообществ моллюски представлены единичными находками. По-видимому, это связано с тем, что исследованные водоемы относятся к категории мягководных и слабоминерализованных. Распространение моллюсков в водоемах лимитируется содержанием в воде кальция, необходимого для построения раковины (Жадин, 1952; Алимов, 1981). Активная реакция среды также в значительной степени влияет на распределение моллюсков. Оптимум жизни для большинства видов пресноводных моллюсков лежит в пределах рН 7–8 (Жадин, 1952; Яковлев, 2005). В слабозакисленных озерах величины рН были меньше 7, а концентрации кальция и магния в воде – в несколько раз ниже, чем в нейтральных (Гусев, 2007), что, по-видимому, и послужило причиной отсутствия моллюсков, которые в большинстве слабозакисленных озер не были обнаружены.

Следует отметить, что показатели количественного развития донного населения изученных озер существенно различаются. Самые низкие количественные характеристики макрозообентоса зарегистрированы в оз. Малые Гараы, где средняя за сезон биомасса не превышает 1.7–1.9 г/м² (табл. 5). По классификации С.П. Китаева (2007) («шкале трофности») такая величина относится к низкому классу биомассы бентоса, а тип озера характеризуется как олиготрофный. Соответствующие характеристики остальных озер приведены в табл. 6.

Слабозакисленные озера Светленькое, М. Гаравы и Б. Гаравы и по количественному развитию макрозообентоса литорали и профундали характеризуются одинаково, в остальных озерах эти характеристики различаются. Так, по средней биомассе макрозообентоса – 51.3 г/м^2 – литораль оз. Юхор относится к политрофному типу, профундаль – 7.5 г/м^2 – к β -мезотрофному. В целом по биомассе макрозообентоса и качественному составу донного населения исследованные озера можно характеризовать следующим образом: оз. М. Гаравы – олиготрофное, оз. Юхор – эвтрофное, остальные озера – мезотрофные.

Таблица 6. Характеристика карстовых озер по «шкале трофности»
С.П. Китаева (2007)

Озеро	Зона	Класс биомассы	Биомасса бентоса, г/м^2	Тип водоема
Санхар	Литораль	Средний	5–10	β -мезотрофный
	Профундаль	Очень низкий	<1.25	Ультра олиготрофный
Юхор	Литораль	Очень высокий	>40	политрофный
	Профундаль	Средний	5–10	β -мезотрофный
Кшара	Литораль	Средний	5–10	β -мезотрофный
	Профундаль	Умеренный	2.5–5	α -мезотрофный
Поридово	Литораль	Умеренный	2.5–5	α -мезотрофный
	Профундаль	Повышенный	10–20	α -эвтрофный
М. Гаравы	Литораль	Низкий	1.25–2.5	олиготрофный
	Профундаль	Низкий	1.25–2.5	олиготрофный
Б. Гаравы	Литораль	Средний	5–10	β -мезотрофный
	Профундаль	Средний	5–10	β -мезотрофный
Светленькое	Литораль	Умеренный	2.5–5	α -мезотрофный
	Профундаль	Умеренный	2.5–5	α -мезотрофный

По средней биомассе макрозообентоса наиболее продуктивным является оз. Юхор, которое по классификации ГОСНИОРХ, разработанной для оценки кормовой базы рыб (Пидгайко и др., 1968) можно охарактеризовать как весьма высококормный водоем.

Сообщества макрозообентоса исследованных озер различаются по трофической структуре. Особенно заметны эти различия в центральной части и прибрежной зоне. В профундали большинства озер (кроме оз. Юхор) по численности и биомассе преобладают хищники – активные хвататели, в основном, личинки хаборуса (рис. 1). Преобладание хищников в трофической структуре макрозообентоса профундали свидетельствует о напряженных пищевых взаимоотношениях донных беспозвоночных и неблагоприятных условиях среды обитания (Пастухова, 1979).

В эвтрофном оз. Юхор в трофической структуре донного населения профундали по численности преобладают детритофаги-глутатели, представленные олигохетами, а по биомассе основную долю составляют фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели – в основном крупные личинки мотыля. В профундали озер Санхар и Поридово группа фитодетритофагов-фильтраторов+собирателей (личинки мотыля) также составляют значительную долю по биомассе.

В трофической структуре макрозообентоса литорали исследованных озер значительную роль играет группа детритофагов-собирателей, состоящая, в основном, из мелких личинок хирономид (рис. 1).

Доля хищников в донных сообществах литорали значительно меньше, чем в профундали. Наиболее разнообразна, по сравнению с другими озерами, трофическая структура макрозообентоса в литорали оз. Поридово, в котором равноценно представлены все выделенные трофические группы, что свойственно бентосным сообществам с высоким уровнем организации (Пастухова, 1979). Преобладание детритофагов-собирателей, представленных большим количеством видов и невысокий пресс хищников свидетельствует о достаточной обеспеченности пищей донного населения литорали изученных карстовых озер. В прибрежной зоне оз. Юхор, также как и в профундали, преобладают детритофаги-глутатели и фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, что характерно для водоемов с высоким уровнем трофии (Пастухова, 1979).

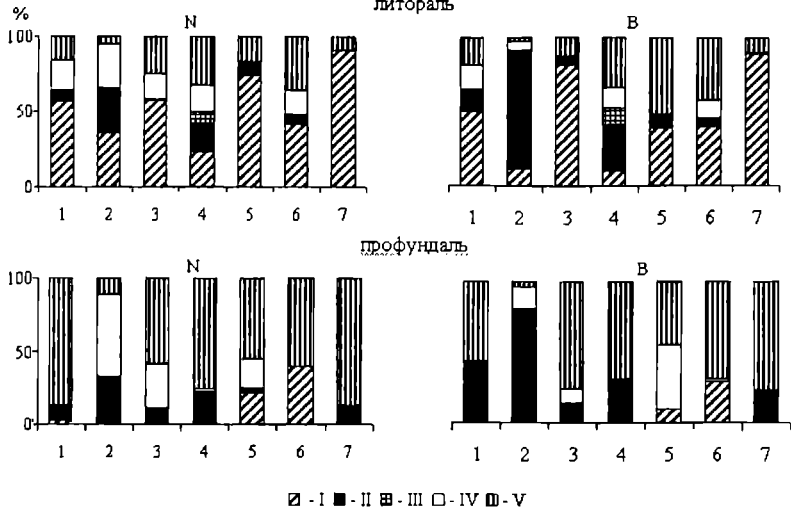


Рис. 1. Трофическая структура макрозообентоса карстовых озер.

1 – Санхар, 2 – Юхор, 3 – Кшара, 4 – Поридово, 5 – Малые Гаравы, 6 – Большие Гаравы, 7 – Светленькое; I – детритофаги-собиратели, II – фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, III – фитодетритофаги-фильтраторы, IV – детритофаги-глотатели, V – хищники – активные хвататели.

Выводы. Сообщества макрозообентоса малых лесных карстовых озер, расположенных на территории Владимирской области, характеризуются высоким видовым богатством – фаунистический список содержит 149 таксонов рангом ниже рода. В составе донного населения преобладают личинки амфибиотических насекомых (в основном – хирономид), представленные широко распространенными эврибионтными видами, обычными для многих водоемов Европейской части России.

На структурные характеристики макрозообентоса изученных озер значительное влияние оказывают гидрохимические показатели. Наибольшее видовое богатство и разнообразие донного населения отмечено в нейтральных озерах: Санхар, Кшара и Юхор. В слабозакисленных озерах: Поридово, Б. Гаравы, М. Гаравы и Светленькое в составе макрозообентоса насчитывается почти в два раза меньше видов, по сравнению с нейтральными озерами. Редкая встречаемость моллюсков в сообществах макрозообентоса карстовых озер, по-

видимому, связана с низким содержанием кальция и магния в воде и рН ниже 7. В большинстве исследованных озер видовое богатство и разнообразие сообществ донных макробеспозвоночных литорали значительно выше, чем в профундали.

В нейтральных озерах численность и биомасса макрозообентоса в литорали в несколько раз выше, чем в глубоководных участках. В слабозакисленных озерах Б. Гаравы, М. Гаравы и Светленькое количественные показатели развития донного населения литорали и профундали существенно не различаются. В мелководном слабозакисленном оз. Поридово численность и биомасса макрозообентоса в центральной части выше, чем в прибрежье, за счет массового развития личинок хаоборуса и мотыля.

Анализ трофической структуры показал, что в прибрежной зоне озер условия для развития макрозообентоса наиболее благоприятны. В большинстве исследованных озер в донных сообществах литорали преобладают детритофаги-собиратели, а в глубоководной зоне – хищники – активные хвататели. В трофической структуре донного населения оз. Юхор преобладают детритофаги-глотатели и фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели.

Наилучшие кормовые условия для ихтиофауны отмечены в оз. Юхор, где основу численности и биомассы макрозообентоса составляют излюбленные кормовые объекты рыб-бентофагов – мотыль и олигохеты *Potamothrix hammoniensis*. По видовому составу и количественному обилию макрозообентоса оз. Юхор характеризуется как эвтрофное, оз. М. Гаравы – олиготрофное, остальные озера – мезотрофные.

Автор выражает искреннюю признательность сотрудникам ИБВВ РАН В.А. Гусакову и Н.Н. Жгаревой за помощь в сборе полевого материала.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (проект № 03-04-49334) и программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» [Госконтракт № 10002-251/ОБЧ-2/151-171/ 160503-116 (8)].

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Беляков В.П. Структура и количественное развитие сообщества макрозообентоса // Структура и функционирование геосистемы озера Селигер в современных условиях. С-Пб.: Наука, 2004. С. 207–223.
- Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 252 с.
- Биологическая продуктивность северных озер Т.1: Озера Кривое и Круглое. Л.: Наука, 1975. 228 с.
- Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 169 с.
- Голубков С.М., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Полякова Е.А. Влияние рыб на структуру и динамику сообществ зообентоса // Биологические взаимоотношения в экосистеме озер-питомников. С-Пб., 1993. С. 274–282.
- Голубков С.М. Сукцессия зообентоса на литорали мезотрофного озера при прекращении пресса рыб-бентофагов // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Тр. Зоол. ин-та РАН. С-Пб., 1997. Т. 272. С. 211–227.
- Голубков С.М., Балушкина Е.В., Ильяшук Б.П. Структура и функционирование сообществ донных животных в озерах ацидотрофного и мезотрофного типов лимногенеза // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Тр. Зоол. ин-та РАН. С-Пб., 1997. Т. 272. С. 107–118.
- Гусев Е.С. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озер карстового происхождения Центральной России (Владимирская область) Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. ИБВВ РАН, 2007. 24 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Вып. 46. 374 с.
- Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 1975. 23 с.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
- Константинов А.С. Биология хирономид и их разведение // Тр. Саратовского отд. ВНИОРХ. Т. 5. Саратов: Изд-во «Коммунист», 1958. 363 с.
- Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С., Жгарева Н.Н., Крылов А.В., Павлов Д.Ф., Романенко А.В. Экологическая характеристика слабоминерализованных карстовых озер Центральной России (Владимирская область) // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Вып. 3. С. 171–181.

- Методика изучения биогенезов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 1990. 221 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 322 с.
- Мотыль, *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) Систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. 312 с.
- Нагаева Т.Н. Донная фауна малых озер Вологодской области и ее использование рыбой // Особенности развития кормовой базы малых озер Северо-Запада в условиях ведения интенсивного рыбного хозяйства. Сб. научн. тр. ГосНИОРХ и НПО Промрыбвод. В. 204. Л., 1983. С. 76–80.
- Озера Белоруссии / под ред. О.Ф. Якушко. Минск: Изд-во Ураджай, 1988. 216 с.
- Пастухова Е.В. Пространственное распределение макробентических сообществ и их трофическая структура в малых долинных водохранилищах // Экология. 1979. №5. С. 65–72.
- Пидгайко М.Л., Александров Б.М., Иоффе Ц.И., Максимова Л.П., Петров В.В., Саватеева Е.Б., Салазкин А.А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.
- Саватеева Е.Б., Лукьянова В.П. Оценка зообентоса малых озер Новгородской области и рекомендации по обогащению их кормовой базы // Особенности развития кормовой базы малых озер Северо-Запада в условиях ведения интенсивного рыбного хозяйства. Сб. научн. тр. ГосНИОРХ и НПО Промрыбвод. В. 204. Л., 1983. С. 85–92.
- Салазкин А.А. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика // Изв. ГосНИОРХ. 1976. Т. 108. 194 с.
- Слепухина Т.Д. Бентос оз. Воже // Озера Лача и Воже. Материалы комплексных исследований. Л.: Наука, 1975. С. 27–29.
- Состояние мягководных озер Эстонии / Сост. Т. Тимм. Тарту: Академия наук Эстонии. Институт зоологии и ботаники, 1991. 308 с.
- Стальмакова Г.А. Бентос озер различных ландшафтов Кольского полуострова // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. 2. Л.: Наука, 1974. С. 180–212.
- Ступишин А.В. Равнинный карст и закономерности его развития на примере Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1967. 292 с.
- Шилова А.И. Хируномиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 251 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.

Шукин И.С. Общая геоморфология. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1964. Т. 2. 564 с.

Яковлев В.А. Пресноводный зообентос Северной Фенноскандии (разнообразие, структура и антропогенная динамика) Ч. 1. Апатиты: Изд-во Колыского научного центра РАН, 2005. 161 с.

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication // Urbana: University of Illinois Press, 1963. 117 p.

THE STRUCTURE OF MACROZOOBENTHOS OF SMALL WOOD LAKES OF KARSTIC ORIGIN

S.N. Perova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

The structure of macrozoobenthos of seven small wood karst lakes in the Vladimir oblast was investigated. 149 taxes with a rank below genus were found in the composition of bottom communities, among which prevailed larvae of chironomids and others amphibious insects. The majority of them belongs to widespread eurybiont species. Much greater species richness of macrozoobenthos was registered in neutral lakes, than in weakly-acidified lakes. The greatest number and biomass of macrozoobenthos was marked in the litoral zone of neutral lakes. By species composition and abundance of bottom fauna communities the lake Jukhor is characterized as eutrophic, the lake Small Garavyi – oligotrophic, other lakes – mesotrophic.



ПЕРОВА СВЕТЛАНА НИКОЛАЕВНА

– старший научный сотрудник,
кандидат биологических наук.

Область научных интересов: экология,
экосистемы водохранилищ, озер и
малых рек, видовой состав и структура
сообществ донных макробеспоз-
воночных пресноводных водоемов
различного типа.

Основные направления деятельности:
кандидатская диссертация по
специальности 03.00.18 –
гидробиология на тему: «Современное
состояние структуры сообществ

донных макробеспозвоночных Горьковского и Рыбинского водохранилищ»
защищена в 2004 г.

В 2003–2004 гг. начала исследования структуры сообществ макрозообентоса малых карстовых озер Владимирской области и некоторых малых рек Ярославской области. Составлены фаунистические списки макрозообентоса исследованных водоемов.

Созданы электронные базы данных по видовому составу и количественным характеристикам донного населения глубоководной зоны Горьковского и Рыбинского водохранилищ, а также малых карстовых озер Владимирской области.

Принимала участие в разработке оригинальных компьютерных программ статистической обработки биологических данных.

Основные публикации:

Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутренних вод. 1998. № 2.

Перова С.Н. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. 1998. №3.

Баканов А.И., Щербина Г.Х., Перова С.Н. Районирование Рыбинского водохранилища по состоянию сообществ донных организмов // Водные ресурсы. 1999. Т. 26. №2.

Перова С.Н., Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса различных участков Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. 2001. № 2. С.93–100.

Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетняя динамика структуры донных макробеспозвоночных Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. 2002. № 1. С. 62–65.

Щербина Г.Х., Перова С.Н. Структура макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 397–412.

Патонин А.В., Перова С.Н. Авторское свидетельство об отраслевой разработке №4776 «Моделирование биоинвазий». Отраслевой Фонд Алгоритмов и Программ. Дата регистрации 17 мая 2005 г.

Патонин А.В., Перова С.Н. Авторское свидетельство об отраслевой разработке №4777 «Структура макрозообентоса Рыбинского водохранилища». Отраслевой Фонд Алгоритмов и Программ. Дата регистрации 17 мая 2005 г.

Перова С.Н. Макрозообентос некоторых карстовых озер Владимирской области // Сб. научн. тр. Межд. научно-практ. конф. Казань, 6–8 дек. 2006. С. 253–256.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В БИОЦЕНОЗЕ ДРЕЙССЕНИД ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2007 г. Е.Г. Пряничникова

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
pryanik@ibiw.yaroslavl.ru

Исследована сезонная динамика макробеспозвоночных в биоценозе дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Показано, что в биоценозе *Dreissena polymorpha* (Pallas) количественные и качественные показатели бентоса превышают таковые в биоценозе *D. bugensis* (Andrusov).

ВВЕДЕНИЕ

По результатам многочисленных исследований различных авторов (Каратаев, Ляхнович, 1988; Riccardi, 1996; Перова, Щербина, 1998; Щербина, 2001 и др.) *Dreissena polymorpha* (Pallas) в благоприятных для нее условиях выступает как доминирующий элемент донных и перифитонных сообществ макробеспозвоночных, а так же как мощнейший биотический фактор формирования всего облика экосистемы. Совместно с дрейссеной встречается до 100 видов и форм других макробеспозвоночных, в том числе моллюски, ракообразные, олигохеты, пиявки, личинки насекомых и пр. В подавляющем большинстве случаев дрейссена в этих сообществах характеризуется высокими индексами доминирования, чаще всего, образуя монодоминантные сообщества. В зависимости от различных абиотических и биотических факторов комплекс доминантов составляют различные виды. Распространение в русле, особенно в речной части, биоценоза дрейссены способствует обогащению грунтов органическим веществом. В результате жизнедеятельности этого моллюска-фильтратора в донные отложения поступают агглютинаты и фекалии, которые служат пищей и строительным материалом для многих групп донных беспозвоночных.

Исследования различных сторон биологии и экологии *D. bugensis* (Andrusov) по сравнению с *D. polymorpha* были единичны и преимущественно для водоемов юга России и Украины. Возможно,

это связано с тем, что *D. bugensis* только сравнительно недавно (Антонов, Козловский, 2003), по сравнению с *D. polymorpha*, вышла за границы своего естественного ареала обитания – р. Южный Буг (у г. Николаева), где ее впервые обнаружил Н.И. Андрусов (1897), Бугский лиман (Марковский, 1954), и низовье р. Ингулец (Журавель, 1951). С началом активной экспансии этого вида дрейссенид на север и в американские Великие Озера количество исследований увеличилось (Антонов, 1993; Stewart, 1999; Berkman, Garton, et al, 2000; Орлова, Щербина, 2001, 2002; Силаева, Протасов, 2004; Orlova et al., 2005; Shcherbina, Buckler, 2006). Но большинство этих работ в первую очередь посвящены расширению ареала, пути инвазии и векторам распространения *D. bugensis*. Для Рыбинского водохранилища, исследования сезонной динамики макрозообентоса в биоценозах, где совместно обитают два вида дрейссенид, не проводили, так как в первые *D. bugensis* была обнаружена в 1997 г. (Orlova et al, 2000).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отбор проб производили на двух станциях Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Станция 1 (58°04' с.ш., 38°17' в.д.) располагалась на склоне затопленного русла Волги, ст. 2 (58°03' с.ш., 38°18' в.д.) – на склоне затопленного русла р. Сутка (рис. 1).

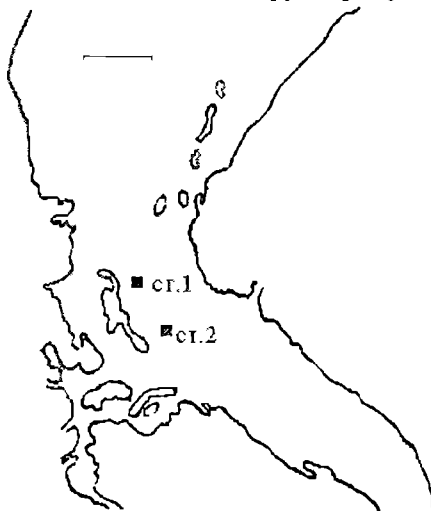


Рис. 1. Расположение станций отбора проб.

Глубина на этих станциях изменялась от 4 до 6 м и зависела от колебаний уровня воды в водохранилище. Пробы отбирали через каждые 2 недели с мая по октябрь 2005 г. дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м^2 (по 2 выемки). Грунт промывали через сито из газа с размером ячеек 220 мкм. Дрейссенид и крупных моллюсков определяли, измеряли и взвешивали в живом состоянии. Организмы из остатков грунта выбирали живыми с последующей фиксацией 8% формалином. После их трехмесячной выдержки приступали к камеральной обработке. Выбранные 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 0.1 мм. У хирономид под бинокуляром измерялась ширина головной капсулы, что необходимо для определения их возраста и идентификации видов из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения..., 1975) с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (N), экз./м²; биомасса (B), г/м²; частота встречаемости (P), %; число видов (S), индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (H), бит/экз.

При выявлении комплексов доминирующих видов применялся модифицированный индекс плотности Арнольди (Арнольди, 1949) в модификации Г.Х. Щербины (1993), рассчитанный по формуле:

$$d = \sqrt[3]{P_{\%} N_{\%} B_{\%}},$$

где d – индекс плотности (%), P_% – встречаемость (%), N_% – процентное отношение средней численности вида в анализируемой выборке проб к средней численности всего сообщества (%), B_% – процентное отношение средней биомассы вида в анализируемой выборке проб к средней биомассе всего сообщества (%). Доминантами считали представителей с $d > 10\%$.

Для выявления степени сходства видового состава между станциями был применен коэффициент видового сходства Сьеренсена:

$$C = \frac{2d}{a+b} \times 100\%$$

где c – показатель фаунистического сходства (%), a и b – число видов в одном и в другом ценозе, d – число общих видов в ценозах.

Представление данных в графическом виде и статистическая обработка были выполнены в программах Microsoft Excel и STATISTICA 6.0. с использованием рекомендаций, изложенных в основополагающих работах (Методика..., 1975; Песенко, 1982).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За период исследований в составе макрозообентоса биоценоза дрейссенид обнаружено 69 видов и форм, из которых наиболее широко представлены хирономиды – 24 вида, моллюски – 16, олигохеты – 12 и пиявки – 5 видов (табл. 1). К разряду прочих мы отнесли остальные группы донных беспозвоночных. Они были менее разнообразны и представлены 1–4 видами.

Таблица 1. Видовой состав и частота встречаемости (%) донных животных в биоценозе дрейссены на двух станциях Волжского плеса в 2005 г.

Вид или форма	Ст. 1	Ст. 2
Тип Mollusca		
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	56	0
<i>Valvata piscinalis</i> (Mueller)	4	0
<i>Bithynia tentaculata</i> (L.)	30	8
<i>Lymnaea stagnalis</i> (L.)	4	0
<i>Unio pictorum</i> (L.)	4	4
<i>U. tumidus</i> Philipsson	4	0
<i>Pseudoanodonta complanata</i> Rossmmaessler	4	0
<i>Amesoda scaldiana</i> (Normand)	4	0
<i>Pisidium amnicum</i> (Mueller)	0	4
<i>P. inflatum</i> (Muhlfeld in Porro)	7	0
<i>E. subtruncata</i> (Malm)	7	0
<i>E. ponderosa</i> (Stelfox)	11	0
<i>N. moitessierianum</i> (Paladilh)	15	0
<i>N. conventus</i> Clessin	26	12
<i>N. tenuilineatum</i> (Stelfox)	4	0
<i>N. torquatum</i> (Stelfox)	22	0
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov)	85	96
<i>D. polymorpha</i> (Pallas)	100	65
Тип Annelides		
Класс Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> Grube	0	23
Класс Oligochaeta		
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher	4	0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede	63	54

Вид или форма	Ст. 1	Ст. 2
<i>L. udekemianus</i> Claparede	48	15
<i>Potamotheirus hammoniensis</i> (Michaelson)	44	12
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrazek	96	85
<i>P. vejdoskyi</i> Hrabec	4	0
<i>Psammoryctides albicola</i> (Michaelson)	4	4
<i>P. barbatus</i> (Grube)	33	31
<i>P. moravicus</i> (Hrabec)	56	12
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	19	0
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelson)	48	27
<i>T. tubifex</i> (Müller)	44	12
Класс Hirudinea		
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	7	0
<i>G. concolor</i> (Apathy)	0	4
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	85	12
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein)	7	4
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	7	0
Тип Arthropoda		
Класс Crustacea		
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbin)	22	4
<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	4	0
Класс Insecta		
Отр. Ephemeroptera		
<i>Brachycercus harisella</i> Curtis	11	0
<i>Caenis horaria</i> (L.)	0	4
<i>C. macrura</i> Stephens	15	0
Отр. Trichoptera		
<i>Ecnomus tenellus</i> (Rambur)	41	23
<i>Athripsodes cinereus</i> Curtis	7	0
<i>Oecetis</i> sp.	4	0
<i>Mystacides longicornis</i> (L.)	7	0
Отр. Diptera		
Сем. Ceratopogonidae		
<i>Mallochohelea inermis</i> Kieffer	0	4
Сем. Chironomidae		
<i>Procladius</i> ex. gr. <i>choreus</i> (Meigen)	22	19
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	26	19
<i>Chironomus agilis</i> Shobanov et Djomin	11	4
<i>Ch. muratensis</i> Ryser et al.	44	12
<i>Ch. plumosus</i> L.	48	38

Вид или форма	Ст. 1	Ст. 2
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker)	74	42
<i>C. redekei</i> Kruseman	11	19
<i>C. ussouriensis</i> Goetghebuer	22	19
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	7	4
<i>Dicrotendipes modestus</i> (Say)	11	19
<i>Einfeldia disidens</i> (Walker)	26	0
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen)	4	0
<i>Einfeldia disidens</i> (Walker)	26	0
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen)	7	0
<i>G. paripes</i> Edwards	4	12
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch)	11	0
<i>Microchironomus tener</i> (Kiefer)	11	8
<i>Microtendipes pedellus</i> (de Geer)	0	8
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> Malloch	4	0
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen)	7	0
<i>Polypedilum convictum</i> (Walker)	4	0
<i>P. bicornatum</i> Kiefer	41	27
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kiefer)	4	0
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>Mancus</i> (Kiefer)	7	0
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>gregarius</i> (Kiefer)	7	0

Частоту встречаемости до 20% имели 53 вида, с увеличением частоты встречаемости число видов резко падало, и, начиная с 60 %, возрастало вновь (рис. 2).

Число видов

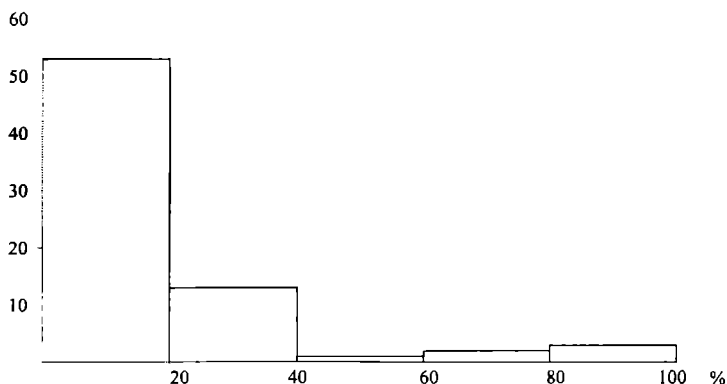


Рис. 2. Структура обнаруженных видов по частоте встречаемости (%).

По станциям число видов обнаруженных в биоценозе дрейссенид существенно различалось: на ст. 1 – 63, на ст. 2 – 35 видов. При сезонных наблюдениях большинство исследователей к постоянным относят виды с частотой встречаемости выше 50%. Для биоценоза дрейссенид Волжского плеса нами было отмечено 6 таких видов. Все они характерны для ст. 1, на ст. 2 обнаружено только два постоянных вида (табл. 2).

Таблица 2. Частота встречаемости (%) наиболее распространенных видов в биоценозе дрейссенид

Вид	Ст. 1	Ст. 2
<i>Viviparus viviparus</i>	56	0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	63	54
<i>Potamothena moldaviensis</i>	96	85
<i>Psammoryctides moravicus</i>	56	0
<i>Helobdella stagnalis</i>	85	0
<i>Cryptochironomus obreptans</i>	74	0

На ст. 1 не только выше видовое богатство, но у большинства видов величина частоты встречаемости значительно больше, чем на ст. 2. Общими для обеих станций являются 29 видов и форм.

На ст. 1 не отмечены только следующие виды: *Pisidium amnicum*, *Glossiphonia concolor*, *Hypania invalida*, *Caenis horaria*, *Mallochohelea inermis* и *Microtendipes pedellus*. Коэффициент видового сходства Сьеренсена между данными станциями равен 59%. Среди макробеспозвоночных в биоценозе дрейссенид высокие индексы плотности без учета дрейссены на каждой станции имели всего по 2 вида (табл. 3), у остальных его величина не достигала 10%.

Таблица 3. Величина индекса плотности Арнольди макрозообентоса на двух станциях биоценоза дрейссенид

Ст. 1	d ₁ , %	d ₂ , %	Ст. 2	d ₁ , %	d ₂ , %
<i>D. polymorpha</i>	69.0	–	<i>D. polymorpha</i>	21.8	–
<i>D. bugensis</i>	27.2	–	<i>D. bugensis</i>	79.8	–
<i>Viviparus viviparus</i>	4.3	15.5	<i>Potamothena moldaviensis</i>	2.1	25.2
<i>Potamothena moldaviensis</i>	3.7	13.4	<i>Chironomus plumosus</i>	1.3	15.1

Примечание. d₁ – индекс Арнольди с учетом дрейссенид, d₂ – индекс Арнольди без учета дрейссенид.

Одной из характеристик видовой структуры биоценозов является видовое разнообразие. В последнее время наиболее широко применяется индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера. Как по численности, так и по биомассе нами был рассчитан данный индекс для наших станций (табл. 4, 5). Между станциями существуют достоверные отличия по индексу Шеннона при уровне значимости $p < 0.05$.

Таблица 4. Индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (по численности)

Дата	Ст. 1	Ст. 2
31.05.05	2.72±0.38	1.86±0.23
17.06.05	2.80±0.21	2.40±0.36
03.07.05	3.11±0.29	2.69±0.13
18.07.05	3.01±0.34	1.81±0.32
02.08.05	2.74±0.28	2.01±0.26
17.08.05	3.08±0.03	1.88±0.37
30.08.05	2.96±0.33	1.31±0.48
18.09.05	2.94±0.35	2.97±0.02
05.10.05	2.45±0.24	1.44±0.67
Среднее	2.86±0.07	2.04±0.18

Таблица 5. Индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (по биомассе)

Дата	Ст. 1	Ст. 2
31.05.05	2.12± 0.48	1.10±0.42
17.06.05	1.85±0.14	1.76±0.27
03.07.05	2.93±0.34	1.91±0.56
18.07.05	2.69±0.44	1.62±0.30
02.08.05	2.47±0.18	1.37±0.14
17.08.05	2.77±0.09	1.62±0.33
30.08.05	1.86±0.24	1.09±0.35
18.09.05	2.56±0.17	2.44±0.17
05.10.05	2.14±0.24	1.56±0.47
Среднее	2.38±0.13	1.61±0.16

Сезонная динамика основных групп макрозообентоса во многом определяется доминирующими видами и на каждой станции имеет свои особенности. На ст. 1 по числу видов наиболее широко представлены хирономиды – 23 вида. Максимальное число видов зарегистрировано 3 июля (36 видов), минимальное – 5 октября (17 видов). Сезонный ход численности и биомассы макрозообентоса не-

сил двухвершинный характер (рис. 3, 4). Первый пик приходился на конец июня – начало июля и вызван увеличением численности хирономид более чем в три раза, за счет появления молодежи таких видов как *Procladius ferrugineus*, *Microchironomus tener* и *Polypedilum bicrenatum*. Второй пик – в середине августа, вызванный увеличением численности олигохет за счет *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Psammoretyctides moravicus*, пиявок и группы прочих.

На ст. 2 так же, как и на предыдущей станции, наиболее широко представлены хирономиды – 14 видов (38%). Максимальное число видов зарегистрировано 3 июля (17 видов), минимальное – 5 октября (9 видов). Первый пик численности приходился на конец июня – начало июля (рис. 3, 4) и вызван увеличением численности за счет появления таких видов как *Procladius ferrugineus*, *Microchironomus tener* и *Polypedilum bicrenatum*, так же как и на ст. 1. Второй и третий пики – в начале и конце августа, были вызваны увеличением численности олигохет за счет *Potamothenix moldaviensis*. Данные по численности, биомассе и соотношению долей двух видов дрейссенид на станциях 1 и 2 приведены в табл. 6 и 7.

Таблица 6. Численность и биомасса *D. polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) на ст. 1

	Nmax	Nmin	Ncp	% по N	Bmax	Bmin	Bcp	% по B
1	3867	226	2184	85	4722.50	1246.67	3097.68	72
2	360	33	360	15	2291.70	204.67	1171.63	28

Таблица 7. Численность и биомасса *D. polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) на ст. 2

	Nmax	Nmin	Ncp	% по N	Bmax	Bmin	Bcp	% по B
1	300	0	87	16	2536.5	0	424.84	14
2	3667	78	1180	84	8971.2	69.17	4774.78	86

На протяжении всего сезона по численности на обеих станциях преобладали олигохеты (рис. 3). По биомассе в начале лета доминировали хирономиды, но уже в августе начали преобладать мелкие моллюски – на ст. 1 – в последнюю половину августа, на ст. 2 – только в конце августа. Олигохеты на ст. 1 в среднем составляли 42% от общей биомассы бентоса и образовывали 2 пика, на ст. 2 – 38% соответственно и 3 пика.

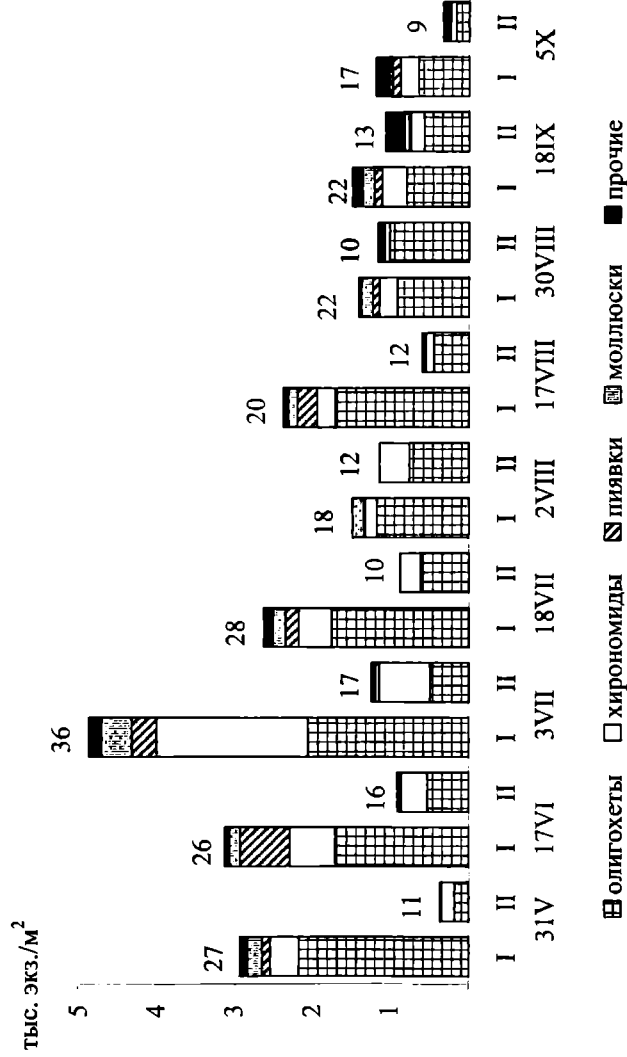


Рис. 3. Сезонная динамика численности основных групп макрозообентоса на станциях 1 и 2.
Примечание. Над столбиками – число обнаруженных видов. Здесь и на рис. 4, 5 и 6:
 I – ст. 1, II – ст. 2.

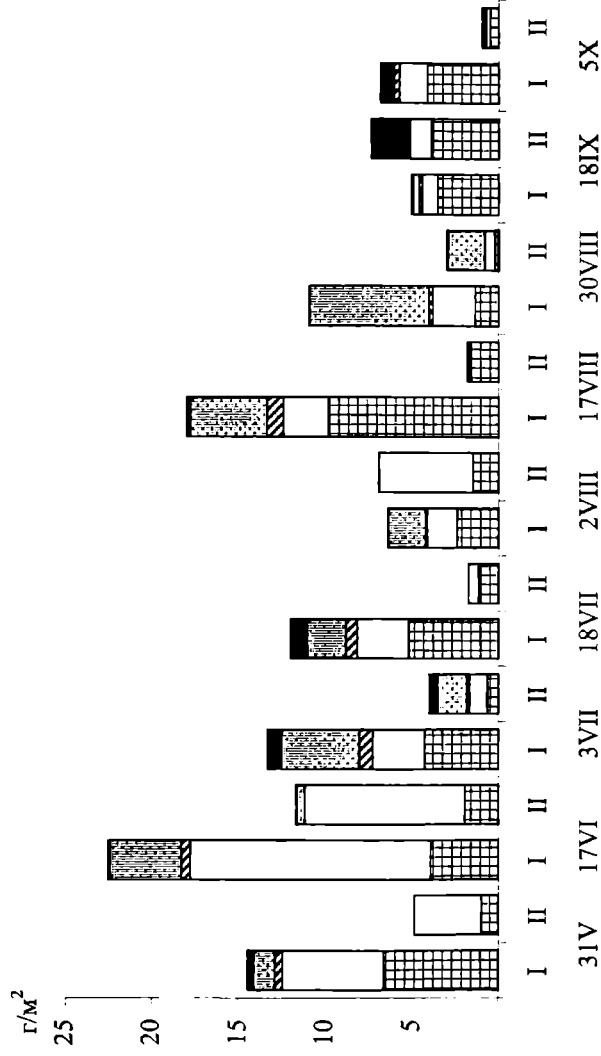


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы основных групп макрозообентоса на станциях 1 и 2.

На ст. 2 роль хирономид по численности и биомассе значительно выше по сравнению со ст. 1. Повышение плотности поселений дрейссенид приводит к увеличению продуктов ее жизнедеятельности, которые, оседая на дно, положительно влияют на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных. Например, в Рыбинском водохранилище в 1990 г. в биоценозе полиморфной дрейссены доля олигохет увеличилась в 6.3 раза по сравнению с 1980 г., что связано с ростом плотности друз дрейссены (в 2.3 раза), продукты жизнедеятельности которой – агглютинаты и фекалии, значительно обогащают донные осадки легкоусвояемым органическим веществом (Перова, Щербина, 1998). Аналогичный рост продуктивности донных сообществ (более чем на порядок) был отмечен при вселении дрейссены в оз. Лукомское (Ляхнович и др., 1983). Преимущество агглютинированных кормов может быть объяснено тем что, ослизнясь в мантийной полости моллюсков, взвесь обогащается бактериями, а так же тем, что детрит в них становится более усвояемым благодаря пищеварительному действию экзоферментов мукоцитов моллюска (Izvekova, Lvova-Katchanova, 1972; Львова, Качанова, 1973). При изучении фильтрационной активности двух видов дрейссенид в местах их совместного обитания в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (Пряничникова, Щербина, 2005) было высказано предположение, что *D. bugensis* предпочитает более крупные фракции и лучше утилизирует пищу, чем *D. polymorpha*. Следовательно, качество продуктов ее жизнедеятельности (агглютинаты, псевдофекалии и фекалии) менее привлекательны для макробеспозвоночных, и как следствие – количественные и качественные показатели макрозообентоса в биоценозе *D. bugensis* ниже, чем в биоценозе *D. polymorpha*.

Для исследования трофической структуры виды макробеспозвоночных были подразделены на 5 групп по схеме предложенной Э.И. Извековой (1975): фитодетритофаги-фильтраторы, фильтраторы + собиратели, детритофаги-собиратели, детритофаги-глотатели и хищники активные хвататели. Основные сведения о характере пищи и способе ее добычи взяты из литературных источников (Луферов, 1956; Аристова, 1971; Извекова, 1975; Шилова, 1976; Бентос Учинского..., 1980; Монаков, 1998). Распределение выделенных групп по численности на данных станциях отличалось от такового по биомассе (рис. 5, 6).

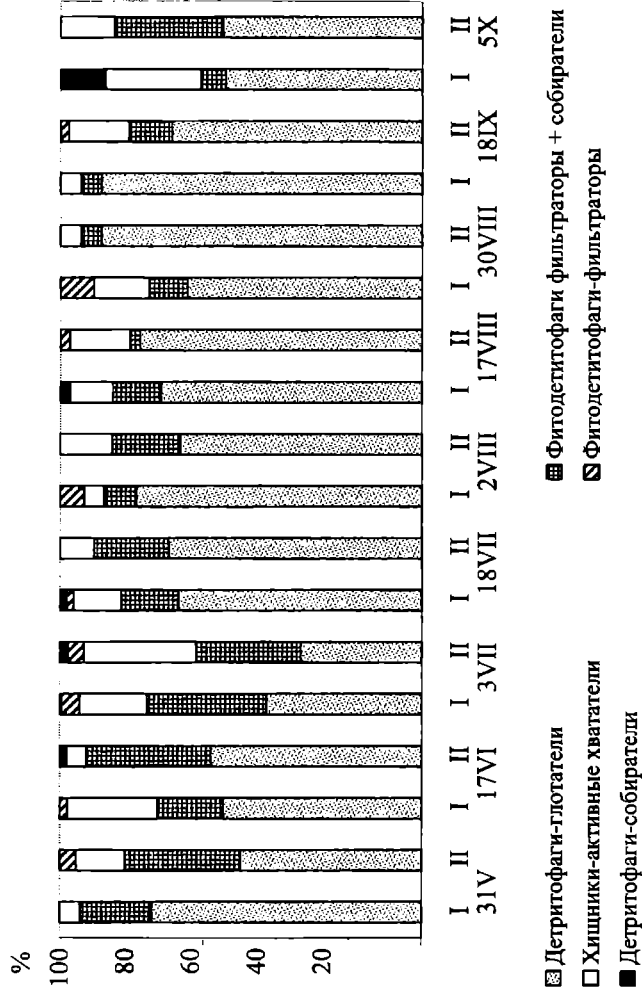


Рис. 5. Трофическая структура макробеспозвоночных по численности на станциях 1 и 2.

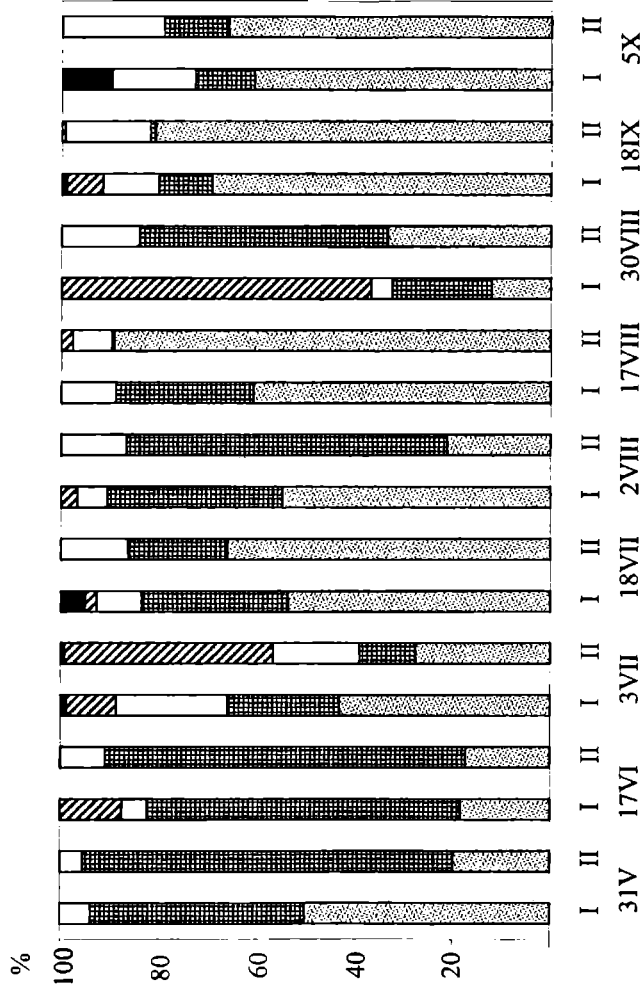


Рис. 6. Трофическая структура макробеспозвоночных по биомассе на станциях I и 2.

По численности, как на первой, так и на второй станции в течение всего периода исследования преобладали детритофаги-глутатели. На обеих станциях основу этой группы составлял *P. moldaviensis*.

На наших станциях фитодетритофаги-фильтраторы были представлены от 2.5 до 10% по численности и от 1 до 64% по биомассе. Но только однократно в течение сезона эта группа на обеих станциях была значительно представлена. На ст. 1 – в начале осени, на ст. 2 – в середине лета. При этом на ст. 2 в течение всего сезона эта группа практически отсутствовала. На ст. 1 меньшую долю, чем на ст. 2, составляли фитодетритофаги-фильтраторы + собиратели, как по численности, так и по биомассе. Причем, по биомассе доля фитодетритофагов-фильтраторов + собирателей на обеих станциях значительно выше чем таковая по численности. На ст. 1 осенью группа детритофагов-собирателей по численности и по биомассе превысила 10%-ый уровень. На ст. 2 эта группа присутствовала в начале лета и составляла не более 5%, так же как и фитодетритофаги-фильтраторы. Группу фитодетритофагов-фильтраторов составляли на наших станциях в основном моллюски – пизидииды.

Возможно их небольшое количество на ст. 2 связано с тем, что фильтрационная активность бугской дрейссены, которая составляет основу дрейссенид на этом участке выше, чем у полиморфной дрейссены (Михеев, 1966; Михеев, Сорокин, 1966; Кондратьев, 1967, 1970; Михеев, 1967а, б; Золотарева и др., 1975; Лубянов, Золотарева, 1976; Пряничникова, Щербина, 2005) и поэтому происходит вытеснение прочих фильтраторов. Хищники активные хвататели были представлены на обеих станциях. Но на ст. 1 в данной группе преобладали пиявки, и в частности *Helobdella stagnalis*, в то время как на ст. 2 – хирономиды р. *Cryptochironomus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При изучении биоценозов дрейссенид с доминированием в одном случае *D. polymorpha* и в другом *D. bugensis*, было установлено, что количественные и качественные показатели (видовое богатство, обилие, численность, биомасса) макробеспозвоночных существенно выше в биоценозе *D. polymorpha*.

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии. С-Пб., 1897. С. 285–340.
- Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез докл. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Антонов П.И., Козловский С.В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых Понто-Каспийских видов по каскадам водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам, Борок, Ярославской области, Россия, 27–31 августа 2001 г. Борок, 2003. С. 18–20.
- Аристова Г.И. Трофические группировки донных беспозвоночных Куршского залива // Тр. Калинингр. техн. ин-та рыбы пром. и хоз. Вып. 25. Калининград, 1971. С. 3–8.
- Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. станции. М.-Л., 1949. Т. 7. С. 57–59.
- Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 251 с.
- Журавель П.А. О *Dreissena bugensis* (Mollusca) из системы Днепра и недавнее ее появление в Днепровском водохранилище // Зоол. журн. 1951. Т. XXX. Вып. 2. С. 186–188.
- Золотарева В.И., Махонина А.В., Дыга А.К. О фильтрационной способности *Dreissena bugensis* (Andr.) // Моллюски, их систематика, эволюция и роль в природе. Автореф. докл. Сб. 5. Л.: Наука, 1975. С. 81–82.
- Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хиронмид Учинского водохранилища. Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1975. 23 с.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в сообществах макробеспозвоночных и водных экосистемах // Вид и его продуктивность в ареале. Мат. 5-го Всесоюз. совещ. Вильнюс, 1988. С. 242–244.
- Кондратьев Г.П. О некоторых особенностях фильтрации у *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Т. 7. Саратов, 1967. С. 280–283.
- Кондратьев Г.П. Фильтрационная и минерализационная работы двустворчатых моллюсков Волгоградского водохранилища. Автореф. дисс...канд. биол. наук. Саратов, 1970. 23 с.
- Лубянов И.П., Золотарева В.И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* (Andr.) – важного биофильтра Запорожского водохранилища // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л.: Наука, 1976. С. 129–133.

- Луфферов В.П. Некоторые данные о хищном питании личинок Tenebrionidae // ДАН СССР. 1956. Т. 111. № 2. С. 466–469.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1983. №. 60. С. 25–28.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР, условия ее существования и пути использования, Днепрово-Бугский лиман. Киев: АН УССР, 1954. Ч. 2. С. 33–107.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 254 с.
- Михеев В.П. О скорости фильтрации воды дрейссеной // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 134–138.
- Михеев В.П. Питание дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)): Автореф. канд. дисс. Л.: ЗИН АН СССР, 1967а. 22 с.
- Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Вопросы прудового рыбобоводства. Тр. Всесоюз. НИИПРХ. Т. XV. М., 1967б. С. 117–129.
- Михеев В.П., Сорокин Ю. И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журн. общ. биол. 1966. Т. XXVII. № 4. С. 463–472.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 318 с.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие перспективы распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, 27–31 августа 2001 г. Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 152–154.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в Верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1998. № 2. С. 52–61.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 278–290.
- Силаева А.А., Протасов А.А. Структура сообществ дрейссены литоральной зоны Каневского водохранилища // Вестник Тюменского ун-та, 2005. № 5. С. 112–115.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976. 251 с.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов

- бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. Тр. ИБВВ. Л.: Гидрометеиздат, 1993. Вып. 69 (72). С. 108–144.
- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биол. внутр. вод. 2001. № 1. С. 63–70.
- Berkman P.A., Garton D.W., Haltuch M.A., Kennedy G.W., Febo L.R. Habitat shift in invading species: zebra and quagga mussel population characteristics on shallow soft substrates // Biological Invasions. 2000. № 2. P. 1–6.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.J., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* Andr. range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting, Book of Abstracts, 2000. P. 21–29.
- Orlova M.I., Therriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquatic Ecology. 2005. Vol. 39. № 4. P. 401–418.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R. Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andrusov) in the upper Volga basin // Journal of ASTM International, April 2006. Vol. 23. № 4. P. 426–436.
- Stewart T.W. Evidence and mechanisms for *Dreissena* effects on other benthic macroinvertebrates in western Lake Erie // A dissertation submitted to the Graduate College of Bowling Green State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. 1999. 13 p.

SEASONAL DYNAMICS OF BOTTOM-DWELLING MACROINVERTEBRAES IN A BIOCECENOSIS DREISSENIDAE ON THE VOLGA PART OF RYBINSK RESERVOIR

E.G. Pryanichnikova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

Dynamics of macroinvertebraes in a biocenosis of dreissenidae of the Volga part of Rybinsk reservoir is investigated. It is shown, that in biocenosis *Dreissena polymorpha* (Pallas) quantitative and quality indicators of the benthos exceed those in biocenosis *D. bugensis* (Andrusov).



Пряничникова Екатерина Геннадьевна – старший лаборант-исследователь, аспирант.

После окончания факультета биологии и экологии Ярославского Государственного Университета им. П.Г. Демидова с 2004 года обучается в аспирантуре ИБВВ РАН по специальности «Экология».

Область научных интересов: экологические особенности дрейссенид в различных водоемах бассейна Верхней Волги.

Основные направления деятельности:

качественные и количественные характеристики, особенности структуры и сезонная динамика бентоса в биоценозах дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Фильтрационная активность дрейссенид.

Основные публикации:

Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) в эксперименте // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 278–290.

СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА КАК КОРМОВОГО РЕСУРСА РЫБ

© 2007 г. И.К. Ривьер

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
rivier@ibiw.yaroslavl.ru

Рыбинское водохранилище

С точки зрения оценки биоресурсов водоема зоопланктон – кормовая база молоди рыб и постоянная пища планктоноядных. С другой стороны, сохранение качества воды как жизненного ресурса человека, а также среды всей биоты водного объекта, осуществляется в значительной степени фильтраторами и седиментаторами, входящими в состав мезозoopланктона. Пищевой субстрат зоопланктеров фильтраторов и седиментаторов – фитопланктон (его мелкие фракции), бактериопланктон и детрит.

Для Рыбинского водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972) было установлено, что оптимальные условия питания ракообразных фильтраторов создаются при количестве пищевой субстанции около $3\text{--}4 \text{ г/м}^3$ (фитопланктон + бактериопланктон). Это соответствует концентрации этих фракций в водоеме. Так, по показателям начала лета 1995 г. для Главного плеса биомасса фитопланктона составляла 1.05 г/м^3 , для Волжского – 3.75 г/м^3 ; для Шекснинского – 5.2 г/м^3 ; средняя по водоему – 2.51 г/м^3 (Корнева, Соловьева, 2000). Бактериопланктон в летние месяцы в этот же период (1991–1995 гг.) в открытой части водохранилища составлял 0.26 г/м^3 (Дзюбан и др., 2000). По данным 1997–1998 гг. среднесезонная биомасса бактериопланктона в Волжском плесе была около 0.5 г/м^3 , достигая в июне–июле – 0.7 г/м^3 (Копылов, Романенко, 2000). Обеспеченность пищей зоопланктеров остается относительно стабильной ($3.75 \text{ г/м}^3 + 0.7 \text{ г/м}^3 = 4.45 \text{ г/м}^3$ – в Волжском плесе). В июле–августе 1989 г. в Главном и Волжском плесах биомасса бактерий составляла $0.6\text{--}0.8 \text{ г/м}^3$ (Копылов, Крылова, 1993); биомасса фитопланктона – $1\text{--}4 \text{ г/м}^3$ (Корнева, 1993). В среднем это выглядит так: $0.7 + 2.5 = 3.2 \text{ г/м}^3$.

Таким образом, биомасса пищевых организмов зоопланктона в Главном и Волжском плесах летом 1989, 1991–1995, 1997–1998 гг. составляла $3.2\text{--}4.45 \text{ г/м}^3$ и оставалась оптимальной для планктонных ракообразных.

Видовой состав зоопланктона Рыбинского водохранилища складывался по пойменному типу. В первые годы в него входили представители малых озер, стариц, прудов и несомые со стоком рек реофильные формы. Первичный зоопланктон, включающий виды из небольших водоемов, вначале был количественно беден из-за огромных масс паводковой воды, залившей в основном сушу, но быстро сменился лимнофильным (Ривьер, 1998). Ранее всего сформировался зоопланктон Волжского плеса. В стоке Волги из Угличского и Ивановского водохранилищ в Волжский плес поступал уже сформировавшийся пелагический зоопланктон.

Зоопланктон включает несколько группировок, в том числе: экологические, зоогеографические. Экологические группировки связаны со спецификой акваторий, сезоном, метеоциклами. Сюда входят виды – обитатели открытых глубоководных участков, а также прибрежья (открытых и защищенных мелководий). Наиболее стабильны сообщества зоопланктеров открытых акваторий – стенолимнофилов, наименее устойчив состав сообществ открытых мелководий. При волновом воздействии зоопланктон здесь представляет собой трансформированное сообщество пелагиали, в штилевые периоды – своеобразное сообщество из придонных и прибрежных форм.

Песчаные мелководья посещаются рыбами спорадически в периоды длительной безветренной погоды и как нагульные площади малоценны.

Зарослевый зоопланктон количественно богат и наиболее разнообразен по размерным характеристикам и доступности отдельных видов. Заросшие защищенные и полужащищенные мелководья – ценнейшие биотопы для нагула молоди и литоральных мирных и хищных рыб.

Сезонные группировки в водоемах средней полосы с длительным, более полугодовым периодом ледостава выражены четко. Теплолюбивые формы, характерные для летнего периода, на зиму образуют покоящиеся яйца, либо имеют покоящиеся – диапаузирующие личинки. Сюда относятся массовые формы ракообразных и коловраток, входящие в доминирующий комплекс: представители родов *Daphnia*, *Ceriodaphnia*, *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Limnospila*, *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Brachionus*, *Conochilus*, *Euchlanis* и т.д.

Холододлюбивый (криофильный) комплекс зиму проводит в активном состоянии, а летом существует в виде покоящихся стадий. Комплекс менее разнообразен. Это представители р. *Cyclops* – *C. kolensis*, *C. obyssorum*; *Daphnia longiremis*, среди коловраток р. *Notolca*, а также криофилы *Synchaeta verrucosa*, *S. lakowitziana*, *Conochiloides natans*, зимние виды – *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia longiseta* и другие. Кроме того, существует многочисленная эвритермная группа видов, развивающихся летом, но и образующих в подледный период плотные скопления при наличии пищи. Это ракообразные – *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Cyclops vicinus*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *Bosmina longirostris*; коловратки: *Kellicottia longispina*, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Synchaeta oblonga*, *Asplanchna priodonta* и др. (Ривьер, 1987; Современная экологическая..., 2000).

Зимний холододлюбивый комплекс, активизируется после становления льда, имеет максимум развития в марте–апреле, но некоторое время существует после вскрытия водоема в центральных участках озеровидных плесов, представляя собой кормовой ресурс до появления летнего сообщества.

С точки зрения зоогеографического расселения видов и их происхождения, в Рыбинском водохранилище преобладает бореально-арктический комплекс. Основная часть водохранилища – Шекснинский плес, Главная озеровидная часть водоема, включающая нижний участок Моложского и Приплотинный плес (располагающийся по руслу Шексны) – находилась и находится под влиянием стока р. Шексны из оз. Белого (зона южной тайги, северо-западный лимнофаунистический регион). Небольшой по объему Волжский плес населен сообществом центрального региона. Сток р. Мологи, протекающей по бедным песчаным почвам, всегда был беден зоопланктоном. В настоящее время Моложский плес не имеет особенностей и заселен сообществом, характерным для Главного плеса. Однако Моложский плес менее других подвергался эвтрофированию и загрязнению, и здесь более высокая численность α - β -мезосапробных форм (Ривьер, 1993, 1998).

Представление о горизонтальном распределении зоопланктеров, наблюдения за образованием сгущений организмов, их плотных пятен, сформированных интенсивным размножением отдельных видов, помогает понять передвижения планктоноядных рыб, образова-

ние их нагульных скоплений в зонах особенно высоких биомасс кормовых ракообразных.

Исследования горизонтального распределения в Главном плесе 2 июля 1985 г. за один световой день на 31-й станции были проведены в период позднего прогрева водохранилища. Температура составляла на отдельных станциях 14–16 °С, в Волжском плесе – 17 °С, что на 3–5 °С ниже среднегодовой величины для начала июля. Прозрачность, в связи с задержкой гидробиологических процессов была высокой, – 140–150 см (Главный плес) и 120 см (южные участки Шекснинского). Зоопланктон в период съемки сохранял черты весеннего сообщества. Среди коловраток доминировал *Conochilus hippocrepis*, среди веслоногих – молодь *Cyclops kolensis* (до 125 тыс. экз./м³) и оставшиеся еще в живых взрослые особи (до 10 тыс. экз./м³); среди ветвистоусых – *Bosmina longispina*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*.

Горизонтальное распределение *Conochilus hippocrepis* характеризовалось значительной неравномерностью (рис. 1, А). Наиболее развит конохилкус (численность более 100 тыс. экз./м³) был на Моложской акватории. К устью р. Мологи численность этого пелагобионта снижалась и в Волжском плесе составляла всего до 20 тыс. экз./м³. Акватория с такой низкой плотностью занимала всю Шекснинскую часть Главного плеса, лишь на границе Главного и Шекснинского плесов коловратки образовывали скопление над руслом Шексны против ст. Средний Двор.

Bosmina longispina заселяла весь Главный плес, кроме акватории над руслом р. Мологи, от устья р. Чеснава до устья р. Мологи; в Волжском плесе этот вид малочислен. На всей акватории, заселенной *B. longispina* с биомассой 1–2 г/м³, располагалось несколько пятен с особенно высокой плотностью босмин – до 3 г/м³. Исследования застали первый максимум босмин (рис. 1, Б).

Горизонтальное распределение *Daphnia longispina* и *Bosmina longispina* оказались сходными в общих чертах, но биомасса дафний была несколько ниже. Пятна повышенной плотности были меньше по размеру и расположены на границах Моложского и Шекснинского плесов с Главным (рис. 1, В).

Daphnia cristata присутствовала в планктоне наравне с *Cyclops kolensis* в результате слабого прогрева водохранилища, не типичного для середины лета.

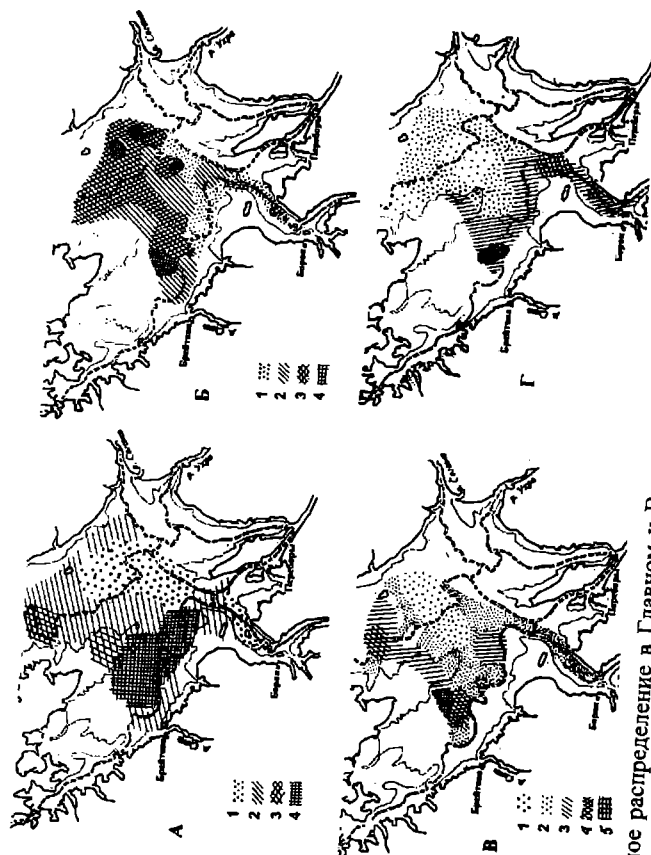


Рис. 1. Горизонтальное распределение в Главном и Волжском плесах Рыбинского водохранилища в июле 1985 г. *Copocheilus hippogrepsis* (А), *Bosmina longispina* (Б), *Daphnia longispina* (В), *D. cristata* (Г). А: 1 – до 20 тыс. экз./м³, 2 – 21–50 тыс. экз./м³, 3 – 51–100 тыс. экз./м³, 4 – >100 тыс. экз./м³; Б: 1 – 0.1–0.5 г/м³, 2 – 0.6–1 г/м³, 3 – 1.1–2 г/м³, 4 – 2.1–3 г/м³; В: 1 – 0.1–0.5 г/м³, 2 – 0.6–1 г/м³, 3 – 1.1–2 г/м³, 4 – 2.1–3 г/м³, 5 – 3.1–4 г/м³; Г: 1 – до 20 тыс. экз./м³, 2 – 21–50 тыс. экз./м³, 3 – 51–100 тыс. экз./м³, 4 – >100 тыс. экз./м³.

Небольшая акватория с высокой биомассой *Daphnia cristata* располагалась на южной границе Моложского плеса против устья р. Сить и в районе затопленного устья р. Мологи (рис. 1, Г).

Главный плес в начале июля 1985 г. был населен обильным зоопланктоном. Обширные акватории имели биомассу около 4 г/м^3 , которую в основном создавали крупные избираемые рыбами объекты: *D. cristata* и *D. longispina*. Особенно высокие биомассы регистрировались западнее Бабинских островов – 6 г/м^3 (босмина – 3.1 г/м^3 ; дафнии – 1 г/м^3). На более обширной акватории от устья р. Сить до устья р. Чеснава (диаметром около 12 км) биомассы достигали – 8.7 г/м^3 . Зоопланктон был представлен босминой – 3.6 г/м^3 и дафниями – 3.7 г/м^3 ; ближе к руслу Мологи биомасса оставалась высокой – 7.95 г/м^3 . Ее образовывала *Bosmina longispina* – 3.2 г/м^3 (численность особей – $53.5 \text{ тыс. экз./м}^3$) и дафнии – 2.6 г/м^3 (рис. 2).

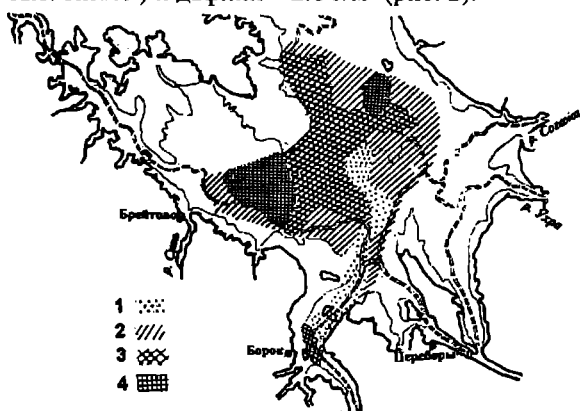


Рис. 2. Горизонтальное распределение общей биомассы зоопланктона в июле 1985 г. 1 – $1-2 \text{ г/м}^3$, 2 – $2.1-3 \text{ г/м}^3$, 3 – $3.1-4 \text{ г/м}^3$, 4 – $4.1-8 \text{ г/м}^3$.

Численность наиболее избираемого битотрефа была на этих станциях невелика – $20-70 \text{ экз./м}^3$, что не явилось результатом его выедания, а связано с самым началом интенсивного размножения этого вида в связи со слабым прогревом водоема.

На всей акватории исследований отмечена *Heterocope appendiculata*. Обычно на станциях численность этого избираемого пищевого объекта не более 100 экз./м^3 , однако на станции с биомассой 7.95 г/м^3 численность этой крупной темориды достигала 1120 экз./м^3 , хотя биомасса при этом невелика – 0.21 г/м^3 . В середине июля 1987 г.

биомасса при этом невелика — 0.21 г/м^3 . В середине июля 1987 г. при холодной затяжной весне и низкой температуре воды (всего $17.8\text{--}18.8^\circ\text{C}$) на полигоне (пограничная акватория Моложского и Главного плесов) размером около 6 км^2 была произведена съемка зоопланктона. Сбор материала проводили на 12 станциях с глубиной от 6 до 15 м; станции 12–15 м расположены над руслом р. Мологи. Исследования застали период ранне-летнего пика развития зоопланктона, когда обычно доминируют коловратки р. *Conochilus*, а ветвистоусые только приступают к интенсивному размножению. Среди них в период исследований наибольшего развития достигла *Bosmina longispina*; (хотя наибольшая численность — всего 1000 экз./м^3). *Bythotrephes* встречался в количестве $100\text{--}400 \text{ экз./м}^3$. Биомасса зоопланктона была значительной, но основу ее образовал *Conochilus hippocrepis* (табл. 1).

Как видно из представленных данных, численность *C. hippocrepis* была необычайно велика. Это связано с установившейся штилевой погодой, когда эти колониальные коловратки быстро размножаются партеногенетически. Максимальная численность конохилиуса на отдельных точках полигона достигала $3.7 \text{ млн. экз./м}^3$, минимальная — $750 \text{ тыс. экз./м}^3$. Плотность распределения не зависела от глубины. Среднее число особей в колонии составляло 50; таким образом, в 1 м^3 насчитывалось 74 тыс. колоний или 74 колонии в 1 л. При этом численность ветвистоусых была всего $3.5 \text{ тыс. экз./м}^3$ (3.5 экз. в 1 л), а веслоногих — $3.41 \text{ тыс. экз./м}^3$ (3.4 экз. в 1 л). Избираемые кормовые объекты: битотреф имел плотность — 120 экз./м^3 , лептодора — 20 экз./м^3 ; наиболее крупная *Bosmina longispina* — 1056 экз./м^3 , а крупные дафнии — не более 400 экз./м^3 .

Потребление рыбами-планктофагами *Conochilus hippocrepis* (хотя его колонии крупные и имеют размеры — от 280 до 700 мкм) отмечается редко. Колонии почти не окрашены, быстро перевариваются, плохо различаются в пищевом комке из-за отсутствия заметных скелетных образований. Однако по данным некоторых исследователей, у только что пойманных особей снетка и корюшки конохилиус составлял до 17%, у ряпушки — до 20% (Пихтова, 1981). Следовательно, он был избираемой пищей, хотя его доля в общей биомассе зоопланктона составляла всего 9%. Не подлежит сомнению, что при плотности конохилиуса 70 колоний в л и численности всех ракообразных всего 7 экз./л, колонии должны потребляться молодью мирных пелагических рыб.

Таблица 1. Биомасса зоопланктона и *Copechilus hippocrepis* в июле 1987 г.

Глубина, м	6	7	9	10	10	11	11	11	12	14	15
Температура, °С	18.4	18.4	18.4	18.2	18.6	18.2	18.8	18.2	18.2	18.6	18.8
<i>Copechilus hippocrepis</i>	1315*	1937.5	740	1085	3750	1362.5	900	1250	2040.6	750	2425
	1.97	2.91	1.11	1.63	5.63	2.04	1.35	1.88	3.06	1.13	3.69
Cladocera	0.9	1.5	0.9	0.7	1.24	0.7	1.3	0.6	1.25	2.2	1.2
	0.22	0.14	0.13	0.22	0.07	0.08	0.16	0.4	0.2	0.25	0.17
Общий зоопланктон	1345.7	2170.4	832	1259.7	3882.6	1511.9	920	1419	2140.5	849	2454
	2.24	3.41	1.35	2.15	6.08	2.21	1.54	2.6	3.31	1.35	3.86
% <i>Copechilus</i> от общей численности зоопланктеров	97.7	89.2	88.9	86.1	96.6	90.1	97.8	88.0	95.3	88.8	98.8

Примечание. * Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

Пищевые ресурсы снетка, ряпушки, окуня при таком составе зоопланктона невелики, но относительно мало отличаются от того, что наблюдалось в Волжском плесе в августе 2000 г. (см. стр. 264).

Последняя подробная съемка горизонтального распределения была осуществлена в конце июля – начале августа 1989 г. Сетка станций (около 100 точек) охватывала не только Главный плес, по речные плесы и прибрежные участки. Исследования проведены в середине лета в типичный период летней стагнации: при штилевой погоде и температуре воды 22–25 °С, что было значительно выше среднелетней температуры (19.3 °С). Весенне-летний пик с доминированием *C. hippocrepsis* и *Bosmina longispina* миновал. Численность конохилюса не превышала 30 тыс. экз./м³, его небольшие скопления отмечены в районе ст. Городок и в пограничных участках Главного плеса с речными. Численность битотрефа в период наблюдений была максимальной (до 500–1000 экз./м³). Скопления битотрефа отмечены на тех же участках, где регистрировался *Conochilus*, т.к. эти виды – типичные пелагиобионты (рис. 3).

Величины общей биомассы достигали 5–8 г/м³, по наибольшие показатели наблюдались не на тех участках, где они были в период первого весенне-летнего максимума. Главный плес и его пограничные акватории с речными имели биомассу 1–2 г/м³. Наибольшие биомассы – 3–8 г/м³ – отмечались в эвтрофных зонах (ниже городов Череповец и Весьегонск), в зоне седиментации крупных притоков – Сить, Лама, Ухра и др. (рис. 3).

В эвтрофной зоне ниже г. Череповца пятна наиболее высоких величин биомассы были невелики в диаметре (около 2–3.5 км). Биомасса до 8 г/м³ состояла из совсем иных организмов, чем в Главном плесе, в основном из мелких видов, развитие которых связано с эвтрофирующим влиянием городских и промышленных стоков. В зоне эвтрофирования (ст. Любец) наблюдалась низкая прозрачность (40–60 см, взвесь 66 мг/л), количество детрита в 3 раза выше, чем в центре (ст. Городок, где прозрачность 170 см, взвесь 21.4). На ст. Любец количество мелких фильтраторов (*Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*) – около 2.1 г/м³. Здесь значительная численность коловраток α -мезосапробов – представителей р. *Brachionus*, простейших, синезеленых, зеленых и эвгленовых водорослей (3.03 г/м³), тогда как биомасса крупных ракообразных (*Leptodora*, *Bythotrephes*, *Cyclops*) составляет всего 0.51 г/м³.

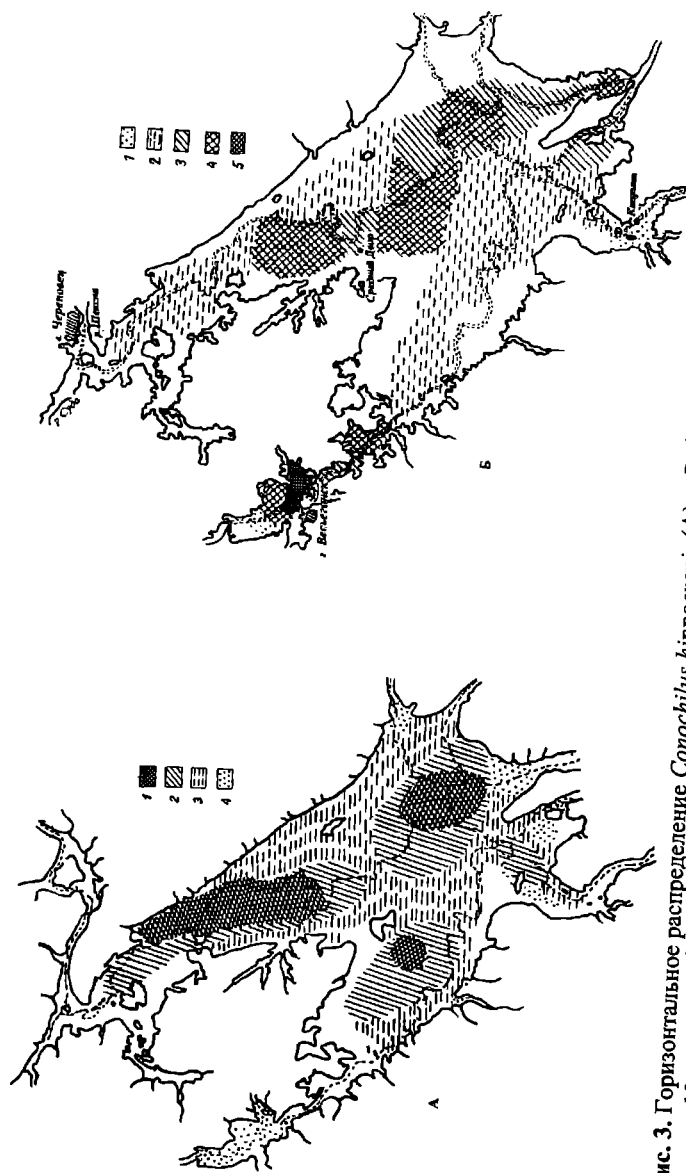


Рис. 3. Горизонтальное распределение *Coposchilus hippocrepis* (А) и *Vukhoterpes* (Б) в июле-августе 1989 г. А: 1 – 30–10 тыс. экз./м²; 2 – 11–5 тыс. экз./м²; 3 – 4–1 тыс. экз./м²; 4 – менее 1 тыс. экз./м²; Б: 1 – менее 1 тыс. экз./м²; 2 – 21–50 экз./м²; 3 – 51–100 экз./м²; 4 – 101–200 экз./м²; 5 – более 500 экз./м².

На ст. Городок количество этих же видов (0.52 г/м^3) составляет 17.5% от мирной части, тогда как на ст. Любец – 13.2%. Состав зоопланктона в Главном плесе был более ценен с точки зрения избираемых кормовых объектов, чем в эвтрофных зонах. Нужно отметить, что плотность зоопланктона в конце 80-х гг. была значительно выше, чем в конце 50-х. Пятна высокой плотности многократно увеличивались в размерах, а зоны с минимальной биомассой в Главном плесе сократились приблизительно в 5 раз (рис. 3, 4).

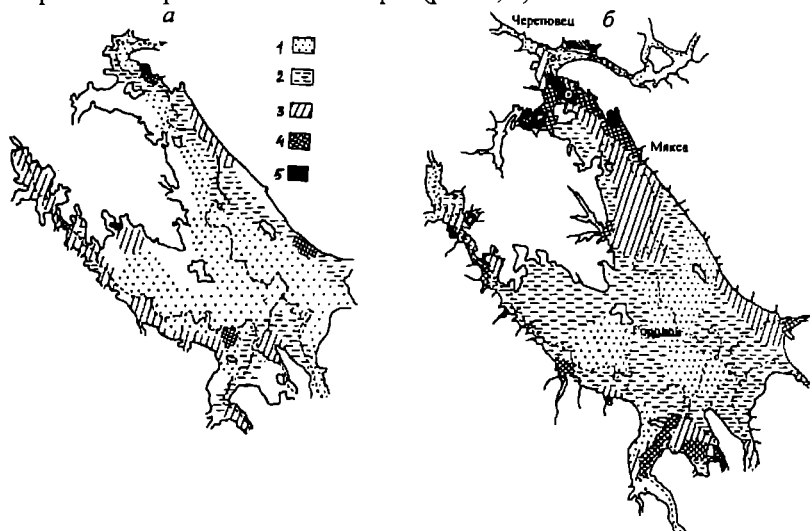


Рис. 4. Пространственное распределение биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в июле-августе 1959 г. (а) и в 1989 г. (б). 1 – $0.1-0.5 \text{ г/м}^3$, 2 – $0.6-1 \text{ г/м}^3$, 3 – $1.1-1.5 \text{ г/м}^3$, 4 – $1.6-2 \text{ г/м}^3$, 5 – $2.1-8 \text{ г/м}^3$.

Вероятно, на условия успешного питания, охоты за крупными организмами влияет состояние самой водной среды, прозрачность воды, наличие в ней взвеси, бактерий, микроводорослей, ее загрязнение сточными водами. Однако прямых наблюдений за этими факторами и интенсивностью питания рыб планктофагов нет. Известно лишь, что наибольшие скопления рыб в Шекснинском плесе регистрировались значительно южнее ст. Любец – против Мяска и о. Леушинского (Пермитин, Половков, 1978), где плотность зоопланктона ниже.

Распределение зоопланктона в подледный период изучали на Рыбинском водохранилище в 1978–1985 гг. Подо льдом песчаные мелководья во второй половине зимы лишены зоопланктона, основные скопления которого располагаются в придонных слоях по руслам рек Мологи и Шексны, особенно в излучинах русла, где проточность практически отсутствует. Зимние сообщества на 85–97% состояли из популяций *Cyclops kolensis*, образующих иногда скопления до 60 г/м³. Значительная биомасса зимой наблюдалась у *Daphnia longispina* и *D. cristata* (до 2.2 г/м³). В некоторые зимы в планктоне в значительном количестве присутствовали диаптомусы. Значительные величины биомассы образовывала также крупная коловратка *Conochiloides natans* (до 0.54 г/м³). О потреблении зимнего зоопланктона холодолюбивыми рыбами и их личинками (ряпушкой, налимом) сведений нет.

Ранней весной после вскрытия водоема, под действием волнового перемешивания придонные и металимниальные скопления зоопланктеров разрушались. Наиболее многочисленный *Cyclops kolensis* распределялся в поверхностном слое в Главном плесе. Его плотность максимальна в центре плеса (до 10–12 тыс. экз./м³); по направлению к берегам численность снижалась, на песчаных мелководьях циклопы отсутствовали. В период наиболее интенсивного размножения (до середины июня) кольский циклоп оставался массовым, крупным, поедаемым объектом до появления летних форм. Его запасы в Главном плесе в мае составляли более 4.5 тыс. т (Ривьер, 1987).

С 1956 по 1997 гг. в период открытой воды велись регулярные (дважды в месяц) исследования зоопланктона на 6 станциях. В 1976–1987 гг. ежемесячно были произведены исследования в подледный период на этих же станциях, а также в течение указанных 10 лет более часто на одной станции в Главном плесе (русло р. Мологи против д. Бор-Дорки).

При обработке проб зоопланктона все организмы определяли до вида, вычислялась численность и вес (биомасса) каждого вида, отдельных групп зоопланктеров и всего зоопланктона в целом.

В зоопланктон (мезозоопланктон) входят три группы планктонных организмов: коловратки, ракообразные – веслоногие и ветвистоусые. Коловратки размножаются партеногенетически, молодь их рождается относительно крупной; продолжительность жизни в период открытой воды меньше месяца. Численность и биомасса коловраток нарастают и снижаются скоротечно (коэффициент корреляции между

этими величинами $r = 0.71$). *Copepoda* размножаются исключительно половым путем, их новорожденная молодежь очень мала, период роста и развития включает до 14 стадий, жизненный цикл от 2–4 месяцев до года. Численность *Copepoda* слабо коррелирует с биомассой особенно в период размножения, когда в популяции присутствует масса науплиев. *Cladocera* также размножаются партеногенетически, их молодежь относительно крупная. Коэффициент корреляции между численностью и биомассой *Cladocera* высок ($r = 0.95$).

До 70-х гг. среднесезонные величины биомассы *Copepoda* и *Cladocera* в некоторые годы были близки между собой (1956, 1958, 1962, 1968, 1969), в редких случаях биомасса *Copepoda* превышала количество ветвистоусых (1961, 1966). Биомасса ветвистоусых от общей биомассы всего зоопланктона составляла 43%, с колебаниями от 23 до 60% (табл. 2).

С начала 70-х гг. биомасса ветвистоусых и их доля в общем количестве зоопланктона возрастала, что отразилось и на общей биомассе сообщества (рис. 5). За десятилетие (1971–1980 гг.) среднее количество ветвистоусых возросла до 55%, с 1981 по 1990 гг. достигло 70% и в дальнейшие 7 лет составляло около 68% (табл. 2).

С начала 80-х гг. количество ветвистоусых стало резко возрастать до $1\text{--}1.37 \text{ г/м}^3$, что превышало общую биомассу зоопланктона за весь предыдущий период исследований. Биомасса *Cladocera* стала превосходить биомассу *Copepoda* в 3–5 раз. Увеличение всего зоопланктона произошло за счет увеличения биомассы ветвистоусых, наиболее потребляемых рыбами пищевых объектов. Повышение количества ветвистоусых – свидетельство снижения потребления зоопланктона рыбами, когда воздействие планктофагов не отражается на уровне развития даже наиболее потребляемых объектов. Одним из доказательств этому – возрастание численности крупного пищевого объекта *Bosmina longispina* (Экологические проблемы..., 2001).

Подъем биомассы за почти 40-летний период исследований происходил скачкообразно. С конца 60-х гг. наблюдалось первое повышение биомассы. Это было связано с антропогенным эвтрофированием, воздействием промстоков и развитием сельского хозяйства, но, видимо, более с изменением биостока р. Шексны после ее зарегулирования в 1963 г. Зоопланктон Шекснинского водохранилища сложился в течение 3 лет под воздействием оз. Белого.

Таблица 2. Многолетние количественные показатели зоопланктона Рыбинского водохранилища

Годы	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Copepoda+Cladocera	Весь зоопланктон	Запас зоопланктона (среднее за год), тыс. тонн	Объем водохранилища (среднее за год), км ³
1956	<u>67.6</u> 0.04	18.6 0.11	6.0 0.15	24.6 0.26	<u>92.2</u> 0.30	5.4	18.16
1957	<u>39.4</u> 0.5	15.0 0.11	7.2 0.21	22.2 0.32	<u>61.6</u> 0.37	7.9	21.34
1958	<u>110.8</u> 0.23	15.6 0.10	12.9 0.10	28.5 0.20	<u>139.3</u> 0.43	8.6	19.94
1959	<u>73.3</u> 0.18	16.8 0.08	7.6 0.19	24.4 0.27	<u>97.7</u> 0.45	9.2	20.55
1960	<u>107.1</u> 0.14	24.5 0.19	14.4 0.36	38.9 0.55	<u>146.0</u> 0.59	10.6	15.43
1961	<u>75.5</u> 0.14	26.9 0.15	9.8 0.10	36.7 0.25	<u>112.2</u> 0.39	8.4	21.58
1962	<u>54.5</u> 0.09	20.5 0.12	12.1 0.16	32.6 0.28	<u>87.1</u> 0.37	7.7	20.73
1963	<u>58.7</u> 0.13	25.0 0.21	9.6 0.35	34.6 0.56	<u>93.3</u> 0.69	13.3	19.20
1964	<u>92.7</u> 0.17	21.7 0.19	14.9 0.28	36.6 0.47	<u>129.3</u> 0.64	9.7	15.20
1965	<u>36.5</u> 0.09	20.0 0.11	8.9 0.18	28.9 0.29	<u>65.4</u> 0.38	7.2	18.82
1966	<u>26.9</u> 0.05	8.6 0.12	1.4 0.08	10.0 0.20	<u>36.9</u> 0.25	5.0	19.95
1967	<u>39.6</u> 0.06	10.1 0.15	4.2 0.29	14.3 0.44	<u>53.9</u> 0.50	9.3	18.62

1970	46.2 0.09	12.3 0.13	11.3 0.33	23.6 0.46	69.8 0.55	12.1	19.59
1971	100.3 0.18	18.9 0.22	12.4 0.28	31.3 0.50	131.6 0.68	11.9	17.81
1972	77.5 0.21	20.4 0.22	13.2 0.37	33.6 0.59	111.0 0.80	11.9	14.90
1973	58.1 0.14	11.4 0.14	12.0 0.22	23.4 0.36	81.5 0.49	6.8	13.79
1974	46.2 0.19	16.5 0.21	11.6 0.43	28.1 0.64	74.2 0.83	14.7	17.68
1975	21.2 0.05	19.2 0.28	9.2 0.35	28.5 0.63	49.7 0.68	10.8	15.81
1976	12.2 0.04	10.5 0.11	5.3 0.22	15.8 0.33	28.0 0.37	6.2	16.79
1977	12.9 0.05	19.0 0.22	7.1 0.34	26.1 0.56	39.0 0.61	10.3	16.82
1978	21.8 0.06	16.1 0.18	7.9 0.54	23.9 0.72	45.7 0.78	15.8	20.22
1979	17.0 0.07	20.6 0.20	8.8 0.41	29.4 0.61	47.6 0.68	12.6	18.47
1980	10.5 0.02	21.8 0.24	11.8 0.74	33.6 0.98	44.1 1.00	16.9	16.91

Годы	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Copepoda+Cladocera	Весь зоопланктон	Запас зоопланктона (среднее за год), тыс. тонн	Объем водохранилища (среднее за год), км ³
1981	<u>128.6</u> 0.18	<u>37.3</u> 0.37	<u>22.7</u> 1.37	<u>60.0</u> 1.74	<u>188.6</u> 1.93	33.8	17.52
1982	<u>22.5</u> 0.04	<u>21.4</u> 0.27	<u>16.5</u> 0.98	<u>37.9</u> 1.25	<u>60.4</u> 1.28	22.8	17.79
1983	<u>44.0</u> 0.08	<u>37.7</u> 0.41	<u>20.4</u> 1.3	<u>58.1</u> 1.71	<u>102.1</u> 1.79	36.4	20.31
1984	<u>74.3</u> 0.25	<u>39.1</u> 0.45	<u>20.1</u> 1.42	<u>59.2</u> 1.87	<u>133.5</u> 2.12	42.9	20.24
1985	<u>59.7</u> 0.11	<u>27.5</u> 0.28	<u>13.8</u> 0.92	<u>41.3</u> 1.2	<u>116.9</u> 1.31	25.7	19.61
1986	<u>47.5</u> 0.08	<u>29.4</u> 0.29	<u>8.8</u> 0.70	<u>38.1</u> 1.0	<u>85.3</u> 1.07	21.2	19.79
1987	<u>42.1</u> 0.06	<u>23.6</u> 0.3	<u>26.6</u> 1.0	<u>50.3</u> 1.27	<u>92.4</u> 1.33	26.9	20.21
1988	<u>54.2</u> 0.07	<u>39.0</u> 0.45	<u>17.3</u> 1.27	<u>56.3</u> 1.72	<u>110.5</u> 1.79	32.4	18.10
1989	<u>39.3</u> 0.05	<u>39.6</u> 0.47	<u>23.2</u> 1.35	<u>62.8</u> 1.82	<u>102.1</u> 1.87	32.9	17.59
1990	<u>49.2</u> 0.08	<u>52.5</u> 0.91	<u>11.5</u> 0.80	<u>64.0</u> 1.30	<u>113.2</u> 1.38	30.4	22.05
1991	<u>69.4</u> 0.09	<u>30.4</u> 0.32	<u>16.2</u> 0.85	<u>46.6</u> 1.17	<u>116.0</u> 1.26	26.0	20.66
1992	<u>34.9</u> 0.07	<u>22.7</u> 0.29	<u>15.2</u> 0.88	<u>37.9</u> 1.17	<u>72.8</u> 1.24	21.5	17.33
1993	<u>33.7</u> 0.05	<u>28.1</u> 0.32	<u>13.9</u> 0.83	<u>42.0</u> 1.15	<u>75.7</u> 1.20	23.1	19.28

Годы	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Copepoda+Cladocera	Весь зоопланктон	Запас зоопланктона (среднее за год), тыс. тонн	Объем водохранилища (среднее за год), км ³
1994	<u>32.5</u> 0.05	<u>21.9</u> 0.24	<u>15.5</u> 0.65	<u>37.4</u> 0.89	<u>71.5</u> 0.92	15.8	17.13
1995	<u>33.2</u> 0.05	<u>25.3</u> 0.30	<u>19.1</u> 0.90	<u>44.4</u> 1.20	<u>77.6</u> 1.25	20.6	16.45
1996	<u>74.1</u> 0.12	<u>37.2</u> 0.32	<u>8.5</u> 0.5	<u>45.7</u> 0.82	<u>119.8</u> 0.92	12.9	13.99
1997	<u>31.1</u> 0.04	<u>30.4</u> 0.32	<u>13.0</u> 0.79	<u>43.4</u> 1.11	<u>74.5</u> 1.15	21.1	18.37

Примечание. * Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³/.

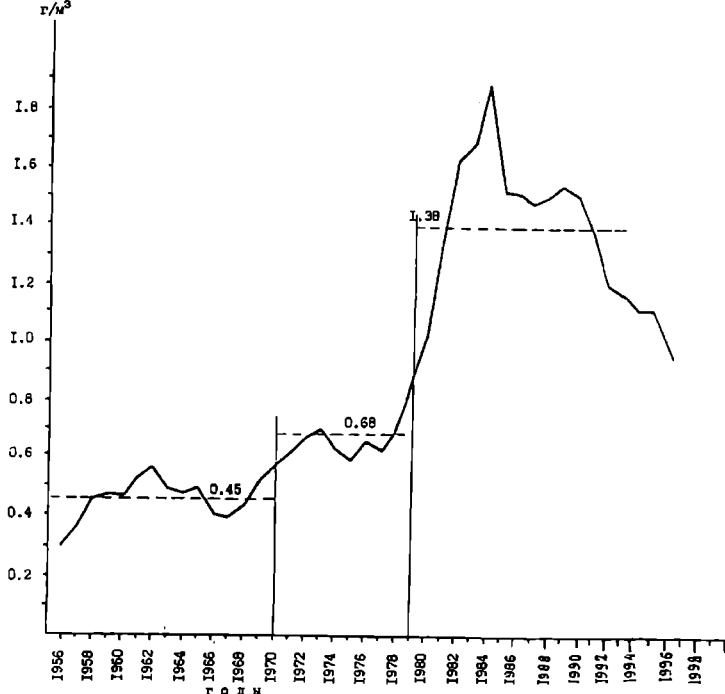


Рис. 5. Многолетняя динамика биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища (метод скользящей средней при 5-летнем усреднении).

Если до 1963 г. в стоке р. Шексны в Рыбинское водохранилище озеровидные формы встречались как исключение, то после формирования богатого зоопланктона Сизьменского расширения и приплотинного плеса, лимнические формы в большом количестве стали поступать в Шекснинский плес, обогащая его и весь водоем в целом. Колебания средней биомассы в 70-х гг. происходило уже на другом уровне. Особенно высокие величины наблюдались в маловодные и жаркие 1972–73 гг.; в годы с пониженными летними температурами воды (1976–1978 гг.) количество зоопланктона понижалось. В начале 80-х гг. регистрировалось резкое повышение биомассы, возрастание роли ветвистоусых (до 71–74%); отмечались самые высокие за весь период среднесезонные общие биомассы около 2.12 г/м^3 (1984 г.); в среднем – 1.55 г/м^3 (табл. 2).

В начале 90-х гг. произошло снижение биомассы зоопланктона до величины около 1 г/м^3 , однако преобладающее развитие ветвистых и их доли в образовании среднесезонной биомассы осталось высоким (около 68%). Некоторое снижение среднесезонной величины общей биомассы в какой-то степени связано с резким сокращением земледелия, животноводства, применения минеральных и органических удобрений.

В 50-х и начале 60-х гг. была замечена обратная зависимость между объемом водохранилища и величиной среднесезонной биомассы (Рыбинское водохранилище, 1972). Это связывали с «эффектом разбавления». Вполне вероятно, что насыщение среды огромного водохранилища покоящимися стадиями зоопланктона происходило достаточно длительное время (более продолжительное, чем, например, Шекснинского и Горьковского водохранилищ, имеющих в верховьях водоемы – доноры). В дальнейшем такая связь исчезла. С 70-х гг. биомасса зоопланктона продолжала возрастать, зоопланктеры имели уже достаточное количество «семян», чтобы заселить всю толщу воды и при максимальных объемах водохранилища.

Была рассчитана ориентировочная величина запаса зоопланктона в общем объеме водохранилища за каждый год исследований. Были приняты три градации величины объема водохранилища: малый объем – $15\text{--}16 \text{ км}^3$, которые регистрировались в 1960, 1964, 1972, 1973, 1975, 1995 и 1996 гг., когда запасы зоопланктона были всего 6.8–12 тыс. т, средний объем – $17\text{--}18 \text{ км}^3$, наблюдался в 17 случаях и наибольший объем – $19\text{--}20 \text{ км}^3$, отмеченный в 16 случаях. Начиная с 70-х гг. коэффициент корреляции между объемом водоема и запасом зоопланктона оказался положительным ($K = +64$). Отмечена определенная тенденция возрастания запасов зоопланктона в годы с высоким уровнем воды и максимальным объемом водоема (1983, 1984, 1990 гг.). В эти годы запасы зоопланктона составляли 36.4; 42.9; 30.4 тыс. т (рис. 6).

В последнее десятилетие мониторинг зоопланктона Рыбинского водохранилища был нарушен. Однако исследования зоопланктона в определенные сроки развития с учетом почти полувекового опыта его изучения позволяют с достаточной долей определенности констатировать, что колебания в видовом составе, соотношении групп и общей биомассы не выходят за пределы ранее известных величин.

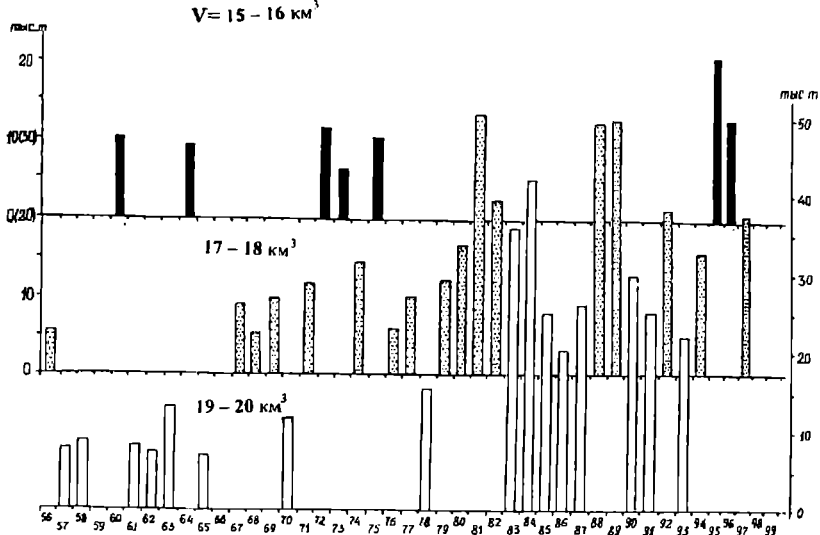


Рис. 6. Запасы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в зависимости от его объема (по оси ординат – тыс. т; цифры над столбиками – объем водохранилища).

Подробно изучали начальный период развития зоопланктона в апреле–мае 2003–2005 гг. В апреле (5–6.IV.2005) под ледовым покровом при характерной для подледного периода обратной температурной стратификации ($2.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ – у дна; $0\text{--}0.04\text{ }^{\circ}\text{C}$ – у поверхности), часть популяции массового весеннего вида – *Cyclops kolensis* была сосредоточена у дна (6000 экз./м^3), а также поднялась для размножения к нижней кромке льда, где рачков было 5400 экз./м^3 . Отмечены первые вылупления холодолюбивых *Daphnia cristata*. В предыдущие годы исследований именно в Главном плесе ранней весной зоопланктон несравненно богаче и представляет кормовую ценность, так как состоит из крупных ракообразных – р. *Eudiaptomus* и *Cyclops kolensis*.

В 2004 г. зоопланктон изучали в Главном плесе 5–7 и 19–20 мая. В начале мая наибольший прогрев составлял $12.8\text{ }^{\circ}\text{C}$, наименьший – $7.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (табл. 3).

Таблица 3. Количественные показатели зоопланктона Рыбинского водохранилища в мае 2004 г.

Плес Станция	Прозрач- ность, см	Т, °С	Численность, тыс. экз./м ³				Биомасса, г/м ³
			Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Общая	
Волжский Коприно	220	$\frac{11^*}{8}$	0.25	0.79	0.54	1.58	0.04
Молога	170	$\frac{12.8}{4.8}$	0.08	0.88	0.08	1.04	0.03
Главный Средний Двор	160	$\frac{10.8}{4.5}$	0.36	6.9	0.82	8.08	0.38
Наволоч	170	$\frac{7.2}{3.4}$	1.36	7.7	0.56	9.62	0.41
Брейтово	80	$\frac{10.3}{6.5}$	0.56	2.8	0.19	3.55	0.11
Моложский Устье р. Сить	–	–	0.37	0.86	0.18	1.41	0.03
Устье р. Сбсла	–	–	0.08	1.27	0.14	1.5	0.042

Примечание. * – Числитель – поверхность, знаменатель – дно.

Популяции циклопов и диаптомусов активно размножались; *C. kolensis* несколько отставал в развитии. Структура популяций видов (в %) на ст. Наволоч выглядела по-разному:

Виды	Copepodit, IV–V	♀ со спер- мато- фором	♀ с яй- цами	♂♂	Численность, экз./м ³	Биомасса, г/м ³
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0	25	15	60	2.53	0.22
<i>Cyclops kolensis</i>	17.2	37.7	2.1	43	4.03	0.19

Размеры рачков, размножающихся весной, максимальны: самки диаптомуса имеют длину 1.35–1.5 мм, самки кольского циклопа – 1.1–1.3 мм. В начале мая в водоеме появляются Cladocera, первыми вылупляются особи *Bosmina longispina* (до 600 экз./м³), вторыми – *Daphnia longispina* (до 30 экз./м³).

Исследования весеннего зоопланктона были продолжены 19 мая.

Холодная ветреная погода не способствовала прогреву воды, но температура по вертикали выровнялась (7.2 °С – у поверхности и 6.9 °С – у дна). Количество самого многочисленного вида оставалось сходным, однако почти вся популяция созрела и приступила к активному размножению; структура популяции (%) *Cyclops kolensis* на ст. Средний Двор различалась в начале и конце мая (%):

Дата	Copepodit	♀ без яиц	♀ с яйцами	♂♂	Численность, экз./м ³
5 мая	22	35.6	1.5	40.9	3120
19 мая	7.4	25.4	32.0	35.2	2400

Отдельные районы водохранилища ранней весной значительно разнятся в количестве зоопланктона (табл. 3). Наибольшие величины биомассы наблюдаются в центре за счет присутствия здесь перезимовавших, активно размножающихся популяций р. *Eudiaptomus* и *Cyclops kolensis*. В период весеннего прогрева в устьевых участках рек (Сить, Себла) зоопланктон количественно беднее, но гораздо разнообразнее за счет видов, приносимых из болот и временных водосмов, а также присутствия коловраток и придонных ракообразных (*Testudinella*, *Lepadella*, *Lecane*, *Euchlanis*, *Cyclops strenuus*, *Alonella*, *Acroperus*). В открытых акваториях Главного плеса видовой состав стабилен и содержит типичные пелагические формы (*Kellicottia*, *Keratella*, *Synchaeta*, *Cyclops vicinus*, *C. kolensis*, *Eudiaptomus*, *Bosmina longispina*, *Daphnia longispina* и др.).

В Рыбинском водохранилище, в его озеровидном Главном плесе ранней весной складывается как бы парадоксальная ситуация. Наиболее прогретые речные участки имеют многочисленный, но мелкоразмерный зоопланктон, представленный в основном коловратками, а в центре водоема, где температуры минимальны, зоопланктон содержит крупных, ценных в кормовом отношении ракообразных (табл. 3). Такие условия питания благоприятны только для рыб-пелагиобиев с пониженным температурным оптимумом. Видимо, холодные центральные водные массы Рыбинского водохранилища ранней весной мало используются как нагульные акватории.

В июле–августе 1997 г., августе 2000 и 2003 гг. изучение зоопланктона проводили только на станциях Коприно, Молога и Брейтово.

В первую половину лета зоопланктон на этих станциях был богат, основу его биомассы образовывали ветвистоусые:

Станция	Коприно	Молога	Брейтово	
Дата	9 VII 1997	28 VI 2000	9 VII 1997	2 VII 2000
Общая биомасса, г/м ³	3.65	1.95	4.72	3.4
Cladocera, г/м ³	3.13	1.77	4.1	3.1

Во вторую половину лета количество зоопланктона снижалось, что характерно для периода летней стагнации:

Станция	Коприно		Молога		Брейтово		
Дата	20 VIII 1997	3 VIII 2000	4 VIII 2000	6 VIII 2003	5 VIII 1997	10 VIII 2000	6 VIII 2003
Общая биомасса, г/м ³	0.5	0.35	0.87	0.36	1.02	0.09	0.35
Cladocera, г/м ³	0.26	0.1	0.57	0.21	0.26	0.06	0.64

В начале июля 1997 г. исследования на станциях Коприно и Брейтово застали сообщество зоопланктона в период первого максимума развития, когда доминировали *Bosmina longispina*, *Daphnia cucullata* (ст. Коприно) и *D. longispina*.

В августе 2000 г. на участке ст. Коприно – о. Шуморовский, несмотря на заметную проточность, количество коловраток было ничтожно (менее 1–4 тыс. экз./м³). Однако в озеровидной части (ст. Молога) количество их оказалось выше на 3 порядка за счет развития озерных форм: *Conochilus*, *Polyarthra*, *Kellicottia*. Количество ветвистоусых было невелико (6 тыс. экз./м³); преобладала и образовывала 0.49 г/м³ – 57% общей биомассы, активно размножающаяся крупная (до 1.8–2 мм) *Daphnia galeata*.

Наиболее богатый зоопланктон в начале августа 2000 г. был зарегистрирован в районе ст. Переборы, выше шлюза – 1.54 г/м³; основу биомассы образовали Cladocera – 0.82 г/м³ (*D. galeata*, *Limnoscida* и *Leptodora*) и Copepoda – 0.7 г/м³ (*Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides* и их копеподиты).

В конце июня – начале июля 2001 г. при холодной затяжной весне был обследован зоопланктон всего водохранилища. В Шекснинском плесе при прогреве всего 16.8–18.6 °С отмечалась значительная роль холодолюбивых видов (*Daphnia cristata*, *D. longiremis*) и северных вселенцев (*Bosmina longispina*, *Limnoscida frontosa*); лет-

ние формы (*Daphnia cucullata*, *Leptodora*, *Diaphanosoma*) только появились в планктоне. Так, в конце июля 2001 г. криофильный комплекс, поступаая из приплотинного плеса Шекснинского водохранилища, был основным:

Виды	Станция			
	Выше плотины Шекснинской ГЭС	Ниже плотины	Любец	Мякса
Криофильные (К) <i>Daphnia (D. cristata,</i> <i>D. longiremis)</i>	<u>9.5*</u> 0.35	<u>15.8</u> 0.65	<u>9.3</u> 0.34	<u>2.6</u> 0.13
Северные вселенцы (С) <i>Bosmina longispina,</i> <i>Limnospida)</i>	<u>9.8</u> 0.58	<u>5.6</u> 0.55	<u>24.4</u> 1.46	<u>31.0</u> 1.8
Летние пелагобионты (Л) (<i>Daphnia cucullata,</i> <i>Leptodora, Diaphano-</i> <i>soma)</i>	<u>0.8</u> 0.05	<u>1.8</u> 0.02	<u>0.35</u> 0.015	<u>0.7</u> 0.011

Примечание. * – Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

В низовьях Шекснинского плеса (ст. Мякса) роль криофильного комплекса уменьшалась, возрастала роль северных вселенцев, однако биомасса летних пелагобионтов оставалась низкой. Заметная роль криофильного комплекса в этот же период отмечалась в северных акваториях Главного плеса (у Центрального мыса и на русле р. Мологи против устья р. Сить). Здесь, кроме *Daphnia longiremis* (0.5 тыс. экз./м³), встречена зимняя коловратка *Synchaeta lakowitziana* (0.5–2.5 тыс. экз./м³).

По сравнению с Шекснинским плесом в остальных регионах роль криофильного комплекса и северных вселенцев была значительно ниже, возрастала доля теплолюбивых ракообразных. В южных акваториях (Волжском и Приплотинном плесах) в эти же сроки, биомасса летних форм была на порядок выше:

Виды	Станции	
	Коприно	Глебово
(К)	3.7 / 0.18	7.8 / 0.39
(С)	2.6 / 0.25	6.1 / 0.6
(Л)	1.7 / 0.12	10.03 / 1.2

Пограничная акватория Волжского и Главного плесов – зона седиментации обычно характеризуется наиболее богатым зоопланктоном (Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер, 1993). В период исследований (20 июня – 2 июля 2001 г.) высокие биомассы зоопланктона, массовое развитие *Conochilus hippocreps* и *Bosmina longispina* определялось штилевой погодой и высокой температурой воды – 21–24 °С. Присутствие в планктоне в этом регионе крупных планктонных форм – дафний, босмин и колоний *Conochilus*, высокие биомассы зоопланктона позволяют определить этот участок как наиболее благоприятный для нагула молоди и планктоноядных рыб. Высокие показатели индекса разнообразия (3.1–3.98) и низкие индекса сапробности (1.27–1.35) характеризовали этот регион как незагрязненный, а сообщество как разнообразное. Общее число видов здесь колебалось от 28 до 33 (табл. 4, 5).

Таблица 4. Показатели зоопланктона Волжского плеса в июне–июле 2001 г.

Группы, виды	Станции		
	Глебово	Коприно	Горькая Соль
Rotatoria	<u>40.7*</u> 0.035	<u>2.9</u> 0.004	<u>338.4</u> 0.51
<i>Conochilus hippocreps</i>	<u>3.2</u> 0.005	<u>0.7</u> 0.001	<u>263.4</u> 0.39
Copepoda	<u>37.5</u> <u>0.42</u>	<u>6.27</u> 0.14	<u>61.4</u> 0.53
Cladocera	<u>62.5</u> 3.3	<u>19.5</u> 0.9	<u>132.0</u> 5.15
<i>Bosmina longispina</i>	<u>6.06</u> 0.6	<u>2.5</u> 0.25	<u>40.0</u> 2.4
<i>B. longirostris</i>	<u>1.4</u> 0.2	<u>0.7</u> 0.01	<u>13.7</u> 0.18
<i>Daphnia cucullata</i>	<u>8.5</u> 1.2	<u>0.7</u> 0.1	<u>7.9</u> 0.39
<i>D. cristata</i>	<u>7.8</u> 0.39	<u>3.75</u> 0.18	<u>4.17</u> 0.21
Общий зоопланктон	<u>140.7</u> 3.75	<u>29.2</u> 1.08	<u>531.8</u> 6.2
Индекс Шеннона	3.98	3.95	3.1
Индекс сапробности	1.35	1.31	1.27

Примечание. * – Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

В Моложском плесе исследования велись от Весьегонского расширения до устьевого района р. Сить. Количество зоопланктона и его разнообразие возрастало от верховьев плеса к акватории, граничащей с Главным (табл. 5).

Таблица 5. Показатели зоопланктона Моложского плеса в июне–июле 2001 г.

Группы, виды	Станции			
	Весьегонское расширение	Противье	Первомайские острова	Устье р. Сить
Rotatoria	<u>10.5*</u> 0.01	<u>35.2</u> 0.03	<u>59.1</u> 0.13	<u>632.0</u> 0.74
<i>Conochilus hippocrepis</i>	<u>2.5</u> 0.004	<u>15.0</u> 0.02	<u>34.2</u> 0.05	<u>227.0</u> 0.34
Copepoda	<u>27.8</u> <u>0.12</u>	<u>60.2</u> 0.13	<u>29.26</u> 0.09	<u>133.0</u> <u>0.558</u>
Cladocera	<u>9.26</u> 0.63	<u>19.35</u> 1.06	<u>25.0</u> 1.04	<u>59.0</u> 1.87
<i>Bosmina longispina</i>	<u>0.02</u> 0.001	<u>0.55</u> 0.03	<u>5.0</u> 0.5	<u>12.5</u> 0.75
<i>B. longirostris</i>	<u>0.08</u> 0.005	<u>0.3</u> 0.02	<u>0.3</u> 0.018	<u>7.5</u> 0.1
<i>B. coregoni</i>	<u>8.5</u> 0.5	<u>2.5</u> 0.15	<u>0.13</u> 0.01	<u>2.5</u> 0.03
<i>Daphnia cucullata</i>	<u>0.01</u> 0.005	<u>5.0</u> 0.7	<u>4.16</u> 0.27	<u>3.7</u> 0.38
Общий зоопланктон	<u>47.5</u> 0.755	<u>114.8</u> 1.23	<u>113.4</u> 1.277	<u>824.0</u> 3.17
Индекс Шеннона	2.73	3.07	3.18	3.0
Индекс сапробности	1.14	1.32	1.25	1.24

Примечание. * – Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

На протяжении Моложского плеса – его речного верховья, где скорости течения измеряются от 0.1 до 0.7–0.05 м/с (ниже Первомайских островов), – до расширенных нижних акваторий, пограничных с Главным, зоопланктон значительно изменялся, приобретал лимнические черты. Ниже устья р. Сить в сообществе присутствовали коловратки р. *Conochilus*, а также *Bosmina longispina*, *Daphnia cucullata*. Численность зоопланктона значительно увеличивалась за счет интенсивного размножения здесь *Conochilus*, который совместно с ветви-

стоусыми образовывал основу биомассы. Низкие индексы сапробности характеризовали Моложский плес как олигосапробную зону. Небольшие биомассы зоопланктона в верховьях плеса и бедный видовой состав (в Вёсёгонском расширении всего 18 видов) свидетельствовали о значительной проточности по руслу Мологи. Кроме того, в верховья расширения поступали бедные зоопланктоном воды р. Мологи.

При сравнении средних величин количественного развития зоопланктона в период исследований, оказывается, что Волжский плес имеет самые высокие показатели. Менее всего развит зоопланктон в Моложском плесе (табл. 6).

Таблица 6. Количественные показатели зоопланктона в отдельных плесах Рыбинского водохранилища 21 июня – 2 июля 2001 г.

Группы зоопланктона	Волжский плес	Моложский плес	Главный плес	Приплотинный участок Главного	Шекснинский плес
Rotatoria	40.7* 0.035	59.2 0.13	167.32 0.317	254.18 0.6	119.3 0.16
Copepoda	37.5 0.42	29.3 0.097	7.67 0.072	18.4 0.192	67.1 0.825
Cladocera	62.5 3.3	25.0 1.05	30.16 0.93	82.65 1.07	19.86 0.84
Всего	140.7 3.75	113.4 1.277	205.15 1.32	355.2 1.86	206.2 1.82

Примечание. * – Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

Как видно из табл. 6, основу биомассы зоопланктона в Волжском, Моложском и Главном плесах образовывали ветвистоусые (88, 82 и 70.4% соответственно). Высокие показатели численности коловраток в приплотинном участке связаны с большой плотностью здесь *Conochilus hippocrepis* – 186.9 тыс. экз./м³ и биомассой 0.28 г/м³ и крупной *Asplanchna priodonta* – 14.5 тыс. экз./м³ и 0.29 г/м³. Значительная по сравнению с другими плесами численность веслоногих рачков отмечена в среднем участке Шекснинского плеса (ст. Торо-во). Здесь в большом количестве в сообществе присутствовала интенсивно размножающаяся популяция летнего *Mesocyclops leuckarti* (14 тыс. экз./м³) – взрослые особи и его копепоидиты III–IV стадии (18 тыс. экз./м³), а также популяция взрослых особей диаптомид *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides* – 4 тыс. экз./м³ и 0.28 г/м³.

Среди ветвистоусых по всему Главному плесу и пограничным участкам по биомассе доминировала самая крупная из босмин –

Bosmina longispina. Период исследований – конец июня, совпав с первым максимумом развития этого вида. Кроме того, многолетние наблюдения за динамикой *B. longispina* показывают увеличение роли вида среди ветвистоусых. Так, если 1957–1980 гг. среднесезонная численность *B. longispina* колебалась в пределах 0.5–6.0 тыс. экз./м³, то в период 1980–1995 гг. эти колебания происходили на уровне 4.8–12 тыс. экз./м³ (Экологические проблемы..., 2001). В период наблюдений (июнь–июль 2001 г.) максимальное количество *B. longispina* регистрировалось в озерных участках – Главном и пограничных областях Главного и речных плесов:

Показатель	Главный плес			Пограничные участки Главного с речными и Приплотинным плесами			
	Бабыи Горы	Всехсвятское	Центральный мыс	Мякса	Волково	Брейтово	Горькая Соль
N, тыс. экз./м ³	43.4	22.0	20.0	31.0	23.0	21.6	40.0
B, г/м ³	1.18	0.57	1.6	1.86	1.38	2.16	2.4

Таким образом, обследование зоопланктона Рыбинского водохранилища в конце июня 2001 г. выявило как наиболее характерные для сообщества черты, так и особенности, связанные с метеоусловиями – необычно холодной, затяжной весной.

Холодная весна и поступление вод из глубоководного Приплотинного плеса Шекснинского водохранилища внесло коррективы в состояние зоопланктона Шекснинского плеса. Со стоком Шексны в верховья плеса поступали формы, характерные для зимне-весеннего периода (*Daphnia longiremis*, *D. cristata*, *Cyclops kolensis*, *C. vicinus*, *Synchaeta lakowitziana*). Продвигаясь вместе с Шекснинской водой, они распространялись до Приплотинного участка Рыбинской ГЭС.

Речные верховья Волжского и Моложского отрогов имели зоопланктон, сохраняющий речные черты, в результате воздействия проточности. Здесь беднее видовой состав, ниже количественные показатели. Эти черты особенно проявляются в Моложском плесе; р. Молога на своем среднем и верхнем течении не зарегулирована и бедна зоопланктерами.

В Волжском плесе, куда стекают воды из вышележащих Угличского и Ивановского водохранилищ, зоопланктон обилен и разнообразен. Однако в зонах седиментации обоих плесов, где скорости течения снижаются, начинают активно размножаться озерные виды (*Conochilus*, *Bosmina longispina*, *Bythotrephes* и др.), и сообще-

ство приобретает лимнические черты. Биомасса зоопланктона в зонах контакта речных плесов с Главным максимальны; в период исследований они составляли 3–6 г/м³.

Средние биомассы зоопланктона по всем плесам колебались от 1.3 до 3.75 г/м³. Основу биомассы зоопланктона во всех плесах в период первого максимума развития сообщества образовывали ветвистоусые. Большую роль среди них играли *Bosmina longispina*, наибольшие плотности которой наблюдались в Главном плесе и пограничном участке Главного с Волжским.

В пелагиали Рыбинского водохранилища массовыми потребителями планктонных ракообразных являются снеток, синец, молодь окуня, ряпушка, в последние 5 лет – каспийская тюлька.

Наиболее плотные популяции снетка регистрировались в Рыбинском водохранилище с середины 60-х гг. прошлого столетия до начала 70-х. В жаркие, маловодные 1972–1973 гг. отмечалась гибель снетка, численность его резко снизилась и до сих пор не восстановилась. По данным М.Н. Ивановой (1982) сравнительное количество снетка (на 5 мин траления мальковым тралом) за период исследований с 1955 г. колебалось на два порядка:

Годы	1955–56	1957–58	1959–60	1961–62	1963–64	1971–72
Количество пойманных рыб	15	28	55	160	300	1954

В 1973 г. уловы сократились в 35 раз, затем частично восстановились.

Питание снетка (1+, 2+) изучали в 1960–63 гг. в районе массового распространения снетка (станции Коприно, о. Шуморовский, Молога). Одновременно по стандартной методике были собраны пробы зоопланктона. В середине июня 1960 г. биомасса зоопланктона была всего 0.44 г/м³, ракообразных было 14 видов; численность потребляемых видов:

Виды	N, экз./м ³	Размер организмов, мм
<i>Daphnia longispina</i>	2000	1.2–1.6
<i>Leptodora</i>	200	4–5
<i>Eudiaptomus</i>	540	1.5–1.6
Copepodit (<i>Eudiaptomus</i> + <i>Cyclops</i>)	8000	0.6–1.1

Снетком потреблялась дафния 42.5% (в среднем от численности кормовых объектов в пищевом комке); лептодора – 55%, диаптомусы, наиболее крупные особи – 2.5%. Наиболее многочисленные копепоидиты совсем не поедались.

В конце июня кроме перечисленных видов появился битотреф. Биомасса зоопланктона возрастала до 1.1 г/м³, Cladocera преобладали – 0.98 г/м³; присутствовало 16 видов ракообразных, численность потребляемых и размеры была:

Виды	N, экз./м ³	Размер организмов, мм
<i>Daphnia</i>	4000	1.3–1.4
<i>Leptodora</i>	200	6–8
<i>Eudiaptomus</i>	260	1.2–1.35
<i>Bosmina</i>	1200	0.5–0.6
<i>Sida crystallina</i>	70	1.4–1.8
<i>Bythotrephes</i>	170	2.5–3

Снетком потреблялись дафнии – 2%, лептодора – 83%, диаптомусы – 4.4%, битотреф – 4.6%, босмины – 4%. Численность лептодоры в пробах не возросла, тогда, как интенсивность ее потребления увеличилась на 30%. *Sida crystallina* – прибрежный вид, характерный для зарослей, был вынесен в открытые участки ветровым и волновым воздействием. Однако, крупный, окрашенный рачок был замечен снетком и выборочно выедался, – то же избирательное потребление наблюдается в отношении лептодоры и битотрефа.

В июле и августе годовики снетка переходят почти полностью на питание лептодорой (26–36%) и битотрефом (60–74%); единичными экземплярами в пищевом комке встречена босмина. Численность лептодоры в районе исследований была всего 280 экз./м³, битотрафа еще меньше – 110 экз./м³. Можно предположить, что столь низкая численность крупных ракообразных (лептодоры и битотрефа), несмотря на их, особенно интенсивное размножение именно в июле и начале августа (самки несут максимальное число зародышей), – следствие выедания многочисленной популяцией снетка.

В 1998 г. снеток-корюшка постоянно встречались в пелагических скоплениях (встречаемость была 50%), составляя от общей численности рыб в уловах – 12.3%, тогда как тюлька составляла всего 0.1% (Современная экологическая ситуация..., 2000).

В 2000 г. встречаемость основных рыб планктофагов – пелагиобионтов стала иной. В течение сезона 2000 г. тюлька отмечалась в

50% траловых ловов, ее численность (на 5 мин. траления) составляла 133 экз., тогда как снеток попадался единичными особями. Таким образом, тюлька достигла уровня развития, свойственного снетку в первой половине 60-х гг.

В пище снетка встречены обычные виды. В июне–июле 2000 г. более 50% составлял битотреф, около 8% – гетерокопа, 10% – лептодора и 30% – дафнии. В августе 2000 г. пища снетка была характерной для вида в это время: 94% – битотреф, остальное – в равных долях – лептодора и дафния (Кияшко, Слынько, 2003).

Питание тюльки отличалось: битотреф составлял менее 10%, около 15% – гетерокопа и по 30% – лептодора и столько же дафния и босмина.

В августе 2000 г. в составе пищи тюльки значительно возросла доля лептодоры – до 50%, битотрефа – до 15%; 20% составляли дафнии и босмины. Гетерокопа исчезла из состава пищевых объектов, вероятно, была выедена, как избирательный объект. Надо отметить, что битотреф активно выедается также молодью судака, окуня и ряпушки. В июне у окуня битотреф составлял около 10%, лептодора около 13%; у ряпушки – около 15; в августе – у судака битотреф – 22%; у окуня – около 50%; у ряпушки – около 35% (Кияшко, Слынько, 2003).

Битотреф в период своего максимума численности энергично выедается снетком (более 90%), затем окунем (около 50%) и ряпушкой (около 35%).

В состав зоопланктона (3–4 августа 2000 г.) численность (экз./м³) кормовых объектов, входящих в состав пищи изучаемых рыб была очень невелика:

Группы, виды, экз./м ³	Станции			
	Коприно	о. Шумо- ровский	Молога	Русло Волги выше шлюза
<i>Bythotrephes</i>	20	15	0	10
<i>Leptodora</i>	0	70	120	160
<i>Daphnia</i>	300	450	2100	1350
<i>Bosmina</i>	70	600	1100	2800
<i>Heterocope</i>	0	0	0	0
Copepoda+Cladocera	13600	11700	18140	37000
Биомасса, г/м ³	0.35	0.44	0.87	1.54

Таким образом, для снетка, корюшки, ряпушки и окуня крупные относительно редкие ветвистоусые битотреф – 10–20 экз./м³ и

лептодора, численностью 70–160 экз./м³ гораздо более привлекательны, чем крупные дафнии (*Daphnia galeata* до 1.8 мм; *D. longispina* – 1.6, *D. cucullata* – 1.45 мм) значительно более плотно заселяющие толщу воды (300–2100 экз./м³). Heteroscore не была встречена в пище и не обнаружена в пробах зоопланктона.

Как рассматривалось выше, плотность битотрефа в Волжском плесе ниже, чем в центральных регионах Главного. Однако по многолетним данным в августе (район Коприно – Молога) она максимальна – около 160 экз./м³ (1987–1990 гг.). Видимо, интенсивное избирательное потребление битотрефа, лептодоры и гетерокопы оказывает влияние на численность этих видов в водоеме.

Воздействие на зоопланктон скоплений рыб-планктофагов изучали в районе наиболее плотных скоплений зоопланктона и нагульных стай пелагических рыб на пограничных участках Шекснинского и Главного плесов (Половкова, Пермитин, 1981). В мае рыбы наиболее активно выедали *Cyclops kolensis*, максимальная плотность размножающихся циклопов около 10–12 тыс. экз./м³ (Ривьер, 1987). Исследователи отмечают, что излюбленные организмы в скоплениях корюшки – *Bosmina longispina*, *Bythotrephes longimanus*, *Leptodora kindtii*. Максимальная биомасса в скоплении составляла – 8.6 г/м³, после периода активного утреннего питания оно снижалось до 0.1 г/м³. В течение дня биомасса восстанавливалась за счет перемешивания водных масс.

В августе 1998 г. производили траловые ловы скоплений рыб-планктофагов над русловыми участками Волги (р-н Бабы Горы – Горькая Соль) на пограничной акватории Волжского и Главного плесов. Эта акватория – место обычного скопления молоди окуня, судака и снетка по данным 1967–1979 гг. (Конобеева, Поддубный, 1982). Во время траления (23 VIII 1998) количество пелагических рыб в этом участке составляло 203–576.6 кг/га (Современная экологическая ситуация..., 2000). Учитывая глубину русла (7, 10, 17 м) можно ориентировочно подсчитать, что в 1 м³ воды здесь держалось около 4 г живой икhtiомассы.

Зоопланктон был исследован на этом участке двумя днями раньше (21 августа 1998 г.). Его численность составляли в основном мелкие личинки копепод – науплии (9.6 тыс. экз./м³ из 14.4 общей численности веслоногих). Общая биомасса зоопланктона была низкой – 0.3 г/м³. В 1 м³ воды присутствовало кормовых организмов ничтожно мало: дафний около 230 экз., лимносиды и диафанозомы

≈100 экз., лептодоры ≈50 экз., босмин ≈100 экз., гетерокопы ≈30 экз., других более мелких веслоногих (*Cyclops*, *Eudiaptomus* и их копепоидов) ≈3000 экз. Таким образом, в 1 л присутствовало избираемых ракообразных менее 1 экз. и около 3 экз. веслоногих, практически не потребляющихся рыбами.

Зоопланктон был исследован также в центральной водной массе (станции Наволок, Измайлово, Средний Двор), где обычно таких плотных скоплений рыбы не образуют. Здесь биомассы зоопланктона и количество кормовых ветвистоусых оказались несколько выше, чем на ст. Молога:

Группы, виды	Станции			
	Молога	Наволок	Измайлово	Средний Двор
Cladocera, тыс. экз./м ³	0.98	1.2	4.6	4.2
Copepoda (без Nauplius), тыс. экз./м ³	3.22	13.5	9.6	15.4
<i>Bythotrephes</i> , тыс. экз./м ³	0	0.13	0	0.03
<i>Leptodora</i> , тыс. экз./м ³	0.05	0.03	0.06	0.02
Биомасса, г/м ³	0.3	0.57	0.48	0.27

Общеизвестен, отмеченный в многолетних исследованиях факт наибольшего богатства ст. Молога. Здесь, как правило, биомассы зоопланктона наиболее высокие из всех изучаемых точек стандартных наблюдений (Романенко, 1985; Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер, 1993). Конец августа для Главного плеса Рыбинского водохранилища – обычный период минимума биомассы, когда весенне-летний пик миновал, а летне-осенний, второй максимум, еще не наступил. Однако, низкие величины биомассы на ст. Молога, видимо, связаны не только с периодом летнего спада размножения фильтраторов, но и с выеданием их рыбами. При этом количество кормовых организмов, несомненно, недостаточно. Если ихтиомасса составляла 4 г/м³, то биомасса пищи – зоопланктона – всего 0.3 г/м³.

Общие рассуждения о богатой кормовой базе рыб-планктофагов, возрастании биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище, не исключают неблагоприятных ситуаций в период летнего откорма рыб. Количество зоопланктона на какой-то акватории в какие-то периоды мало, на порядок ниже, чем ихтиомасса потребителей, и условия питания могут быть напряженными.

Горьковское водохранилище

Водохранилище отчетливо делится на два участка: верхний – речной и нижний – озеровидный. Верхний речной участок представляет собой Волгу с затопленной поймой. Наибольший сток в речной части водохранилища дает р. Которосль; нижнее течение ее расположено в пределах г. Ярославля и река сильно загрязнена. Зоопланктон речной части представляет собой трансформированное сообщество Рыбинского водохранилища.

Изменения в составе и количестве зоопланктона происходят как под воздействием течения, так и загрязнений, вносимых сточными водами крупных промышленных городов – Рыбинска, Тутаева, Ярославля, Костромы.

В нижнем течении р. Костромы, где располагались понижения с впадающими притоками (реками Соть, Обнора и др.), котловинами озер, образовалось обширное Костромское расширение. Ниже г. Юрьевца, от глубоких эстуариев притоков Волги – Унжи и Немды – до плотины Горьковской ГЭС располагается озеровидная часть Горьковского водохранилища.

Плотина Рыбинской ГЭС перегораживает русло р. Шексны; шлюзы построены на русле р. Волги. Устье р. Шексны – место впадения реки в Волгу расположено ниже гидротехнических сооружений ГЭС. Со стоком р. Шексны в речной участок Горьковского водохранилища поступают воды из озеровидного Главного плеса Рыбинского водохранилища, через шлюз проходят воды р. Волги из Волжского плеса, его приплотинного участка. «Шекснинские» воды Главного плеса и «волжские» – из нижнего участка Волжского плеса (район п. Переборы) значительно трансформируются в турбулентных потоках, в агрегатах ГЭС, в сливах из шлюзовых камер. В пенистых потоках ниже плотины и шлюза зоопланктон обедняется. В первую очередь в нем погибают колониальные, беспанцирные коловратки, крупные озерные ветвистоусые рачки. Более устойчивые к условиям потока циклопы и панцирные коловратки остаются живыми и продолжают размножаться в условиях течения.

Особенно заметны различия состава зоопланктона в шекснинских и волжских водах весной. В Главном плесе, откуда поступают шекснинские воды, в течение мая – начала июня сохраняются холодные зимние водные массы с характерным зимним зоопланктоном, доминированием *Cyclops kolensis*, *Conochiloides natans*, *Asplanchna*,

Keratella. Волжские воды в это время уже несут разнообразный весенне-летний зоопланктон, в котором присутствуют коловратки *Brachionus*, *Synchaeta*, *Conochilus*, ветвистоусые ракообразные – *Bosmina longirostris*, представители р. *Daphnia*.

В мае 1992 г. был подробно обследован зоопланктон речного участка Горьковского водохранилища, а также сообщество, населяющее поступающие в него воды нижнего участка Волжского плеса (район п. Переборы) через шлюз и шексинские, проходящие через плотину ГЭС. Состав зоопланктона после ГЭС и шлюза сохранялся лишь на коротком отрезке реки, до впадения Шексны в Волгу выше г. Рыбинска. Ниже количество видов снижалось с 17–18 до 11, индекс видового разнообразия падал с 2.81 до 1.97 (против устья р. Черемухи в пределах г. Рыбинска) и до 1.25 – ниже г. Тутаева. Соответственно снижалось и количество зоопланктона с 0.2 до 0.04–0.06 г/м³ – ниже промышленных городов. Летом, когда зоопланктон имеет наибольшую кормовую ценность, на этом участке реки наблюдалось снижение общей биомассы в 3–4 раза, одновременно происходила перестройка сообщества. В речном участке ниже плотины до г. Ярославля, в планктоне начали преобладать коловратки, численность которых возрастала больше, чем на порядок по сравнению с нижним участком Волжского плеса; одновременно в 5 раз снижалась численность кормовых ветвистоусых рачков (табл. 7).

Влияние городских сточных вод на зоопланктон речного участка Горьковского водохранилища подробно прослежено в июле 1999 г. В пределах г. Рыбинска зоопланктон еще сохранял свои исходные черты, характерные для приплотинной акватории водоема-донора Рыбинского водохранилища. Однако, общее число видов, а также количество форм *Cladocera*, численность и биомасса уже снизилась (табл. 7). В нем из 14 видов присутствовало 3 вида α - β -мезосапробов, биомасса составляла 1.7 г/м³ и на 70% формировалась *Daphnia galeata*. Значительно больше трансформирован зоопланктон под влиянием стоков г. Рыбинска на участке ниже города. Количество видов здесь сократилось вдвое (9–11), число форм ветвистоусых – в 3–5 раза, снизились численность и биомасса зоопланктона. Воздействие стоков г. Тутаева проявлялись слабее, чем г. Рыбинска. Здесь несколько возросло видовое разнообразие (10–13 видов), увеличилось число *Cladocera*, несколько повысилась их биомасса. Однако на всем речном участке биомасса кормовых ракообразных ветвистоусых и веслоногих не пре-

вышла 0.3 г/м³, тогда как в речной части Рыбинского водохранилища от г. Мышкина до акватории перед шлюзом количество только Cladoseга составляло в среднем около 0.6 г/м³ и достигало 1 г/м³. В 10 км ниже г. Тутаева видовое разнообразие низкое – 10 видов, но среди них 2 вида о-β-мезосапробы и 1 вид α-мезосапроб.

Таблица 7. Численность и биомасса зоопланктона Рыбинского и речной части Горьковского водохранилищ в июле–августе 1992 г.

Участок	Коловратки	Веслоногие	Ветвистоусые	Общий Зоопланктон
Рыбинское водохранилище				
Волжский плес, выше шлюза	<u>4.2*</u> 0.01	<u>39.8</u> 0.43	<u>4.8</u> 0.23	<u>48.8</u> 0.67
Главный плес, перед плотиной	<u>16.1</u> 0.025	<u>43.1</u> 0.58	<u>2.8</u> 0.15	<u>62.5</u> 0.755
Горьковское водохранилище				
У г. Ярославля	<u>50.0</u> 0.09	<u>24.5</u> 0.07	<u>0.8</u> 0.02	<u>75.3</u> 0.18

Примечание. * Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

В районе северного водозабора г. Ярославля характер зоопланктона в общих чертах сохранялся, но здесь не было видов р. *Brachionus*, показывающих, что имеет место поступление загрязненных вод; индекс сапробности низкий (1.31), а индекс биоразнообразия высокий – 3.2 (табл. 8). Загрязненная в пределах г. Ярославля р. Которосль, естественно благодаря своему большому стоку, вносит в волжский поток виды, характерные для эвтрофных, загрязненных вод, а также очистных сооружений. Здесь доминировали по численности мелкие формы, устойчивые к загрязнению, а количество ветвистоусых – самое низкое среди всех исследованных участков (800 экз./м³ и 0.05 г/м³). Кормовая ценность зоопланктона, имеющего 1 экземпляр рачка в 1 л воды ничтожна.

В районе против очистных сооружений г. Ярославля водная среда оказалась нарушенной незначительно; некоторые показатели здесь: общее число видов, количество видов Cladocera, их численность и биомасса оказались более высокими, чем в районе водозабора.

Таблица 8. Основные показатели состояния зоопланктона на речном участке Горьковского водохранилища в июле 1999 г.

Район исследований	Общее число видов	Число видов			Общий зоопланктон	Биомасса Cladocera, г/м ³	Индекс сапробности	Индекс Шеннона
		о-β-мезосапробов	Cladocera	α-β-мезосапробов				
г. Рыбинск, против устья р. Черемухи	14	3	5	0	62.1* 1.69	1.4	1.65	2.91
Нижняя граница г. Рыбинска	10	1	2	0	50.5 0.45	0.2	1.7	2.35
5 км ниже г. Рыбинска	9	1	2	0	39.1 0.42	0.11	1.36	2.3
10 км ниже г. Рыбинска	10	2	4	0	39.9 0.50	0.17	1.43	2.44
г. Тутаев, водозабор	13	2	5	0	37.9 0.40	0.1	1.29	2.48
Нижняя граница г. Тутаева	11	2	4	0	29.6 0.46	0.26	1.33	2.32
5 км ниже г. Тутаева	12	2	3	2	34.2 0.35	0.25	1.73	2.13
10 км ниже г. Тутаева	10	2	2	1	27.8 0.32	0.21	1.39	2.23
Северный водозабор г. Ярославля	10	2	4	0	11.6 0.29	0.17	1.31	3.2
р. Которосль, устье	14	2	2	3	34.6 0.24	0.05	1.47	1.45
г. Ярославль, очистные со-	13	3	5	0	43.3 0.79	0.39	1.39	2.18

Район исследований	Общее число видов	Число видов			Общий зоопланктон	Биомасса Cladocera, г/м ³	Индекс сапробиальности	Индекс Шеннона
		о-β-мезосапробов	Cladocera	α-β-мезосапробов				
5 км ниже г. Ярославля	9	1	4	0	$\frac{16.7}{0.45}$	0.33	1.47	1.40
10 км ниже г. Ярославля	9	2	3	0	$\frac{11.3}{0.39}$	0.28	1.46	2.78
Водозабор, пос. Красный Профинтерн	12	2	4	1	$\frac{32.0}{0.29}$	0.15	1.63	2.3
Нижняя граница пос. Красный Профинтерн	7	1	2	0	$\frac{18.7}{0.35}$	0.24	1.67	1.54

Примечание. * Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

Влияние сточных вод на зоопланктон сказалось в 5 и 10 км вниз по течению: здесь резко сократилось число видов (с 14–13 до 9), повысился индекс сапробности. Биомассы зоопланктона здесь в 4–5 раз ниже, чем в поступающей из Рыбинского водохранилища воде.

Состояние зоопланктона несколько улучшилось в районе водозабора пос. Красный Профинтерн, хотя здесь выявляется поступление местных загрязнений – количество р. *Brachionus* около 2 тыс. экз./м³. Одновременно с этими видами – α - β -мезосапробами, присутствуют формы, населяющие водные массы, продвигающиеся по руслу Волги, поступившие из Рыбинского водохранилища: коловратки *Kellicottia longispina*, ракообразные – олигосапробы: *Limnospila frontosa*, *Heterosira appendiculata*, *Bythotrephes longimanus*.

Присутствие этих форм свидетельствует о том, что поступление с боковыми притоками загрязненных вод с характерными для них видами-сапробионтами не изменяет среду таким образом, что в ней неспособны жить виды – олигосапробы, характерные для чистых вод. Поступление вод, даже таких больших притоков как р. Которосль изменяют среду, не затрагивая основного волжского потока, идущего по стрежню русла, где продолжают присутствовать виды, характерные для водных масс относительно чистого Рыбинского водохранилища. Однако эти крупные виды отмечаются в единичных экземплярах. Биомассы же зоопланктона, а особенно ветвистых ниже 0.3 г/м³.

В июле 1999 г. и в августе 2000 г. на речном участке Горьковского водохранилища от г. Рыбинска до пос. Красный Профинтерн состояние зоопланктона по динамике показателей было сходным (табл. 9). Общее разнообразие в августе 2000 г. было несколько выше, чем в июле 1999 г., что зависело от сроков сбора, и было связано с поступлением в августе (период летней стагнации) относительно разнообразного, но бедного в количественном отношении зоопланктона Рыбинского водохранилища. Биомасса в августе 2000 г. на акватории Коприно – о. Шуморовский колебалась от 0.35 до 0.44 г/м³.

Разнообразие зоопланктона (число видов, индекс Шеннона и т.д.) в речных частях Рыбинского и Горьковского водохранилищ ниже, чем в Волжском и Главном плесах Рыбинского в результате влияния турбулентности, течения, мутности, большого воздействия сточных вод на меньшие по объему водные массы речных участков по сравнению с Главным озерным плесом Рыбинского водохранилища.

Наибольшее отрицательное воздействие течения, взмучивания, загрязнения в речных участках испытывают ветвистоусые рачки. Число их видов и количественные показатели прогрессивно уменьшаются по пути продвижения воды от приплотинных озеровидных участков через агрегаты ГЭС вниз по течению.

Число видов α - β -мезосапробов, характеризующих относительно чистые воды в исследованных водоемах, как правило, выше, чем α - β -мезосапробных, типичных для эвтрофных и загрязненных вод, что свидетельствует об относительно благополучном состоянии среды в открытых участках.

Отрицательное влияние стоков городов чаще прослеживается на 5–10 км ниже по течению. В пределах города водные массы над русловой частью сохраняют черты β -мезосапробной зоны.

Кормовая ценность зоопланктона в речном участке Горьковского водохранилища невелика, особенно низка биомасса ветвистоусых рачков – основного корма рыб.

Зоопланктон Костромского расширения

В мае, июне и августе 1992 г. основные параметры среды и зоопланктон на акватории Костромского расширения несколько различались (табл. 10, рис. 7)*. В мае температура воды, содержание кислорода на исследованных точках изменялись мало, прозрачность была невысокой, что связано со значительной проточностью в паводковый период (табл. 10). Исследования велись на севере расширения, где большие массивы зарослей и петляют русла малых рек – притоков р. Костромы (реки Гуземой и Соть). На обширной пелагиали над оз. Идоломским показатели среды – максимальная прозрачность, хороший кислородный режим способствовали развитию богатого озерного планктона.

Промоина у д. Петрилово с запада ограничена большим массивом зарослей вокруг островов. При колебании уровня воды в волжской струе, сюда заходят воды из руслового участка Волги, несущие обычный зоопланктон водохранилища.

В мае (19 V) невысокая прозрачность и отсутствие разницы в температуре дна и поверхности – результат повышенной проточности в паводковый период.

*Материалы по Костромскому расширению собраны и обработаны бывшим сотрудником лаб. экологии водных беспозвоночных А.Н. Георгиевым.

Таблица 9. Основные показатели состояния зоопланктона на речном участке Горьковского водохранилища в августе 2000 г.

Район исследований	Общее число видов	Число видов			Общий зоопланктон	Биомасса Cladocera, г/м ³	Индекс сапробности	Индекс Шеннона
		о-β-мезосапробов	Cladocera	α-β-мезосапробов				
г. Рыбинск, устье р. Черемухи	15	1	3	1	$\frac{143.2^*}{0.375}$	0.1	1.28	2.61
г. Рыбинск, водозабор	20	2	7	0	$\frac{117.0}{0.435}$	0.14	1.28	2.76
Нижняя граница г. Рыбинска	15	1	4	0	$\frac{122.5}{0.62}$	0.3	1.33	2.84
5 км ниже г. Рыбинска	23	2	9	1	$\frac{74.0}{0.73}$	0.46	1.34	3.15
10 км ниже г. Рыбинска	18	3	5	0	$\frac{143.1}{0.53}$	0.19	1.32	3.14
г. Тутаев, водозабор	18	2	6	0	$\frac{49.1}{0.38}$	0.15	1.25	4.04
Нижняя граница г. Тутаева	18	2	5	0	$\frac{63.4}{0.32}$	0.04	1.26	3.08
5 км ниже г. Тутаева	14	1	3	0	$\frac{57.9}{0.33}$	0.18	1.31	2.89
10 км ниже г. Тутаева	16	3	3	0	$\frac{79.7}{0.54}$	0.24	1.31	2.91
г. Ярославль, между северным и центральным водозаборами	17	1	6	0	$\frac{55.73}{0.33}$	0.06	1.24	3.39
г. Ярославль, устье р. Которосль	13	1	4	0	$\frac{23.5}{0.19}$	0.08	1.32	3.2
г. Ярославль, очистные сооружения	15	1	4	0	$\frac{30.2}{0.20}$	0.04	1.37	3.32

Район исследований	Общее число видов	Число видов			Общая зоопланктон	Биомасса Cladocera, г/м ³	Индекс сапробиальности	Индекс Шеннона
		о-β-мезосапробов	Cladocera	α-β-мезосапробов				
5 км ниже г. Ярославля	13	1	2	1	39.6 0.22	0.06	1.38	3.30
10 км ниже г. Ярославля	12	1	2	0	22.3 0.15	0.03	1.32	3.27
Красный Профинтерн, водозабор	12	1.	2	0	37.0 0.2	0.08	1.28	2.94
Красный Профинтерн, нижняя граница	12	2	4	0	33.5 0.5	0.3	1.38	2.84

Примечание. * Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

Таблица 10. Основные параметры среды Костромского расширения в 1992 г.

Станции	Май				Июль				Август			
	Глубина, м (а)	Прозрачность, см (б)	Температура, °C (в)	O ₂ , мг/л (г)	а	б	в	г	а	б	в	г
Устье р. Гузо- мой, ст. 1		80	$\frac{11.7^*}{11.6}$	$\frac{8.7}{8.7}$		160	$\frac{21.8}{16.8}$	$\frac{11.0}{9.4}$		80	$\frac{18.1}{-}$	$\frac{7.8}{7.8}$
Против д. Спас (оз. Идолом- ское), ст. 2		100	$\frac{12.0}{11.8}$	$\frac{8.6}{8.6}$		180	$\frac{20.2}{17.8}$	$\frac{11.4}{10.5}$		175	$\frac{18.8}{-}$	$\frac{9.4}{-}$
Русло р. Сопь против о. Заячий, ст. 3		90	$\frac{12.8}{12.8}$	$\frac{8.0}{8.0}$		-	$\frac{24.2}{17.2}$	$\frac{10.4}{8.6}$		70	$\frac{18.4}{-}$	$\frac{10.2}{-}$
Саметская про- моина у д. Пет- рилово, ст. 4		95	$\frac{13.0}{13.0}$	$\frac{8.5}{8.5}$		150	$\frac{21.1}{17.4}$	$\frac{11.2}{5.6}$		140	$\frac{19.0}{-}$	$\frac{9.6}{9.8}$

Примечание. * Над чертой – поверхность; под чертой – дно.

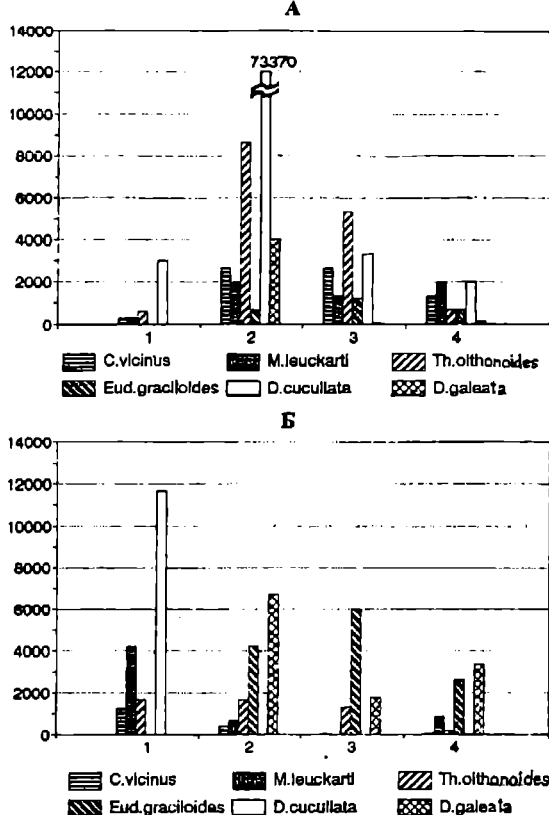


Рис. 7. Состав и численность рачкового кормового зоопланктона в различных участках Костромского расширения в июле (А) и августе (Б) 1992 г. Станции: 1 – пойма вблизи устья р. Гуземой; 2 – против д. Спас над оз. Идоломским; 3 – пойма р. Соть у о. Заячий; 4 – Саметская промоина – протока в водохранилище.

В планктоне преобладали весенние коловратки: *Synchaeta* sp., *Polyarthra dolichoptera*, *Asplanchna priodonta*. Среди веслоногих ракообразных обнаружены копеподиты, науплии и взрослые *Acanthocyclops vernalis*, появились первые особи *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides*. Видимо, зимой в расширении есть подледный зоопланктон – у о. Заячий в мае обнаружены размножающиеся особи *Cyclops kolensis*. Среди Cladocera встречались придон-

ные, прибрежные виды, представители родов *Alona*, *Macrothrix*, *Rynchotalona*, а также зарослевые формы: *Ceriodaphnia*, *Polyphemus*. В районе Саметской промоины обнаружены *Daphnia longispina* и *Bosmina coregoni*, тогда как в самом расширении преобладал прибрежный вид *Bosmina longirostris*. Видимо, с русла р. Волги из водохранилища в расширение заносятся «волжские» формы.

В июле (13 VII) весенне-летние коловратки в центре расширения исчезли. В верховьях расширения на мелководье развивались виды, характерные для эвтрофных вод: *Brachionus diversicornis*, *Filinia major*, *Trichocerca capucina*. В Саметской промоине, как и весной, встречены виды, развивающиеся в волжской воде: *Euchlanis lucksiana* (массовый в июле–августе в районе Костромы) и обычная для стока Рыбинского водохранилища – *Kellicottia*. По всей акватории расширения в июле еще встречен олигосапроб *Daphnia cristata*, исчезнувшая в августе.

Наиболее богатый зоопланктон был в оз. Идоломском. Основу биомассы (4.1 г/м^3) образовали крупные дафнии: *D. cucullata* (73.4 тыс. экз./ м^3) *D. galeata* (4 тыс. экз./ м^3) и *D. cristata*. Среди циклопов наиболее многочислен был *Thermocyclops oithonoides* (8.5 тыс. экз./ м^3), *Cyclops vicinus* (2.7 тыс. экз./ м^3). На остальных участках биомассы составляли $0.5\text{--}1.1 \text{ г/м}^3$.

В августе (12 VIII) над озером состав зоопланктона несколько изменился. *Daphnia cucullata* почти исчезла (2 тыс. экз./ м^3), возросла роль *D. galeata* (6.8 тыс. экз./ м^3), встречены *Eudiaptomus graciloides*, *Leptodora*, *Heteroscope appendiculata* (особенно крупные особи до 2.45 мм). Такой состав рачкового планктона характеризует пелагиаль над озером, как наиболее кормную акваторию для молоди окуня. Биомассы в августе в устье р. Гузмой снизились до 1.4 г/м^3 , на других – до $1\text{--}0.93 \text{ г/м}^3$.

Таким образом, Костромское расширение представляет собой богатый, населенный рачковым планктоном залив. Величины биомассы здесь несравненно выше, чем в Волжской части водохранилища. Так, в июле в районе г. Костромы над руслом Волги биомасса составляла всего 0.64 г/м^3 , тогда как в Костромском расширении в это же время зоопланктона в среднем было 1.9 г/м^3 , а в центральной акватории (над оз. Идоломском) – до 4.1 г/м^3 .

Участок Горьковского водохранилища от устья р. Костромы, откуда поступают воды из Костромского расширения, до района вы-

хода подогретых вод Костромской ГРЭС из залива р. Шачи, имеет относительно богатый зоопланктон. Биомассы здесь значительно выше, чем под Ярославлем. Так, в июле–августе 1992 г. здесь было больше веслоногих; количество ветвистоусых возросло лишь в районе г. Кинешмы:

Район	Коловратки	Веслоногие	Ветвистоусые	Общий зоопланктон
У г. Ярославль	<u>50.0*</u> 0.09	<u>24.5</u> 0.07	<u>0.8</u> 0.02	<u>75.3</u> 0.17
У г. Кострома	<u>51.7</u> 0.10	<u>31.0</u> 0.47	<u>0.9</u> 0.07	<u>83.6</u> 0.64
У г. Плес	<u>15.1</u> 0.02	<u>57.3</u> 0.75	<u>1.8</u> 0.10	<u>74.3</u> 0.86
У г. Кинешма	<u>15.3</u> 0.05	<u>63.7</u> 0.21	<u>3.1</u> 0.65	<u>82.1</u> 0.91

Примечание. * Над чертой – численность, тыс. экз./м³; под чертой – биомасса, г/м³.

Район влияния подогретых вод Костромской ГРЭС отличается бедным, измененным зоопланктоном. Вода в охлаждающую систему электростанции забирается с русла р. Волги глубиной 10–12 м. Отвод подогретых вод производится в углубленный залив р. Шачи, частично в залив р. Кешки, где с 1977 г. в течение ряда лет существовало рыболовное хозяйство. Весной в зоне влияния теплых вод, поступающих из залива р. Шачи в русло Волги, исчезает массовая беспанцирная коловратка *Synchaeta oblonga*, а также весенние холодолюбивые циклопы: *Cyclops kolensis* и *C. vicinus*.

В августе 1992 г. при температуре заборной воды 20.6 °С, а сбросной – 24.4–25.2 °С в заливе р. Шачи крупные пелагические ракообразные: *Limnospira*, *Daphnia galeata* погибали на 25%. Массовый вид панцирных коловраток *Euchlanis lucksiana* отмирал почти полностью: численность коловраток в заборной воде была около 80 тыс. экз./м³, в охлаждающей – 8.3–6.6 тыс. экз./м³. Частичное отмирание ракообразных и резкое снижение количества коловраток, осуществляющих процесс самоочищения водоема, ухудшает кормовую ценность зоопланктона и снижает качество воды (Ривьер, 2005). На акватории в заливе рек Шачи и Кешки, а также на участке Волги (около 3 км вниз по течению) возрастает количество бактерий.

На участке от г. Костромы до пос. Чернопенье хорошо развиты прибрежные мелководья, где зоопланктон весной разнообразнее и богаче. Так, весной в прибрежье численность зоопланктона 39.6–51.4 тыс. экз./м³, на русле – 13.8–14.4 тыс. экз./м³. На этом участке прибрежные мелководья быстрее прогреваются, здесь развивается летний зоопланктон, пригодный для питания молоди рыб.

В середине июля 1979 г. в течение трех дней по руслу р. Волги изучался зоопланктон от Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища до ст. Пучеж (середина озеровидного расширения Горьковского). В Рыбинском водохранилище зоопланктон был исследован также в центре Главного плеса – откуда через плотину поступают основные воды в Горьковское водохранилище (табл. 11).

Таблица 11. Показатели кормового зоопланктона русловых участков Рыбинского и Горьковского водохранилищ 10–12 июля 1979 г.

Станции*	1	2	3	4	5	6
Температура, °С	18.4	18.2	18.2	20.1	19.8	20.0
<i>Conochilus</i>	0**	24.0	0	91.0	117.0	1.3
<i>Cyclopoida</i> Copepodit + <i>Mesocyclops leuckarti</i>	3.5	10.2	14.0	4.25	7.5	15.0
<i>Heterocope</i>	0	0	0.04	0	0.1	0.02
<i>Bosmina longirostris</i>	2.25	0	0	0	0	0
<i>B. coregoni</i>	5.0	0	0	0	0	0.02
<i>B. longispina</i>	0	0.4	3.2	3.0	0.24	0.1
<i>Daphnia longispina</i> + <i>D. cristata</i>	0.6	2.26	2.9	2.4	11.5	8.75
<i>D. cucullata</i>	1.25	1.0	0	0	0.14	0.1
<i>Leptodora</i>	0.04	0.02	0	0.04	0.16	0.02
<i>Bythotrephes</i>	0	0.12	0	0.02	0.12	0.04
Copepoda	8.25	19.4	23.0	54.04	38.6	65.0
Cladococera	10.24	4.0	6.14	5.2	12.16	10.02
Общая биомасса, г/м ³	1.19	0.62	0.846	0.72	4.21	3.56

Примечание. * 1 – Коприно; 2 – Наволок; 3 – ниже г. Рыбинска; 4 – ниже Кинешмы; 5 – Юрьевец; 6 – Пучеж; ** численность, тыс. экз./м³.

Видно, что состав зоопланктона в Волжском плесе (ст. Коприно) иной, чем в Главном (ст. Наволок), что служит стабильной характеристикой этих участков. В районе Наволок – многочислен *Conochilus hippocrepis*, встречены *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *Bosmina longispina*. В Волжском – нет конохиллоса, босмины – обычные виды для этого участка – *B. longirostris* и *B. coregoni*; здесь меньше северных дафний. Биомасса на ст. Коприно в 2 раза выше, чем на ст. Наволок. Однако, избираемых кормовых организмов в пелагиали Главного плеса больше (крупные дафнии и босмины около 5000 экз./м³, встречен битотреф); в Волжском – преобладают мелкие босмины: *B. longirostris* и *B. coregoni*, битотреф не обнаружен. Ниже г. Рыбинска зоопланктон сохраняет еще свои изначальные черты, в нем присутствуют крупные дафнии и босмины. Однако конохиллос погибает уже на этом участке, не встречены крупные ветвистоусые (лептодора, битотреф). Ниже г. Кинешмы, как это было прослежено более поздними исследованиями (1992 г.), в зоопланктоне появляются пелагические виды: конохиллос, лептодора, битотреф, крупные дафнии и босмины. На участке г. Кинешма – пос. Пучеж температура уже на 2 °С выше, чем в Рыбинском водохранилище. В районе г. Юрьевца скорости течения падают, создаются условия для интенсивного развития пелагиобитов: конохиллоса, крупных дафний, появляется гетерокопа, битотреф, лептодора; биомассы зоопланктона возрастают в 5–8 раз по сравнению с Рыбинским водохранилищем и речным участком Горьковского (табл. 10).

Озоровидный плес, наравне с Костромским расширением, благоприятный участок для нагула пелагических рыб, молоди окуня, судака и др.

Исследования 1990 и 2001 гг. произведены по той же схеме, что и в начале июля 1979 г., но уже в августе, в период летней стагнации (табл. 12).

В нижнем бьефе Рыбинской ГЭС в зоопланктоне сохраняются виды, характерные для Главного плеса (ст. Наволок). В верховья Горьковского водохранилища попадают стенолимнофилы центральной водной массы: *Bosmina longispina*, *Daphnia longispina*, *Bythotrephes*, *Heteroscope*. Присутствие двух последних видов-индикаторов стабильных озерных условий особенно показательно. На протяжении всего речного участка эти виды исчезают из проб и только ниже Кинешмы, Юрьевца опять появляются в составе сообщества. В озеро-

видном расширении (станции Юрьево, Пучеж, Верхний бьеф) зоопланктон в августе по биомассе был значительно богаче, чем в начале июня (1979 г.), но величины в период летней стагнации в водоеме – доноре (Рыбинское водохранилище) и озеровидном расширении Горьковского водохранилища в 1990 г. оказались сходными.

Таблица 12. Показатели кормового зоопланктона русловых участков Рыбинского и Горьковского водохранилищ 2–4 августа 1990 г.

Станции*	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Температура, °С	20.3	19.8	17.6	18.4	18.4	18.8	19.4	19.8	19.6	19.1
<i>Euchlanis lucksiana</i>	0.7**	1.7	16.5	10.5	7.75	18.0	2.7	0.35	1.5	0
Cyclopoida Copepodit + <i>Mesocyclops leuckarti</i>	6.42	30.7	32.4	8.1	10.3	11.2	22.2	12.95	13.9	3.85
<i>Heteroscope appendiculata</i>	0	0.2	0	0.02	0	0	0	0	0	0.06
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.5	0.13	0.9	0.1	0.75	0	1.5	1.4	0.2	0.04
<i>Bosmina coregoni</i>	0.1	0	0.04	0	0	0	0.02	0.02	0	0
<i>B. longispina</i>	0	0.5	0.04	0.02	0.1	0	0.6	0.16	0.04	0
<i>Daphnia longispina</i>	1.43	0.5	0	0	0	0	0	1.05	0	0.08
<i>D. cucullata</i>	0.1	0	0.02	0	0	0	0.02	0.06	0	0
<i>D. galeata</i>	0	0	0.04	0.06	0.08	0	2.7	8.75	1.5	0.75
<i>Bythotrephes</i>	0	0.1	0.02	0	0	0	0	0	0.06	0
Copepoda	29.1	62.7	40.8	10.6	14.4	0	50.1	40.3	33.7	29.7
Cladocera	3.34	1.7	1.1	0.2	0.95	18.0	4.8	11.44	1.8	1.9
Общая биомасса, г/м ³	0.44	0.83	0.52	0.11	0.16	0.2	0.42	0.88	0.61	0.28

Примечание. * 1 – Коприно; 2 – Наволок; 3 – Рыбинская ГЭС нижний бьеф; 4 – Тутаев; 5 – Ярославль; 6 – Кострома; 7 – Кинешма; 8 – Юрьево; 9 – Пучеж; 10 – Верхний бьеф Горьковской ГЭС; ** численность, тыс. экз./м³.

Снижение биомассы в 4–8 раз на речном участке Тутаев – Кострома до 0.11–0.2 г/м³ аналогичны величинам, наблюдаемым при исследованиях в 1999 и 2000 гг. (табл. 8, 9).

Исследования зоопланктона Горьковского водохранилища в августе 2001 г.* показали, что полученные результаты по уровню развития групп ракообразных и динамике общей биомассы зоопланктона вдоль русла Волги сходны с той картиной, которая наблюдалась в предыдущие годы исследований:

Группа	Станции*								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Соперода (численность)	11.25**	26.6	16.75	11.4	3.9	4.1	6.1	9.3	1.3
Cladocera (численность)	17.0	18.9	2.45	1.0	0.5	2.8	0.6	2.4	1.4
Общая биомасса, г/м ³	0.93	1.2	0.7	0.22	0.05	0.16	0.07	1.5	0.59

Примечание. * 1 – Коприно; 2 – Наволок; 3 – ниже Рыбинска; 4 – ниже Ярославля; 5 – ниже Костромы; 6 – Плес; 7 – ниже Кинешмы; 8 – ниже Юрьевца; 9 – Верхний бьеф Горьковской ГЭС; ** численность, тыс. экз./м³

Таким образом, в верховья Горьковского водохранилища поступают через плотину ГЭС воды центральных участков Главного плеса Рыбинского, в составе зоопланктона которых присутствуют колониальные коловратки и ракообразные – стенолимнофилы (*Conochilus*, *Bosmina longispina*, *Daphnia cristata*, *D. longispina*, *Bythotrephes*, *Heterocope*, *Leptodora*). Этот комплекс разрушается в речном участке. Биомассы зоопланктона и количество ветвистоусых резко снижаются от Рыбинска до Костромы, что связано с воздействием течения и загрязнений от крупных промышленных городов Рыбинска, Тутаева, Ярославля и Костромы.

Наиболее богатый зоопланктон развивается в период первого (весенне-летнего) максимума в пелагической части Костромского расширения (до 3.5–4 г/м³) и в озерном (ниже Юрьевца) участке Горьковского водохранилища (до 3.6–4.2 г/м³). Здесь благодаря стабильным лимническим условиям формируется, вернее, возрождается, комплекс видов, сходный с тем, что типично для центральной водной массы Главного плеса Рыбинского водохранилища. В этих акваториях присутствуют избираемые рыбами–планктофагами крупные пелагические ракообразные.

* Данные за август 2001 г. любезно предоставлены А.В. Крыловым.

Речной участок Горьковского водохранилища, особенно его русловая часть от Рыбинска до Костромы, беден кормовыми ракообразными, по характеру зоопланктона, индексу сапробности представляет собой антропогенно загрязненную среду с нарушенным зоопланктонным сообществом.

Работа выполнена при поддержке Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» Госконтракт № 10002-251/ОБН-2/151-171/160503-116(8).

Список литературы

- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Горбенко Ю.А., Минеева Н.М. Микробиологическая характеристика речной части Горьковского водохранилища // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбохозяйственного разведения. Ярославль, 2000. С. 111–145.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск. 1982. 244 с.
- Кияшко В.И., Слынько Ю.В. Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской кильки // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок, 2003. С. 253–272.
- Конобеева В.К., Поддубный А.Г. К прогнозированию ранней молоди рыб в водоеме // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22, вып. 4. С. 619–625.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 67(70). Рыбинск, 1993. С. 141–173.
- Копылов А.И., Романенко А.В. Скорость размножения и продукция одиночных и агрегированных микроорганизмов планктона // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбохозяйственного разведения. Ярославль, 2000. С. 145–160.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 67(70). Рыбинск, 1993. С. 50–113.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Фитопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбохозяйственного разведения. Ярославль, 2000. С. 61–66.
- Пермитин И.Е., Половков В.В. Особенности образования и динамика структуры скоплений пелагических рыб // Теоретические аспекты рыбохозяйственных исследований водохранилищ. Л, 1978. С. 78–105.

- Пихтова Т.С.* Значение зоопланктона в питании рыб-планктофагов // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 2. Л., 1981. С. 100–109.
- Половкова С.Н., Пермитин И.Е.* Об использовании кормового зоопланктона нагульными скоплениями рыб планктофагов // Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981. С. 3–35.
- Ривьер И.К.* Экология зимних зоопланктонных сообществ. Дисс... докт. биол. наук. 1987. 372 с.
- Ривьер И.К.* Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Тр. ИБВВ РАН. Вып. 67(70). С-Пб., 1993. С. 205–233.
- Ривьер И.К.* Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в период становления, естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Водные ресурсы. 1998. Т. 25. № 5. С. 589–597.
- Ривьер И.К.* Современное распределение бореально-арктических и понтоткаспийских беспозвоночных в Волжском каскаде // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок, 2003. С. 193–200.
- Ривьер И.К.* Крупные техногеннонарушенные акватории на Верхней Волге: состояние зоопланктона, качество воды // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск, 2005. С. 239–255.
- Романенко В.И.* Динамика и взаимосвязь биотических и абиотических факторов (по стандартным наблюдениям на Рыбинском водохранилище) // Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. С. 128–136.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь.* Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбохозяйственного управления.* Ярославль, 2000. 282 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги.* Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.



**РИВБЕР ИРИНА
КОНСТАНТИНОВНА**

– главный научный сотрудник,
доктор биологических наук

Область научных интересов: мор-
фология, систематика, экология и
биология ракообразных сем. Poly-
phemioidea. Состав, экология и
биология зимних зоопланктонных
сообществ. Природное эволюцио-
нирование водохранилищ и воз-
действие на зоопланктоценозы
антропогенных факторов. Жизненные
циклы представителей р. *Cyclops* в
стратифицированных озерах.

Публикации:

Более 150 публикаций: из них 3 монографии (1 на английском языке), рабо-
ты в зарубежных, центральных рецензируемых (Гидробиол журн., Зоол.
журн., Водные ресурсы, Экология), автор глав в монографиях Водохрани-
лища мира, 1979; Водохранилища мира и их воздействия на окружающую
среду, 1986; Ивановское водохранилище и его жизнь, 1978; Волга и ее
жизнь, 1978; Экология водоемов-охладителей, 1975; Определитель пресно-
водных беспозвоночных России, 1995; Биота Российских вод Японского
моря, 2004 и т.д.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ.)

© 2007 г. С.М. Смирнова

*ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
Smirn_Sv@ibvv.yaroslavl.ru*

Исследовали сезонную динамику зоопланктона северной части оз. Неро в 2002–2005 гг. По составу доминантных видов коловраток и ракообразных оз. Неро близко к другим эвтрофным и гипертрофным водоемам. Ход сезонной динамики зоопланктона оригинален и характеризуется ежегодными вариациями. Отмечены от одного до трех максимумов развития зоопланктона, что связано с динамикой развития доминантных видов. Обсуждается зависимость сезонной динамики зоопланктона от температуры воды, количества и состава фитопланктона.

ВВЕДЕНИЕ

К основным особенностям сезонной динамики зоопланктона эвтрофных и высокотрофных озер относят: многовершинность кривой хода сезонных изменений (Андроникова, 1996; Ривьер, 1988), частые смены доминантных видов (Ривьер, 1988; Andrew, Fitzsimons, 1992), сильную зависимость сезонных изменений зоопланктона от абиотических факторов и взаимодействия внутри сообщества (Макарцева, Трифонова, 1991). Неро – самое крупное озеро (58 км²) на территории Ярославской области. Это неглубокий (средняя глубина 1.6 м), проточный водоем с огромными запасами сапропеля (Бикбулатов и др., 2003). С конца 80-х гг. XX-го века по уровню первичной продукции фитопланктона и макрофитов, показателям зоопланктона озеро относят к высоко эвтрофным водоемам (Бабаназарова, Ляшенко и др., 2004; Довбня, 1995; Ривьер, Столбунова, 1991; Сигарева, 1991). Первое подробное описание сезонной динамики зоопланктона оз. Неро приведено в работе И.К. Ривьер и В.Н. Столбуновой (1991).

Цель настоящей работы: исследовать сезонную динамику численности и биомассы зоопланктона высокотрофного оз. Неро в современный период.

Сборы зоопланктона проводили ежемесячно в мае–октябре 2002–2005 гг., в июле 2003 г. и 2004 г. дважды в месяц на 5–7 постоянных станциях в центре озера и литорали вблизи г. Ростов, с. Угодичи, у истока р. Векса (рис. 1).

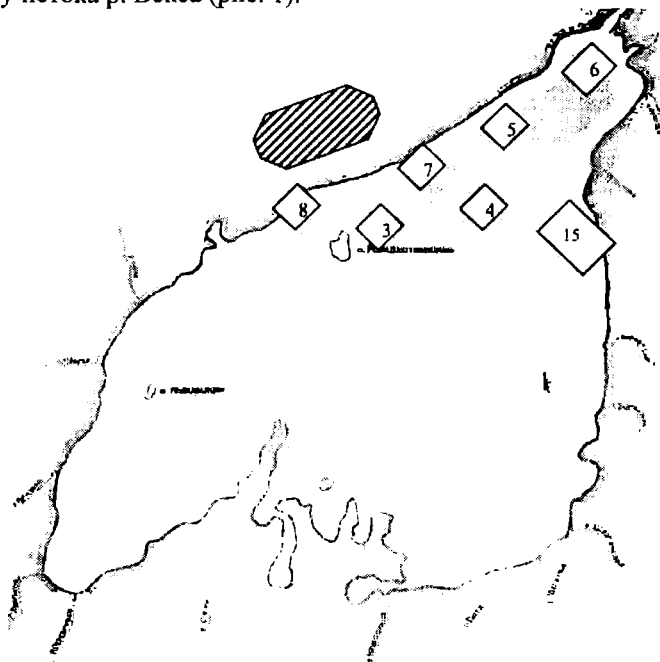


Рис. 1. Карта-схема оз. Неро.

Пробы отбирали малой планктонной сетью Джеди (газ № 70) в мае 2004 г., в конце июля 2003–2004 гг., в другое время – ведром в поверхностном слое с последующей фильтрацией через газ № 70. Объем пробы составлял ~50 л. Камеральную обработку фиксированного 4%-ным формалином зоопланктона проводили по общепринятой в гидробиологии методике (Методические рекомендации, 1984). За период исследования 2002–2005 гг. собрано и обработано 134 пробы. Доминантные виды выделяли по относительной численности, которую рассчитывали отдельно для каждой крупной таксономиче-

ской группы (ракообразные, коловратки) в каждой пробе (Lazareva, 1995). Доминантными считали виды, относительная численность которых составляла 5% и выше. Для анализа связи между различными параметрами сообщества и среды использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Сезонная динамика зоопланктона в литорали и пелагиали

Для сезонной динамики зоопланктона характерны межгодовые вариации (рис. 2).

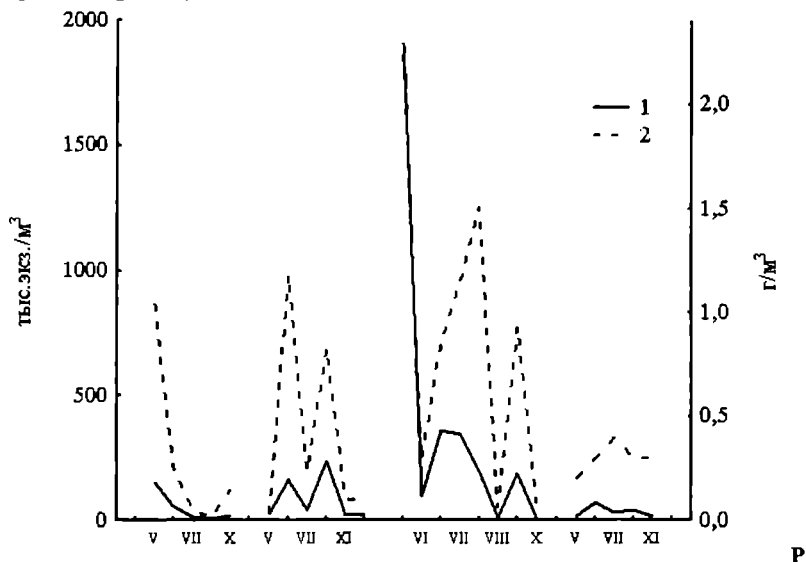


рис. 2. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) зоопланктона оз. Неро в 2002–2005 гг.

В периоды открытой воды 2002–2005 гг. наблюдали от одного до трех пиков и подъемов численности и биомассы зоопланктона. Пиком (максимумом) считали значения численности и биомассы, превышающие средние за вегетационный период более чем в 1.5 раза, подъемом – равные или несколько превышающие их. Максимумы численности зоопланктона отмечены в мае–июне (2002–2005 гг.) и в августе (2003 г.). Подъемы характерны для конца июня – середины июля (2004 г.) и августа (2005 г.). Максимумы и подъемы

биомассы часто совпадали с таковыми численности (рис. 2). В летний период 2004 г. наблюдали запаздывание подъема (середина июля) и пика (конец июля) биомассы зоопланктона относительно численности, что связано с особенностями развития доминантных видов ракообразных. В оз. Неро коловратки формировали >60% общего количества зоопланктона в мае–июне 2004 г. и в мае–августе 2003 г., 2005 г. (рис. 3). Во второй половине лета и осенью доминировали рачки (до 90% общей численности и биомассы). В 2002 г. ракообразные преобладали над коловратками в течение всего вегетационного периода.

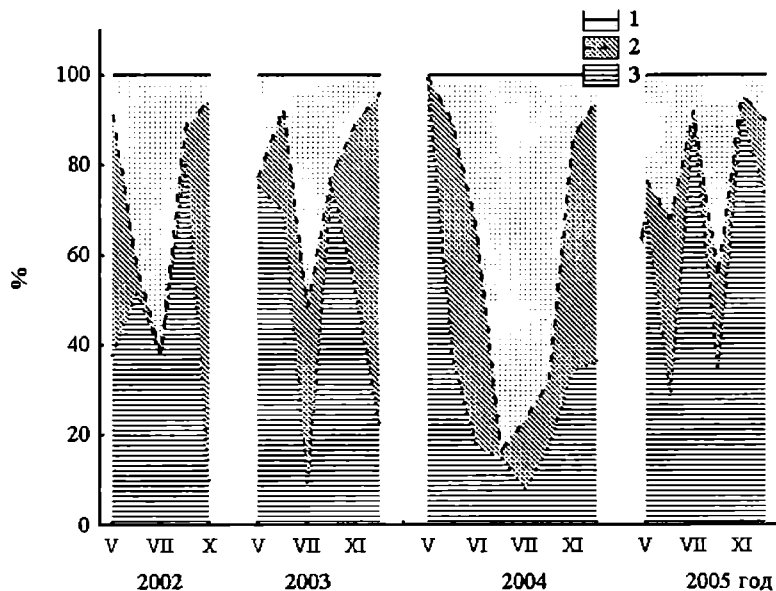


Рис. 3. Сезонная динамика относительной численности групп зоопланктона в 2002–2005 гг. 1 – Copepoda, 2 – Cladocera, 3 – Rotatoria.

Оригинальные формы кривых сезонного цикла развития зоопланктона озера ни разу не повторили друг друга за время наблюдений. Они также не совпадали с ситуацией, описанной в работе И.К. Ривьер и В.Н. Столбуновой (1991), характеризующим динамику обилия зоопланктона в 80-х гг. XX-го столетия. Кроме того, следует отметить снижение этих показателей. По значениям численности зоопланктона оз. Неро близко к эвтрофным водоемам оз. Светлое и оз.

Раифское (Салахутдинов, 2003), но биомасса значительно ниже из-за преобладания мелких коловраток и ракообразных. Низкие значения биомассы ($<1 \text{ г/м}^3$) характерны для олиготрофных водоемов, но как отмечает И.Н. Андроникова (1996) подобное обычно и для гипер-трофных озер.

Динамика развития доминантных видов

Состав доминантных видов зоопланктона оз. Неро (табл. 1) характерен для водоемов, расположенных в центральном регионе России (Ривьер, 1988) и ближе к озерно-прудовым и прудовым сообществам (Пидгайко, 1984).

Asplanchna priodonta Gosse. Вид встречался в планктоне ежегодно с мая по октябрь (рис. 4, а). В 2002 г. и 2004 г. отмечен весенний (середина – конец мая) пик до 11 тыс. экз./м³. В 2003 г. и 2005 г. – летний (в июле) пик до 52 тыс. экз./м³. С конца июля до сентября отмечали депрессию в развитии *A. priodonta*, в конце сентября – октябре наблюдали осенний подъем до 7 тыс. экз./м³. В 1987–1989 гг. вид был многочислен (до 688 тыс. экз./м³, у истока р. Векса – 1 млн. экз./м³). Пики отмечали в мае (1989 г.), июле (1988 г.), августе (1987 г.), осенний подъем – только в середине октября 1988 г. (Ривьер, Столбунова, 1991).

Asplanchna girodi Guerne. Новый для озера вид, впервые обнаружен в 2000 г. (Лазарева, Смирнова, 2005). С 2002 г. в планктоне встречался ежегодно с конца мая – начала июня до сентября (рис. 4, б). Имел два пика численности, разделенных периодом депрессии в июле. Весенне-летний пик зафиксирован в конце мая – начале июня в 2002–2004 гг. (максимум 26 тыс. экз./м³). Второй подъем наблюдали в 2003 г. в конце июля, в 2004 г. – в сентябре. Количество *A. girodi* было максимальным в 2002–2003 гг. В 2005 г. вид немногочислен, небольшой подъем (2 тыс. экз./м³) отмечен в конце августа.

Asplanchna henrietta Langh. Новый для озера вид, обнаруженный впервые в июле 2002 г. на периферийных участках озера, что выявлено при пересмотре проб, а не в 2003 г., как отмечали ранее (Лазарева, Смирнова, 2005). В последующие годы встречался ежегодно с конца июля до конца сентября (рис. 4, в). Максимальная численность отмечена в конце июля, наиболее многочислен в 2003 г. (45 тыс. экз./м³). К концу сентября количество *A. henrietta* снижалось (1–2 тыс. экз./м³), в октябре вид исчезал из планктона. В 2001 г. этот вид был найден в литорали Волжского плеса (до 15 тыс. экз./м³), в 2003–

2004 гг. встречен в Волжском, Главном и Моложском плесах Рыбского водохранилища (до 5–12 тыс.экз./м³). В 2003 г. *A. henrietta* мечена в Ивановском и Угличском водохранилищах (90–экз./м³) (Лазарева, 2005). По биологии и спектру питания вид близок широко распространенному в верхневолжских водохранилищах *priodonta* (Лазарева, 2004).

Таблица 1. Состав доминантных видов коловраток и ракообразных оз. Н в 2002–2005 гг.

Группа	Вид	2002 г.		2003 г.		2004 г.		200
		N*	p**	N	p	N	p	N
Rotatoria	<i>Brachionus diversicornis</i>	0.8	18	20.6	27	0.1	<1	1.8
	<i>Keratella cochlearis</i>	2.2	16	0.6	4	12.8	16.5	0.8
	<i>Trichocerca pusilla</i>	3.6	13.5	0	0	13.5	0	0
	<i>Trichocerca similis</i>	0.8	12	1.25	1	0.3	3.5	0.3
	<i>Asplanchna priodonta</i>	1.6	11.5	10.9	15	3.2	10	3.2
	<i>Asplanchna girodi</i>	5.2	11	5.8	7	0.7	2	0.9
	<i>Keratella quadrata</i>	2.9	7	0.7	3	134.5	15	0.1
	<i>Conochilus unicornis</i>	0.4	1	1.6	13	6.8	11	0.4
	<i>Brachionus calyciflorus</i>	<0.1	<1	0.5	4	37.7	3	1.5
	<i>Asplanchna henrietta</i>	0	0	80.2	14	0.3	0.5	4.5
Crustacea	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	9.5	25	14.5	38	47.1	37	8.2
	<i>Bosmina longirostris</i>	16.4	29	7.3	28	30.1	21	2.7
	<i>Chydorus sphaericus</i>	3.9	13	4.8	19	13.4	16	4.5
	<i>Thermocyclops crassus</i>	0	0	0.5	0	10.4	12	0.5

Примечание. * – Средняя за вегетационный период численность, 1 экз./м³, ** – средняя за вегетационный период относительная численность %.

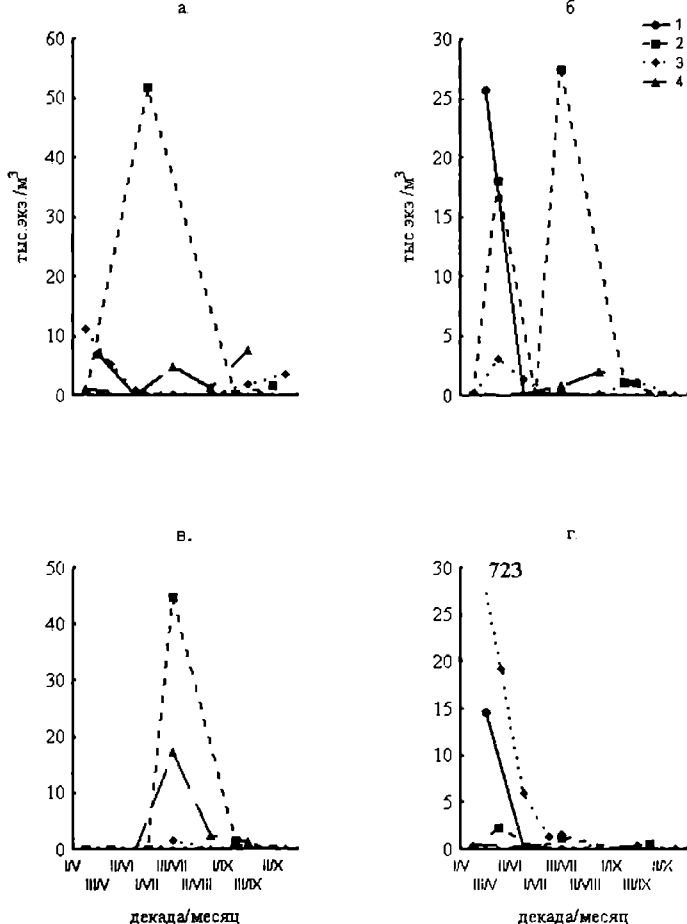


Рис. 4. Сезонная динамика численности доминантных видов коловраток *Asplanchna priodonta* (а), *Asplanchna girodi* (б), *Asplanchna henrietta* (в), *Keratella quadrata* (г): 1–2002 г.; 2–2003 г.; 3–2004 г.; 4–2005 г.

Keratella quadrata (O.F. Müller). Вид встречался в планктоне ежегодно с мая по октябрь, наиболее многочислен в 2004 г. (рис. 4, г). Весной его численность быстро нарастала и в конце мая – начале июня достигала максимальной величины (до 723 тыс. экз./м³ в 2004 г.). К

июлю–августу ее значения снижались (< 2 тыс. экз./м³). Осенью вид встречали в незначительном количестве – до 1 тыс. экз./м³. Таким образом, сезонная динамика численности вида описывается одним максимумом в мае. Ранее отмечали наличие 1–2 пиков – в мае и октябре (Ривьер, Столбунова, 1991). Относительно 1987–1989 гг. снизились средние значения численности за вегетационные периоды 2002–2005 гг.. Только в 2004 г. обилие вида близко к наблюдаемому в предыдущих исследованиях (Ривьер, Столбунова, 1991).

Keratella cochlearis Carlin. Вид встречался в планктоне ежегодно с мая по октябрь, наиболее многочислен в 2004 г. (рис. 5, а). Весной численность нарастала и к концу мая – началу июня достигала максимума (41 тыс. экз./м³ в 2004 г.). В июне–июле обилие снижалось, только в 2004 г. наблюдали летний пик (22 тыс. экз./м³). Осенний подъем отмечен в конце сентября – начале октября (максимум 17 тыс. экз./м³ в 2004 г.). Подобную сезонную динамику вида в озере описывали ранее (Ривьер, Столбунова, 1991). Средние значения численности за вегетационный период за 2002–2005 гг. снизились относительно 1987–1989 гг., только в 2004 г. обилие вида близко к наблюдаемому ранее.

Brachionus calyciflorus Pallas. Вид ежегодно отмечали в зоопланктоне в мае при его максимальной численности (250 тыс. экз./м³ в 2004 г.) (рис. 5, б). В летний период 2002–2005 гг. вид встречался единично или отсутствовал. В конце сентября – начале октября численность *B. calyciflorus* обычно невелика (до 0.5 тыс. экз./м³). Ход сезонной динамики совпадал с описанным ранее (Ривьер, Столбунова, 1991). Численность *B. calyciflorus* в мае 2004 г. превышала численность вида в мае 1987–1989 гг. в 1.5–9 раз, в мае 2005 г. – близка к описанной ранее.

Brachionus diversicornis (Daday). Вид ежегодно встречали в планктоне с мая по октябрь (рис. 5, в). В 2002–2003 гг. этот вид был главным доминантом в сообществе коловраток при средней летней температуре воды 15–18 °С. В 2002 г. максимум численности отмечен в конце августа. В 2003 г. вид давал два пика численности – в начале июня и конце июля (до 358 тыс. экз./м³). В 2004–2005 гг. не входил в число доминантов. Распространение в оз. Неро тепловодного южного *B. diversicornis* в 1988–1989 гг. связывали с исключительно жарким летом и прогревом воды в июле до 22–27 °С, его численность достигала 380 тыс. экз./м³ (Ривьер, Столбунова, 1991).

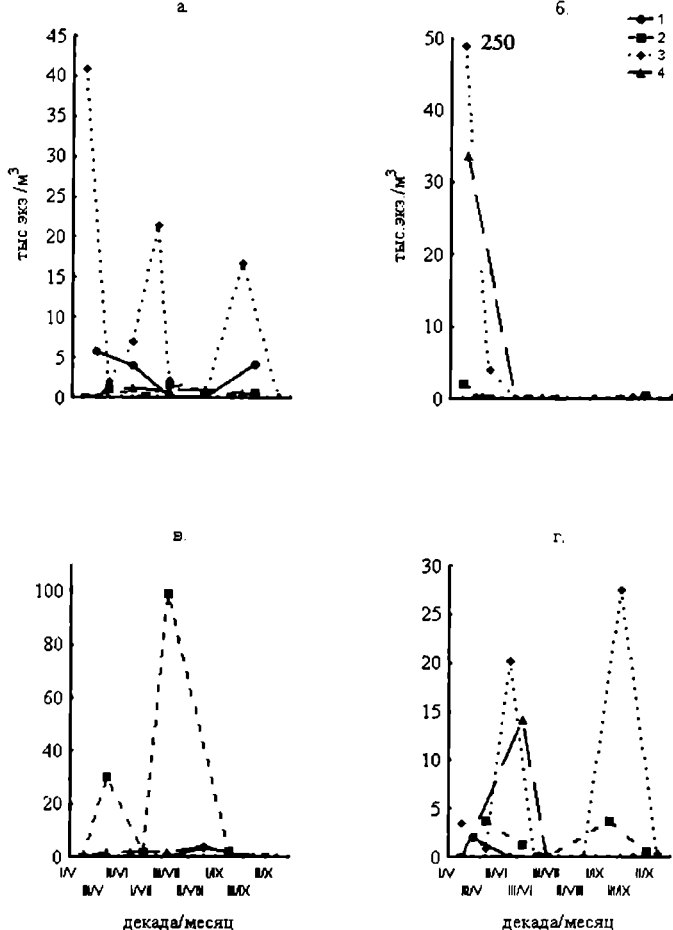


Рис. 5. Сезонная динамика численности доминантных видов коловраток *Keratella cochlearis* (а), *Brachionus calyciflorus* (б), *Brachionus diversicornis* (в), *Conochilus unicornis* (г): 1 – 2002 г.; 2 – 2003 г.; 3 – 2004 г.; 4 – 2005 г.

Conochilus unicornis Rousselet. Вид ежегодно встречали в планктоне с мая по сентябрь–октябрь (рис. 5, г). Максимальные значения отмечены в 2004 г. (20–28 тыс. экз./м³).

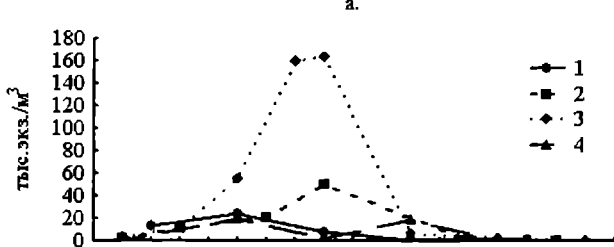
В сезонной динамике численности зафиксированы два пика: в июне–июле и в сентябре, разделенные периодом депрессии в августе. В 2002 и 2005 гг. наблюдали только весенне-летний подъем. В 1987–1989 гг. обилие *C. unicornis* было значительно выше по сравнению с настоящими исследованиями. Ранее высокие значения численности отмечали в разные сезоны: в августе–сентябре 1987, в июне 1988, в мае 1989 г. Вид максимально развивается в штилевую погоду при высокой прозрачности (Ривьер, Столбунова, 1991).

В состав доминантов ракообразных постоянно входили *Mesocyclops leuckarti* Claus, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller). Ассоциации с доминированием этих видов развиваются в мелководных затухающих озерах и прудах (Пидгайко, 1984).

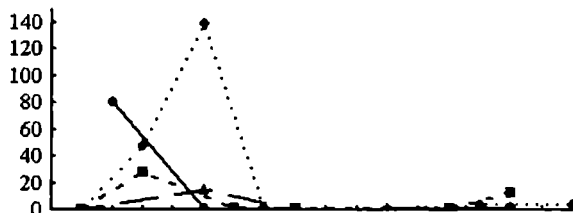
Mesocyclops leuckarti. Вид ежегодно присутствовал в планктоне с мая по октябрь (рис. 6, а). После вскрытия водоема и постепенного прогрева водной толщи, численность *M. leuckarti* заметно возрастала, в конце мая – начале июня начиналось интенсивное размножение циклопов. В конце июня – конце июля численность достигала максимальной величины (до 163 тыс. экз./м³ в 2004 г.). В 2005 г. в конце августа наблюдали второй подъем (18 тыс. экз./м³). В сентябре численность снижалась (3 тыс. экз./м³ в 2004 г.). В октябре в планктоне встречались только копеподитные стадии, основная часть популяции опускалась на дно.

Bosmina longirostris. Вид ежегодно отмечали в зоопланктоне с середины мая (рис. 6, б). В конце мая – июне численность рачка достигала максимума (139 тыс. экз./м³ в 2004 г.). К осени происходило снижение обилия вида, только в 2003 г. наблюдали небольшой его подъем (13 тыс. экз./м³). Ранее (Ривьер, Столбунова, 1991) так же отмечали летне-весенний максимум развития босмины, в 1988 и 1989 гг. еще и осенний. Средние за вегетационный период значения численности ниже по сравнению с данными 1987–1989 гг., к ним близки данные 2004 г.

Chydorus sphaericus. Вид ежегодно встречали в планктоне с середины мая (рис. 6, в). Численность достигала максимальных значений и в конце июня – начале июля (до 15 тыс. экз./м³ в 2003 г.). В августе наблюдали депрессию обилия.



б.



в.



Рис. 6. Сезонная динамика численности доминантных видов ракообразных *Mesocyclops leuckarti* (а), *Bosmina longirostris* (б), *Chydorus sphaericus* (в): 1 – 2002 г.; 2 – 2003 г.; 3 – 2004 г.; 4 – 2005 г.

Второй его подъем отмечен (чаще всего в литорали) в сентябре – начале октября (84 тыс. экз./м³ в 2004 г.). К концу октября количество вида снижалось. Такая динамика численности вида характерна и

для предыдущего периода развития. Обилие *Ch. sphaericus* близко к отмеченному в 1988–1989 гг.

Виды *Trichocerca pusilla* (Lauterborn) и *Thermocyclops crassus* Sars входили в состав доминантов только в 2002 и 2004 гг. соответственно, максимальную численность имели в летний период.

Анализ сезонной динамики массовых видов планктонных животных показал, что для *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Chydorus sphaericus* – ежегодно, для *Asplanchna girodi*, *Bosmina longirostris*, *Conochilus unicornis* – в отдельные годы, свойственно двукратное увеличение численности в весенне-летний и летне-осенний периоды. Для *Mesocyclops leuckarti*, *Brachionus diversicornis* свойственна одновершинная кривая динамики с максимумом летом, для *Keratella quadrata*, *Brachionus calyciflorus* – весной. Для сообществ коловраток и ракообразных характерны последовательные смены доминантных видов, чем обеспечивается большая полнота использования трофических ресурсов (Тимохина, 2000). Сроки наступления массового развития у отдельных видов часто не совпадали и варьировали год от года. Именно это было основной причиной формирования одного – трех подъемов в динамике численности и биомассы зоопланктона оз. Неро.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Зоопланктон оз. Неро представлен мелким видами, средняя масса тела которых составляла 5.9 ± 0.9 мкг. Это характерно для высокотрофных водоемов и водоемов с сильным прессом рыб-сестонофагов (Андроникова, 1996; Крылов, 1989; Kórpónai et al., 2003). Преобладание в зоопланктоне *Mesocyclops leuckarti* и коловраток р. *Asplanchna* отмечали в гипертрофном оз. Лаборджу (Макарцева, Трифонова, 1991) и других водоемах (Пидгайко, 1984).

Встречаемость и обилие видов коловраток изменялись по сезонам ежегодно, обычно 2–3 года подряд отмечали один и тот же доминантный вид. К числу ежегодных доминантов относится *A. priodonta*. Некоторые коловратки входили в состав доминантного комплекса один год за период исследования 2002–2005 гг. Подобное наблюдали для мелководных гипертрофных озер Лох Ней (Andrew et al., 1992) и Лебяжье (Салахутдинов, 2003).

В высокотрофных озерах обычны резкие множественные колебания численности и биомассы, но интегральная кривая сезонной динамики, как правило, имеет один максимум летом (Андроникова,

1996). В 80-е гг. XX-го столетия на интегральной кривой сезонного развития зоопланктона оз. Неро отмечали два пика численности и биомассы – в мае–июне и в августе–сентябре (Ривьер, Столбунова, 1991), то же характерно для эвтрофных озер Мястро и Баторино в Белоруссии (Экологическая система..., 1985). Для оз. Неро в период исследования 2002–2005 гг. свойственны ежегодные вариации хода сезонного развития зоопланктона.

Обычно характер сезонной динамики зоопланктона связывают с климатическими характеристиками, в частности со сроками вскрытия водоема ото льда и темпом весеннего прогрева воды (Ривьер, Столбунова, 1991), обеспеченностью пищей (Луферова, Монаков, 1966) и с особенностями биологии доминантных видов (Андроникова, 1996). Считают (Complex Interactions..., 1988), что стартовые условия вегетационного периода определяют не только ход развития планктона, но и состав доминантных видов.

Температура воды играет важную роль в сезонных изменениях зоопланктона. Это один из факторов, определяющих скорость роста животных. Замедление или ускорение развития вызывает изменения в возрастном составе популяций (Иванова, 1985). В работах (Андроникова, 1971; Столбунова, 2003) указывают на прямую корреляционную связь количества зоопланктона с температурой воды в течение вегетационного периода. Для Рыбинского водохранилища в весенний период показаны одновременное повышение температуры воды и биомассы зоопланктона, а во второй половине лета противоположный ход этих величин (Мордухай-Болтовская, 1956). Сопоставление среднемесячных значений численности и биомассы зоопланктона оз. Неро с температурой воды в различные годы исследования показал отсутствие статистически значимой связи между ними. Достоверные связи общего обилия с температурой воды так же не наблюдались в отдельные сезоны года (весна, лето, осень).

Температура воды служит пороговой величиной для развития некоторых видов коловраток и ракообразных, имеющих температурные оптимумы с соответствующей им сезонной встречаемостью (Галковская, Сушеня, 1978; May, 1983, Ruttner-Kolisko, 1977). Корреляционный анализ связи температуры воды с численностью доминантных видов зоопланктона показал наличие статистически достоверной зависимости только для копепод *Mesocyclops leuckarti* в 2003 и 2004 гг. ($r_{(2003)} = 0.82, p < 0.05$; $r_{(2004)} = 0.97, p < 0.001$). Ход сезонной

динамики температуры воды сходен с ходом развития копепод, что связано с особенностями жизненного цикла этого вида. Максимум обих величин зафиксирован в третьей декаде июля. *Mesocyclops leuckarti* – тепловодный циклоп, имеющий две генерации. При постепенном прогревании воды в результате размножения перезимовавших особей развивается первая летняя генерация. Эта генерация дает начало второй, которая имеет максимальную численность (Андрионикова, 1996; Луферова, Монаков, 1966). Таким образом, сезонная динамика зоопланктона определяется не только ходом температуры, но и продуктивностью предшествующих генераций.

Сезонная динамика зоопланктона связана также с изменением трофических условий. Источники питания зоопланктона разнообразны: животные, водоросли, бактерии, детрит, растворенные органические вещества. Сопоставление численности и биомассы, корреляционный анализ связи между общим количеством зоопланктона и фитопланктона не показал статистически значимой зависимости. С июля по октябрь в фитопланктоне озера по биомассе преобладают виды сине-зеленых водорослей (Бабаназарова и др., 2004), недоступные для питания зоопланктона из-за крупных размеров и возможного токсического действия. Доминирующий в планктоне среди зеленых водорослей вид *Scenedesmus communis* Hegew образует крупные ценобии (16–32 клетки) (Бабаназарова и др., 2004), что служит защитой от выедания. Биомасса факультативного хищника *Asplanchna priodonta* отрицательно коррелировала с биомассой сине-зеленых водорослей ($r_{(2002)} = -0.61$, $p < 0.05$) в 2002 г. и общего фитопланктона в 2004 г. ($r_{(2004)} = -0.82$, $p < 0.05$). Численность *Keratella cochlearis* статистически достоверно связана с биомассой *Bacillariophyta* в 2002 г. ($r_{(2002)} = 0.9$, $p < 0.05$). Максимумы этих величин совпадали и приходились на конец мая и начало октября. Эту связь нельзя объяснить однозначно, *K. cochlearis* не потребляет диатомовые водоросли, основным объектом питания этих коловраток служит триптон (Монаков, 1998). Сходство динамики водорослей и указанных видов зоопланктона, вероятно, определяют иные факторы, нежели трофические. Биомасса *Chydorus sphaericus* положительно коррелировала с биомассой фитопланктона ($r = 0.63$, $p \leq 0.05$). Для оз. Неро характерно доминирование в фитопланктоне Суалорфита (Бабаназарова и др., 2004), которых хидорус может использовать в качестве субстрата.

С увеличением трофии связь между первичным и вторичным трофическим уровнем ослабевает, и годовую динамику зоопланктона в большей степени формируют абиотические факторы и трофические отношения в пределах самого сообщества (Макарцева, Трифонова, 1991). Короткая пастбищная трофическая цепь, в которой мета-зоопланктон (мирные коловратки) напрямую потребляет >50% первичной продукции, формируется только весной (май). Весной в озере доминируют мелкие водоросли, доступные для большинства фитофагов фильтраторов и седиментаторов. Летом и осенью в оз. Неро поток энергии к метазойному планктону поступает не от продуцентов, а преимущественно через сообщества микробной «петли» (Копылов, Лазарева, Косолапов, в печати). Водоросли в этот период представлены крупными колониями преимущественно сине-зеленых, которые фактически не могут быть непосредственно использованы в пищу организмами зоопланктона.

Выводы. По составу доминантных видов коловраток и ракообразных оз. Неро близко к другим эвтрофным и гипертрофным водоемам. Ход сезонной динамики зоопланктона оригинален и характеризуется ежегодными вариациями. Отмечены от одного до трех пиков и подъемов развития зоопланктона, что связано с динамикой доминантных видов и разными сроками наступления их массового размножения. Сезонные изменения количества зоопланктона оз. Неро не могут быть полностью объяснены динамикой температуры воды и количеством фитопланктона, и, вероятно, связаны с динамикой сообщества микробной «петли».

Работа выполнена при поддержке программы «Интеграция 2002–2006» «Экспедиционное обследование оз. Неро и выработка рекомендаций по его реконструкции», грант № Э0373. Искренне благодарю сотрудников и студентов кафедры экологии и зоологии ЯрГУ им. П.Г. Демидова, сотрудников ИБВВ РАН за помощь в сборе и анализе материала, лично О.В. Бабаназарову за предоставление данных по фитопланктону и В.И. Лазареву за ценные советы и замечания.

Список литературы

- Андроникова И.Н. Зоопланктон оз. Красного в годовом цикле // Озера карельского перешейка. Лимнологические циклы озера Красного. Л.: Наука, 1971. С. 326–374.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 186 с.

- Бабаназарова О.В., Ляшенко О.А., Лазарева В.И., Сигарева Л.Е., Зубишина А.А., Холт Д., Смирнова С.М., Сиделев С.И., Калинина О.Е. Результаты мониторинга планктонного сообщества оз. Неро // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Мат. Всерос. научно-практической конференции. Ярославль: Ярос. Гос. ун-т, 2004. С. 88–98.
- Бикбулатов Э.С. Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2003. 192 с.
- Галковская Г.А., Сушеня Л.М. Рост водных животных при переменных температурах. Минск: Наука и техника, 1978. 144 с.
- Довбня И.В. Продукция гидрофильной продукции оз. Неро // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1995. №98. С. 13–16.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. – Л.: ЗИН АН СССР 1985. 223 с.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б. Потоки вещества и энергии в планктонной трофической сети озера // Состояние экосистемы высокопродуктивного оз. Неро в начале XXI века. В печати.
- Крылов П.И. Питание пресноводного хищного планктона // Итоги науки и техники. Сер. Общ. экология. Биоценология. Гидробиология. М.: Изд-во ВИНТИ, 1989. Т. 7. 145 с.
- Лазарева В.И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2004. №4. С. 59–68.
- Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 182–224.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М. Значение коловраток в сообществе зоопланктона гипертрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Коловратки (таксономия, биология и экология). Ярославль: изд-во ЯГТУ, 2005. С. 160–175.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток гипертрофного озера Неро // Биол. внутр. вод. 2007. № 1. С. 61–72.
- Луферова Л.А., Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 40–50.
- Макарецва Е.С., Трофимова И.С. Особенности сезонного функционирования сообществ фито- и зоопланктона в озерах различной трофии // Антропогенные изменения экосистем малых озер (причины, последствия, возможность управления). СПб.: Гидрометиздат, 1991. Кн. 2. С. 300–303.

- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидро-биологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, Зоологический институт АН СССР, 1984. 34 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 322 с.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биологической станции «Борок». 1956. Вып. 2. С. 108–124.
- Никулина В.Н., Гутельмахер Б.Л. Взаимоотношения фито- и зоопланктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 257–271.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 206 с.
- Ривьер И.К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов различных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–110.
- Ривьер И.К., Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Неро // Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 1991. С. 74–108.
- Салахутдинов А.Н. Закономерности развития зоопланктона мезотрофных и эвтрофных озер среднего Поволжья в подледный и безледный периоды: Автореф. канд. дисс. М.: МГУ, 2003. 25 с.
- Сигарева Л.Е. Первичная продукция фитопланктона оз. Неро // Современное состояние экосистемы оз. Неро. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 1991. С. 53–61.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биолог. внутр. вод. 2003. №3. С. 67–71.
- Экологическая система Нарочанских озер. Минск: изд-во Университетское, 1985. 303 с.
- Andrew T.E, Fitzsimons A.G. Seasonality, population dynamics and production of planktonic rotifers in Lough Neagh, Northern Ireland // Hydrobiologia. 1992. V. 246, № 2. P. 147–164.
- Complex Interactions in Lake Communities. N.Y.:Springer-Verlag, 1988. 283 p.
- Korponai J., Paulovits G., Matyas K., Tatrai I. Long-term changes of cladoceran community in a shallow hypertrophic reservoir in Hungary // Hydrobiologia. 2003. V.504, № 1–3. P. 193–201.
- Lazareva V. Response of zooplankton communities to acidification in lakes of Northern Russia // Russian Journal of Aquatic Ecology. 1995. V.4, № 1. P.41–54.
- May L. Rotifers occurrence in relation to water temperature in Loch Leven, Scotland // Hydrobiologia. 1983. V.104. P. 311–315.

SEASONAL DYNAMICS OF ZOOPLANKTON IN NERO LAKE (YAROSLAVL REGION, RUSSIA)

S.M. Smirnova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

The seasonal dynamics of zooplankton was investigated in north part of Nero Lake from 2002 to 2005. Nero Lake is closely related to other eutrophic and hypertrophic water bodies in composition of rotifers and crustaceans dominant species. The process of seasonal dynamics of zooplanktonic community is original and it's characterized by annual variations. Several maximums of zooplankton development (from 1 to 3) were pointed that is related with dominant species dynamics and different periods of beginning of there mass reproduction. The dependence of seasonal dynamics of zooplankton on water temperature, number and composition of phytoplankton is discussed.



СМИРНОВА

СВЕТЛАНА МИХАЙЛОВНА –

ст. лаборант-исследователь, аспирант.

Основные направления исследований: на протяжении ряда лет изучает качественные и количественные характеристики, особенности структуры и сезонной динамика зоопланктона, его основных групп и доминирующих видов в высокоэвтрофном мелководном оз. Неро (Ярославская обл.). Показаны основные изменения структурной организации сообщества, свидетельствующей об изменении трофического статуса водоема.

Основные публикации:

Бабаназарова О.В., Зубишина А.А.,

Гирич А.О., Смирнова С.М. Современное состояние планктона и микроальгобентоса открытой части озера Неро, прилегающей к городу Ростову
// Матер. II-ой научно-практич. конф. «Актуальные проблемы экологии

- Бабаназарова О.В., Ляшенко О.А., Лазарева В.И., Сизарева Л.Е., Зубишина А.А., Холт Д., Смирнова С.М., Сиделев С.И., Калинина О.Е.* Результаты мониторинга планктонного сообщества оз. Неро // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов. Ярославль: ООО «Ремдер», 2004. С. 88–98.
- Смирнова С.М.* Зоопланктон оз. Неро как показатель состояния экосистемы // Ярославский край. Наше общество в третьем тысячелетии. Сб. мат. 5 научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых вузов. Ярославль, 2004. С. 7–8.
- Смирнова С.М., Комарова И.П.* Развитие познавательного интереса на уроках общей биологии // Современные проблемы биологии, экологии, химии. Региональный сборник научных трудов. Ярославль: ЯрГУ, 2005. С. 255–260.
- Смирнова С.М., Лазарева В.И.* Обилие и структура зоопланктона оз. Неро в 2002–2004 гг. // Современные проблемы биологии и химии. Ярославль: ЯрГУ, 2005. С. 51–55.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М.* Значение коловраток в сообществе зоопланктона гипертрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Коловратки (таксономия, биология и экология). Ярославль: изд-во ЯГТУ, 2005. С. 160–175.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М.* Сукцессия экосистемы гипертрофного оз. Неро (Ярославская обл.) и динамика структуры зоопланктона // Динамика современных экосистем в голоцене. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. С. 127–132.
- Смирнова С.М., Лазарева В.И.* Сезонные изменения зоопланктона гипертрофного озера Неро // XI съезд Гидробиологического общества РАН (г. Тольятти, Россия, 18–22 сентября 2006 г.). Тез. докл. Т. II. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 159.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 2005 Г.

© 2007 г. Е.А. Соколова

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
sokol@ibiw.yaroslavl.ru

По материалам стандартных рейсов исследованы видовой состав, доминанты, количественные характеристики и сезонные изменения зоопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища в июне–октябре 2005 г. Общая численность зоопланктона в исследуемый период составляла 109.6 ± 27.9 тыс. экз./м³, биомасса – 1.15 ± 0.26 г/м³. Максимальная численность (290.1 ± 103.4 тыс. экз./м³) отмечена в июне, биомасса (2.58 ± 0.82 г/м³) – в июле. Зоопланктон был более обильным в Главном плесе водохранилища на станциях Средний Двор и Наволок, наиболее бедным – на ст. Коприно.

ВВЕДЕНИЕ

Рыбинское водохранилище – это крупный озеровидный водоем, площадь которого при НПУ 4.55 тыс. км², средняя глубина – 5.6 м (Рыбинское водохранилище, 1972; Экологические проблемы..., 2001). Средний многолетний коэффициент водообмена равняется 1.9 и варьирует от 1.6 в маловодную фазу до 2.0 – в многоводную (Литвинов, Рошупко, 2000). Выделяют три речных плеса Волжский, Моложский и Шекснинский и один озеровидный – Главный.

Наиболее ранние сведения о зоопланктоне Рыбинского водохранилища, созданного в 1941 г., относятся к 1946–1948 гг. (Киселева, 1954). Они были дополнены исследованиями зоопланктона Волжского устьевго участка Рыбинского водохранилища в 1947–1954 гг. (Монаков, 1958). Начиная с 1956 г., на 6 стандартных станциях проводятся регулярные наблюдения за зоопланктонным сообществом с использованием единой методики сбора и обработки проб. В результате этих исследований были изучены изменения видового состава, вертикальное распределение, сезонная и межгодовая динамика всего зоопланктона и отдельных видов, многолетние вариации численности и биомассы, закономерности развития зоопланктона в зависимости от температуры, водности года, обилия бактерио- и фитопланктона (Мордухай-Болтовская, 1956; Луфорова, Монаков, 1966; Рыбин-

ское водохранилище, 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988, 1993, 2000; Лазарева, 1988, 1997, 2005; Лазарева и др., 2001).

Последовательность развития отдельных видов, доминантные формы, численность и картина сезонной динамики зоопланктона существенно различаются в отдельных плесах (Экологические проблемы..., 2001). Сроки массового появления и численность организмов во многом зависят от погодно-климатических факторов и от условий питания. Распределение зоопланктона в летне-осенний период связано с трофическими и гидродинамическими (течения, волнение, циркуляция вод) условиями, полями температур, накоплением и распределением покоящихся стадий зоопланктеров, интенсивностью их размножения и миграциями (Литвинов, Ривьер, 1991; Ривьер, 2002).

Для сезонной динамики численности и биомассы большинства массовых видов характерны два максимума: весенне-летний и летне-осенний (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1958; Луфьева, Монаков, 1966; Ривьер и др., 1982; Рыбинское водохранилище, 1972). За 40-летний период наблюдений (1956–1996 гг.) в сообществе зоопланктона произошли изменения: снижение плотности коловраток, увеличение количества рачков, общей биомассы сообщества и средней индивидуальной массы организмов (Лазарева и др., 2001). В 1997–2004 гг. отмечено снижение биомассы сообщества относительно уровня 80-х гг. XX-го века. Найдено 8 новых видов, ранее не отмеченных в списках фауны (Лазарева, 2005).

В настоящей работе продолжено описание многолетней динамики зоопланктона Рыбинского водохранилища. Цель работы – исследование состояния зоопланктона по видовому составу, доминантам, количественным характеристикам, выяснение сезонной динамики численности и биомассы зоопланктона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование зоопланктона Рыбинского водохранилища проводили ежемесячно с июня по октябрь 2005 г. на шести стандартных станциях в Волжском и Главном плесах. Станции располагались на бывшем русле р. Волги напротив с. Коприно (глубина 11–13 м); в устье р. Мологи (глубина 12–14 м); у бывшего с. Наволок в центральной части Главного плеса (глубина 6–11 м); напротив с. Измайлово в восточной части Главного плеса на бывшей пойме р. Шексны (глубина 6–10 м); у затопленного с. Средний Двор в северной и северо-восточной части Главного плеса (глубина 8–10 м); напротив с.

Брейтово в западной части водохранилища на бывшем русле р. Мологи (Романенко, 1985). Схема расположения станций приведена в работе (Лазарева и др., 2001).

Материал (30 проб) собирали с помощью планктобатомера Дьяченко–Кожевникова объемом 10 л по горизонтам через каждые 2 м от поверхности до дна с последующим процеживанием через газ № 76. Пробы зоопланктона со всех горизонтов на одной станции объединяли. Объем профильтрованной воды в зависимости от глубины составлял 50–80 л. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методы..., 1975). Биомассу зоопланктона определяли по таблицам зависимости массы организмов от длины тела (Мордухай-Болтовской, 1954; Уломский, 1961). Зоопланктон анализировали по количеству видов, доминантам, численности и биомассе, соотношению таксономических групп, индексам сапробности Пантале и Букка в модификации Сладечека и видового разнообразия Шеннона-Уивера. Доминирующие виды выделяли на основе функции рангового распределения (Андроникова, 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По метеоусловиям 2005 г. входил в теплую маловодную фазу (с 1996 г. – по настоящее время) (Литвинов, Рошупко, 2007) и характеризовался средней водностью и температурой (устное сообщение В.Ф. Рошупко). Среднегодовая температура составляла 19.5 °С, прозрачность возрастала к середине лета, снижалась в сентябре и была максимальной в октябре (рис. 1).



Рис. 1. Изменение температуры и прозрачности по сезонам.

В зоопланктоне Рыбинского водохранилища в 2005 г. обнаружен 71 вид, из которых 28 – Rotatoria, 13 – Copepoda и 30 – Cladocera, и личинки дрейссены. Наибольшим разнообразием характеризовались Crustacea, составляющие 53–66% всех отмеченных видов (табл. 1). Среди них по числу видов преобладали ветвистоусые рачки – 29–41%, на долю веслоногих рачков приходилось 24–32% от всех видов. Количество видов Rotatoria варьировало от 34 до 47%. Максимальное разнообразие видов зарегистрировано в июне, минимальное – в октябре. Максимальный состав видов на ст. Молога (в среднем 32 вида, величина индекса Шеннона – 3.5), минимальный – на ст. Коприно – 23 вида (табл. 2). Индекс Шеннона, рассчитанный по численности, варьировал от 3.5 в июле до 2.74 в октябре и составлял в среднем за исследованный период по всему водохранилищу 3.15 ± 0.08 .

Таблица 1. Число видов зоопланктона в течение вегетационного периода

Таксон	Дата				
	23 июня	20 июля	17 августа	22 сентября	13 октября
Rotatoria	$\frac{11}{34}$	$\frac{11}{38}$	$\frac{10}{36}$	$\frac{10}{40}$	$\frac{8}{47}$
Copepoda	$\frac{8}{25}$	$\frac{8}{28}$	$\frac{9}{32}$	$\frac{7}{28}$	$\frac{4}{24}$
Cladocera	$\frac{13}{41}$	$\frac{10}{34}$	$\frac{9}{32}$	$\frac{8}{32}$	$\frac{5}{29}$
Весь зоопланктон	32	29	28	25	17

Примечание. В числителе – число видов, в знаменателе – то же (%).

Таблица 2. Число видов зоопланктона на исследованных станциях за период изучения

Таксон	Станции					
	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Средний Двор	Брейтово
Rotatoria	8	13	10	10	9	10
Copepoda	6	8	7	8	8	8
Cladocera	9	11	7	8	10	10
Весь зоопланктон	23	32	24	26	27	28

Наиболее распространенными и общими для всех станций видами с частотой встречаемости $\geq 50\%$ были 7 видов и несколько представителей рода *Synchaeta*, относящиеся к Rotatoria, 8 – Cladocera и 7 – Copepoda (табл. 3).

В конце июня при температуре воды 16.8–18.0 °C зоопланктон был богат по видовому составу (29–40 видов в пробе) и по количественным показателям. Наибольшим обилием отличался Главный плес водохранилища, где численность варьировала от 194 до 742 тыс. экз./м³, биомасса – от 1.3 до 4.7 г/м³. По численности преобладали коловратки (59–83% от общей численности) при доминировании *Conochilus hippocrepis* + *C. unicornis* (до 575 тыс. экз./м³). Среди ракообразных доминировали *Bosmina longispina* (42 тыс. экз./м³) и науплии Cyclopoida (30 тыс. экз./м³) (рис. 2). Основу биомассы составляли ветвистоусые рачки (49–72% от общей), а среди них *B. longispina* (до 2.1 г/м³) (табл. 4). Кроме того, на ст. Средний Двор высокую биомассу (0.8 г/м³) образовывали крупные хищные коловратки *Asplanchna priodonta*, размер которых составлял 1.0–1.4 мм (рис. 3).

В Волжском плесе водохранилища зоопланктон был иным. На ст. Молога в пробе обнаружено 40 видов, среди которых 15 – Rotatoria, 16 – Cladocera и 9 – Copepoda. Общая численность зоопланктона составляла 104.8 тыс. экз./м³, биомасса – 1.35 г/м³. На ст. Коприно численность и биомасса были меньше – в 3 раза и на порядок соответственно. На этих двух станциях количество *Conochilus* sp. существенно ниже, чем в центре водохранилища. На ст. Молога доминировали науплии циклопов, на ст. Коприно – *Daphnia cristata* Sars.

В конце июля наблюдался максимальный прогрев воды в водохранилище до 20.4–22.2 °C. Однако по сравнению с июнем численность зоопланктона снизилась за счет уменьшения количества коловраток и варьировала от 57 до 260 тыс. экз./м³. Биомасса достигла своего сезонного максимума (в среднем 2.58 г/м³ – от 1.0 до 6.38 г/м³) за счет массового развития Copepoda, составляющих 56–77% от общей численности и 17–52% биомассы. Активное размножение *Asplanchna priodonta* приводило к образованию высоких биомасс на станциях Наволок (4.6 г/м³) и Измайлово (1.0 г/м³). На ст. Средний Двор другой вид – *A. herricki* Guerne – создавал биомассу 0.85 г/м³. Среди ракообразных наибольшую биомассу формировали *Daphnia galeata*, *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus gracilis*.

Таблица 3. Наиболее распространенные и общие для стандартных станций виды и роды зоопланктона

Rotatoria	Cladocera	Copepoda
<i>Synchaeta</i> sp. (100%)	<i>Bosmina longispina</i> (Leydig) (100%)	<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus) (100%)
<i>Keratella quadrata</i> (Müller) (97%)	<i>Daphnia galeata</i> G. Sars (87%)	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (G. Sars) (97%)
<i>K. cochlearis</i> (Gosse) (90%)	<i>B. crassicornis</i> (P.E. Müller) (80%)	<i>T. crassus</i> (Fischer) (87%)
<i>Polyarthra major</i> Burekhardt (87%)	<i>Limnospida frontosa</i> Sars (79%)	<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars (90%)
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott) (83%)	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller) (73%)	<i>E. graciloides</i> Lill. (73%)
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schr.) + <i>C. unicomis</i> Rousselet (63%)	<i>B. coregoni</i> Baird (57%)	<i>Cyclops vicinus</i> Ulfjan. (67%)
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg (63%)	<i>B. longirostris</i> (O.F. Müll.) (53%)	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine) (57%)
<i>Asplanchna priodonta</i> Goss (50%)	<i>Leptodora kindtii</i> Focke (50%)	-

Примечание. В скобках – частота встречаемости видов.

Таблица 4. Средняя численность (Ч, тыс. экз./м³) и биомасса (Б, г/м³) зоопланктона в Рыбинском водохранилище в течение вегетационного периода

Таксон	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Rotatoria	216.5± 95.2	0.52± 0.26	54.6± 20.0	1.26± 0.74	32.1± 12.0	0.06± 0.02	13.4± 0.4	0.08± 0.05	4.1± 1.0	0.004± 0.0008
Copepoda	40.8± 6.3	0.28± 0.05	76.3± 17.3	0.86± 0.20	50.6± 9.4	0.41± 0.07	5.4± 1.3	0.09± 0.03	1.8± 0.4	0.07± 0.05
Cladocera	32.8± 7.5	1.16± 0.38	8.4± 1.9	0.47± 0.1	1.7± 0.4	0.09± 0.03	12.7± 3.7	0.29± 0.1	7.1± 2.9	0.13± 0.06
Весь зоо- планктон	290.1± 103.4	1.97± 0.64	139.2± 35.5	2.58± 0.82	84.4± 16.6	0.54± 0.09	31.5± 8.5	0.45± 0.16	13.0± 3.4	0.2± 0.07

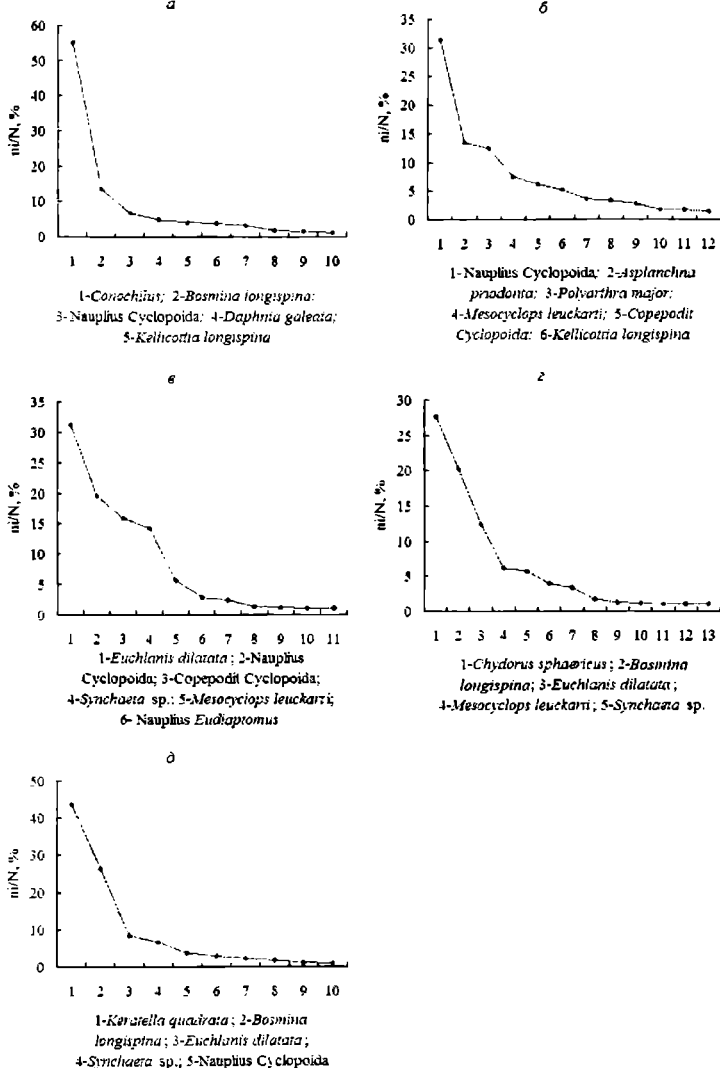


Рис. 2. Ранговое распределение относительной численности зоопланктона на ст. Наволок 23.06 (а), 20.07 (б), 17.08 (в), 22.09 (г), 13.10 (д).

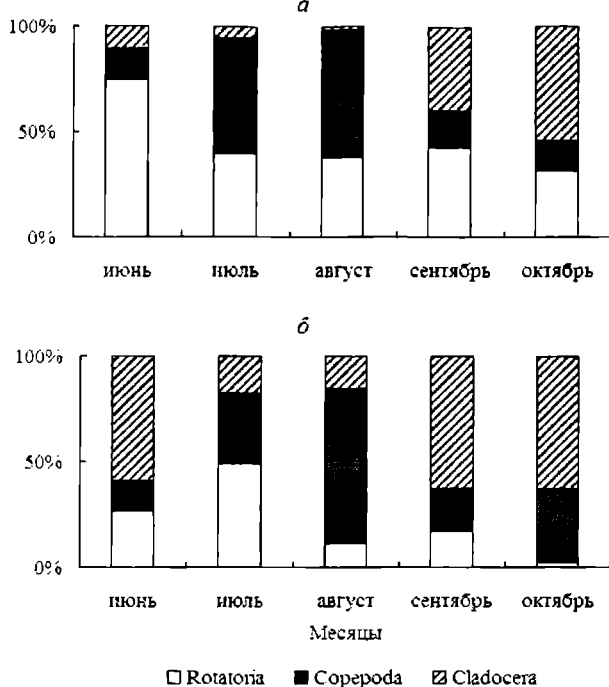


Рис. 3. Соотношение таксономических групп зоопланктона по численности (а) и биомассе (б).

По численности в Главном плесе доминировали науплии циклопов (до 66.4 тыс. экз./м³), *A. priodonta* (до 22 тыс. экз./м³) (рис. 2) и *Polyarthra major* (31.6 тыс. экз./м³); на ст. Молога – *Conochilus* sp. (68 тыс. экз./м³), науплиальные и копепоидитные стадии циклопов; на ст. Коприно – *D. cucullata* G. Sars.

В большом количестве встречались личинки дрейссены: в среднем по водохранилищу 37.5 тыс. экз./м³. Наиболее разнообразным зоопланктон был на ст. Молога (39 видов в пробе), наиболее бедным – на ст. Коприно (31 тыс. экз./м³). В июле в планктоне развивались крупные ветвистоусые рачки *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* Leydig, *Limnosida frontosa*, *Diaphanosoma brachiurum* (Lievin) и веслоногий рачок *Heterocope appendiculata* G. Sars. На ст.

Коприно, Молога и Измайлово отмечены *Brachionus angularis* Goussе и *B. calyciflorus* Pall, относящиеся к α - β мезосапробам. Особенно многочисленным *B. angularis* (15 тыс. экз./м³) был на ст. Молога.

В августе численность зоопланктона в Главном плесе варьировала от 84.7 до 140.8 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.5 до 0.78 г/м³. Произошло существенное снижение количества коловраток и ветвистых ракообразных и общей численности и биомассы зоопланктона, что, вероятно, связано с «летним провалом численности зоопланктона». Однако одной из причин этого может быть сильное перемешивание воды в результате шторма. Пробы отбирали при скорости ветра до 13.5 м/с. Повышение мутности воды вызывает гибель планктонных организмов — фильтраторов, в первую очередь Cladocera. Численность и биомасса ветвистых ракообразных по сравнению с июлем снизились в среднем в 6–8 раз и составляли соответственно 0.88–3.67 тыс. экз./м³ и 0.03–0.2 г/м³. Основу численности (50–85%) и биомассы (41.5–87%) образовывали Copepoda, среди которых в массовых количествах развивались науплиусы (36–44%) и копепоиды Cyclopoida (30%). Доминирующим видом Rotatoria был *Euchlanis dilatata* (до 52 тыс. экз./м³) (рис. 2). Уменьшилось видовое разнообразие зоопланктона: среднее количество видов в пробе колебалось от 23 до 29, достигая максимальных величин на станциях Молога и Измайлово (31 вид). Видовой состав зоопланктона обогащался за счет бентических *Macrothrix laticornis* (Jurine), *Leydigia leydigi* (Schoedl.), *Pleuroxus uncinatus* Baird. и литоральных фитофильных видов (*Ilyocryptus sordidus* (Lievin.)). Максимальная численность отмечена на ст. Брейтово, биомасса — на ст. Молога. Наиболее бедным зоопланктон был на ст. Коприно (численность — 18.4 тыс. экз./м³, биомасса — 0.17 г/м³).

В сентябре при температуре 12.2–13.2 °C произошло дальнейшее снижение численности и биомассы зоопланктона, которые варьировали в Главном плесе водохранилища соответственно от 17.7 до 61.2 тыс. экз./м³ и от 0.23 до 1.04 г/м³. Тем не менее, зоопланктон оставался разнообразным (22–32 вида в пробе). Основу биомассы составляли уже не Copepoda, а Cladocera (44–83%), а основу численности — Cladocera (41–52%) и Rotatoria (47–58%) (рис. 3). В доминантный комплекс входили: *Euchlanis dilatata* (до 11.7 тыс. экз./м³), *Chydorus sphaericus* (7.6 тыс. экз./м³), *Synchaeta* sp. (5.5 тыс. экз./м³), *Bosmina longispina* (5 тыс. экз./м³) (рис. 2), а на ст. Коприно по численности преобладали копепоидные стадии циклопов (0.8 тыс. экз./м³). Наиболее бедной по количественным характеристикам и разнообразию видов оставалась по-прежнему ст. Коприно (числен-

ность – 3.2 тыс. экз./м³, биомасса – 0.03 г/м³), наиболее богатой по численности ст. Измайлово, по биомассе – ст. Брейтово.

В октябре при понижении температуры воды до 10.7–12.0 °С количество зоопланктона снизилось в среднем в 3 раза до 7.5–24.0 тыс. экз./м³, биомасса – в 2 раза – до 0.04–0.4 г/м³, уменьшилось видовое разнообразие. По численности (44–77%) и биомассе (60–89%) преобладали Cladocera, среди которых возросла роль *Bosmina longispina* (до 56% от общей численности). Среди коловраток доминировали *Keratella quadrata* (5.5 тыс. экз./м³) и *Synchaeta* sp. (2.2 тыс. экз./м³).

Рассмотрим сезонную динамику и распространение постоянно встречающихся в водохранилище видов.

Род *Conochilus*

Род представлен двумя видами: *C. hippocrepis* и *C. unicornis*, среди которых преобладал *C. hippocrepis*. Максимум численности (179.4 ± 87.3 тыс. экз./м³) и биомассы (0.3 ± 0.17 г/м³) *C. hippocrepis* + *C. unicornis* зарегистрирован в июне (рис. 4). В отдельные годы, например в 1958–1961 гг. и 1963 г., наблюдался второй подъем биомассы, а в 1956–1957 гг. он отсутствовал (Луферова, Монаков, 1966). Наибольшая среднесезонная численность *Conochilus* sp. отмечена на ст. Средний Двор (116.6 тыс. экз./м³), минимальная – на ст. Коприно (0.31 тыс. экз./м³) (табл. 5).

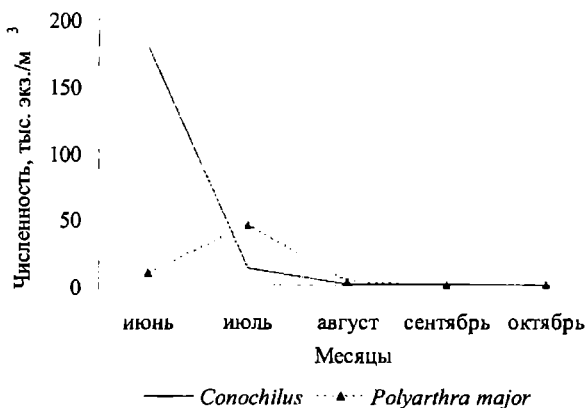


Рис. 4. Сезонная изменчивость *Conochilus* sp. и *Polyarthra major*.

Таблица 5. Среднесезонная численность (тыс. экз./м³) зоопланктона на стандартных станциях

Вид, род	Коприно	Молога	Наволоок	Измайлово	Средний Двор	Брейтово
<i>Conochilus sp.</i>	0.31	17.95	34.07	15.45	116.60	48.58
<i>Keratella quadrata</i>	0.48	2.74	2.10	4.10	3.84	3.90
<i>K. cochlearis</i>	0.01	1.25	0.46	1.91	1.31	1.77
<i>Kellicottia longispina</i>	0.01	0.52	2.62	5.03	8.03	3.85
<i>Polyarthra major</i>	0.28	3.43	5.22	6.68	8.90	7.45
<i>Synchaeta sp.</i>	1.02	9.07	5.60	1.62	3.75	3.77
<i>Asplanchna priodonta</i>	0	0.06	4.46	2.54	1.16	0.13
<i>Daphnia galeata</i>	0.53	3.25	4.41	4.35	3.12	2.02
<i>D. cristata</i>	1.45	1.51	0.22	0.42	0.07	0.10
<i>D. cucullata</i>	1.76	1.90	0.40	0.01	0.05	0.01
<i>Bosmina longispina</i>	0.32	2.37	9.96	7.00	10.71	4.27
<i>B. crassicornis</i>	0.76	0.62	0.29	0.64	0.43	0.44
<i>B. coregoni</i>	0.78	0.37	0.04	0.04	0.02	0.13
<i>B. longirostris</i>	0.44	0.32	0.21	0.004	0.05	0.14
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	0.18	5.70	4.00	4.76	3.87	1.37
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.12	0.72	1.20	1.67	0.63	0.83
<i>E. graciloides</i>	0.10	0.40	0.26	0.29	0.40	0.37

В июне отмечена максимальная численность этих видов, в среднем по водохранилищу соответственно 7.7 и 2.1 тыс. экз./м³. В июле-августе их количество уменьшалось, а в сентябре зарегистрирован второй подъем численности (рис. 5). Среднесезонная численность этих коловраток в Главном плесе ~в 2 раза выше, чем в Волжском.

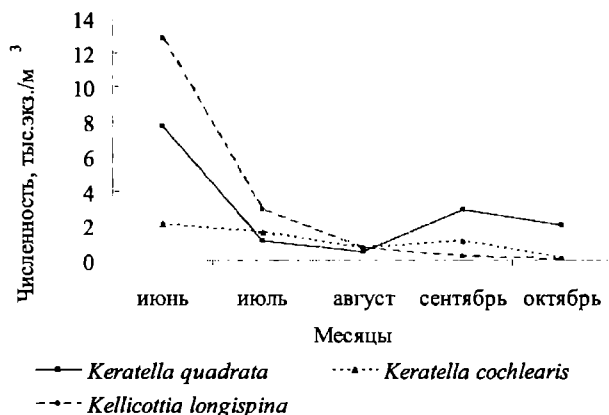


Рис. 5. Сезонная изменчивость *Keratella quadrata*, *K. cochlearis* и *Kellicottia longispina*.

Kellicottia longispina

Вид наиболее обилен в июне (средняя численность 12.8 тыс. экз./м³, биомасса — 0.004 г/м³) (рис. 5). В июле обилие *Kellicottia* заметно снизилось, и осеннего подъема не наблюдалось. Наибольшее количество этих коловраток отмечено на ст. Средний Двор (8.0 тыс. экз./м³), наименьшее — на ст. Коприно (0.1 тыс. экз./м³) (табл. 5). Максимальная численность, зарегистрированная в 2005 г., составляла 33.3 тыс. экз./м³.

Polyarthra major

Наиболее многочисленна летом с максимумом в июле (средняя численность 44.5 тыс. экз./м³, биомасса — 0.01 г/м³) (рис. 4). В сентябре количество коловратки резко уменьшилось до 0.17 тыс. экз./м³. Вид более обилен в Главном (в среднем за сезон 7.1 тыс. экз./м³), чем в Волжском плесе (1.9 тыс. экз./м³). В водохранилище в

2005 г. встречены еще 3 вида этого рода: *P. dolychoptera* Idelson, *P. euryptera* Wierz., *P. longiremis* Carl.

Род *Synchaeta*

Весенне-летние коловратки. Видовая принадлежность нами не определялась, но по литературным данным, массовыми видами являются: *S. oblonga* Ehrenb., *S. pectinata* Ehrenb., *S. grandis* Zachar., *S. tremula* (O.F. Müller). Вероятно, первый подъем численности, наблюдавшийся в предыдущие годы в мае, мы пропустили (Луферова, Монаков, 1966). Второй пик (7.8 тыс. экз./м³) *Synchaeta* sp. давали в июле. Осенью количество коловраток снижалось до 1.3–1.6 тыс. экз./м³. Наибольшая их численность отмечена на ст. Молога (9.1 тыс. экз./м³), наименьшая – на ст. Коприно (1.0 тыс. экз./м³).

Род *Asplanchna*

В планктоне отмечены 3 представителя этого рода: *A. priodonta* (встречаемость 50%), *A. herricki* (40%), *A. henrietta* Langhans (27%). В Рыбинском водохранилище обитают еще 3 вида: *A. brightwelli* Gosse, *A. sieboldi* (Leydig.), *A. girodi* Guerne (Лазарева, 2004, 2005), но нам они не попались. Во все месяцы, кроме августа, доминировала *A. priodonta*, а в августе – *A. henrietta*. Максимальная численность у всех видов *Asplanchna* наблюдалась в июле. Наибольшая численность и биомасса у *A. priodonta* составляла 21.7 тыс. экз./м³ и 4.58 г/м³; у *A. herricki* 3.2 тыс. экз./м³ и 0.85 г/м³; у *A. henrietta* 2.4 тыс. экз./м³ и 0.04 г/м³. В 1950–1970-х гг. в течение вегетационного сезона чаще всего отмечали 2 подъема численности (Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972), а с 80-х гг. – один подъем (Лазарева, 2004).

Род *Daphnia*

В водохранилище в 2005 г. были встречены 4 вида дафний: *D. galeata* (встречаемость 87%), *D. cristata* (47%), *D. cucullata* (30%), *D. longispina* O.F. Müll. (10%). *D. galeata* была более обильной в Главном (в среднем за сезон 3.5 тыс. экз./м³), чем в Волжском (1.9 тыс. экз./м³) плесе. Тогда как количество *D. cristata* в 7 раз, а *D. cucullata* в 17 раз было выше в Волжском плесе. Численность всех видов дафний была максимальной в июне, а затем снижалась (рис. 6). Ранее наблюдали как одновершинный, так и двухвершинный характер кривой численности этого вида (Мануйлова, 1955; Мордухай-Болтовская, 1956; Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохрани-

лище, 1972). *D. galeata* присутствовала в планктоне в течение всего вегетационного сезона, *D. longispina* в течение 2-х, *D. cucullata* – 3-х, *D. cristata* – 4-х месяцев. Максимальная численность, отмеченная в водохранилище, составляла у *D. galeata* – 15.6 тыс. экз./м³, у *D. cucullata* – 5.7 тыс. экз./м³, у *D. cristata* – 6.9 тыс. экз./м³, у *D. longispina* – всего 0.14 тыс. экз./м³.

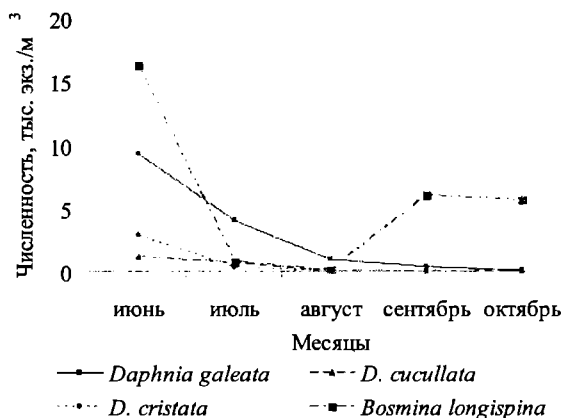


Рис. 6. Сезонная изменчивость трех видов р. *Daphnia* и *Bosmina longispina*.

Род *Bosmina*

Род был представлен 5 видами: *B. longispina* (встречаемость 100%), *B. crassicornis* (80%), *B. coregoni* (57%), *B. longirostris* (53%), *B. obtusirostris* G. Sars (20%). По обилию и встречаемости в Главном плесе доминировала *B. longispina*, средняя численность которой варьировала в течение сезона от 0.07 до 16.3 тыс. экз./м³, биомасса – от 0.003 до 0.84 г/м³. В Волжском плесе по численности преобладали *B. crassicornis* и *B. longirostris*. Среднесезонная численность по всему водохранилищу равнялась у *B. longispina* – 5.77 тыс. экз./м³, у *B. crassicornis* 0.5 тыс. экз./м³, у *B. longirostris* и *B. coregoni* – 0.2 тыс. экз./м³. Максимальные численность и биомасса в 2005 г. составляли: *B. longispina* – 42.0 тыс. экз./м³ и 2.1 г/м³; *B. crassicornis* – 3.6 тыс. экз./м³ и 0.03 г/м³; *B. coregoni* – 3.6 тыс. экз./м³ и 0.13 г/м³; *B. longirostris* 1.8 тыс. экз./м³ и 0.003 г/м³. Кривая сезонной динамики босмин имела двухвершинный характер с максимумом в июне (у *B. longispina*, *B. crassicornis*, *B. longirostris*) – июле (у *B. coregoni*) и вторым меньшим подъемом в сентябре (рис. 6, 7). Аналогичную карти-

ну, за немногими исключениями, наблюдали в предыдущие годы (Мануйлова, 1955; Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1958; Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер, 1982, 2002).

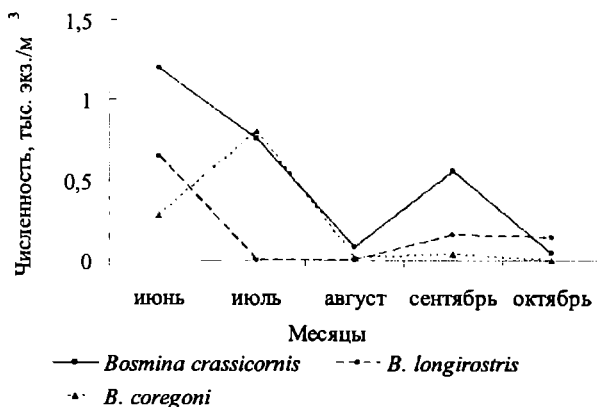


Рис. 7. Сезонная изменчивость трех видов р. *Bosmina*.

Mesocyclops leuckarti

Это наиболее многочисленный и часто встречающийся (100%) вид циклопов. Численность его в течение вегетационного периода варьировала в среднем по водохранилищу от 0,11 до 8,15 тыс. экз./м³, биомасса — от 0,002 до 0,2 г/м³. Пик численности и биомассы составлял соответственно 16,5 тыс. экз./м³ и 0,5 г/м³. Очевидно, мы пропустили первый подъем численности *M. leuckarti*, который часто наблюдался в мае—начале июня (Монаков, 1959; Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972). Наибольшее количество рачков зарегистрировано на ст. Молога (в среднем за сезон 5,7 тыс. экз./м³), наименьшее — на ст. Коприно — 0,18 тыс. экз./м³.

Eudiaptomus gracilis и *E. graciloides*

E. gracilis в 2005 г. характеризовался большей встречаемостью (90%) и обилием, чем *E. graciloides* (73%). Численность первого вида варьировала в течение сезона в среднем по водохранилищу от 0,12 до 8,15 тыс. экз./м³, биомасса — от 0,002 до 0,2 г/м³. Эти показатели у *E. graciloides* составляли 0,12 — 0,62 тыс. экз./м³ и 0,008—0,04 г/м³. Кривая сезонной динамики имела один максимум в июле, как, например, в 1963 г. В другие годы наблюдали 2 или 3 подъема био-

массы (Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер и др., 1982). У науплиусов *Eudiaptomus* отмечен один пик численности и биомассы в июле, у копеподитов – в июле–августе.

Науплиальные и копеподитные стадии Cyclopoida и Eudiaptomus

К формам, наиболее многочисленным в водохранилище в летний период, относятся науплиусы и копеподиты циклопов (*M. leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *Th. crassus*) и диаптомусов (*E. gracilis* и *E. graciloides*). В течение всего вегетационного сезона по численности доминировали ювенильные стадии Cyclopoida (>80%). В связи с тем, что ювенильные стадии *Eudiaptomus* крупнее и имеют больший вес, то соотношение по биомассе было другим. Копеподиты Cyclopoida преобладали по биомассе в июне–июле, науплиусы – в августе–сентябре, а в остальные месяцы доминировали науплиусы и копеподиты *Eudiaptomus*. Максимальную численность науплиусов циклопов (35.4 тыс. экз./м³) и диаптомусов (5.9 тыс. экз./м³) наблюдали в июле, а копеподитов Cyclopoida (15.1 тыс. экз./м³) и *Eudiaptomus* (3.3 тыс. экз./м³) – в июле–августе.

Таким образом, в 2005 г. за период с 23 июня по 13 октября наблюдали 1 пик численности зоопланктона в июне за счет массового развития коловраток (рис. 8).

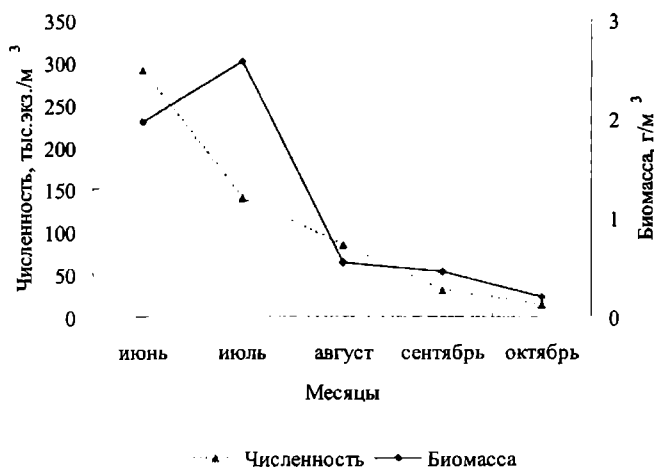


Рис. 8. Средняя численность и биомасса зоопланктона.

Кривая изменения биомассы имела 1 максимум в июле, что обусловлено преобладанием в планктоне крупных ракообразных (*Daphnia galeata*, *Mesocyclops leuckarti* и его копеподиты, *Eudiaptomus gracilis*), а также коловраток *Asplanchna priodonta* и *A. herricki*. Ранее исследователи отмечали, что в Рыбинском водохранилище наблюдался двухвершинный ход сезонной динамики численности и биомассы зоопланктона (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1958; Ривьер и др., 1987; Волга ..., 1978). Однако в отдельные годы, например, в 1959–1960 гг. и 1963 г. наблюдался 1 пик численности и биомассы (Луферова, Монаков, 1966). Ежегодно в водохранилище происходят изменения обилия зоопланктона, смещаются сроки массового развития популяций отдельных видов, что определяется рядом факторов: температурным и уровненным режимом, ветровой циркуляцией, условиями питания (Луферова, Монаков, 1966; Лазарева, 1997; Ривьер, 1988; Литвинов, Ривьер, 1991). Наши данные оказались недостаточно, чтобы получить полную картину сезонного развития зоопланктонного сообщества. Необходимо исследования начинать с мая и сборы планктона проводить не менее двух раз в месяц.

Общая численность зоопланктона в исследуемый период составляла 109.63 ± 27.89 тыс. экз./м³, биомасса – 1.15 ± 0.26 г/м³, что входит в пределы колебаний этих величин, отмеченных другими авторами. В 1960–1978 гг. общая биомасса зоопланктона варьировала от 0.37 до 0.82 г/м³ (Ривьер и др., 1982; Дзюбан, Ривьер, 1976). В начале 80-х годов наблюдался интенсивный рост общей биомассы, а с 1991 г. – снижение биомассы, значения которой в 1997–2004 гг. близки к таковым в предыдущую фазу гидрологического цикла водохранилища (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005).

Основу численности в июне составляли коловратки, в июле–августе – Copepoda, осенью – Rotatoria и Cladocera. Основную биомассу в течение всего сезона образовывали Crustacea и только в июле *Asplanchna priodonta*, а также *A. herricki* вносили существенный вклад в образование биомассы. В 1960–1970-х гг. в зоопланктоне по численности преобладали коловратки. В 90-х гг. на всех станциях снизилась численность Rotatoria (Лазарева и др., 2001). По нашим данным, средняя численность коловраток за вегетационный период 2005 г. (64.12 ± 23.29 тыс. экз./м³) была выше, чем численность Copepoda (34.98 ± 6.49 тыс. экз./м³) + Cladocera (12.54 ± 2.6 тыс. экз./м³). В

состав доминантного комплекса входили обычные массовые виды зоопланктона: *Conochilus hippocrepis* + *C. unicornis*, *Synchaeta* sp., *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata*, *Polyarthra major*, *Keratella quadrata*, *Bosmina longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cristata*, *D. cucullata*, науплиальные и копеподитные стадии циклопов.

В отличие от 1950–1970-х гг. в 2005 г. зоопланктон был более обильным в Главном плесе водохранилища (рис. 9). Максимальная численность (219.7 ± 134.5 тыс. экз./м³) зарегистрирована на ст. Средний Двор, биомасса – на ст. Наволок (2.0 ± 1.2 г/м³), тогда как эти показатели на ст. Коприно составляли всего 17.2 ± 6.4 тыс. экз./м³ и 0.23 ± 0.14 г/м³, что согласуется с данными Лазаревой и др. (2001).

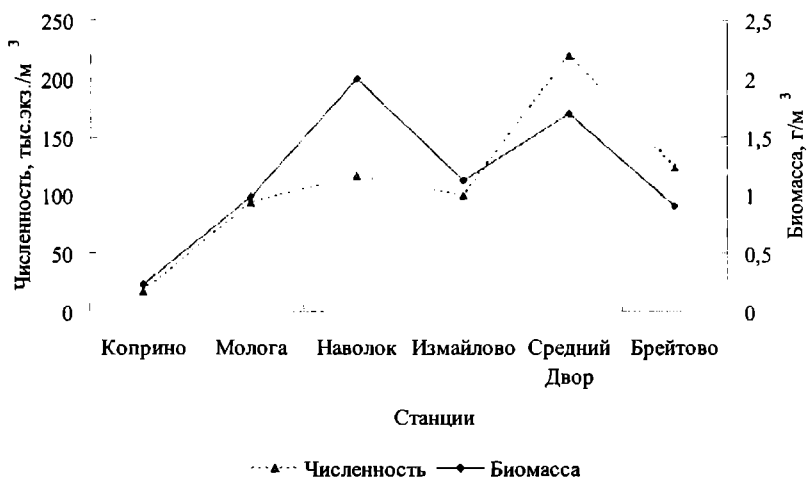


Рис. 9. Средняя сезонная численность и биомасса зоопланктона на исследованных станциях.

Для сезонной динамики большинства видов (*Synchaeta* sp., *Kellicottia longispina*, *Polyarthra major*, *Conochilus* sp., *Asplanchna priodonta*, *Daphnia galeata*, *D. cristata*, *D. cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Limnospira frontosa*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *T. crassus*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*) в 2005 г. был характерен одновершинный характер кривой, а для *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *B. crassicornis*, *B. coregoni* – 2 пика численности и биомассы.

Индекс сапробности увеличивался от 1.33 ± 0.05 в июне до 1.53 ± 0.02 в октябре, а в среднем за год для водохранилища составлял 1.43 ± 0.02 , что соответствует α - β сапробным условиям.

Выводы. 1. Средняя для всего водохранилища общая численность зоопланктона в 2005 г. составляла 109.63 ± 27.89 тыс. экз./м³, биомасса – 1.15 ± 0.26 г/м³. 2. За период наблюдения с июня по октябрь отмечен 1 максимум численности зоопланктона в июне (290.1 ± 103.4 тыс. экз./м³), биомассы – в июле (2.58 ± 0.82 г/м³). 3. Зоопланктон был более обильным в Главном плесе водохранилища на станциях Средний Двор и Наволок, наиболее бедным – на ст. Коприно. 4. В состав доминантного комплекса входили: *Conochilus hippocrepis*+*C. unicornis*; *Synchaeta* sp.; *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata*, *Polyarthra major*, *Keratella quadrata*, *Bosmina longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cristata*, *D. cucullata*, науплиальные и копеподитные стадии циклопов.

Список литературы

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Дзюбан Н.А., Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 89–102.
- Киселева Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 22–31.
- Лазарева В.И. Фауна Дарвинского заповедника. Зоопланктон. // Флора и фауна заповедников СССР. М., ВИНТИ, 1988. С. 6–20.
- Лазарева В.И. Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. №1. С. 90–96.
- Лазарева В.И. Состав, распределение и многолетняя динамика коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2004. №2. С. 61–68.
- Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 182–224.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. №4. С. 62–73.
- Литвинов А.С., Ривьер И.К. Влияние гидрологических процессов на распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1991. №6. С. 73–81.

- Литвинов А.С., Роцушко В.Ф. Многолетняя и сезонная изменчивость водного баланса и водообмена водохранилищ Верхней Волги // Водные ресурсы. 2000. №4. С. 424–437.
- Литвинов А.С., Роцушко В.Ф. Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища и их роль в функционировании его экосистемы // Водные ресурсы. 2007. №1. С. 33–40.
- Луферова Л.А., Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 40–55.
- Мануйлова Е.Ф. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. Вып. 2. С. 89–107.
- Мануйлова Е.Ф. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 236–249.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В. Зоопланктон волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 214–225.
- Монаков А.В. Основные черты биологии циклопов *Acanthocyclops viridis* (Jur.) и *Mesocyclops leuckarti* Claus (Copepoda, Cyclopoida). Дисс. ... канд. биол. наук. М., 1959. 15 с.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 2. С. 108–124.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу беспозвоночных бассейна Дона // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 223–241.
- Ривьер И.К. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–111.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. С-Пб.: Гидрометеиздат. 1993. С. 205–232.
- Ривьер И.К. Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 2000. С. 175–194.
- Ривьер И.К. Пелагические Cladocera Рыбинского водохранилища: эколого-фаунистический очерк // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 89–121.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
 Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
 Уломский С.Н. Сырой вес массовых форм низших ракообразных Камского водохранилища // Тр. Уральск. отд. ВНИОРХ. 1961. Т. 5. С. 200–210.
 Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.

DISCRIPTION OF ZOOPLANKTON COMMUNITY IN THE RYBINSK RESERVOIR IN 2005

Ye. A. Sokolova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

Species composition, dominants, quantitative characteristics and seasonal changes in zooplankton community of the Rybinsk reservoir in June–October 2005 were studied on the basis of materials obtained during standard expeditions. During the investigated period the total abundance of zooplankton amounted to 109.63 ± 27.89 thous. inds./m³, biomass – 1.15 ± 0.26 g/m³. The maximal abundance (290.1 ± 103.4 thous. inds./m³) was registered in June, biomass (2.58 ± 0.82 g/m³) – in July. The zooplankton was the most abundant in the Main part of the reservoir on stations Sredniy Dvor and Navolok, the lowest abundance was registered on station Koprino.



СОКОЛОВА ЕВГЕНИЯ АЛЕКСАНДРОВНА

– старший научный сотрудник,
 кандидат биологических наук.

Область научных интересов:

микробиология, гидробиология, экология
Основные направления деятельности:

- исследование процесса сульфатредукции во внутренних водоемах разного типа трофии, солености и в кислых озерах
- оценка состояния водоемов по гидробиологическим параметрам
- изучение численности, биомассы, структуры популяции и жизненного цикла *Limnospiza frontosa* Sars в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах

• исследование видового состава, количественных характеристик, сезонной динамики, пространственного распределения и размерной структуры сообществ

щества зоопланктона Рыбинского водохранилища по материалам стандартных рейсов.

Основные публикации:

Романенко В.И., Романенко В.А., Захарова Л.И., Гаврилова В.А., Соколова Е.А. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца // Влияние стоков Череповецкого узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 24–41.

Романенко В.И., Рыбакова И.В., Соколова Е.А., Лайош Вереш. Вариант диффузного метода определения свободной углекислоты, карбонатов и сульфидов в воде и иловых отложениях в закрытом сосуде // Гидробиол. журнал. 1990. Т. 26. № 5. С. 64–69.

Лаптева Н.А., Соколова Е.А. Функционирование сообщества микроорганизмов в гипергалинном озере Сакское // Биология внутренних вод. 2002. №1. С. 35–42.

Соколова Е.А. Многолетние изменения численности и биомассы *Limnospiza frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2002. №4. С. 40–45.

Соколова Е.А. Бактериальная редукция сульфатов в донных отложениях Южного Байкала // Сибирский экологический журнал. 2004. №2. С. 157–160.

Соколова Е.А. Структурно-функциональные характеристики *Limnospiza frontosa* Sars в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 347–357.

ЗООПЛАНКТОН ИВАНЬКОВСКОГО И УГЛИЧСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2003–2004 ГГ.

© 2007 г. В.Н. Столбунова

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок,
stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru

Приводятся данные видового состава и количественного развития зоопланктона Иваньковского и Угличского водохранилищ по летним сборам (конец июня – начало июля) 2003–2004 гг. Обсуждаются особенности его распределения в различных участках акватории водоемов. Проведен сравнительный анализ структуры сообщества с материалами 80–90-х гг. Основу биомассы по-прежнему составляют ракообразные – важные кормовые объекты молоди и рыб-планктофагов.

ВВЕДЕНИЕ

Регулярные исследования зоопланктонных сообществ Иваньковского и Угличского водохранилищ, выполненные в 1973–1995 гг., позволили накопить огромный материал, проследить увеличение доли β - α -мезосапробов и возрастание количественных показателей, что свидетельствует о процессе эвтрофирования водоемов (Столбунова, 1999). К сожалению, с 1996 г. зоопланктон перестал быть объектом систематических наблюдений и носит в настоящее время фрагментарный характер.

В результате многолетних исследований отмечено, что по составу, доминантному комплексу и сезонным изменениям зоопланктона оба водохранилища сходны. Весной и в начале лета максимальных плотностей достигают коловратки родов *Synchaeta*, *Keratella*, *Asplanchna*, *Conochilus*, *Brachionus*, из ракообразных – *Bosmina longirostris*. Летом формируется комплекс *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Mesocyclops leuckarti* и их копепоидных стадий. В Угличском водохранилище среди *Copepoda* в отдельные годы преобладают *Acanthocyclops vernalis*, *Cyclops vicinus*, *Eudiaptomus gracilis*. Наибольшие величины биомассы в обоих водохранилищах отмечаются в июле и августе, когда размножаются крупные ветвистоусые *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii* и др. В многолетнем ряду *Daphnia cucullata* устойчиво занимает место доминанта в формировании биомассы. Осенью развивается смешанный копепоидно-

кладочерно-ротаторный комплекс, биомасса зоопланктона снижается.

С 80–90-х гг. прошлого века в водохранилищах произошло заметное повышение общей биомассы зоопланктона. С 1991–1995 гг. возросла численность велигера *Dreissena* до 1.5 млн. экз./м³, увеличилось количество хидоруса, особенно в Шошинском плесе. Иваньковское водохранилище более продуктивно и интенсивно эвтрофируется.

В настоящей работе приводится оценка современного состояния зоопланктона в Иваньковском и Угличском водохранилищах в летний период 2003–2004 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Иваньковское и Угличское водохранилища – водоемы долинного типа с относительно постоянным летним уровнем воды и высоким коэффициентом водообмена: средний многолетний – 10.6–10.1 соответственно (Экологические проблемы..., 2001).

Иваньковское водохранилище является одним из первых в Волжском каскаде комплексного назначения и введено в эксплуатацию в 1937 г. Основное назначение водохранилища – использование его в целях водоснабжения г. Москвы, водного транспорта, энергетики, рыбного хозяйства. Площадь водного зеркала – 327 км², полный объем – 1.12 км³, средняя глубина – 3.4 м, наибольшая – 19 м. Водохранилище подразделяется на три основных плеса: Волжский – имеет вид реки и составляет 23% от площади водоема; Шошинский (34% от общей) находится в пойме рек Шоши и Ламы, мелководный, со средней глубиной 1.7 м; озеровидный Иваньковский (приплотинный), широкий и наиболее глубоководный, занимает 43% от площади водохранилища (Иваньковское водохранилище..., 1978).

Угличское водохранилище было заполнено в 1940 г. По площади водного зеркала оно меньше – 249 км², полный объем – 1.24 км³, средняя глубина – 5 м, наибольшая – 23.2 м. Форма водоема – удлинённая, со слабо развитой береговой линией (Волга и ее жизнь, 1978).

Сборы зоопланктона проводили 23–27 июня 2003 г. и 2–4 июля 2004 г. планктобатометром ДК (Дьяченко-Кожевникова) объемом 10 л. Камеральную обработку проб осуществляли согласно принятой в гидробиологии методике (Методика изучения..., 1975). Исследовано 18 станций с глубинами от 6 до 20 м: в Иваньковском водохранили-

ше – д. Юрьевское, д. Лисицы, д. Городня, устье р. Шоша, пос. Свердлово, водозабор (г. Конаково), устье р. Созь, б.г. Корчева, д. Липня; в Угличском водохранилище – устье р. Дубна, Белый Городок, г. Кимры, устье р. Медведица, устье р. Нерль, д. Новокатово, г. Калязин, устье р. Пукша, Грехов ручей. Температура воды в водохранилищах в конце июня 2003 г. колебалась от 15.0 до 16.5 °С, в начале июля 2004 г. – изменялась в пределах 20.0–21.2 °С. Прозрачность воды в июне 2003 г. в Ивановском водохранилище в среднем была 117, в Угличском – 104 см, в июле 2004 г. – 110 и 117 см соответственно.

Зоопланктон оценивали по числу видов, соотношению таксономических групп, численности, биомассе, индексу видового разнообразия (Shannon, Weaver, 1963), индексу Бергера-Паркера (d), выражающего относительную значимость наиболее обильного вида (Мэгарран, 1992).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В зоопланктоне водоемов за исследованный период обнаружено: в Ивановском водохранилище – 61 вид планктонных беспозвоночных, в Угличском – 50. Среди них в Ивановском и Угличском водохранилищах коловраток – 28 и 24 соответственно, ветвистоусых ракообразных – 21 и 14, число веслоногих в водохранилищах одинаково – 12 (табл. 1).

Наибольшее число видов отмечено 2–4 июля 2004 г. с максимумом (52) в Ивановском водохранилище, что объясняется большим разнообразием здесь экологических ниш. В обоих водохранилищах в зоопланктоне встречается по-прежнему личинка *Dreissena*. За период наблюдений ее численность в июне 2003 г. составляла в среднем в Угличском водохранилище 25 тыс. экз./м³, в Ивановском – 18 тыс. экз./м³. В начале июля 2004 г. плотность личинки была высокой: в Ивановском водохранилище в среднем – 331 тыс. экз./м³ (максимум – 1.1 млн. экз./м³ (водозабор у г. Конаково)), в Угличском – 361 тыс. экз./м³ (максимум 731–634 тыс. экз./м³ (устье рек Нерль и Медведица)).

Зоопланктонное сообщество разных участков водохранилищ в одно и то же время различно. Верховье Волжского плеса Ивановского водохранилища вследствие значительной проточности населено из года в год исключительно коловратками родов *Keratella*, *Pol-yarthra*, *Synchaeta*, *Filinia*, *Trichocerca*.

Таблица 1. Список видов зоопланктона в Ивановском и Угличском водохранилищах за период наблюдений

Виды	Водохранилище				
	Иваньковское		Угличское		
	23–25 VI 2003	4 VII 2004	26–27 VI 2003	2–3 VII 2004	
ROTATORIA					
Отр. Ploimida					
Сем. Trichocercidae					
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. et Zachar.)	+	+	–	–	–
<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	+	+	–	–	+
<i>T. (Diurella) similis</i> (Wierz.)	–	+	–	–	–
<i>T. stylata</i> (Gosse)	–	–	+	–	–
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings)	–	+	–	+	+
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse)	–	–	+	–	+
<i>T. longiseta</i> (Schränk)	–	+	–	–	–
Сем. Synchaetidae					
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	+	+	–	–	+
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller)	+	–	+	–	–
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg	+	+	+	+	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	+	+	+	+	+
<i>P. major</i> Burckhardt	+	+	+	+	+
<i>P. minor</i> Voigt	–	+	–	–	+
<i>Ploesoma lenticulare</i> Herrick	+	–	–	–	–
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	–	–	–	+

Виды	Водохранилище			
	Иваньковское		Угличское	
	23–25 VI 2003	4 VII 2004	26–27 VI 2003	2–3 VII 2004
Сем. Asplanchnidae				
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+	+	+
<i>A. herricki</i> Guerne	+	+	+	+
Сем. Mytilinidae				
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)	–	+	–	–
Сем. Brachionidae				
<i>Brachionus angularis bidens</i> Plate	+	+	+	+
<i>B. calveiflorus</i> Pallas	–	–	+	–
<i>B. c. anuraeiformis</i> Brehm	+	–	–	+
<i>B. c. spinosus</i> Wierzejski	+	–	–	–
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	+	–	+	–
<i>B. d. homoceros</i> (Wierzejski)	+	+	–	–
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+	+
<i>K. c. tecta</i> (Gosse)	+	+	–	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	+	+	+	+
Отряд Monimotrochida				
Сем. Conochilidae				
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	+	+	+	+
Сем. Testudinellidae				
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson	–	–	+	+
Сем. Filiniidae				
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	+	+	–	+

Таблица 1. Список видов зоопланктона в Ивановском и Угличском водохранилищах за период наблюдений

Виды	Водохранилище				
	Иваньковское		Угличское		
	23-25 VI 2003	4 VII 2004	26-27 VI 2003	2-3 VII 2004	
ROTATORIA					
Отр. Ploimida					
Сем. Trichocercidae					
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierz. et Zachar.)	+	+	-		-
<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	+	+	-		+
<i>T. (Diurella) similis</i> (Wierz.)	-	+	-		-
<i>T. stylata</i> (Gosse)	-	-	+		-
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings)	-	+	-		+
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse)	-	-	+		+
<i>T. longiseta</i> (Schränk)	-	+	-		-
Сем. Synchronidae					
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	+	+	-		+
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller)	+	-	+		-
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg	+	+	+		+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	+	+	+		+
<i>P. major</i> Burckhardt	+	+	+		+
<i>P. minor</i> Voigt	-	+	-		+
<i>Ploesoma lenticulare</i> Herrick	+	-	-		-
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	+	-	-		+

Виды	Водохранилище				
	Иваньковское		Угличское		
	23-25 VI 2003	4 VII 2004	26-27 VI 2003	2-3 VII 2004	
Сем. Asplanchnidae					
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	+	+	+	+	+
<i>A. herricki</i> Guerne	+	+	+	+	+
Сем. Mytilinidae					
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)	-	+	-	-	-
Сем. Brachionidae					
<i>Brachionus angularis bidens</i> Plate	+	+	+	+	+
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	-	-	+	+	-
<i>B. c. anuraeiformis</i> Brehm	+	-	-	-	+
<i>B. c. spinosus</i> Wierzejski	+	-	-	-	-
<i>B. diversicornis</i> (Daday)	+	-	+	+	-
<i>B. d. homoceros</i> (Wierzejski)	+	+	-	-	-
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+
<i>K. cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+	+	+
<i>K. c. tecta</i> (Gosse)	+	+	-	+	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	+	+	+	+	+
Отряд Monimotrochida					
Сем. Conochilidae					
<i>Conochilus unicoloris</i> Rousselet	+	+	+	+	+
Сем. Testudinellidae					
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson	-	-	+	+	+
Сем. Filiniidae					
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	+	+	-	-	+

Виды	Водохранилище			
	Иваньковское		Угличское	
	23-25 VI 2003	4 VII 2004	26-27 VI 2003	2-3 VII 2004
Отряд Bdelloida				
Сем. Philodinidae				
<i>Philodina</i> sp.	+	-	-	-
КЛАСС CRUSTACEA				
КОРЕПОДА				
Сем. Cyclopidae				
<i>Macrocyclops fuscus</i> (Jurine)	-	+	-	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	-	+	-	+
<i>E. macrurus</i> Sars	-	+	-	-
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	+	+	+	+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	-	-	-	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	-	+	-	+
<i>Mesocyclops leuckartii</i> (Claus)	+	+	+	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	+	+	+	+
<i>T. oithonoides</i> (Sars)	+	+	-	+
Сем. Temoridae				
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg)	+	+	-	+
<i>E. lacustris</i> (Poppe)	-	-	+	-
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars	+	-	+	+
Сем. Diaptomidae				
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	+	+	+	+
<i>Hemidiaptomus amblyodon</i> (Marenzeller)	-	+	-	-

Виды	Водохранилище				
	Иваньковское		Угличское		
	23–25 VI 2003	4 VII 2004	26–27 VI 2003	2–3 VII 2004	
CLADOCERA					
Сем. Sidae					
<i>Limnospira frontosa</i> Sars	+	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	+	+	+	+	+
Сем. Daphniidae					
<i>Daphnia cucullata</i> Sars	+	+	+	+	
<i>D. cristata</i> Sars	+	+	+	+	+
<i>D. longispina</i> O.F. Müller	+	+	+	+	+
<i>D. galeata</i> Sars	–	+	–	–	+
<i>Simoccephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+	–	–	–	–
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	+	+	–	–	+
Сем. Chydoridae					
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller)	+	+	–	–	–
<i>P. uncinatus</i> Baird	–	+	–	–	–
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+
<i>C. ovalis</i> Kurz	–	+	–	–	–
<i>Alona rectangularis</i> Sars	–	+	–	–	–
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller)	–	+	–	–	–
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	–	+	–	–	+
Сем. Bosminidae					
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+
<i>B. coregoni</i> Baird	+	+	+	+	+
<i>B. c. gibbera</i> (Schoedler)	–	+	–	–	+

Виды	Водохранилище				
	Иваньковское		Угличское		
	23-25 VI 2003	4 VII 2004	26-27 VI 2003	2-3 VII 2004	
<i>B. crassicornis</i> P.E. Müller	+	+	+	+	+
Сем. Polyphemidae					
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)	-	+	-	-	-
Сем. Leptodoridae					
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	+	+	+	+	+
Veliger <i>Dreissena</i>	+	+	+	+	+
В водохранилищах:					
Всего Rotatoria:					
Иваньковское – 28, Угличское – 24	23	21	16		20
Всего Copepoda:					
Иваньковское – 12, Угличское – 12	7	11	6		11
Всего Cladocera:					
Иваньковское – 21, Угличское – 14	13	20	10		14
Весь зоопланктон:					
Иваньковское – 61, Угличское – 50	43	52	32		45

Вниз по течению после д. Городня в зоопланктоне появляются ракообразные родов *Daphnia*, *Bosmina*, *Mesocyclops*. В верхнем участке Шошинского плеса доминируют коловратки *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *K. c. tecta*, *Polyarthra vulgaris* и многочисленные виды из р. *Brachionus*, в нижнем значительную роль играют ракообразные родов *Daphnia*, *Chydorus*, *Diaphanosoma*, *Leptodora*, *Thermocyclops*, а также Rotatoria – *Synchaeta pectinata*, *S. oblonga*, *Conochilus unicornis*, *Kellicottia longispina* и виды родов *Keratella*, *Polyarthra*, *Asplanchna*.

В озеровидном Иваньковском плесе преобладают лимнические ракообразные, из них наиболее распространены ветвистоусые *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. galeata*, *D. longispina*, *Bosmina coregoni*, *B. c. gibbera*, *B. longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Leptodora kindtii*, веслоногие *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*, *T. oithonoides*, *Cyclops vicinus*, коловратки *Synchaeta pectinata*, *S. oblonga*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra vulgaris*, *P. major*, виды родов *Keratella*, *Asplanchna*, *Brachionus*.

В видовом составе зоопланктона верхнего участка Угличского водохранилища (от Иваньковского гидроузла до устья р. Медведицы) преобладают коловратки родов *Keratella*, *Synchaeta*, *Polyarthra*, *Asplanchna*, *Conochilus*, а также науплиальные и копеподитные стадии Cyclopoidea. В нижнем приплотинном и глубоководном участках отмечается наибольшая плотность ракообразных, особенно Copepoda, среди которых доминируют представители родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Acanthocyclops* и *Eudiaptomus*. Роль диаптомуса здесь значительней, чем в Иваньковском водохранилище. Из ветвистоусых, как и в Иваньковском водохранилище, преобладают *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, а также *Daphnia cristata* и *Diaphanosoma brachyurum*.

Оценивая состояние зоопланктона в Иваньковском и Угличском водохранилищах по индексу Шеннона (H) и индексу доминирования Бергера-Паркера (d), следует отметить, что в июне величина H в Иваньковском плесе свидетельствовала об относительно высокой выравненности видов по численности (в среднем $H_N = 3.48$), наибольшие значения индекса регистрировали в устье р. Шоши, наименьшие – в верховье Волжского плеса (табл. 2).

Индекс H, рассчитанный по биомассе, в среднем был ниже, чем по численности. В Иваньковском плесе наибольший индекс доминирования ($d = 0.48$) обнаружен в устье р. Созь, где преобладала *Bos-*

mina longirostris (~ 50% от общей численности зоопланктона). В июле показатель Шеннона уменьшился: H_N в среднем – 2.34, H_B – 2.42. Наиболее заметное снижение выравненности распределения обилия зоопланктона наблюдалось на ст. «Водозабор» ($H_N = 1.31$) и в устье р. Шоши ($H_N = 1.74$). На этих участках за счет многочисленной личинки дрейссены отмечался высокий индекс доминирования (0.81–0.72) (табл. 2).

Таблица 2. Индекс разнообразия Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) и биомассе (H_B), и индекс доминирования Бергера-Паркера (d) в Иваньковском водохранилище

Станция	Июнь 2003 г.			Июль 2004 г.		
	H_N	H_B	d	H_N	H_B	d
Волжский плес:						
Юрьевское	2.42	2.31	0.40	–	–	–
Лисицы	2.55	3.06	0.50	2.11	2.36	0.51
Городня	2.95	3.12	0.41	2.50	2.71	0.36
Шошинский плес:						
Устье р. Шоша	3.86	2.41	0.12	1.74	1.63	0.72
Иваньковский плес:						
Свердлово	3.49	3.35	0.18	2.99	1.60	0.32
Водозабор (г. Конаково)	3.71	3.46	0.17	1.31	2.52	0.81
Устье р. Созь	2.87	2.94	0.48	2.90	3.15	0.46
Корчева	–	–	–	2.81	2.96	0.43
Липня	3.85	2.25	0.17	–	–	–

В Угличском водохранилище в июне H_N и H_B были ниже, чем в Иваньковском, и составляли в среднем соответственно 2.46 и 2.32. Наименьшая величина H_N (1.66) зафиксирована у Грехова ручья, где преобладала мелкая коловратка *Synchaeta oblonga* ($d = 0.72$), минимальная H_B – у г. Калязина (1.41), здесь наблюдалось относительно высокое обилие дафний. В июле величины индексов Шеннона свидетельствовали о достаточно высокой выравненности видов. Однако наблюдалось снижение H_N и увеличение d в устьях рек Медведица, Нерль, у Новокатова и Калязина (табл. 3).

Развитие зоопланктона в июне в Иваньковском водохранилище в верхнем речном участке Волжского плеса при температуре воды 15.0–16.5 °C определялось коловратками из родов *Synchaeta* (до 19

тыс. экз./м³), *Polyarthra* (до 4 тыс. экз./м³), *Keratella* (до 3 тыс. экз./м³) и др., составляющими 90% от общей плотности зоопланктона.

Таблица 3. Индекс разнообразия Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) и биомассе (H_B), и индекс Бергера-Паркера (d) в Угличском водохранилище

Станция	Июнь 2003 г.			Июль 2004 г.		
	H_N	H_B	d	H_N	H_B	d
Устье р. Дубна	2.59	2.27	0.36	3.17	3.39	0.32
Белый Городок	2.80	2.34	0.44	2.52	2.95	0.53
Кимры	—	—	—	2.73	3.10	0.44
Устье р. Медведица	2.11	2.61	0.65	2.34	2.86	0.59
Устье р. Нерль	2.49	2.43	0.58	2.05	3.14	0.66
Новокатово	—	—	—	2.30	3.25	0.60
Калязин	3.50	1.41	0.26	2.45	2.70	0.61
Устье р. Пукша	2.10	2.12	0.62	3.19	2.91	0.35
Грехов ручей	1.66	3.03	0.72	3.22	3.66	0.31

Ракообразные были немногочисленны: *Bosmina longirostris* – в среднем 0.5 тыс. экз./м³, науплии и копепоиды Cyclopoida – 0.8 тыс. экз./м³. Общая численность зоопланктона варьировала от 2.3 до 30.9 тыс. экз./м³, биомасса – 0.004–0.05 г/м³, средние показатели для плеса были невелики (табл. 4).

Таблица 4. Средние численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , г/м³) зоопланктона в пелагиали Ивановского водохранилища в июне 2003 г.

Группа	Плес					
	Волжский ($n=3$)		Шошинский ($n=1$)		Иваньковский ($n=4$)	
	N	B	N	B	N	B
Rotatoria	13.5±7.3	0.02±0.01	43.5	0.07	53.2±2.04	0.17±0.08
Copepoda	0.8±0.5	0.002±0.001	15.5	0.10	21.7±4.1	0.20±0.03
Cladocera	0.7±0.5	0.002±0.001	27.6	0.51	47.5±18.4	0.64±0.21
Veliger <i>Dreissena</i>	1.4±0.4	0.004±0.001	3.0	0.01	15.3±6.1	0.05±0.02
Общая	16.0±7.5	0.03±0.01	89.6	0.69	137.7±27.7	1.06±0.14

Примечание: n – число проб здесь и в табл. 5–7.

В Шошинском плесе зоопланктон количественно обогащается. От устья р. Шоши до устья р. Соши численность и биомасса изменя-

ется в пределах 90–174 тыс. экз./м³ и 0.69–0.93 г/м³. Среди коловраток преобладают *Keratella cochlearis* (до 29.2 тыс. экз./м³), *Conochilus unicornis* (до 22.5 тыс. экз./м³), *Synchaeta pectinata* (до 20.8 тыс. экз./м³), виды родов *Polyarthra* (до 15.5 тыс. экз./м³) и *Brachionus* (до 6.5 тыс. экз./м³). Численность и биомасса Rotatoria в среднем составляет 73 тыс. экз./м³ и 0.23 г/м³. Возрастает роль ветвистоусых: *Bosmina longirostris* – до 25 тыс. экз./м³, *Chydorus sphaericus* – до 10 тыс. экз./м³, *Daphnia cucullata* – до 9.5 тыс. экз./м³. Из копепоид преобладают науплии и копепоидиты *Mesocyclops* и *Thermocyclops*. Количественные показатели Cuslasea составляют в среднем 53 тыс. экз./м³ и 0.52 г/м³. На этом участке отмечается наибольшая численность личинок *Dreissena* (от 19 до 31 тыс. экз./м³).

В озеровидном Иваньковском плесе максимальная плотность зоопланктона достигает 153 тыс. экз./м³, биомасса – 1.39 г/м³ за счет доминирующих ракообразных – *Bosmina longirostris* (до 86 тыс. экз./м³), *Daphnia cucullata* (до 14 тыс. экз./м³), *Chydorus sphaericus* (до 7 тыс. экз./м³), *Mesocyclops leuckarti* (до 5 тыс. экз./м³). Численность коловраток здесь меньше, чем в верхних участках Волжского и Шошинского плесов, и составляет около 39% от общей плотности зоопланктона (табл. 4).

В Угличском водохранилище в июне 78% численности зоопланктона формируют Rotatoria (39%) и Veliger *Dreissena* (39%), ракообразных меньше – 22% от общей плотности (табл. 5).

Таблица 5. Средние численность (N) и биомасса (B) зоопланктона в пелагиали Угличского водохранилища в июне 2003 г. (n=7)

Группа	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³
Rotatoria	24.3±8.3	0.009±0.003
Copepoda	4.9±1.0	0.045±0.009
Cladocera	8.7±1.9	0.512±0.107
Veliger <i>Dreissena</i>	24.7±9.5	0.086±0.032
Общая	62.6±16.8	0.65±0.12

Из коловраток наиболее многочисленная (до 49 тыс. экз./м³) *Synchaeta oblonga* достигает 96% от общей численности Rotatoria, *Polyarthra vulgaris* (до 28%), *Conochilus unicornis* (до 35%), *Keratella quadrata* (до 28%). Основу биомассы составляют Cladocera, величины которой изменяются в пределах 0.10–0.99 г/м³. Из ветвистоусых доминирующая *Daphnia cucullata* достигает 0.71 г/м³. На всей акватории водохранилища преобладают по численности *Chydorus*

sphaerica (до 21%), *Bosmina coregoni* (до 23%), *Mesocyclops leuckarti* (до 33%), *Thermocyclops crassus* (до 23%). Плотность *Veliger Dreissena* в устье р. Медведицы наибольшая – до 67 тыс. экз./м³, а в среднем по водохранилищу – 25 тыс. экз./м³. Средние величины численности и биомассы всего зоопланктона в 2.2 и 1.6 раза ниже, чем в Иваньковском плесе (табл. 4–5).

В начале июля 2004 г. в Иваньковском водохранилище температура воды была высокой и достигала в пелагиали 21.2 °С. Наибольшая численность зоопланктона наблюдалась в Шошинском и Иваньковском плесах за счет интенсивного размножения теплолюбивых ракообразных и личинки дрейссены (табл. 6).

Таблица 6. Средние численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) зоопланктона в пелагиали Иваньковского водохранилища в июле 2004 г.

Группа	Плес					
	Волжский (n=2)		Шошинский (n=1)		Иваньковский (n=4)	
	N	B	N	B	N	B
Rotatoria	93.2±10.3	0.41±0.10	187.5	0.70	104.0±16.2	0.08±0.02
Copepoda	24.5±4.8	0.44±0.15	55.0	0.27	78.8±17.3	0.86±0.22
Cladocera	5.1±0.9	0.18±0.02	24.5	0.71	37.4±4.4	4.95±1.62
Veliger <i>Dreissena</i>	53.5±5.8	0.22±0.01	692.5	4.85	379.2±231.4	1.31±0.73
Общая	176.3±10.2	1.25±0.29	959.5	6.53	599.4±241.1	7.20±2.06

В Волжском плесе по-прежнему преобладали коловратки, их плотность составляла 53% от общей зоопланктона. Из Rotatoria доминировала *Synchaeta pectinata* (до 95 тыс. экз./м³), Crustacea были немногочисленны – всего 17% и Veliger *Dreissena* (30%). В устье р. Шоши из коловраток, кроме *S. pectinata* (до 55 тыс. экз./м³), наиболее распространенными были *Conochilus unicornis* (до 63 тыс. экз./м³) и *Polyarthra vulgaris* (до 28 тыс. экз./м³), ракообразных было около 80 тыс. экз./м³. Здесь в массе развивалась личинка дрейссены: 693 тыс. экз./м³ и 4.85 г/м³, превышая численность коловраток и ракообразных в 2.6, а биомассу – в 2.9 раза. Среди Crustacea доминировали *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, веслоногие рачки родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, а также *Cyclops vicinus*. У водозабора (г. Конаково) численность личинки дрейссены была максимальной – 1069 тыс. экз./м³, биомасса – 3.53 г/м³. Однако наибольшая биомасса

(6.89 г/м³) была у ветвистых *Daphnia cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*.

В Иваньковском плесе наблюдалось наибольшее разнообразие ракообразных: *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. longispina*, *D. galeata*, *Bosmina coregoni*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Limnospira frontosa*, представителей родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Eurytemora velox*, *Eudiaptomus gracilis*. Количественные показатели зоопланктона составляли здесь в среднем около 600 тыс. экз./м³ и 7.20 г/м³.

В Угличском водохранилище в июле численность коловраток составляла в среднем 177 тыс. экз./м³. Среди них преобладала *Synchaeta pectinata* (до 132 тыс. экз./м³ и 0.7 г/м³), а также многочисленными были – *S. oblonga*, *Conochilus unicornis*, *Polyarthra major*, *P. vulgaris*, *Keratella quadrata*, *Asplanchna priodonta*. Из Cladocera доминировали *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, среди Copepoda – виды родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops vicinus*. Основу биомассы составляли ракообразные (табл. 7). Количественные показатели личинки дрейссены обнаруживали сходство с таковыми в Иваньковском плесе (табл. 6–7).

Следует отметить, что, несмотря на морфологические и гидрологические особенности водоемов, в обоих водохранилищах прослеживались относительно сходные величины летнего обилия зоопланктона. Возможно, этому способствовало значительное число станций на Угличском водохранилище, взятых в устьях рек, а также более высокое доминирование мелкой личинки дрейссены в Иваньковском.

Таблица 7. Средние численность (N) и биомасса (B) зоопланктона в пелагиали Угличского водохранилища в июле 2004 г. (n=9)

Группа	N, тыс. экз./м ³	B, г/м ³
Rotatoria	176.6±27.4	0.89±0.13
Copepoda	131.1±14.0	1.06±0.09
Cladocera	55.6±4.2	2.60±0.64
Veliger <i>Dreissena</i>	361.2±71.2	1.73±0.29
Общая	724.5±87.7	6.28±0.70

Сравнивая количественные показатели за исследованный период с данными предыдущих лет, видим, что в июне в разные годы по развитию зоопланктона в Иваньковском водохранилище выделяется Шошинский плес. Наибольшая биомасса была в 1987 г. (табл.

8). Ее основу формировала *Daphnia cucullata*, составляющая 5.0 г/м³ (66% от общей зоопланктона).

Таблица 8. Средние величины численности (N, тыс. экз./м³) и биомассы (B, г/м³) зоопланктона в июне в разные годы

Водохранилище	Июнь					
	1984		1987		2003	
	N	B	N	B	N	B
Иваньковское:						
Волжский плес	17	0.16	13	0.05	16	0.03
Шошинский плес	616	2.85	351	7.60	90	0.69
Иваньковский плес	68	0.77	86	1.15	138	1.04
Угличское	61	0.76	129	0.85	63	0.65

В Угличском водохранилище величины суммарных биомасс в разные годы были сходными. В июле в разные годы наблюдений высокое обилие зоопланктонных организмов отмечалось в Шошинском и Иваньковском плесах (табл. 9). Здесь общие численность и биомасса зоопланктона на отдельных станциях достигали 1.3 млн. экз./м³ и 11.9 г/м³. Ведущую роль занимали *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops leuckarti*, в большом количестве встречалась личинка дрейссены. Биомасса ракообразных составляла 80–99%, из них Cladocera – 77–85%. В 1989 г. в Иваньковском водохранилище был многочисленным веслоногий рачок *Acanthocyclops americanus* (Marsh).

Таблица 9. Средняя численность (N, тыс. экз./м³) и биомасса (B, г/м³) зоопланктона в июле в разные годы

Водохранилище	Июль									
	1989		1990		1991		1994		2004	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Иваньковское:										
Волжский плес	14	0.06	39	0.15	2	0.01	59	0.16	176	1.25
Шошинский плес	160	1.84	718	9.56	804	9.60	520	11.35	960	6.53
Иваньковский плес	338	2.69	503	4.83	384	4.88	750	4.24	599	7.20
Угличское	186	2.46	265	5.38	235	3.93	739	2.47	725	6.28

В Шошинском плесе его биомасса была наибольшей (в среднем 58% от общей зоопланктона), в то время, как кладоцеры составляли 34%. В июле 2004 г. в Шошинском плесе наблюдалось высокое обилие *Veliger Dreissena*. Биомасса личинки в устье р. Шоши достигала 4.85 г/м^3 (74% от общей зоопланктона). В Ивановском плесе максимальные величины велигеров дрейссены регистрировались у водозабора г. Конаково – 1.1 млн. экз./м³ и 3.53 г/м^3 , средняя биомасса *Cladocera* составляла 56% от общей планктона.

В Угличском водохранилище основу биомассы также формировали ракообразные (92–95%), но в отдельные годы в зоопланктоне доминировала личинка дрейссены. Так, в 1994 г. ее количественные величины составляли 74% от общей численности зоопланктона и 71% – от общей биомассы, в то время, как биомасса *Crustacea* была невелика – 0.52 г/м^3 или 21% от общей. В 2004 г. ракообразные составляли в среднем 3.66 г/м^3 (58% от общей), *Veliger Dreissena* – 27%. Из *Crustacea* биомассу определяли ветвистоусые (71%), среди которых *Daphnia cucullata* составляла 51% и 26% – *Leptodora kindtii*.

Выводы. В составе зоопланктона Ивановского и Угличского водохранилищ за исследованный период выявлено, соответственно, 61 и 50 видов планктонных беспозвоночных. Наибольшее число видов отмечено в Ивановском водохранилище в июле. Численность свободно плавающих личиночных стадий дрейссены в обоих водохранилищах, как и в 90-е гг., высокая и достигает 1.1 млн. экз./м³, а наблюдавшийся с конца 80-х гг. рост количественных показателей *Chydorus sphaericus*, в начале июля 2004 г. не прослеживался. Возможно, в это время не было еще больших плотностей колоний сине-зеленых водорослей, служащих для рачка субстратом. Общий уровень развития зоопланктона в водохранилищах по-прежнему высокий. Основу биомассы формируют в основном ракообразные, за исключением Шошинского плеса, где в начале июля наблюдалось массовое развитие *Veliger Dreissena*.

Работа поддержана Российским Фондом фундаментальных исследований (проект № 99-04-49089).

- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
 Ивановское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
 Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. Наука, 1975. 240 с.
 Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.
 Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биол. внутр. вод. 1999. №1–3. С. 92–100.
 Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль, Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
 Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, 1963. 117 p.

ZOOPLANKTON IN IVAN'KOVO AND UGLICH RESERVOIRS DURING A SUMMER PERIOD OF 2003–04

V.N. Stolbunova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

Data on species composition and quantitative development of zooplankton in Ivan'kovo and Uglich reservoirs are presented on the basis of samples collected during the summer (the end of June-beginning of July) in 2003–2004. The patterns of its distribution in different parts of the reservoirs are discussed. A comparative analysis of the community structure is made with the samples of the 1980s–1990s. Crustaceans as important food objects for young and planktophages form the basis of biomass as before.



СТОЛБУНОВА ВАЛЕНТИНА НИКИТИЧНА

– старший научный сотрудник,
кандидат биологических наук.

Область научных интересов: структура и функционирование зоопланктонных сообществ пресных водоемов различного типа: водохранилищ, озер, рек; зоопланктон водоемов разного трофического уровня в условиях различной степени антропогенной нагрузки (Волговерховье, Ивановское, Угличское и Рыбинское водохранилища, озера Неро и Плещеево, р. Амур и оз. Удилье). Изучаются качественные и количественные характеристики организмов зоопланктона,

хранилища, озера Неро и Плещеево, р. Амур и оз. Удилье). Изучаются качественные и количественные характеристики организмов зоопланктона,

структура, сезонная и многолетняя динамика развития в связи с эвтрофированием экосистем этих водоемов; экология и биология планктонных коловраток и ракообразных в водоемах Волжского бассейна; многолетнее изучение зоопланктона открытой и заросшей макрофитами литорали верхневолжских водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское), озер Неро и Плещеево; структура и динамика распределения организмов зоопланктона в водоемах Волжского бассейна с целью оценки их кормовой базы для рыб-планктофагов; распределение некоторых инвазионных ракообразных в водохранилищах Верхней Волги. Мониторинг крупного рачка-вселенца *Heteroscope appendiculata* Sars (Calanoida, Temoridae) – важного кормового объекта планктоноядных рыб в Иваньковском, Угличском, Рыбинском, Шекснинском водохранилищах, в том числе, в оз. Белом. Изучается жизненный цикл, сезонная и многолетняя динамика развития рачка; изучение зоопланктона в рамках комплексных исследований на малых озерах и некоторых реках Вологодской области.

Автор более 90 научных работ, из них – 5 монографий (4 – коллективные, 1 – авторская).

Основные из последних научных публикаций:

Stolbunova V.N. Development of *Heteroscope appendiculata* Sars (Calanoida, Temoridae) in the Upper Volga reservoir // Invasion of alien species in Holarctic. 2003. P. 477–481.

Столбунова В.Н. Современная оценка разнообразия зоопланктона Волговерховья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 100–109.

Stolbunova V.N. Communities of zooplankton in the littoral zone of the Upper Volga reservoirs // International conference. Ecological problems of littoral in flat water reservoirs. Kanan, 2004. P. 122–124.

Столбунова В.Н. Зоопланктоценозы прибрежных мелководий водохранилищ Верхней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 357–373.

Столбунова В.Н. Развитие и структура популяции *Heteroscope appendiculata* Sars в Шекснинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2005, № 4. С. 47–51.

Столбунова В.Н. Коловратки озер Неро и Плещеево – водоемов разного трофического типа // Коловратки (таксономия, биология и экология). Материалы IV Междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 294–307.

Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.

ВЕТВИСТОУСЫЕ (ПОДОТРЯД CLADOCERA MILNE-EDWARDS, 1840; ОТРЯДЫ: СТЕНОПОДА SARS, 1865 И АНОМОПОДА SARS, 1865) ИЗ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ ПОБЕРЕЖЬЯ ЗАЛ. ПЕТРА ВЕЛИКОГО В ОКРЕСТНОСТЯХ Г. ВЛАДИВОСТОКА

© 2007 г. *А.В. Чернышёв, **И.К. Ривьер

* Институт биологии моря ДВО РАН, г. Владивосток

** ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

В июне, августе, сентябре и октябре 2003 г. были обследованы небольшие пресные водоемы на побережье залива Петра Великого Японского моря в окрестностях г. Владивостока. Водоемы представляют собой ямы с водой, пресные лужи на морском побережье, небольшие озера и прибрежную зону р. Артемовки. Три вида – *Sida crystallina*, *Simocephalus serrulatus* и *Scapholeberis mucronata* встречаются в небольшом прибрежном оз. Соболев (мыс Басаргина). Два вида: *Daphnia obtusa* и *Moina macrocopa* обнаружены в луже у моря. Один вид *Daphnia pulicaria* – населял яму с водой, имеющую илистый с примесью глины грунт. Список видов приводится ниже:

Сем. Sididae, подсем. Sida

1. *Sida crystallina* (O.F. Müller, 1776)

Сем. Daphniidae, Sars, 1865

Род *Daphnia*

Подрод *Daphnia*

2. *Daphnia (Daphnia) obtusa* Kurz, 1874, emend Scourfield, 1942

3. *Daphnia (Daphnia) pulicaria* Forbes, 1893, emend Hrbacek, 1959

Род *Simocephalus*

4. *Simocephalus serrulatus* (Koch, 1841)

Род *Scapholeberis*

5. *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller, 1785)

Род *Moina*

6. *Moina macrocopa* (Straus, 1820)

Самым многочисленным и наиболее встречаемым видом оказалась *Moina macrocopa*. Молодая, интенсивно размножающаяся популяция мoinны обнаружена в прибрежной зоне р. Артемовки и уже

затухающая популяция в придорожной луже (16 августа), (на морском побережье (13 августа) и в оз. Соболев (4 сентября).

M. macroscopa распространена исключительно в северном полушарии Евразии и Америки вокруг 40° с.ш. (Golden, 1968). Отдельные места обитания расположены в Норвегии (60° с.ш.) и на Индийском полуострове (15° с.ш.). На Дальнем Востоке и в Японии – это единственный вид р. *Moina*. *M. macroscopa* – исключительно теплолюбивый вид, встречающийся в хорошо прогреваемых мелких водоемах (Бенинг, 1941).

В первой декаде июня 2003 г. в прибрежье р. Артемовки популяция *M. macroscopa* имела сложную структуру, состояла из партеногенетических самок всех размеров, включая наиболее крупных (длина тела 1.4–1.35 мм) с максимальным числом зародышей (25 шт.). По Голдену (Golden, 1968) максимальные размеры *M. macroscopa* – 1.5 мм. Самцы мельче самок, их длина в речной пробе – 0.7–0.8 мм; по Голдену (Golden, 1968) – 0.55–0.85 мм.

Популяция, наблюдаемая 8 июня, состояла на 32% из молодых неполовозрелых самок; 43% составляли самки с развивающимися партеногенетическими эмбрионами и 25% – самцы. Такое состояние популяции характерно для наиболее высокой численности вида, когда вслед за максимальной плотностью начинается гамогенетический процесс. Первыми появляются самцы, их высокая численность обеспечивает успех двуполого размножения и откладки покоящихся яиц. Такая динамика характерна для обитателей временных и небольших водоемов, например, для *Daphnia pulex* (Ривьер, 1973).

Популяция *Moina macroscopa*, наблюдаемая в небольшой пресноводной луже 16 августа, имела уже иной состав. Партеногенетических самок с зародышами было 7.2%, остальные рачки – партеногенетические самки, но без зародышей, с пустыми выводковыми сумками. Самцы отсутствовали. Размер яйценосных самок около 1.1 мм, число эмбрионов 15 шт.; длина остальных особей колебалась от 0.5 до 0.95 мм. На многих рачках обнаружены сувойки. Это показывает, что они давно не линяли, т.е. не отрождали молодь. Так обычно выглядит популяция, в которой уже закончился период гамогенеза; самцы отмерли, а среди доживающих самок отдельные экземпляры продолжают размножаться партеногенетически.

Рачки этого вида, собранные в прибрежном оз. Соболев 4 сентября, – партеногенетические самки без зародышей сплошь покры-

тые простейшими, что характерно для старых давно не размножавшихся и не линявших особей. Самцов среди них не отмечено.

В луже на морском побережье 13 августа обнаружена *Daphnia obtusa*, несколько отличающаяся от описания этого вида румынским кладоцерологом Негря (Negrea, 1983). Он также, как и Флесснер (Flössner, 1972), рассматривал этот вид в качестве самостоятельного, в отличие от более ранних исследователей (Бенинг, 1941; Мануйлова, 1964), считавших *D. obtusa* подвидом *D. pulex*.

Рассматриваемые нами *D. obtusa* имели несколько более низкую голову, составляющую 17–20% от общей длины тела. Размеры рачков колебались от 1.55 до 2.1 мм; они характеризовались очень коротким шипом (spina), размеры которого не превышали 0.1 мм, что обычно для этого вида (Negrea, 1983). Наибольшее отличие у исследованных нами особей от рисунков упомянутого автора имеет постабдомен. Он очень вытянут, тонкий и длинный, вся часть после анального отверстия представляет собой как бы оболочку кишки. Отдел, где размещаются абдоминальные когти, не имеет отличия от европейских *D. obtusa*: несет 9–10 коготков и мелкий ряд нежных щетинок у основания большого когтя (рис. 1).

1 октября в небольшом водоеме (яме с водой) обнаружен другой вид дафний из группы «*pulex*» – *D. pulicaria*. В отличие от *D. obtusa* этот вид имеет чрезвычайно длинный шип на конце раковины (spina), составляющей немного меньше половины длины тела у взрослых особей и значительно больше половины у молодых (рис. 2).

По общей форме тела и очень длинному шипу *D. pulicaria* похожа на *D. longispina*. Однако существенным отличием от последнего вида и признаком неоспоримой принадлежности рассматриваемых дафний именно к группе «*pulex*» служит строение большого когтя постабдомена (рис. 1). У *D. pulicaria* он несет ряд небольших шипиков до середины длины когтя и пластинку более тонких и длинных шипиков у основания когтя. У *D. longispina* этот коготь не имеет длинных шипиков.

В пробах, собранных в пресных малых водоемах морского побережья, обнаружено 6 видов ветвистоусых, относящихся к двум семействам: Sididae (1 вид) и Daphniidae (5 видов). Наиболее часто встречающийся вид – *Moina macroscopa*. Обнаруженная *Daphnia obtusa* имела некоторые морфологические отличия от европейских особей.

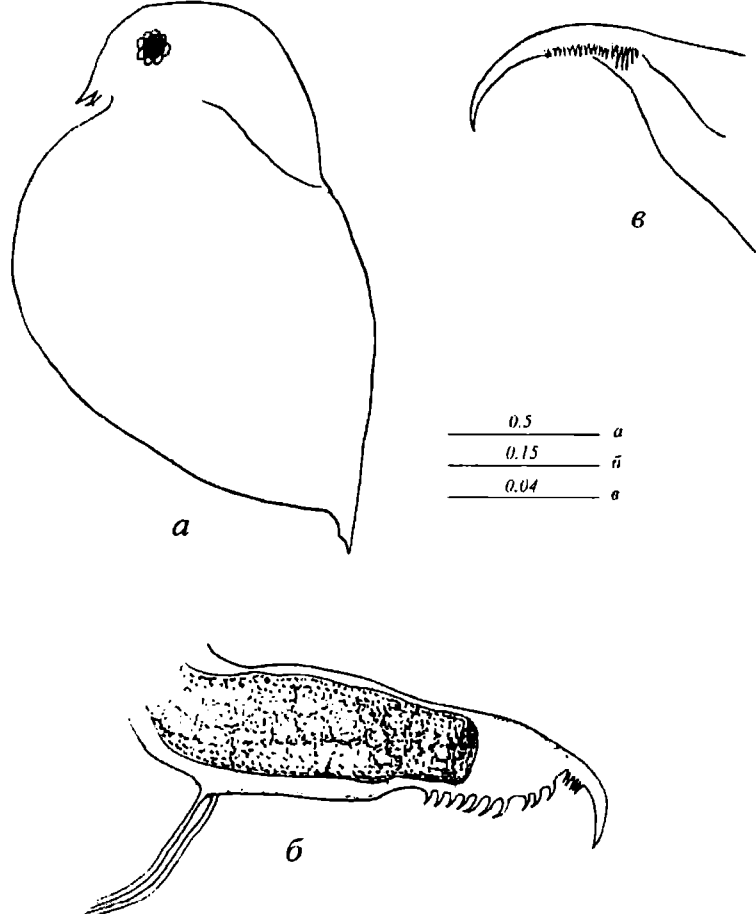


Рис. 1. *Daphnia obtusa* (*a*) и ее постабдомен (*б*); крючок на постабдомене *D. pulicaria* (*в*).

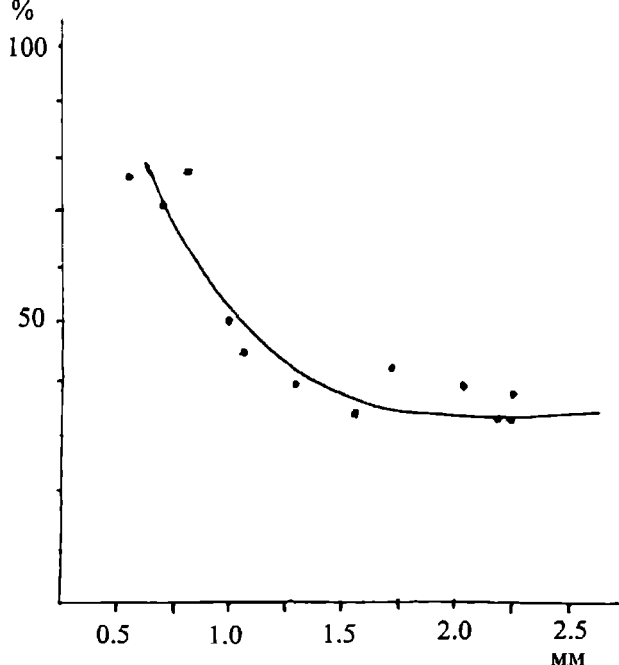


Рис. 2. Относительная длина хвостовой иглы у *Daphnia pulicaria*. По оси абсцисс — длина тела рачка.

Использованная литература

- Бенинг А.Л. Cladocera Кавказа. Тбилиси. 1941. С. 97–165.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л, 1964. 326 с.
- Ривьер И.К. Особенности структуры популяции *Daphnia pulex* (De Geer) во временных водоемах в районе Рыбинского водохранилища. Информ. бюлл. Биол. внутр. вод. 1973. № 20. С. 21–25.
- Goulden C.E. The systematics and evolution on of the Moinidae. Tr. of the Amer. Philosophical Soc. Philadelphia, 1968. P. 17–25.
- Flössner V.D. Krebstiere, Crustacea. Kiemen und Blattfiisser: Branchiopoda, Branchiura. Jena, 1972. S. 117–128.
- Negrea St. Fauna Republicii Socialiste Romania. Bucuresti, 1983. S. 108–116.

СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА БИОЦЕНОЗА ДРЕЙССЕНЫ И ИЗМЕНЕНИЕ ПИЩЕВОГО СПЕКТРА ПЛОТВЫ *Rutilus rutilus* (L.) ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО В СВЯЗИ С ВСЕЛЕНИЕМ В НЕГО МОЛЛЮСКА *DREISSENA POLYMORPHA*

© 2007 г. Г.Х. Щербина

ИБВВ РАН, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок

Всего в составе макрозообентоса биоценоза дрейссены оз. Плещеево в 1996 г. обнаружено 44 вида, из которых наиболее широко представлены хирономиды (17 видов), олигохеты (13), моллюски и пиявки (по 5 видов). После вселения *Dreissena polymorpha* в оз. Плещеево, в сублиторали водоема на глубине от 4.5 до 9 м образовался природный биологический фильтр, который перехватывает значительную часть разлагающихся макрофитов, препятствуя их поступлению в профундаль озера. Снижение поступления органики в глубоководную зону водоема значительно улучшило ее кислородный режим и существенно повысило продуктивность макрозообентоса данной зоны.

До вселения дрейссены в оз. Плещеево здесь существовали две группировки плотвы: первая, относительно быстрорастущая, обитала в прибрежье озера и питалась в основном моллюсками из родов *Valvata* и *Bithynia*. В пелагиали озера обитала вторая, тугорослая группировка, основу пищи которой составлял зоопланктон. После вселения в оз. Плещеево моллюска *Dreissena polymorpha* плотва очень быстро перешла на ее потребление, вследствие чего произошло увеличение ее темпа роста и максимальных размеров. Начало питания плотвы дрейссеной и другими моллюсками в оз. Плещеево наблюдается после достижения размеров более 15.0 см, что связано с третьей и последней сменой формы глоточных зубов, после чего она способна потреблять моллюсков и дробить их раковины.

ВВЕДЕНИЕ

Роль дрейссены в водоеме, где она обитает, трудно переоценить. В процессе своей жизнедеятельности она пропускает через фильтрационный аппарат огромное количество воды, которая в значительной степени освобождается от органической и минеральной взвеси. Отфильтрованная взвесь потребляется моллюском на рост, а неусвоенные остатки склеиваются слизью в комки и хлопья и выбрасываются из мантийной полости в виде агглютинатов. Вселяясь в

водоем, дрейссена существенно влияет не только на структуру донных сообществ, но и на экосистему водоема в целом. Наиболее яркий пример – вселение дрейссены в эвтрофное оз. Локомльское, в результате которого существенно снизилась биомасса зоопланктона, на порядок повысилась продуктивность донных сообществ и, в водоеме начался процесс деэвтрофирования (Ляхнович и др., 1983).

Ранее нами было установлено (Перова, Щербина, 2003), что в русловой зоне и на склоне речного участка Горьковского водохранилища биомасса макрозообентоса в биоценозе дрейссены в весенний период чуть более чем в два раза выше, чем на станциях, где друзы дрейссены отсутствовали. В летний период, аналогичное превышение составило 3.5–12 раз. Более существенное превышение биомассы макрозообентоса в летний период, связано с увеличением интенсивности ее фильтрационной деятельности и как следствие – осаждение на дно большего количества агглютинатов и фекалий. Известно, что продукты жизнедеятельности дрейссены представляют собой легко усвояемую пищу для многих макробеспозвоночных – детритофагов собирателей и глотателей (Львова и др., 1980). Таким образом, в местах скопления дрейссены формируется специфическое сообщество гидробионтов, что и послужило поводом для выделения в водоемах одного из самых продуктивных биоценозов – *D. polymorpha*.

О высокой пищевой пластичности плотвы упоминали многие исследователи (Желтенкова, 1949; Черфас, 1956; Поддубный, 1971 и др.). В водоемах, где имеются в достаточных количествах моллюски, плотва переходит на их потребление, вследствие чего увеличивается ее темп роста, упитанность, жирность и плодовитость (Платонова, 1964; Поддубный, 1966; Лягина, 1976; Баранова, 1984 и др.).

Плотва – один из наиболее массовых видов рыб оз. Плещеево. Как было установлено ранее, в озере обитали две локальные группировки плотвы, морфологически обособленные в разной степени друг от друга (Изюмов и др., 1982; Касьянов и др., 1982) и имеющие расхождение по спектру питания и темпу роста (Кияшко, Половкова, 1983).

В 1991 г., при изучении темпа роста и морфологии плотвы в связи с вселением дрейссены в оз. Плещеево, было установлено, что всего за одно поколение плотва образовала в озере еще более быстрорастущую дрейссеноядную форму (Касьянов, Изюмов, 1995). К сожалению, авторы не проводили детального исследования спектра

питания плотвы, а только визуально отмечали наличие или отсутствие в ее кишечниках остатков дрейссены.

В нашу задачу входило исследование структуры макрозообентоса на разных глубинах образовавшегося в водоеме биоценоза *Dreissena polymorpha*, изучение питания различных размерных групп плотвы в связи с вселением в оз. Плещеево дрейссены и установление сроков ее перехода на питание этим моллюском.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящего сообщения послужили сборы макрозообентоса и кишечников плотвы в оз. Плещеево в 1996 г. в составе комплексной экспедиции, проведенной сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН.

Для изучения структуры макробеспозвоночных биоценоза дрейссены оз. Плещеево, проводили отбор проб на глубинах от 4.5 до 7 м летом и осенью 1996 г. Пробы отбирали дночерпателем ДАК-100 (площадь захвата грунта $1/100 \text{ м}^2$), по два подъема. На каждой глубине было отобрано по три пробы. Камеральную и статистическую обработку материала проводили по общепринятой методике (Методика..., 1975) с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). Всего собрано и обработано 24 пробы макрозообентоса. При расчете величин индекса сапробности по методу Пантле-Букк в модификации Сладечека (Макрушин, 1974).

Средние индикаторные веса организмов взяты из работ (Uzunov, Sladecsek, 1988; Wegl, 1983), для животных не указанных в этих работах, использованы собственные данные.

В период с июля 1989 по октябрь 1991 гг. расчет характеристик дрейссены произведен по материалам [А.И. Баканова], собранным на стандартной сетке станций оз. Плещеево, что и позволило рассчитать частоту встречаемости моллюска в составе зообентоса озера (табл. 1).

Сбор и первичная обработка материала по питанию рыб проведены по стандартной методике (Методическое пособие ..., 1974). При камеральной обработке собранного материала содержимое кишечников просматривали полностью и выбирали из них все пищевые компоненты, которые по возможности определялись до вида. Всего проанализировано 85 кишечников плотвы, 21 из которых оказались пустыми.

Таблица 1. Многолетние изменения некоторых характеристик дрейссен в оз. Плещеево

Характеристика	Июль 1989 г.*	Май 1990 г.*	Май 1991 г.*	Октябрь 1991 г.*	Июнь 1996 г.	Октябрь 1996 г.
Численность, экз./м ²	2317	4033	3429	4233	5270	7250
Биомасса, г/м ²	877.1	1522.3	1381.7	2315.2	4523	4705.3
Длина одной особи, мм **	$\frac{3-25}{12.3}$	$\frac{3-27}{13.4}$	$\frac{3-30}{15.2}$	$\frac{3-28}{12.5}$	$\frac{3-35}{19.3}$	$\frac{3-30}{16.4}$
Масса одной особи, мг **	$\frac{4-1990}{378.5}$	$\frac{4-2270}{377.5}$	$\frac{5-3390}{402.9}$	$\frac{4-2670}{546.9}$	$\frac{5-5820}{858.4}$	$\frac{4-3385}{649.0}$
Частота встречаемости, %	15	30	35	30		

Примечание. * По данным А.И. Баканова, ** Над чертой минимальная и максимальная длина и масса одной особи, под чертой – средняя длина и масса одной особи.

Массу потребленных беспозвоночных восстанавливали по организмам из бентосных проб, собранным в биоценозе дрейссены оз. Плещеево одновременно с материалом по питанию рыб. Размеры потребленных *D. polymorpha* восстанавливали по минимальной длине остатков внутренних примакушечных уголков створок (ПУР) моллюска (табл. 2), которые хорошо сохраняются после дробления дрейссенид глоточными зубами плотвы. Между длиной ПУР и длиной раковины существует тесная положительная корреляционная зависимость ($r = 0.97$, $p < 0.001$). Сырую массу съеденной дрейссены восстанавливали по таблице зависимости массы моллюска от его средней длины (Львова, 1980).

Таблица 2. Зависимость длины раковины от длины внутреннего примакушечного уголка раковины (ПУР)

Длина раковины, мм	Длина ПУР, мм	Длина раковины, мм	Длина ПУР, мм
5	0.85	18	2.34
6	0.91	19	2.46
7	1.00	20	2.61
8	1.11	21	2.74
9	1.20	22	2.91
10	1.33	23	3.05
11	1.45	24	3.17
12	1.55	25	3.31
13	1.70	26	3.43
14	1.83	27	3.53
15	1.93	28	3.64
16	2.08	29	3.74
17	2.20	30	3.83

Всех проанализированных рыб разделили на 7 размерных групп с интервалом в 3 см: I – 12–15 см; II – 15.1–18 см; III – 18.1–21 см; IV – 21.1–24 см; V – 24.1–27 см; VI – 27.1–30 см; VII – 30.1–33 см.

Для характеристики состояния донных макробеспозвоночных на различных глубинах биоценоза дрейссены оз. Плещеево учитывали число видов, численность (N , экз./м²), биомассу (B , г/м²), индекс сапробности по Пантле–Букк (S), индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера (H , бит/экз.)

По данным Н.Н. Жгаревой (1992) *D. polymorpha* впервые в оз. Плещеево обнаружена в 1984 г. и уже через год расселилась в больших количествах по всему водоему. В последующий период формирование биоценоза дрейссены в озере шло в основном по линии увеличения плотности популяции на единицу площади дна и возрастания средней индивидуальной массы моллюска (табл. 1).

Как было установлено ранее (Баканов, 1983), до вселения в оз. Плещеево дрейссены биомасса макрозообентоса в профундали озера была ничтожна ($0.8-1.7 \text{ г/м}^2$) и состояла из хирономид (54%) и олигохет (46%). На многих глубоководных станциях организмы макрозообентоса не были обнаружены. Моллюски пизидииды, характерные для серых илов многих водоемов в профундали отсутствовали. Это связано с тем, что в марте-апреле в глубоководной зоне оз. Плещеево наблюдается дефицит кислорода и наличие в определенных моменты сероводорода (Федорова, 1967), который весьма губителен для подавляющего большинства донных макробеспозвоночных. Основная причина дефицита кислорода в зимний период и появление сероводорода, по-видимому, поступление в профундаль озера в осенний период отмерших остатков макрофитов, на разложение которых необходим кислород.

При проведении аналогичной съемки осенью 1996 г. в глубоководной зоне оз. Плещеево биомасса макрозообентоса возросла более чем на порядок (до $9-20 \text{ г/м}^2$) и в его составе появились моллюски из сем. Pisidiidae (устное сообщение [А.И. Баканова]). Все это свидетельствовало об улучшении кислородного режима в профундали озера, особенно в зимний период. Основная причина улучшения кислородного режима глубоководной зоны – фильтрационная деятельность дрейссены. Перехватывая значительную часть разложившихся макрофитов, она препятствует их поступлению в профундаль озера, тем самым снижая процесс эвтрофирования данной зоны.

Всего в составе макрозообентоса биоценоза дрейссены оз. Плещеево в 1996 г. обнаружено 44 вида (табл. 3). Наиболее широко представлены хирономиды (17 видов), олигохеты (13 видов), моллюски и пиявки (по 5 видов). Причем, летом зарегистрировано 24 вида, осенью видовое богатство выше – 39 видов. Частоту встречаемости 50% и выше летом имели 8 видов, осенью значительно больше – 19 видов. Летом во всех пробах встречался всего один вид – *Psam-*

moryctides barbatus, осенью таких видов пять – *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *Helobdella stagnalis*, *Dicrotendipes lobiger* и *Polypedilum nubeculosum*. На всех станциях более 95% общей биомассы приходилось на дрейссену. По численности на подавляющем большинстве станций дрейссена составляла более половины макробеспозвоночных и только осенью на глубине 4.5 м по численности доминировали олигохеты, а численность дрейссены здесь была минимальна (рис. 1).

Таблица 3. Список видов и частота встречаемости (%) донных макробеспозвоночных в биоценозе *Dreissena polymorpha* оз. Плещеево

Вид или форма	Лето	Осень
Тип Mollusca		
<i>Anisus albus</i> Mueller	0	75
<i>A. vortex</i> (Linnaeus)	17	0
<i>Valvata depressa</i> C. Pfeiffer	0	50
<i>Codiella leachi</i> (Sheppard)	0	17
<i>Cingulipisidium nitidum</i> (Jenyns)	0	8
Тип Annelides		
Класс Oligochaeta		
<i>Sylaria lacustris</i> Linnaeus	8	50
<i>Nais barbata</i> Mueller	0	8
<i>Chaetogaster limnaei</i> Baer	25	0
<i>Isochaetides michaelsoni</i> (Lastockin)	8	0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede	75	100
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelson)	75	100
<i>P. bedoti</i> (Piguet)	17	17
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrázek	0	33
<i>P. vejdoskyi</i> (Hrabe)	0	17
<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube)	100	50
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (Southern)	0	50
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelson)	75	50
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	0	50
Класс Hirudinea		
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus)	0	17
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus)	75	100
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein)	0	25
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus)	8	8
<i>E. nigricolis</i> (Brandes)	0	17

Вид или форма	Лето	Осень
Тип Arthropoda		
Класс Crustacea		
<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus)	25	75
<i>Gammarus lacustris</i> Sars	75	50
Класс Insecta		
Отряд Ephemeroptera		
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus)	0	17
Отряд Diptera		
Сем. Ceratopogonidae		
<i>Bezzia bicolor</i> (Meigen)	0	50
Сем. Chironomidae		
<i>Procladius choreus</i> (Meigen)	75	75
<i>Psilotanyptus rufovittatus</i> (van der Wulp)	50	50
<i>Cricotopus sylvestris</i> (Fabricius)	0	17
<i>Orthocladius consorbinus</i> (Holmgren)	17	33
<i>Chironomus obtusidens</i> Goetghebuer	25	0
<i>Chironomus plumosus</i> Linnaeus	50	50
<i>Ch. muratensis</i> Ryser et al.	8	17
<i>Cryptochironomus obreptans</i> (Walker)	25	33
<i>Dicortendipes lobiger</i> (Kieffer)	25	100
<i>Endochironomus albipennis</i> Meigen	0	17
<i>Parachironomus arcuatus</i> (Goetghebuer)	8	0
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	75	75
<i>P. nubeculosum</i> (Meigen)	0	100
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i> (Kieffer)	25	33
<i>Paratanytarsus confusus</i> Palmen	0	17
<i>P. quintuplex</i> Kieffer	0	8
<i>Tanytarsus mendax</i> Kieffer	0	25

Следует отметить, что число видов по станциям в летний период колебалось от 8 до 14, в то время как осенью аналогичный размах значительно меньше – от 17 до 21 вида. Индекс видового разнообразия Шеннона летом изменялся от 1.15 до 1.54 бит/экз., осенью его значение выше – от 1.61 до 3.45 бит/экз. В среднем численность макробеспозвоночных в осенний период в 2 раза выше, чем в летний (рис. 1). Причем, численность всех основных групп макрозообентоса в осенний период выше, чем летом. Это связано, по-видимому, с тем, что в июле в оз. Плещеево продуктивность фитопланктона минимальна (Костина, 1992). Вследствие чего моллюск, при фильтрации-

онной деятельности, мало осаждают на дно агглютинатов и фекалий, основной пищи для многих детритофагов глотателей и собирателей, которые в свою очередь являются основной пищей пиявок и хищных личинок хирономид.

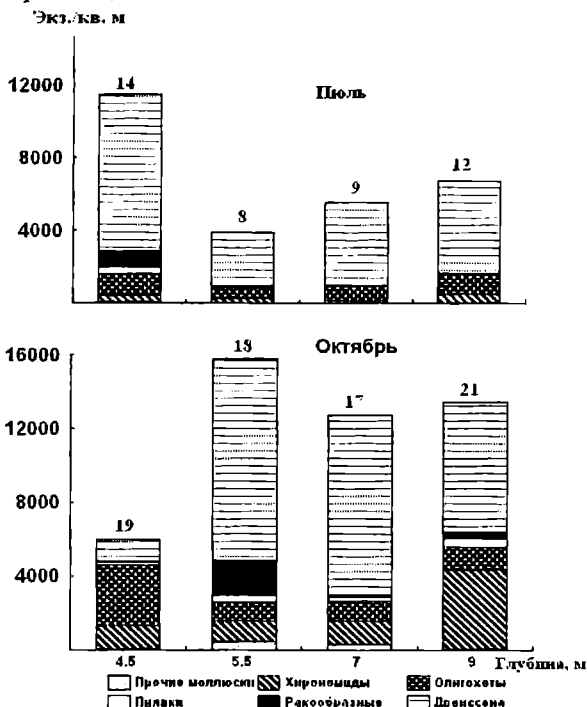


Рис. 1. Численность основных групп макрозообентоса в биоценозе дрейссены оз. Плещеево в июле и октябре 1996 г.

Арабскими цифрами на рисунке указано общее число обнаруженных на каждой глубине видов.

Осенью, в результате отмирания и разложения макрофитов и повышении продуктивности фитопланктона, концентрация бактериодетрита в придонных слоях возрастает, что создает весьма благоприятные условия для питания моллюска.

Известно, что при увеличении концентрации пищи у дрейссены наступает избыточное питание, вследствие чего на дно осаждаются больше агглютинатов и фекалий (Михеев, Сорокин, 1966; Михеев, 1967). Рост осажденных на дно продуктов жизнедеятельности дрейс-

сены осенью способствовало существенному увеличению видового богатства, индекса видового разнообразия и количественных характеристик макрозообентоса в этот период. Косвенным подтверждением улучшения трофических условий для дрейссены в осенний период является колебание величины индекса сапробности Пантле-Букк. Летом его значение на различных глубинах изменялось от 1.95 до 2.13 и составило в среднем 2.04, осенью аналогичный показатель был выше – от 2.05 до 2.34 и 2.15 соответственно.

Таким образом, после вселения *D. polymorpha* в оз. Плещеево, в сублиторали водоема на глубинах от 4.5 до 9 м образовался природный биологический фильтр, который перехватывает значительную часть разлагающихся макрофитов, препятствуя их поступлению в профундаль озера. Снижение поступления органического вещества в глубоководную зону водоема значительно улучшило ее кислородный режим и существенно повысило продуктивность макрозообентоса данной зоны.

До вселения в оз. Плещеево дрейссены здесь обитали две группы плотвы – пелагическая и прибрежная или литоральная. Основу пищи первой составляли организмы зоопланктона из родов *Leptodora*, *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia* (Поддубный и др., 1989), вследствие чего темп ее роста был значительно ниже, чем у литоральной группировки (Стрельников, Пермитин, 1983). Популяция, обитающая в прибрежье, потребляла в основном моллюсков из родов *Valvata*, *Bithynia* и некоторых массовых представителей хирономид из родов *Polypedilum*, *Stictochironomus* и *Cryptochironomus*. Индексы наполнения кишечника были высоки, хотя и существенно различались в литорали и пелагиали, составляя соответственно $370 \pm 38.6^{0}_{000}$ и $115.4 \pm 11.5^{0}_{000}$ (Поддубный и др., 1989).

Учитывая, что в пищевом спектре каждой размерной группы плотвы имеются свои особенности, рассмотрим характеристику питания раздельно по каждой из выделенных групп.

Из 11 исследованных кишечника размерной группы плотвы 12–15 см, в семи из них (63.7%) обнаружена пища. В содержимом кишечника питающихся рыб отмечено 11 пищевых компонентов, из которых 9 видов составили хирономиды. Наиболее часто встречались (71%) два вида хирономид – *Stictochironomus crassiforceps* и *Cladotanytarsus mancus* (табл. 4). Общий индекс потребления у данной размерной группы очень низкий – $6.7 \pm 1.4^{0}_{000}$ (табл. 5). Более

80% содержимого кишечника приходилось на личинок и куколок хирономид. Остальные 20% пищевого комка составил представитель ракообразных – *Eurycercus lamellatus* Mueller. В кишечниках этой группы не обнаружены не только особи дрейссены, но и другие, более мелкие моллюски.

Таблица 4. Частота встречаемости (%) наиболее массовых видов в пищевом спектре различных размерных групп плотвы оз. Плещеево

Вид	Размерная группа плотвы						
	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Dreissena polymorpha</i>	0	60	55	80	100	100	100
<i>Valvata depressa</i>	0	10	28	60	62	43	17
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	9	30	0	14	0
<i>Eurycercus lamellatus</i>	29	20	18	20	0	29	0
<i>Cricotopus sylvestris</i>	14	0	36	10	8	0	0
<i>Orthocladus consobrinus</i>	0	10	36	30	23	0	0
<i>Chironomus plumosus</i>	29	10	0	20	31	29	0
<i>Cryptochironomus obreptans</i>	29	40	36	30	23	0	0
<i>Dicrotendipes lobiger</i>	0	20	45	70	69	71	83
<i>Polypedium nubeculosum</i>	0	40	9	30	23	14	17
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	71	70	45	20	15	0	0
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	71	60	45	10	15	0	0
<i>Tanytarsus lestagei</i>	14	30	36	10	31	0	0

В размерной группе плотвы 15.1–18 см число питающихся рыб значительно выше – около 91%. В пищевом комке рыб содержащих пищу обнаружено 19 видов беспозвоночных, из которых 14 видов приходилось на личинок хирономид. Наиболее часто встречались *Stictochironomus crassiforceps* (70%), *Dreissena polymorpha* и *Cladotanytarsus* gr. *mancus* – по 60% (табл. 4). Резкое увеличение индекса потребления до 44.3‰ связано с переходом данной размерной группы на питание дрейссеной, доля которой составила 84.2% от общего индекса потребления (табл. 5). Доля хирономид в данной размерной группе составила около 13%. В кишечниках рыб потребивших дрейссену обнаружено от 1 до 33 экз. моллюска размером от 2 до 16 мм.

Минимальная доля кишечника, содержащих пищу (61%) была у размерной группы плоты 18.1–21 см. В составе пищевого комка обнаружено 21 вид беспозвоночных, из которых 57% приходилось на личинок и куколок хирономид (табл. 4). Наибольшую частоту встречаемости (55%) имела дрейссена.

Таблица 5. Состав пищевого комка различных размерных групп плотвы оз. Плещеево в 1996 г.

Показатели	Размерная группа плотвы, см									
	12-15	15.1-18	18.1-21	21.1-24	24.1-27	27.1-30	30.1-33			
Минимальная и максимальная масса рыбы, г	30-40	45-80	80-140	125-210	165-350	280-415	385-540			
Число исследованных рыб, экз. *	11 (7)	11 (10)	18 (11)	16 (10)	16 (13)	7	6			
Встречаемость дрейссены, %	0	60	55	80	100	100	100			
Численность дрейссены в кишечниках, экз. **	0	$\frac{1-33}{5}$	$\frac{1-59}{19}$	$\frac{1-160}{46}$	$\frac{1-259}{46}$	$\frac{8-87}{46}$	$\frac{12-83}{51}$			
Средняя масса потребленной дрейссены, мг	0	24.3	35.3	49.2	121.6	176.7	262.1			
Средняя длина потребленной дрейссены, мм	0	4.7	5.7	6.5	8.1	11.0	13.4			
Общий индекс потребления, $\frac{0}{1000}$	6.7 ± 1.4	44.3 ± 8.1	66.9 ± 11	94.1 ± 18.1	226.6 ± 23.8	234.8 ± 29.5	284.7 ± 42.3			
Частный индекс потребления: дрейссены, $\frac{0}{1000}$ ***	0	$\frac{37.32}{84.2}$	$\frac{62.61}{93.6}$	$\frac{84.57}{89.8}$	$\frac{215.5}{95.1}$	$\frac{234.15}{99.7}$	$\frac{284.40}{99.9}$			
остальных моллюсков, $\frac{0}{1000}$	0	0.13	0.28	7.60	9.98	0.10	0.01			
хириноид, $\frac{0}{1000}$	5.46	5.95	3.57	0.62	1.08	0.42	0.29			
ракообразных, $\frac{0}{1000}$	1.24	0.90	0.44	1.30	0.02	0.14	0			
Общее число видов обнаруженных в кишечниках	11	19	21	24	21	10	7			
В том числе хириноид	9	14	12	13	15	3	4			

Примечание * В скобках указано число рыб, содержащих в кишечниках пищу; ** Над чертой – минимальная и максимальная численность дрейссены в одном кишечнике, под чертой – среднее значение численности; *** Над чертой – среднее значение частного индекса потребления дрейссены; под чертой – % от общего индекса потребления.

Из других беспозвоночных чаще встречались хирономиды *Dicrotendipes lobiger* и *Stictochironomus crassiforceps* (по 45%). Среднее значение общего индекса потребления увеличилось до 66.9^{0}_{000} , около 94% которого составила дрейссена (табл. 5). Хотя хирономиды и занимают второе место, но их доля снизилась до 5.3% от общего индекса потребления. В кишечниках, где обнаружена дрейссена, ее численность и размеры колебалась от 1 до 59 экз. и от 2 до 18 мм соответственно.

В размерной группе плотвы 21.1–24 см доля питающихся рыб (63%) существенно не отличается от предыдущей группы. В кишечниках данной группы отмечено наибольшее видовое богатство – 24 вида, 54% из которых составили личинки и куколки хирономид (табл. 4). Чаще других в составе пищи встречались дрейссена – 80%, личинки и куколки *Dicrotendipes lobiger* – 70% и моллюск *Valvata depressa* – 60% (табл. 4). Величина индекса потребления возросла до 94.1^{0}_{000} , около 90% которого приходилось на дрейссену. Второе место по потребленной массе (7.7% от общего индекса потребления) составили мелкие моллюски, а доля хирономид снизилась до 0.6% (табл. 5). В кишечниках рыб потребивших дрейссену обнаружено от 1 до 160 экз. моллюска размером от 3 до 18 мм.

В размерной группе 24.1–27 см число питающихся рыб существенно возросло (81%) и в составе пищи обнаружено 21 вид беспозвоночных, из которых более 71% приходилось на личинок и куколок хирономид (табл. 4). Частота встречаемости дрейссены в кишечниках данной группы составила 100% и, на ее долю приходилось более 95% от общего индекса потребления (табл. 5). Кроме дрейссены часто встречались те же два вида в том же порядке, что и в предыдущей группе, составляя соответственно 69% и 62%. Общий индекс потребления по сравнению с предыдущей группой увеличился более чем в два раза и составил 215.5^{0}_{000} (табл. 5). У особой плотвы данной группы зарегистрировано максимальное количество потребленных дрейссенид (259 экз.) у одной особи. Размер потребленных дрейссенид колебался от 2 до 20 мм.

У размерных групп 27.1–30 см и 30.1–33 см спектр питания плотвы существенно не различался. Все исследованные особи содержали пищу. У обеих групп частота встречаемости дрейссены была максимальна – 100% и на ее долю приходилось более 99% от общего индекса потребления (табл. 5). Число пищевых компонентов

составило соответственно 10 и 7 видов. Кроме дрейссены, часто встречались только личинки *Dicrotendipes lobiger*, имеющие у старших размерных групп плотвы максимальную частоту встречаемости (табл. 4). Это связано с тем, что личинки данного вида в биоценозе дрейссены оз. Плещеево наиболее многочисленны из хирономид и обитают в домиках, которые располагались в другах *Dreissena polymorpha*. Питаясь дрейссеной, плотва заглатывала и домики с личинками хирономид. Размах колебаний потребленных дрейссенид у старших размерных групп плотвы значительно меньше, чем у других групп (от 8 до 87 экз./особь). В их кишечниках обнаружены особи дрейссены размером от 5 до 20 мм. Максимальный индекс потребления ($529.3^{0}_{/000}$) отмечен у самки плотвы размером 30.5 см и массой 415 гр.

Анализ содержимого кишечника всех исследованных рыб оз. Плещеево обнаружил в составе ее пищи 39 видов беспозвоночных, из которых наиболее широко представлены личинки и куколки хирономид (20 видов), моллюски (7 видов) и ручейники (5 видов). Подавляющее большинство видов встречалось очень редко, и только 13 из них имели частоту встречаемости 30% и более (табл. 4).

Как показали наши исследования, только в пище первой размерной группы плотвы (12–15 см) дрейссена отсутствовала, а существенная роль принадлежала хирономидам, среди которых по частоте встречаемости доминировали мелкие виды – *Cladotanytarsus mancus*, *Stictochironomus crassiforceps* и ведущие свободный образ жизни (т.е. не строящие домики) – *Cryptochironomus obreptans*. Крупные представители хирономид – *Chironomus plumosus*, *Dicrotendipes lobiger* чаще отмечены в пищевом комке старших размерных групп плотвы. У особей длиной более 24 см частота встречаемости дрейссены достигает максимального значения – 100% и в последующих размерных группах остается на этом уровне. Наибольшая широта пищевого спектра – 24 вида отмечена у рыб размером 21.1–24 см, а наименьшая – у самых крупных размерных групп – 7–10 видов (табл. 5).

Минимальный общий индекс потребления – $6.7^{0}_{/000}$ отмечен у плотвы младшей размерной группы (табл. 5). Затем, при переходе размерной группы плотвы 15.1–18 см на потребление дрейссены (частота встречаемости 60%), общий индекс потребления резко возрастает до $44.3^{0}_{/000}$, из которых более 80% пищевого комка составила дрейссена (табл. 5). В последующих размерных группах общие ин-

дексы потребления возрастают и достигают максимального значения ($284.7^{0/000}$) у плотвы размером 30.1–33 см. Следует отметить, что средняя численность потребленной дрейссены в кишечниках плотвы размером от 21 до 33 см колебалась незначительно (рис. 2). Рост общего и частного индексов потребления всецело связан с возрастанием массы съеденной дрейссены от 2240 мг/особь (у размерной группы 21.1–24 см) до 13288 мг/особь (у максимальной размерной группы). Средняя индивидуальная масса съеденного моллюска изменялась от 49.2 до 262.1 мг/особь, соответственно (табл. 5).

Численность беспозвоночных, ж/т./особь

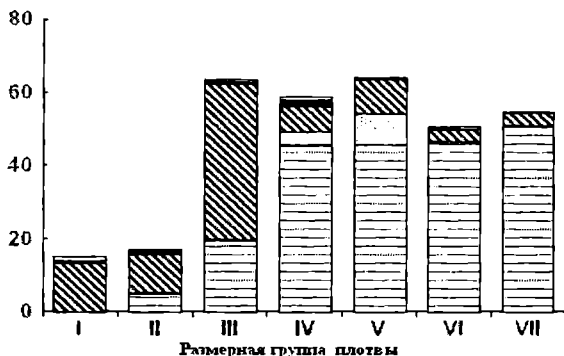


Рис. 2. Пищевые компоненты различных размерных групп плотвы оз. Плещеево летом 1996 г. I – размерная группа 12–15 см, II – 15.1–18 см, III – 18.1–21 см, IV – 21.1–24 см, V – 24.1–27 см, VI – 27.1–30 см, VII – 30.1–33 см.

Ранее было установлено (Касьянов, Изюмов, 1995), что темп роста плотвы в оз. Плещеево в 1991 г., т.е. через 7 лет после вселения дрейссены, значительно повысился в сравнении с 1979 г. Начиная с шестилетнего возраста, при достижении длины 15.6 см он оказался сходным с темпом роста моллюскоядной плотвы Рыбинского водохранилища. При изучении зараженности моллюскоядных рыб Рыбинского водохранилища представителем плоских червей *Aspidogaster limacoides* (являющимся паразитом дрейссены) было установлено, что у плотвы паразит впервые регулярно встречается в размерной группе 14–18 см, и с увеличением размера рыб их зараженность возрастала (Жохов, 2001). Не вызывает сомнения, что попасть паразит мог только к тем рыбам, которые переходили на потребление

дрейссены. По данным О.В. Платоновой (1964) в Куйбышевском водохранилище плотва переходит на потребление дрейссены при длине 13–14 см, т.е. немного раньше чем в водоемах бассейна Верхней Волги что, по-видимому, связано с более южным расположением водоема.

Такие сроки перехода плотвы на питание дрейссеной объясняются особенностями развития ее глоточных зубов. При длине тела приблизительно 15–16 см осуществляется третий последний этап изменения формы глоточных зубов, после чего плотва приобретает способность потреблять моллюсков, в том числе и дрейссену (Ланге, 1967). В пищевом спектре плотвы размерной группы 12–15 см отсутствовала не только дрейссена, но и мелкие представители моллюсков из рода *Valvata*, которые в изобилии встречались в кишечниках рыб размером от 21.1 до 27 см (табл. 4, 5). Следует отметить, что до вселения в озеро дрейссены в кишечниках плотвы прибрежной группировки размером от 10.4 до 20.8 см постоянно встречались моллюски из родов *Valvata* и *Bithynia* (Поддубный и др., 1989). Как показали наши исследования, в кишечниках плотвы размером от 21 см, (возраст около 7–8 лет) до 33 см (возраст около 11–12 лет) средняя численность съеденных дрейссенид колебалась незначительно от 46 до 51 экз./особь (табл. 5). Максимальный темп роста плотвы в возрасте 7–8 лет отмечали и в других волжских водохранилищах (Платонова, 1964; Кожевников и др., 1979; Баранова, 1974).

Сравнительный анализ структуры макрозообентоса биоценоза дрейссены (рис. 1) и состава пищи различных размерных групп плотвы (рис. 2) показал, что только плотва размером более 21 см переходит к избирательному потреблению моллюсков (особенно дрейссены), численность которых в пищевом комке достигала 90%, в то время как в биоценозе дрейссены на различных станциях аналогичный показатель составлял от 50 до 70%. Олигохеты, занимающие на всех станциях второе место по численности, в составе пищи плотвы не обнаружены (рис. 1, 2). Роль хирономид по массе в пищевом комке плотвы значительно уступает дрейссене, но у первых трех размерных групп численность личинок и куколок хирономид превосходила таковую дрейссены. Частота встречаемости хирономид не опускалась ниже 80%, а у большинства групп составляла 100%. У меньших размерных групп плотвы основу численности составляли мелкие представители хирономид из родов *Cladotanytarsus* и *Stictochironomus*,

обитающие на песчаном биотопе и в зарослях урути *Myriophyllum spicatum*. У старших размерных групп преобладали виды, характерные для биоценоза дрейссены оз. Плещеево – *Dicrotendipes lobiger* и *Polypedilum nubeculosum* (табл. 3).

Роль ракообразных в питании плотвы весьма незначительна, хотя на отдельных станциях в водоеме они занимали второе место по биомассе. Наибольшего значения ракообразные достигали в пище особей размером 21.1–24 см, где их частота встречаемости составила 50%, а по потребленной массе они уступали только дрейссене и моллюскам из рода *Valvata*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего в составе макрозообентоса биоценоза дрейссены оз. Плещеево в 1996 г. обнаружено 44 вида, из которых наиболее широко представлены хирономиды (17 видов), олигохеты (13), моллюски и пиявки (по 5 видов). Повышенное, по сравнению с летом, видовое богатство и продуктивность макробеспозвоночных биоценоза дрейссены осенью связано с улучшением трофических условий в этот период в результате разложения макрофитов и как следствие, осажде-ние на дно бóльшего количества продуктов жизнедеятельности дрейссены.

После вселения *Dreissena polymorpha* в оз. Плещеево, в сублиторали водоема на глубинах от 4.5 до 9 м образовался природный биологический фильтр, который перехватывает значительную часть разлагающихся макрофитов, препятствуя их поступлению в профундаль озера. Снижение поступления органики в глубоководную зону водоема значительно улучшило ее кислородный режим и существенно повысило продуктивность макрозообентоса данной зоны.

До вселения дрейссены в оз. Плещеево здесь обитали две группировки плотвы: первая, относительно быстрорастущая, обитала в прибрежье озера и питалась в основном моллюсками из родов *Valvata* и *Bithynia* и некоторыми массовыми видами хирономид, приуроченных к зоне зарослей. В пелагиали озера обитала вторая тугорослая группировка, основу пищи которой составлял зоопланктон, а в период нереста ряпушки, ее икра (Поддубный и др., 1989). После вселения *D. polymorpha* в оз. Плещеево плотва, обладая большой пищевой пластичностью и имея мощные глоточные зубы, очень быстро перешла на потребление дрейссены, что сопровождалось увеличением ее темпа роста и максимальных размеров. Если в 1991 г.

только у 60% рыб в кишечниках была обнаружена дрейссена, и максимальные размеры плотвы составляли 23.9 см (Касьянов, Изюмов, 1995), то в 1996 г число питающихся дрейссеной рыб возросло до 77%, а максимальный размер рыб в уловах составил 33.0 см, что, скорее всего, связано с увеличением темпа роста плотвы. Переход плотвы на питание дрейссеной и другими моллюсками в оз. Плещеево происходит только при достижении ею размеров более 15.0 см, что связано, по утверждению Н.О. Ланге (1967), с третьей и последней сменой формы глоточных зубов, после которой она способна поедать моллюсков и дробить их раковины. Более интенсивный прирост ихтиомассы у плотвы оз. Плещеево наблюдается при достижении ею размеров более 18 см, когда 90–100% пищевого комка приходится на дрейссену. Аналогичные данные были получены для Иваньковского (Кожевников и др., 1979) и Горьковского (Баранова, 1984) водохранилищ.

Автор выражает благодарность сотрудникам Института биологии внутренних вод РАН Линнику В.Д. – за участие в сборе материала по питанию плотвы и Баканову А.И. – за данные по распределению дрейссены в оз. Плещеево в период с 1989 по 1991 гг.

Список литературы

- Баранова В.В. Рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) в водоемах бассейна Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 2. С. 253–257.
- Жгарева Н.Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: Ярославский государственный университет, 1992. С. 95–105.
- Желтенкова М.В. Состав пищи и рост некоторых представителей вида *Rutilus rutilus* (L.) // Зоол. журн. 1949. Т. 28. Вып. 3. С. 257–268.
- Жохов А.Е. Изучение перехода карповых рыб на питание моллюском *Dreissena polymorpha* (BIVALVIA, DREISSENIDAE) в Рыбинском водохранилище с использованием паразита *Aspidogaster limacoides* (ASPIDOGASTREA, ASPIDOGASTRIDEA) // Вопр. ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 253–257.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н., Яковлев В.Н. Популяционная морфология плотвы *Rutilus rutilus* (L.) водоемов Верхней Волги // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 222–233.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 546–548.

- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г., Яковлев В.Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cypriniformes, Cyprinidae) водоемов волжского бассейна // Зоол. журн. 1982. Т. 61. Вып. 12. С. 1826–1836.
- Кияшко В.И., Половкова С.Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1983. С. 112–124.
- Костина Т.Б. Фитопланктон озера Плещеево в 1990 году // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: Ярославский государственный университет, 1992. С. 28–49.
- Кожевников Г.П., Лесникова Т.В., Харитонов Э.Д. Размерно-возрастная структура стад и промысловый запас рыб Горьковского водохранилища. Тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1979. Т. 142. С. 99–132.
- Ланге Н.О. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // Морфологический анализ развития рыб. М.: Наука, 1967. С. 163–177.
- Лягина Т.Н. Морфо-экологические особенности плотвы при разной обеспеченности пищей. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 21 с.
- Львова А.А. Экология дрейссены *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.) // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 101–119.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР, 1974. 60 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Вопросы прудового рыбобоводства. Тр. ВНИИПРХ. Т. XV. М., 1967. С. 117–129.
- Михеев В.П., Сорокин Ю.И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журн. общей биологии. 1966. Т. XXVII. № 4. С. 463–472.
- Пидгайко М.П., Александров Б.М., Иоффе Ц.И. и др. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада // Изв. ГосНИОРХ. Т. 68. Л., 1968. С. 205–228.
- Платонова О.П. Особенности питания рыб-бентофагов в первые годы существования Куйбышевского водохранилища // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 5. С. 706–712.

- Поддубный А.Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Биология рыб волжских водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1966. С. 131–138.
- Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1971. 309 с.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Кияшко В.И., Стрельников А.С. Рыбы // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. С. 181–212.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1983. С. 97–111.
- Федорова Е.И. Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевском) озере под влиянием загрязнения // Типология озер. М.: Наука, 1967. С. 53–79.
- Черкас Б.И. Рыбоводство в естественных водоемах. М.: Наука, 1956. 393 с.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плёса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. С-Пб.: Наука, 1993. С. 108–144.
- Uzunov J., Kosel V., Sladeczek V. Indicator value of Fresh water Oligochaeta // Acta hydrochim., hydrobiol. 1988.V.16. №.2. P. 173–186.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd 26. 175 p.

MACROZOOBENTHOS STRUCTURE OF ZEBRA MUSSEL BIOCENOSIS AND CHANGES IN FEEDING SPECTRUM OF ROACH (*RUTILUS RUTILUS*) IN PLESCHEEVO LAKE FOLLOWING INTRODUCTION OF MOLLUSK *DREISSENA POLYMORPHA*

G.H. Shcherbina

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 pos. Borok, Russia

In 1996 in the macrozoobenthos of Zebra Mussel biocenosis in Lake Plescheevo 44 species were found. The richest in terms of species composition were chironomids (17 species), oligochaets (13 species), mollusks and leeches (5 species each). After introduction of *Dreissena polymorpha* (Pallas) into the lake, a natural biophilter was formed in the waterbody on depths of 4.5 to 9 m. This biophilter intercepts considerable part of degrading macrophytes and allochthonous organic matter. Decrease in the income of organic matter in the lake's profundal zone led to improvement of its oxygen regime and considerable increase in macrozoobenthos productivity.

Two roach *Rutilus rutilus* (Linnaeus) groups had presented in Lake Plescheevo before dreissena introduction. Comparatively fast growing roach fed predominantly on mollusks of g.g. *Valvata* and *Bithynia* while slowly growing roach were fed mostly on zooplankton. After introduction and mass development of *Dreissena polymorpha* in the lake roach started to consume these mollusks. This resulted in increase in the fish growth rate and in the maximal body size. Roach starts to feed on dreissena and other mollusks after reaching the body length of 15.0 cm. This is related to the third and last change in the pharyngeal teeth shape making possible for the fish to consume mollusks and to crash their shells.



**ЩЕРБИНА ГЕОРГИЙ
ХАРЛАМПИЕВИЧ**

– ведущий научный сотрудник,
кандидат биологических наук.

Специализация: экология и структура донных макробеспозвоночных пресных водоемов.

Область научных интересов:

- Структура и функционирование донных сообществ макробеспозвоночных рек, озер и водохранилищ.
- Фауна, экология и продукция хирономид различных

водоемов Европейского Северо-Запада России.

- Экология, распространение и роль вселенцев [полихеты *Hypania invalida* Grube, моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) и ракообразного *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.)] в связи с их вселением в водоемы бассейна Верхней Волги.
- Средообразующая роль моллюсков рода *Dreissena* – *D. polymorpha* и *D. bugensis* в природе и эксперименте.
- Роль донных макробеспозвоночных в питании рыб-бентофагов в различных водоемах Балтийской провинции.
- Применение искусственных субстратов для изучения структуры макрозообентоса малых рек.

Основные публикации:

Щербина Г.Х. Эколого-фаунистический обзор хирономид озер Калининградской области// Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., Наука, 1989. С. 280–306.

- Shcherbina G.H.* Ecology and production of monocyclic species of Chironomidae (Diptera) from lake Vishtinetskoe of the Kaliningrad region (USSR) // *Acta biologica debrecina*. 1989. F.3. P. 295–303.
- Щербина Г.Х.* Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // *Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия*. С-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х.* Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в донных сообществах оз. Виштынецкого // *Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия*. С-Пб: Гидрометеиздат, 1993. С. 145–159.
- Щербина Г.Х.* Применение искусственных субстратов для установления влияния промышленных стоков на структуру макрозообентоса малой реки. // *Биология внутр. вод*. 1997. № 3. С. 57–64.
- Щербина Г.Х.* Аутоакклиматизация Каспийской полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) в бассейне Верхней Волги // *Зоол. журнал*. 2001. № 3. С. 278–284.
- Щербина Г.Х.* Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов. // *Биология внутр. вод*, 2001. № 1. С. 63–70.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х.* О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // *Зоол. журн*. 2002. Т. 81. № 5. С. 115–120.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х.* Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // *Биология внутр. вод*. 2002. № 3. С. 55–64.
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T., Shcherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu.* Relative Distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River, Russia // *Rev. Hydrobiol*. 2004. 89. № 3. P. 326–333.
- Щербина Г.Х.* Структура макрозообентоса устьевых участков некоторых притоков Рыбинского водохранилища // *Биология внутр. вод*. 2005. № 4. С. 50–58.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R.* Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin. *Journal of ASTM International*. April 2006. Vol. 3. № 4.
- Щербина Г.Х.* Сезонная динамика структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // *Биология внутр. вод*. 2006. № 2. С. 60–66.
- Щербина Г.Х.* Влияние урванного режима на структуру донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища // *Биология внутр. вод*. 2006. № 3. С. 35–47.

Огромная часть работ не была бы выполнена, либо затянулась бы на неопределенно длительный срок без наших незаменимых сотрудников, осуществляющих часть сборов и их первичную обработку, а также множество хозяйственных забот.



**ЛЕБЕДЕВА ИРИНА
МИХАЙЛОВНА**

— ведущий инженер.

В лаборатории с 1971 года. Прошла путь от препаратора до ведущего инженера.

За время работы освоила методы сбора проб зоопланктона и макрозообентоса, полной обработки сборов зоопланктона и первичного разбора проб зоо-

бентоса. Профессионально освоила работу на персональном компьютере.

Соавтор нескольких публикаций:

Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.

Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001. №4. С. 46–57.



Овчинникова Надежда

Константиновна

– ведущий инженер.

В лаборатории с 1972 года. За это время прошла путь от препаратора до ведущего инженера, освоила основные методы сбора зоопланктона и обработки проб. Профессионально освоила работу на персональном компьютере. Прекрасно справляется с заботами хоз. лаборанта.

Соавтор и автор нескольких публикаций:

Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.

Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001. №4. С. 46–57.

Овчинникова Н.К. Памяти моего заведующего // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 55–58.



ВОЛГИНА НИНА АНДРЕЕВНА

— ст. лаборант-исследователь.

В лаборатории с 1989 года, в ИБВВ РАН — с 1976 г. Большую часть времени была сотрудником безвременно ушедшего Александра Ивановича Баканова, участвовала в экспедициях, собирая пробы макрозообентоса на водохранилищах, озерах и реках бассейна Верхней и Средней Волги.

Освоила первичный разбор собранного материала, работу на персональном компьютере.



СТРУННИКОВА

Алла Михайловна

– ст. лаборант-исследователь.

В лаборатории с 1996 года.

Активно участвует в работах, связанных со сборами и первичной обработкой проб макрозообентоса и фауны зарослей высших водных растений. Прекрасно освоила основные редакторские программы

на персональном компьютере.



ВСЕВОЛОД ИННОКЕНТЬЕВИЧ МИТРОПОЛЬСКИЙ

29.01.1922–19.01.2007

19 января 2007 г. после тяжелой продолжительной болезни на 85-году ушел из жизни старейший сотрудник Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН Всеволод Иннокентьевич Митропольский.

Всеволод Иннокентьевич родился 29 января 1922 г. в г. Ленинграде. После окончания средней школы в 1940 г. он был призван для прохождения службы в ряды Советской Армии. Во время Великой Отечественной Войны участвовал в боях в системе ПВО г. Москвы. Был награжден медалями «За оборону Москвы» и «За победу над Германией». В 1946 г. Всеволод Иннокентьевич вернулся в г. Ленинград, где работал и одновременно учился в Ленинградском Рыбопромышленном Техникуме на отделении «Ихтиология и рыбоводство». После его окончания, в июле 1950 г. поступил на работу в должности лаборанта на Биологическую станцию «Борок» Академии Наук СССР. В 1959 г. окончил Центральный Заочный институт рыбной промышленности.

В дальнейшем В.И. Митропольский работал в лаборатории Экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН с момента ее основания. Кандидатскую диссертацию «Биология сфериид Верхневолжских водохранилищ» защитил в 1970 г. В течение многих лет Всеволод Иннокентьевич вел большую непрерывную научную работу, занимаясь мониторингом зообентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ. В.И. Митропольский внес неоценимый вклад в науку исследованиями влияния осушения и промораживания на массовые виды донных беспозвоночных закрытого и открытого побережья. С 1983 г. В.И. Митропольский находился на пенсии по возрасту.

Всеволоду Иннокентьевичу были присущи такие человеческие качества как неиссякаемый оптимизм, стойкость в любых жизненных обстоятельствах, отзывчивость и огромное чувство юмора. Он очень любил природу, много свободного времени посвящал рыбалке, был хорошим мужем и отцом, преданным другом и интересным собеседником.

Память о Всеволоде Иннокентьевиче Митропольском навечно останется в наших сердцах.

*СОТРУДНИКИ ЛАБОРАТОРИИ
ЭКОЛОГИИ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ИБВВ РАН*

ИСТОРИЯ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ИБВВ РАН

Ривьер И.К. 3

ОБ ЭКОЛОГИИ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOSCHAETA, ANNELIDA), ОБИТАТЕЛЕЙ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ВЕРХНЕЙ И СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

Архипова Н.Р. 37

МЕЙОБЕНТОС РЕКИ ОКИ

Гусаков В.А. 76

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *DAPHNIA* В ВОДОЕМАХ ХИБИНСКОГО ГОРНОГО МАССИ- ВА

Кирдяшева А.Г. 108

К ВОПРОСУ О ВОЗМОЖНЫХ ПРИЧИНАХ МЕЖГОДОВЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ЗООПЛАНКТОНА ПРИ КРАТКОВРЕМЕННЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Крылов А.В. 120

СОСТАВ РАКООБРАЗНЫХ И КОЛОВРАТОК РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Лазарева В.И. 127

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И ПАРАМЕТРЫ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *DIAPHANOSOMA BRACHYURUM* (LIEVIN) (CRUSTACEA, SIDIDAE) В ВОДОЕМАХ РАЗНОГО ТИПА

Лазарева В.И. 143

СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛЫХ ЛЕСНЫХ ОЗЕР КАРСТОВОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

Перова С.Н. 200

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВО- НОЧНЫХ В БИОЦЕНОЗЕ ДРЕЙССЕНИД ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Пряничникова Е.Г. 223

**СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА
КАК КОРМОВОГО РЕСУРСА РЫБ**

Ривьер И.К. 242

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА ВЫСОКО-
ТРОФНОГО ОЗЕРА НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ.)**

Смирнова С.М. 295

**ХАРАКТЕРИСТИКА ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВО-
ДОХРАНИЛИЩА В 2005 Г.**

Соколова Е.А. 314

**ЗООПЛАНКТОН ИВАНЬКОВСКОГО И УГЛИЧСКОГО ВО-
ДОХРАНИЛИЩ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД 2003–2004 ГГ.**

Столбунова В.Н. 337

**ВЕТВИСТОУСЫЕ (ПОДОТРЯД CLADOCERA MILNE-
EDWARDS, 1840; ОТРЯДЫ: STENOPODA SARS, 1865 И
ANOPODA SARS, 1865) ИЗ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ
ПОБЕРЕЖЬЯ ЗАЛ. ПЕТРА ВЕЛИКОГО В ОКРЕСТНОСТЯХ
Г. ВЛАДИВОСТОКА**

Чернышёв А.В., Ривьер И.К. 355

**СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА БИОЦЕНОЗА ДРЕЙС-
СЕНЫ И ИЗМЕНЕНИЕ ПИЩЕВОГО СПЕКТРА ПЛОТВЫ
Rutilus rutilus (L.) ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО В СВЯЗИ С
ВСЕЛЕНИЕМ В НЕГО МОЛЛЮСКА *Dreissena*
*polymorpha***

Щербина Г.Х. 360

О НАШИХ НЕЗАМЕНИМЫХ

382

Ирина Михайловна Лебедева

382

Надежда Константиновна Овчинникова

383

Нина Андреевна Волгина

384

Алла Николаевна Струнникова

385

**ПАМЯТИ ВСЕВОЛОДА ИННОКЕНТЬЕВИЧА
МИТРОПОЛЬСКОГО**

386

389