

Академия Наук СССР
Институт биологии внутренних вод

Труды, вып. 39(42)

Фауна беспозвоночных и условия
воспроизводства рыб в прибрежной зоне
Верхне-Волжских водохранилищ

Рыбинск 1978

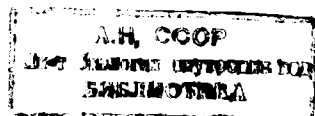
Академия Наук СССР
Институт биологии внутренних вод

Труды, вып. 39(42)

Фауна беспозвоночных и условия
воспроизводства рыб в прибрежной зоне
Верхне-Волжских водохранилищ

34771п

Рыбинск 1978



Главный редактор
доктор географических наук **Н. В. Буторин**

Ответственный редактор
доктор биологических наук **Ф. Д. Мордухай-Болтовской**

Институт биологии внутренних вод, 1978

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий сборник представляет собою продолжение сборника «Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхне-Волжских водохранилищ» (Труды Института биологии внутренних вод АН СССР, вып. 33(36), 1976). Последний содержит материалы по гидрологии, гидрохимии, фито- и зоопланктону прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ, собранные во время исследований 1970—1974 гг. Там же приводится общий обзор хода этих исследований с описанием районов сбора материалов, отдельных станций и уровня режима водохранилищ.

В настоящий сборник вошли материалы по зообентосу, отдельным группам беспозвоночных и рыбам, собранные во время этих исследований, с дополнениями за последние годы (1975—1977). Таким образом, он представляет собою как бы вторую часть материалов исследований прибрежной зоны Верхне-Волжских водохранилищ, проводившихся Институтом биологии внутренних вод АН СССР в 1970-х годах.

КОЛОВРАТКИ ПРИБРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

Литературные сведения по коловраткам Рыбинского водохранилища фрагментарны и относятся преимущественно к открытому плесу водоема [5, 6, 7].

Специальных работ, посвященных изучению коловраток прибрежной полосы водохранилища, мало. В отдельных статьях [9, 13] виды коловраток кратко упоминаются попутно с другими группами зоопланктона. В одной из работ [8] дано распределение и сезонная динамика хищных коловраток сем. *Asplanchnidae*.

Нами была поставлена задача выяснить роль коловраток в зоопланктоне прибрежья, для чего использовали стандартные сборы зоопланктона за 15 лет (с 1956 по 1970 включительно). Оказалось, что численность коловраток в среднем за 15 лет более чем в 2 раза (в отдельные годы в 3—4 раза) превышала численность остальных групп зоопланктона — кладоцер, диаптомид и циклопид, составляя почти 70% от общего количества планктона (табл. 1).

Биомасса коловраток, несмотря на их малые размеры, в отдельные годы колебалась от 13 до 50%, составляя в среднем за 15 лет 26.6% суммарной биомассы всего зоопланктона центрального плеса (табл. 1). Численное преобладание коловраток в открытой части водоема на протяжении многих лет является характерной особенностью зоопланктона Рыбинского водохранилища. Подобное отмечается и для оз. Глубокого [16].

К сожалению, прибрежье водоема на протяжении этих лет (1956—1970) стационарно не обследовалось и поэтому о роли коловраток в прибрежной зоне можно судить только по сборам в течение вегетационных сезонов 1970—1971 гг.

В 1970 г. пробы собирались на открытом прибрежье 1 раз в неделю с мая по сентябрь. В 1971 г. отбор проб проводился на глубинах 1 и 3-4 м и через каждые 3 дня, а также ежедневно собирался материал на глубоководной станции Коприно. Всего за 2 года было собрано 122 пробы. При обработке количественных сборов нами был обнаружен ряд форм коловраток, до сих пор не указанных для Рыбинского водохранилища.

Численность (тыс. экз/м³) и биомасса (г/м³) коловраток и прочих групп зоопланктона Центрального плеса с 1956 по 1970 гг.

Годы	Численность		Коловратки, % от общей численности	Биомасса		Коловратки, % от общей биомассы
	коловратки	прочий зоопланктон		коловратки	прочий зоопланктон	
1956	67,6	24,6	73,3	0,05	0,28	15,1
1957	39,4	22,2	63,9	0,05	0,33	13,1
1958	110,8	28,5	78,9	0,21	0,24	46,6
1959	73,3	24,4	78,9	0,18	0,26	40,9
1960	107,1	38,9	73,3	0,18	0,49	26,8
1961	75,5	36,7	67,2	0,17	0,23	42,5
1962	54,5	32,6	62,5	0,09	0,32	21,9
1963	58,7	34,6	61,8	0,13	0,54	19,4
1964	92,7	36,3	71,8	0,22	0,49	30,9
1965	36,5	28,9	55,8	0,09	0,33	21,9
1966	29,8	9,7	75,4	0,06	0,06	50,0
1967	36,5	14,2	71,9	0,07	0,21	25,0
1968	15,1	11,0	57,8	0,03	0,20	13,0
1969	45,3	21,3	68,0	0,14	0,57	19,7
1970	44,1	25,8	63,0	0,07	0,46	13,2
В среднем за 15 лет	59,1	25,9	69,5	0,12	0,33	26,6

ща. По литературным данным [1, 2, 12, 14] для Рыбинского водохранилища известно 74 вида коловраток. В сборах из прибрежной зоны найдено еще 32 вида и 9 внутривидовых форм коловраток как прикрепленных, так и свободноживущих. Их список приводится в приложении.¹

В защищенном участке побережья видовой состав коловраток более разнообразен, чем в открытой зоне, хотя основной комплекс ротаторий в обоих биотопах почти одинаков. Он включает следующие 27 видов: *Asplanchna priodonta* Gosse, *A. herricki* Guerne, *Conochilus unicornis* Rouss, *C. hippocrepis* (Schrank), *Synchaeta tremula* (Müll.), *S. pectinata* Ehrb, *S.*

¹ В последнее время Г. И. Маркевичем в прибрежных биотопах найдено еще много новых для водохранилища видов, перечисленных в его статье в настоящем сборнике.

stylata Wierzejski, *S. oblonga* Ehrb, *S. grandis* (Zach.), *Polyarthra vulgaris* Carlin, *P. dolichoptera* Idelson, *P. euryptera* Wierzejski, *Ploesoma truncatum* (Levander), *P. triacanthum* (Bergens.), *Keratella cochlearis* (Gosse), *K. quadrata* (Müll.), *Brachionus calyciflorus* Pallas, *Br. urceus* (Linn.), *Br. angularis* Gosse, *Kellicottia longispina* (Kellic.), *Filinia longiseta* (Ehrb), *Lecane luna* (Müll.), *L. lunaris* (Ehrb.), *Trichocerca capucina* (Wier et. Zach.), *T. cylindrica* (Jmnof), *Notholca acuminata* (Ehrb.), *N. labis* Kut.

Этот комплекс видов довольно устойчиво сохранялся в течение вегетационных периодов 1970—1971 гг., хотя численность отдельных видов ротаторий в различные месяцы заметно колебалась. Результаты обработки материалов 1970—1971 гг. сведены в табл. 2 и 3, где представлена динамика численности отдельных видов и групп видов коловраток в течение вегетационных периодов (с мая по сентябрь) как в прибрежье, так и в открытой части водохранилища. По характеру сезонных изменений видового состава и численности коловраток можно разбить условно на 6 групп.

Первая группа коловраток появляется сразу после вскрытия льда и достигает максимума ранней весной. Это холодолюбивые виды *Synchaeta tremula* и *-polyarthra dolichoptera*, которые достигают оптимального развития при температуре 10—13°.

Вторая группа встречается в течение всего теплового периода, но достигает своего максимума в июне—июле. Это — *Kellicottia longispina*, *Synchaeta stylata*, *S. oblonga*, *S. longipes*, *S. grandis*, *Polyarthra vulgaris*, *P. euryptera*, *Filinia longiseta*, различные виды родов *Lecane* и *Trichocerca*.

Третья группа коловраток — также летние формы, но имеющие максимум развития в июле—августе. К ним относятся *Brachionus angularis*, *Br. urceus*, *Ploesoma truncatum*, *Polyarthra major* и другие.

Четвертая группа включает коловраток, встречающихся также в течение всего лета, но имеющих 2 максимума в развитии: либо май и август, либо июнь и сентябрь. Это типично прибрежные пелагические формы: *Brachionus calyciflorus*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Euchlanis dilatata*, *Conochilus unicornis*, *C. hippocrepis*, *Synchaeta pectinata*, *Keratella cochlearis*, *K. tecta*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolichoptera* и другие. Для этой группы характерен второй, более низкий, осенний максимум, когда численность других видов коловраток резко снижается.

Пятая группа охватывает планктонные, факультативно планктонные и придонные формы коловраток, спорадически встречающиеся в планктоне на протяжении всего сезона. Они по своему составу весьма разнообразны, но численность их настолько мала, что не прослеживается никакой закономерности.

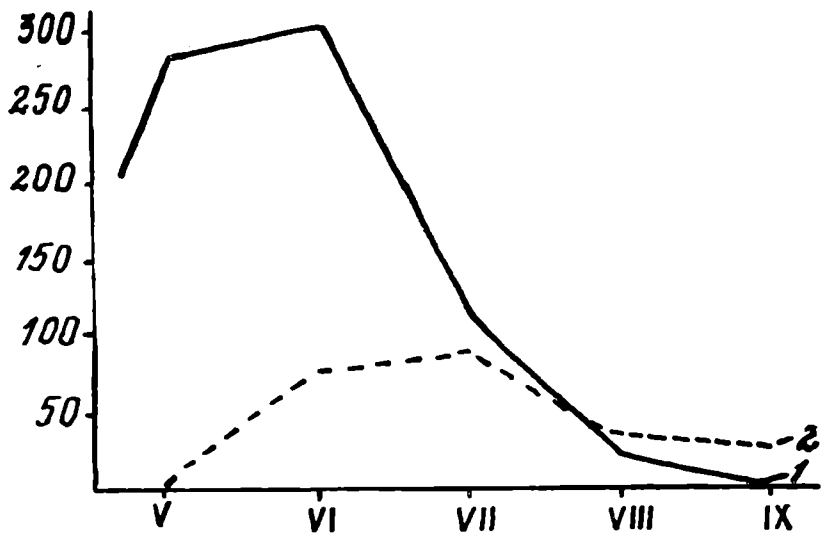


Рис. 1. Динамика численности коловраток в водохранилище в 1970 г.
1 — побережье, 2 — открытая часть. По оси ординат — численность, тыс.
экз./м³, по оси абсцисс — месяцы.

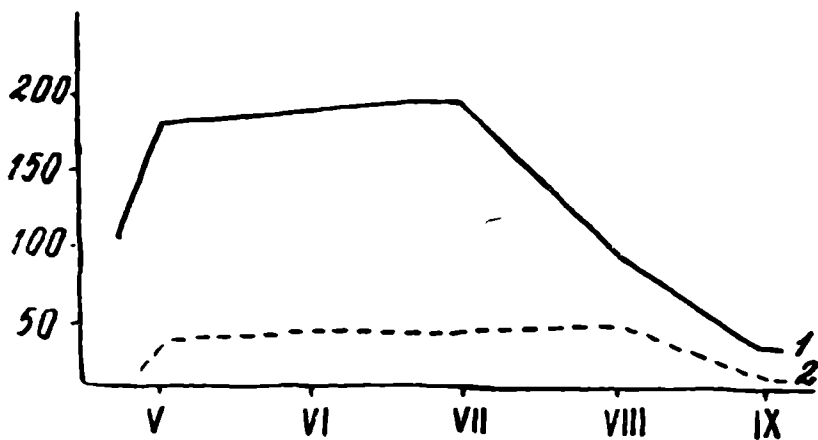


Рис. 2. Динамика численности коловраток в водохранилище в 1971 г.,
тыс. экз./м³
Обозначения те же, что и на рис. 1.

Общая численность (тыс. экз/м³) коловраток и их руководящих форм в 1970 г.

Виды	Прибрежье					Центральный плес				
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX
<i>Trichocerca</i> sp. sp.	—	0,3	5,5	0,6	—	—	0,6	—	—	—
<i>Synchaeta tremula</i>	117,1	—	—	—	—	18,3	—	—	—	—
<i>S.</i> sp. sp.	1,3	50,0	7,6	0,5	0,8	0,07	5,9	0,9	1,2	—
<i>Polyarthra</i> sp. sp.	7,1	30,9	18,5	11,7	1,5	0,2	0,8	13,3	11,6	3,9
<i>Asplanchna priodonta</i>	0,8	34,1	3,5	0,02	0,1	0,07	—	0,07	0,4	0,4
<i>Lecane</i> sp. sp.	1,2	0,9	0,03	0,2	—	—	—	—	—	0,2
<i>Trichotria</i> sp. sp.	—	0,8	—	—	—	0,6	0,6	—	—	—
<i>Euchlanis dilatata</i>	4,6	2,5	1,5	3,1	—	0,2	—	1,5	0,4	—
<i>Brachionus</i> sp. sp.	11,7	5,0	0,5	0,4	1,3	0,2	0,4	1,3	0,8	0,4
<i>Keratella quadrata</i>	9,6	35,9	—	—	—	0,6	11,9	1,5	0,9	1,9
<i>K. cochlearis</i>	4,6	108,4	69,0	8,1	9,2	0,2	11,9	7,5	6,9	—
<i>Kelikottia longispina</i>	0,01	13,7	1,0	0,3	1,2	—	—	0,8	1,4	0,2
<i>Notholca</i> sp. sp.	—	—	—	—	0,3	—	—	—	0,4	—
<i>Conochilus unicornis</i>	18,8	4,4	—	—	0,3	0,3	—	—	4,5	—
<i>Filinia longiseta</i>	0,8	10,6	0,2	0,001	—	—	—	0,7	—	—
Прочие Rotatoria	10,1	6,4	9,4	0,5	0,1	0,8	0,4	0,7	0,3	0,3
Всего	287,8	303,9	116,7	25,4	14,8	20,9	32,3	28,2	28,8	7,3

Таблица 3

Общая численность (тыс. экз/м³) коловраток и их руководящих форм в прибрежной зоне и Волжском плесе в 1971 г.

Виды	От уреза воды до 1 м				От 1 м до 3—5 м					От 5 м до 10 м					
	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX	V	VI	VII	VIII	IX
Trichocerca sp. sp.	—	0,2	2,6	3,6	0,2	—	—	0,4	1,2	—	—	—	—	0,7	—
Synchaeta tremula	13,3	—	—	—	—	7,8	—	—	—	—	2,1	—	—	—	—
S. pectinata	28,5	0,8	0,1	—	2,5	12,8	—	—	—	1,4	—	—	—	—	—
S. stylata	—	3,5	46,3	21,7	10,7	—	1,3	9,2	—	4,2	—	—	—	—	—
Polyarthra sp. sp.	35,8	17,9	24,4	17,8	13,2	16,4	1,7	4,2	3,7	1,4	0,8	3,5	22,1	2,5	1,3
Ploesoma triacanthum	—	1,6	26,5	15,4	—	—	0,9	0,4	6,2	—	—	0,7	—	—	—
Asplanchna priodonta	—	37,9	9,2	23,0	3,5	7,4	16,9	2,1	1,2	2,4	2,1	5,1	0,08	—	0,5
Lecane sp. sp.	0,06	4,6	0,9	0,7	0,9	—	1,6	1,2	—	—	—	—	—	—	—
Trichotria sp. sp.	0,8	3,3	—	—	—	—	0,9	—	—	—	—	—	—	—	—
Euchlanis dilatata	4,2	15,8	1,1	—	2,2	0,7	1,3	—	0,5	—	—	0,3	—	—	—
Brachionus calyciflorus	0,8	0,03	—	—	0,5	0,5	0,3	—	—	0,1	1,3	1,8	—	—	0,5
B. angularis	0,8	3,9	28,0	10,6	0,6	0,2	0,9	2,9	6,2	0,1	3,3	1,3	1,6	0,7	—
B. quadridentatus	1,8	0,8	—	—	—	—	0,3	—	—	—	—	—	—	—	—
Keratella quadrata	60,8	43,7	7,6	8,4	4,1	31,8	20,9	7,5	1,2	0,8	15,0	15,3	6,2	14,2	6,2
K. cochlearis	2,7	8,5	12,8	4,0	6,1	1,3	2,5	2,5	2,5	3,4	1,4	2,1	0,8	5,3	6,1
Kellicottia longispina	—	3,3	6,1	1,8	2,5	—	9,4	5,4	1,2	1,8	0,03	3,6	1,3	2,3	2,7
Conochilus unicornis	21,7	35,8	7,3	0,2	1,9	12,8	36,2	6,2	—	0,8	5,0	10,5	2,5	9,5	4,2
Filinia longiseta	1,6	3,5	14,4	3,5	—	1,7	1,9	1,2	0,8	—	0,5	0,6	—	0,3	—
Notholca sp. sp.	0,8	—	—	0,7	0,8	0,1	—	—	—	0,2	0,1	—	—	—	0,6
Прочие Rotatoria	14,3	1,7	2,7	3,8	2,6	0,2	0,5	0,2	0,1	0,7	1,1	0,1	0,1	0,2	0,1
Всего	187,9	186,8	190,0	94,5	49,5	92,7	97,5	43,4	24,8	17,3	32,7	46,4	42,1	45,0	24,7

сти в их сезонной динамике. Сюда относятся многие виды родов *Cephalodella*, *Mytilina*, *Colurella*, *Lepadella*, *Testudinella*, *Collotheca*, *Habrotrocha*, *Philodina*, *Dissotrocha*, *Notommata* и другие.

И, наконец, имеется 6-я группа, которая включает виды, появляющиеся в планктоне поздней осенью. Это холодолюбивые виды рода *Notholca* (*N. acuminata*, *N. labis*, *N. cinetura*).

В течение всего вегетационного периода (с мая по сентябрь включительно) различные виды и группы коловраток, сменяя друг друга, численно преобладают над другими группами зоопланктона как в прибрежье, так и в открытой части водохранилища (рис. 1, 2).

При сравнении прибрежных станций с открытыми частями водохранилища замечается значительно более высокая численность коловраток в прибрежье. Среднесезонная (за май-сентябрь) численность в 1970 г. в прибрежье выше таковой центральной плеса более чем в 6 раз (табл. 2), а в 1971 г. — почти в 4 раза (табл. 3). Среднемесячные колебания (по 10—13 наблюдениям в месяц) в открытой части и в прибрежье в течение всего вегетационного периода очень плавные в связи с интенсивным размножением и коротким жизненным циклом ротаторий.

В прибрежье численность коловраток в 1970—1971 гг. снижается только в августе (соответственно в 2 и 4 раза) по сравнению с весенне-летним периодом, а в открытом плесе — в сентябре (табл. 3, 4). Интересно отметить, что в период наиболее интенсивного развития коловраток размножение кладоцер весьма ограничено и со снижением численности ротаторий в августе количество ветвистоусых рачков резко увеличивается в прибрежье, и открытом плесе (рис. 3, 4). Такое соотношение обеих групп фильтраторов позволяет предполагать их серьезную пищевую конкуренцию.

Таблица 4

Численность (тыс. экз/м³) коловраток и кладоцер в прибрежье и в открытой части Рыбинского водохранилища в 1970 г.

	Месяцы					Средняя за сезон
	V	VI	VII	VIII	IX	
Прибрежье						
Rotatoria	287,8	303,9	116,7	25,4	14,8	149,7
Cladocera	4,4	2,8	12,0	220,4	94,5	66,8
Открытая часть						
Rotatoria	20,9	32,3	28,2	28,8	7,3	23,5
Cladocera	0,3	18,1	7,1	3,1	20,5	9,8

¹ По устному сообщению Л. Г. Бугориной.

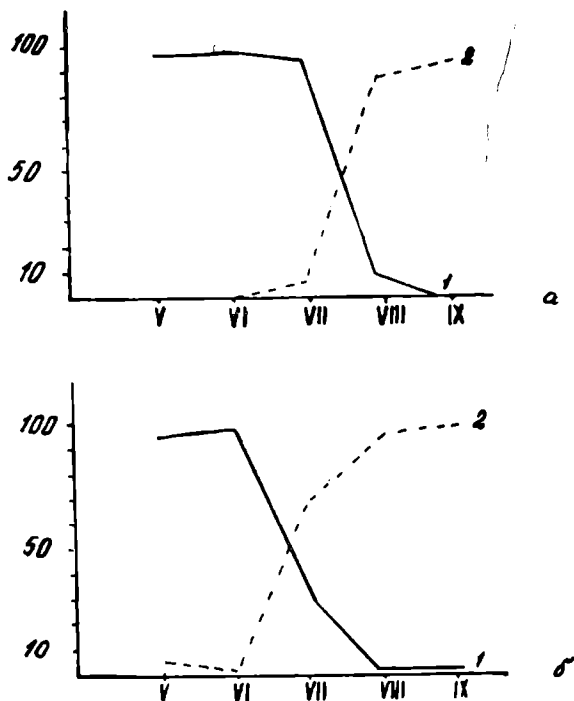


Рис. 3. Соотношения численности (а) и биомассы (б) коловраток и кладоцер в прибрежье в 1970 г., %. 1 — коловратки, 2 — кладоцеры. По оси ординат: а — численность, б — биомасса; по оси абсцисс — месяцы.

При сравнении численности коловраток и ветвистоусых рачков в среднесезонном аспекте на примере 1970 г. видно, что последние в прибрежье более чем в 2 раза уступают численности ротаторий. Такая же закономерность отмечена и для открытого плеса (табл. 4).

Биомасса коловраток в течение вегетационного периода на прибрежных станциях колеблется в разные сроки в широких пределах, в среднем составляя 24—45% биомассы кладоцер. На глубоководных же станциях она составляет 20% от биомассы ветвистоусых рачков (рис. 3, 4).

Этим рыбное водохранилище отличается от многих других водоемов, в которых на долю коловраток приходится не менее 10% от общей биомассы зоопланктона [10, 11, 15], и сходно с оз. Глубоким, где биомасса коловраток на протяжении лета составляет 10—20% от общей биомассы зоопланктона [16].

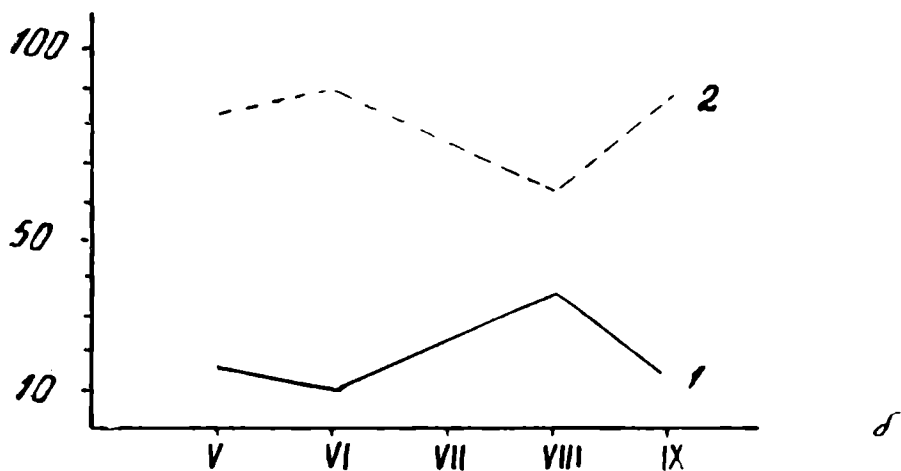
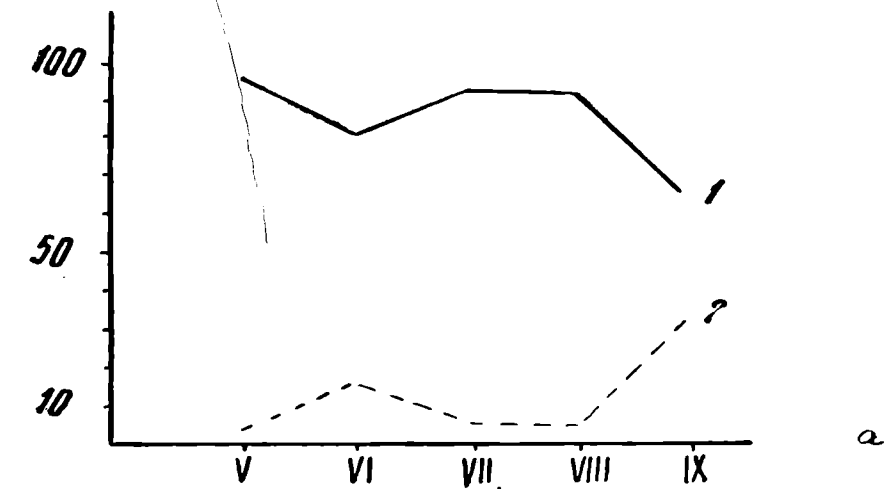


Рис. 4. Соотношение численности (а) и биомассы (б) коловраток и кладоцер в открытой части водохранилища, %.
Обозначения те же, что на рис. 3.

По данным ряда авторов [3, 4], коловратки служат почти единственным кормом для личинок рыб при переходе их к экзогенному питанию. В этом отношении побережье водохранилища является прекрасным биотопом для нагула молоди рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буторина Л. Г., Кутикова Л. А., Луферова Л. А. О коловратках рода *Notholca* Рыбинского водохранилища. Бюлл. ин-та биол. водохр., 1960, № 8—9, с. 17—18.
2. Владимирова Т. М. К фауне коловраток Рыбинского водохранилища. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1971, № 12, с. 33—34.
3. Григораш В. А. Материалы по питанию личинок плотвы на этапе смешанного питания. — Тр. Совещ. ихтиол. комиссии, 1960, вып. 13, с. 67—72.
4. Косова А. А. Сезонные изменения планктона и бентоса на полях Нижней дельты Волги. — Тр. Всесоюз. Гидробиол. о-ва, 1961, т. 10, с. 15—42.
5. Луферова Л. А., Монаков А. В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956—1963 гг. — В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., с. 40—55. 1966.
6. Монаков А. В. Зоопланктон устьевого участка Рыбинского водохранилища за период 1947—1954 гг. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 13, с. 214—225.
7. Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, вып. 2, с. 108—124.
8. Мордухай-Болтовская Э. Д. Материалы по распределению и сезонной динамике *Asplanchna priodonta* и *A. herricki* G. (*Asplanchnidae*, *Rotatoria*) Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. 1965, Л., с. 15—19.
9. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Брок», 1958, вып. 3, с. 142—194.
10. Мешкова Т. М. Зоопланктон оз. Севан. — Севанской гидробиол. ст. 1953, т. 13, с. 35—48.
11. Петрович П. Г. Количественное развитие и распределение зоопланктона в озерах Западных областей БССР. — Уч. Зап. Белорусского ун-та, 1954, вып. 17, с. 116—123.
12. Рыбинское водохранилище. Л., 1972, 364 с.
13. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971—74 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. 1976, Ярославль, с. 170—213.
14. Трибуш Т. М. Некоторые наблюдения над коловратками сем. *Asplanchnidae* Рыбинского водохранилища. — Бюлл. ин-та биол. водохр. 1960, № 6, с. 18—19.
15. Уломский С. Н. Планктон внутренних водоемов Крыма и его биомасса. — Тр. Карадагской биол. ст., 1955, вып. 13, с. 78—92.
16. Щербаков Л. П. Продуктивность зоопланктона озера Глубокого. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 13, с.

Новые виды коловраток, найденные в прибрежной зоне

Notommata glyphura Wulfert, 1935
Cephalodella tenuiseta (Burn, 1890)
C. hoodi (Gosse, 1886)
Trichocerca similis (Wierzejski, 1893)
Gastropus stylifer Imhof, 1891
Synchaeta stylata (Wierzejski, 1893)
S. oblonga Ehrenberg, 1831
Polyarthra vulgaris Carlin, 1943
P. major Burckhardt, 1900
Dicranophorus hercules Wiszniewskii, 1932
Lecane sulcata (Gosse, 1886)

L. stenroosi (Meissner, 1908)
L. cornuta (Müller, 1786)
Epiphanes brachionus (Ehrenberg, 1837)
Trichotria podillum (Müller, 1776)
T. similis (Stenozoos, 1898)
Mytilina mucronata (Müller, 1773)
Colurella colurus (Ehrenberg, 1830)
Lepadella ovalis (Müller, 1786)
Euchlanis contorta (Wulfiert, 1939)
Euchlanis lyra Hubson, 1886
Brachionus leydigii Cohn, 1862
B. budapestinensis Daday, 1885
Keratella valga (Ehrenberg, 1834)
Notholca labis, Gosse, 1887
Conochilus hippocrepis (Schränk, 1803)
Pompholyx sulcata Hubson, 1885
Filinia brachiata (Rousselet, 1901)
Filinia terminalis Plate, 1886
Collotheca balatonica Varga, 1936
C. campanulata (Dobell, 1849)
C. ornata (Ehrenberg, 1832)

Кроме новых для Рыбинского водохранилища видов приводим неуказывающиеся ранее внутривидовые формы коловраток:

Mytilina mucronata spinigera (Ehrenberg, 1832)
Colurella colurus compressa Lucks, 1912
Brachionus leydigii tridentatus Zernov, 1901
B. calyciflorus dorcas Gosse, 1851
B. c. anuraeiformis Brehm, 1909
B. c. ampiceros Ehrenberg, 1838
B. c. spinosus Wierzejski, 1891
B. angularis bidens Plate, 1886
Keratella cochlearis tecta (Gosse, 1851)

ДОПОЛНЕНИЯ К ФАУНЕ КОЛОВРАТОК РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

Несмотря на то, что изучению роли коловраток в продукционных процессах Рыбинского водохранилища посвящено довольно много работ, видовой состав этой группы выявлен далеко не полно. На основании данных ряда авторов [2, 3, 6, 10] был составлен список коловраток, включающий 70 видов [7]. К этим 70 формам коловраток необходимо добавить еще 4 вида: *Asplanchnopus multiceps* (Schranc, 1793), *Asplanchna brightwelli* Gosse, 1850, *Rotaria gracilicauda* (Bory de St. Vincent, 1826) [3, 10], а также *Platytas patulus* (Müller, 1786), [9], зарегистрированные в водохранилище. Таким образом, до сих пор для Рыбинского водохранилища было указано 74 вида коловраток. Этот список по числу видов меньше далеко не полного списка, приводимого для р. Мологи и прилежащих водоемов [1]. Список же коловраток, составленный для бассейна р. Донца [11], превосходит список этой группы Рыбинского водохранилища более чем в 3 раза.

В настоящее время список коловраток, известных для Рыбинского водохранилища, сильно увеличивается. В данном сборнике публикуется статья Т. М. Владимировой [4], которая приводит еще 32 вида и 9 внутривидовых форм коловраток, ранее не указывавшихся для Рыбинского водохранилища.

Кроме того, значительное число новых для этого водохранилища видов коловраток было найдено нами при исследовании различных биотопов прибрежной зоны водохранилища в районе пос. Борок в течение 1975—1977 гг. Заросшие мелководья, устья рек и ручьев очень богаты коловратками. Кроме сборов в водоеме, для более полного выявления видового состава применялось и выведение коловраток из влажного ила, собранного на обсохших мелководьях. При этом ил помещался в стерильные аквариумы и заливался дистиллированной или снеговой водой. Эти специальные фаунистические наблюдения позволили выявить дополнительно еще 62 достоверно определенных формы, 2 из которых указываются для Советского Союза впервые. Большинство форм было определено в живом состоянии. Список обнаруженных видов коловраток приводится ниже.

Надотряд Digononta
Отряд Bdelloidea
Сем. Habrotrochidae

Habrothrocha gosa Donner, 1949. Несколько сотен экземпляров обнаружено в июле в открытом мелководье. Эта форма была также найдена в небольших количествах воды, скапливающейся в листовых влагалищах *Angelica silvestris*, растущей недалеко от берега.

Сем. Adinetidae

Adineta gracilis Janson, 1893. Обычна среди зарослей макрофитов. Встречается все лето. Немногочисленна. Так же, как и предыдущий вид, обнаружена в воде из пазух листьев *Angelica*.

Надотряд Pseudotrocha
Отряд Ploimida
Сем. Notommatidae

Notommata aurita (Müller, 1786). Несколько экземпляров было обнаружено в конце августа среди водной растительности у о. Хохотка. Иногда выводилась из ила.

Notommata tripus Ehrenberg 1838. Обычна, но немногочисленна в зарослях прибрежной зоны. Несколько раз выводилась из ила, при этом в аквариуме достигала высокой численности.

Taphrocampa selenura Gosse 1851. Довольно распространена на мелководье. Встречалась среди ила с мая по август. Максимальная зарегистрированная численность — 1500 экз/м³.

Pleurotrocha petromyzon Ehrenberg, 1830. Заросшие мелководья, среди нитчаток. Немногочисленна. Изредка выводилась из ила.

Cephalodella carina Wulfert, 1959. 4 экз. обнаружено среди зарослей макрофитов на защищенном мелководье. Редка.

Cephalodella gigantea Remane, 1932. Обычна в отшнуровавшихся от водохранилища лужах. Июль—август. Немногочисленна.

Cephalodella forficula (Ehrenberg, 1831). Довольно многочисленна в сентябре—октябре в мелководной зоне среди макрофитов. Максимальная зарегистрированная численность — 3200 экз./м³. Регулярно выводилась из ила.

Cephalodella sterea dentata Donner, 1949. Несколько экземпляров обнаружено среди зарослей водной растительности в августе. Один раз выводилась из ила. Для Советского Союза указывалась лишь однажды. Широко распространена в большинстве европейских стран.

Cephalodella tantilla Myers, 1924. Регулярно встречалась в прибрежной зоне водохранилища среди макрофитов. Немногочисленна.

Cephahalodella ventripes ventripes (Dixon—Nuttall, 1901). Довольно обычна на заросших мелководьях в августе—сентябре. Иногда встречалась в микробиоценозах обрастаний ракообразных.

Monommata astia Myers, 1924. Среди зарослей макрофитов в апреле—мае. Редка. Часто выводилась из ила.

Monommata longiseta (Müller, 1786). Защищенное мелководье. Апрель—май. Единично. Максимальная зарегистрированная численность — 350 экз./м³.

Eothinia elongata (Ehrenberg, 1832). Довольно обычна, хотя и немногочисленна. в весенне-летний период в прибрежной зоне. Численность не превышала 800 экз./м³.

Eosphora najas Ehrenberg, 1830. В планктоне среди зарослей макрофитов. Май—июнь. Численность в прибрежной зоне составляла 500—1300 экз./м³.

Enteroplea lacustris Ehrenberg, 1830. Заросшие мелководья. Май—июнь. Немногочисленна.

Drilophaga bucephalus Vejdovsky, 1883. Паразитическая форма. В сентябре—октябре встречалась на олигохетах из рода *Lumbriculus*. Часто появлялась на малощетинковых червях и в лабораторных условиях. Интенсивность заселения последних этим видом составляла 6 экз., а экстенсивность—76%.

Сем. Gastropodidae

Ascomorpha escaudis Perty, 1850. Открытые мелководья. Июль-август. Единично.

Сем. Dicranophoridae

Myersinella tetraglena (Wiszniewski, 1934). Особи обнаружены среди обрастаний макрофитов, собранных в июле 1977 г. До этого в водоемах Советского Союза не указывалась [5]. Все тело коловратки наполнено желто-зелеными гранулами.

Сем. Lecanidae

Lecane (s. str.) *flexilis* (Gosse, 1886): Обычна на защищенном мелководье, среди зарослей водного мха и высшей водной растительности. Максимальная численность в 1977 г. не превышала 980 экз./м³.

Lecane (s. str.) *ungulata* (Gosse, 1887). Прибрежные заросли макрофитов в р. Терехе. Июль-август. Немногочисленна.

Lecane (s. str.) *rheneana* Hauer, 1929. Мелководья в окрестностях пос. Борок. Июнь-август. Редка. Выводилась из ила.

Lecane (s. str.) *elsa* Hauer, 1931. Мелкие, заросшие прибрежные лужи. Июль-август. Единично.

Lecane (s. str.) *pusilla* Harring et Myers, 1926. Заросшие мелководья. Обычна. Июнь-июль. Регулярно выводилась из ила.

Lecane (s. str.) *tenuiseta tenuiseta* Carlin-Nilson, 1934. Пос-

тоянно встречалась в мелких прибрежных лужах, заливчиках, среди микробентоса защищенного побережья в течение мая-сентября. Форма коловратки после фиксации совершенно меняется. Внешний вид ее в живом и фиксированном состоянии приводится на рис. 5.

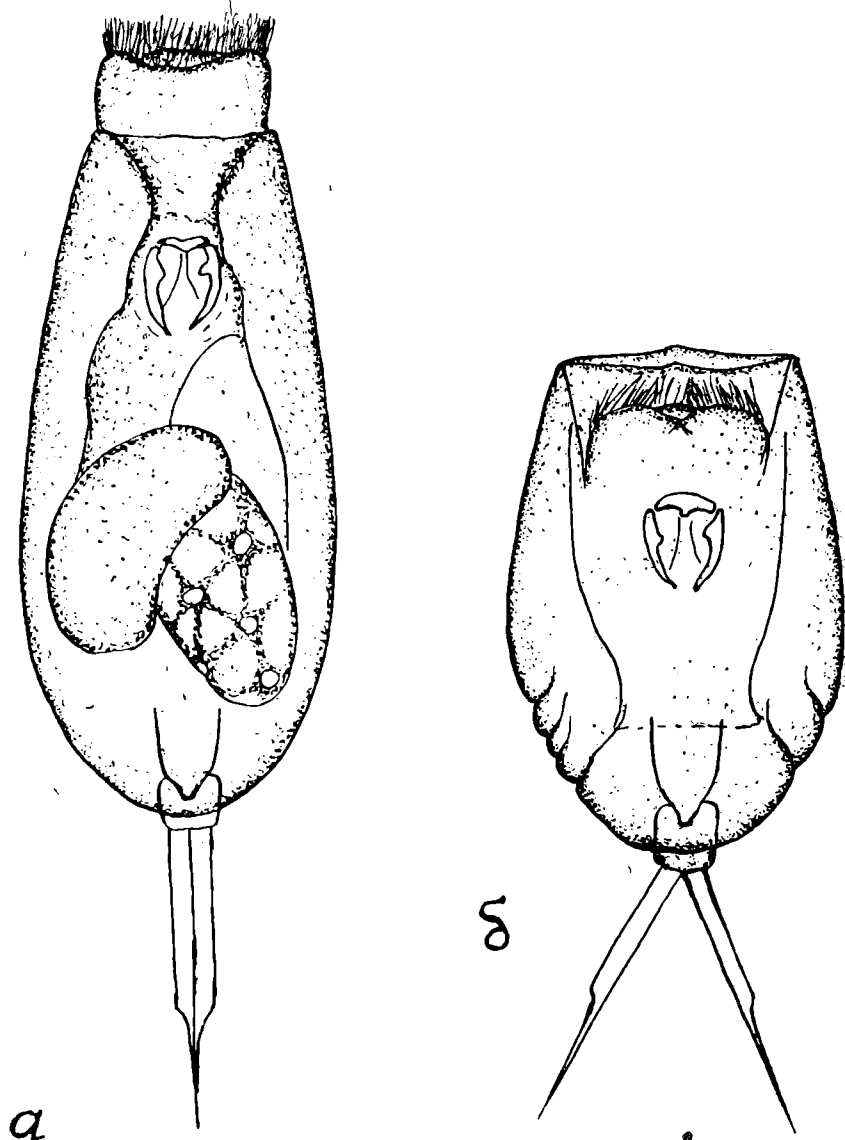


Рис. 1. Внешний вид *Lecane tenuiseta* Carliq-Nilson, 1934 в живом (а) фиксированном (б) состоянии.

Lecane (s. str.) *ohioensis* (Herrick, 1885). Заросшие мелководья. Июнь-август. Редка. Несколько раз выводилась из ила.

Lecane (s. str.) *ludwigii* (Eckstein, 1883). В экз. обнаружено среди прибрежной растительности. Несколько особей удалось вывести из ила.

Lecane (s. str.) *papa* (Murray, 1913). Защищенные мелководья, среди зарослей мха и высшей водной растительности. Август. Часто выводилась из ила.

Lecane (*Monostyla*) *pyriformis* (Daday, 1905). Регулярно в течение июля-августа встречалась среди зарослей нитчатки и макрофитов на защищенном мелководье. Единично. Несколько раз выводилась из ила.

Lecane (M.) *closterocerca* (Schmarda, 1859). Обычна среди прибрежных зарослей в окрестностях пос. Борок. Май-сентябрь. Максимальная численность, отмеченная летом, — 1150 экз./м³. Постоянно выводилась из ила.

Lecane (M.) *apicata* (Bryce, 1891). Защищенное побережье, а также микроводоемы на *Angelica silvestris*. Июнь-июль. Часто выводилась из ила.

Lecane (M.) *hamata* (Stokes, 1896). Прибрежные лужи, заросшие заливчики водохранилища. Июнь-август. Немногочисленна.

Lecane (M.) *mologensis* (Bogoslovsky, 1935). Несколько экземпляров найдено среди прибрежных растений в окрестностях пос. Борок. Описан из р. Мологи в районе г. Бежецка [1] и позже не был найден. Несомненно, что вид широко распространен, но малые размеры и редкость не позволили до сих пор выяснить его ареал.

Lecane (M.) *furcata* (Murray, 1913). Довольно обычна в июне-июле как на открытом, так и на защищенном побережье среди зарослей макрофитов. Регулярно выводилась из ила.

Lecane (M.) *rugosa* (Harring, 1914). Среди зарослей макрофитов у уреза воды. Август. Редка.

Сем. Proalidae

Proales werneckii (Ehrenberg, 1834). Защищенное мелководье. В нитях *Vaucheria*. Июнь-июль. Паразитическая форма, образующая на нитях вошерии галлы, которые делают ее хорошо заметной (рис. 2). Редка.

Proales sigmoidea (Scorikov, 1896). Побережье. Июль-август. Единично.

Proales parasita (Ehrenberg, 1838). В планктоне открытых плесов и побережья, в колониях *Volvox*. Май-июнь. Паразитическая коловратка. Многочисленна. Экстенсивность заражения колоний водорослей этим видом — 17%.

Proales decipiens (Ehrenberg, 1832). Среди зарослей макрофитов в прибрежных лужах. Немногочисленна. Часто выводилась из ила.

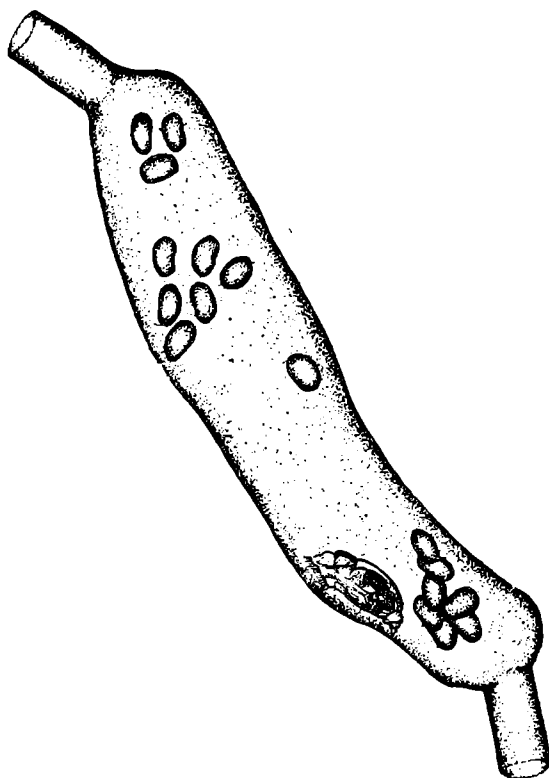


Рис. 2. Общий вид галла на нити *Vaucheria*, образованного паразитической коловраткой *Proales wernerskii* (Ehrenberg, 1834).

Cyrtonia tuba (Ehrenberg, 1834). Обычна в прибрежном планктоне. Май-июнь. Максимальная численность достигала 900 экз./м³.

Сем. Mytilinidae

Mytilina crassipes (Lucks, 1912). В августе 1977 г. среди зарослей высшей водной растительности на защищенном мелководье найдено 2 экз. Очень редка.

Mytilina trigona (Gosse, 1851). Защищенное мелководье, среди гниющих растительных остатков. Июль-август. Редка.

Lophocharis oxysternon (Gosse, 1851). Открытое побережье. Июль-август. Обычен. У г. Череповца численность в 1977 г. составляла 1700 экз./м³. Часто выводился из ила.

Lophocharis salpina (Ehrenberg, 1834). Прибрежный планктон в устье р. Суды. Август-сентябрь. Единично.

Сем. Colurellidae

Colurella gastracantha Hauer, 1934. Среди прибрежных зарослей в окрестностях пос. Борок. Июль. Редка.

Colurella obtusa (Gosse, 1886). Заросшие мелководья. Среди обрастаний и детрита. Июль-август. Немногочисленна. Часто выводилась из ила.

Colurella adriatica Ehrenberg, 1831. Прибрежные заросли макрофитов. Май-июль. Единично.

Colurella uncinata uncinata (Müller, 1773). Обычная на заросших мелководьях форма. Июль-август. Немногочисленна.

Lepadella rhomboidula (Брюсе, 1890). Защищенные мелководья и прибрежные лужи. Июль-сентябрь. Редка.

Lepadella rhomboides (Gosse, 1836). Среди зарослей в устье р. Терехи. Август. Редка.

Lepadella triptera Ehrenberg, 1830. Была выведена из ила. В естественных условиях пока не обнаружена.

Сем. Euchlanidae

Euchlanis deflexa Gosse, 1951. В устьях р. Мологи и р. Суды, в прибрежном планктоне. Июнь-сентябрь. Единично.

Euchlanis triquetra Ehrenberg, 1838. Заросшие мелководья у о. Хохотка. Июль. Очень редка.

Dipleuchlanis propatula (Gosse, 1886). Среди зарослей макрофитов и гниющих остатков растительности. Август. Немногочисленна.

Eudactylota eudactylota (Gosse, 1886). Распространена по всему заросшему побережью. Июнь-июль. Максимальная зарегистрированная численность — 750 экз/м³.

Сем. Brachionidae

Anuraeopsis fissa fissa (Gosse, 1851). В планктоне побережья и открытых плесов. Июль. Очень редка. Однажды выводилась из ила.

Надотряд Gnesiotrocha

Отр. Monimotrochida

Сем. Floscularidae

Limnias ceratophylli ceratophylli Schrank, 1803. На растениях в заросших заливах, с большим количеством гниющих растительных остатков. Июль-август. Несколько раз выводился из ила. Обычен.

Ptygura crystallina (Ehrenberg, 1834). Заросшие участки мелководий. На растительных субтратах. Июль. Редка.

Сем. Testudinellidae

Testudinella mucronata Gosse, 1886. 2 экз. этого вида обнаружены в побережье водохранилища в июле 1977 г.

Сем. Collothecidae

Collotheca ornata cornuta (Dobell, 1849). В планктоне открытых плесов водохранилища. Довольно обычна в прибрежном планктоне. Июль-август. Немногочисленна.

Сем. Atrochidae

Acyclus trilobus (Lucks, 1911). Несколько десятков особей развились из ила. В естественных водоемах пока не обнаружен. Для водоемов Советского Союза не указывался. Рисунки, приводимые в руководствах [5, 12], не совсем правильно воспроизводят эту коловратку. На рис. 3 приводится внешний вид экземпляра, выведенного из ила.

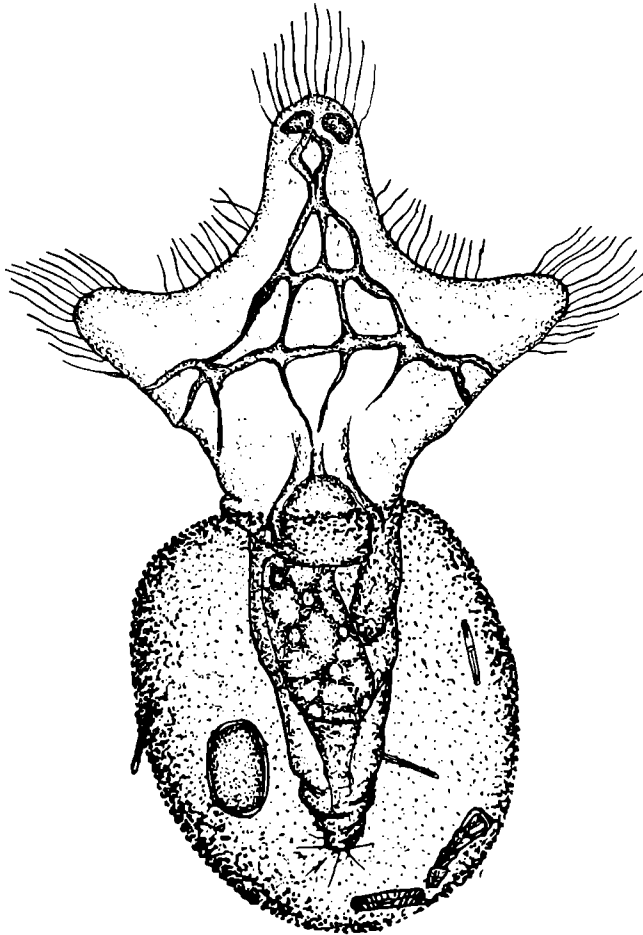


Рис. 3. Общий вид *Acyclus trilobus* (Lucks, 1911).

Таким образом, общее число видов коловраток, известных из Рыбинского водохранилища; достигает 169, а всех форм 180. Можно не сомневаться в том, что дальнейшие фаунистические исследования позволят выявить еще значительное число видов, особенно из отр. Bdelloidea. Разнообразие биотопов Рыбинского водохранилища и его придаточных водоемов позволяют предполагать, что общее число коловраток в нем составляет не менее 300 форм.

ЛИТЕРАТУРА

1. Богословский А. С. Коловратки бежецких водоемов по материалам экспедиций Большой биологической станции — Зап. Большой биол. ст., 1935, вып. 7—8, с. 101—118.
2. Буторина Л. Г., Кутикова Л. А., Луферова Л. А. О коловратках рода *Notholca* Рыбинского водохранилища. — Бюлл. ин-та биол. водохр., 1960, № 8—9, с. 17—18.
3. Владимирова Т. М. К фауне коловраток Рыбинского водохранилища. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод» АН СССР, 1971, № 12, с. 33—34.
4. Владимирова Т. М. Коловратки побережья Рыбинского водохранилища. Наст. книга.
5. Кутикова Л. А. Коловратки фауны (Rotatoria). Л., 1970. 744 с.
6. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 142—194.
7. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972, 364 с.
8. Смирнов Н. Материалы по фауне Rotatoria Костромской губернии. Раб. Костромск. биол. станц. 1929, вып. 1, стр. 27—53. Кострома.
9. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971—74 гг. — В книге Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. 1976, Ярославль, с. 170—212.
10. Трибуш Т. М. Некоторые наблюдения над коловратками сем. Asplanchnidae Рыбинского водохранилища. — Бюлл. ин-та биол. водохр., 1960, № 6, с. 18—19.
11. Фадеев Н. Н. Каталог водных животных, найденных в бассейне р. Донца и прилежащих местностях за период работ с 1917 по 1927 гг. — 1929, т. 52, № 1, — Труд. Харьковского товарищества доследников природы, с. 7—32.

v

12. Bartos E. Vernici — Rotatoria. Fauna CSR. 1959. s. 15, Praha, 969 с.

К ФАУНЕ НЕМАТОД ПРИБРЕЖЬЯ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В 1971—1975 гг. в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок проводились систематические наблюдения за состоянием планктона и бентоса. С этой целью были установлены 4 постоянные станции. Расположение и описания станций приводятся в работе настоящей книги [2]. Кроме того, за пределами побережья, на глубине 6—13 м была установлена контрольная станция; грунт — серый ил с примесью песка.

Пробы собирались в период затопления побережья (с мая по октябрь — ноябрь) 1 раз в неделю; в 1974 г. на станциях верхнего побережья пробы отбирались и после спада на осушенном грунте. В 1973 г. уровень воды в водохранилище был очень низкий, верхний горизонт не затоплялся совсем, а нижний покрывался водой на очень короткий срок. В связи с этим, в данном году наблюдения в побережье не велись.

Из проб микробентоса, собранных З. Н. Чирковой в 1971, 1972 и 1974 гг., были выбраны и обработаны нематоды. Пробы микробентоса отбирались стратометром (диаметр трубы выходного отверстия 3 см) в 5-кратной повторности. Количественный учет нематод проводился следующим образом: пробу разбавляли водой до объема 250 см³ и из 25 см³ выбирали нематод. Всего обработано 145 проб микробентоса. Нематоды определялись на глицериновых препаратах, подкрашенных полихромной синькой. Значения сырого веса нематод для расчета биомассы брались из работы Андраши [3].

После обработки материала выяснилось, что видовой состав и численность нематод на 2-й и 3-й станциях были близки; поэтому при изложении результатов исследования мы их объединили. В статье приводятся цифровые данные только по численности нематод (см. рисунок); данные по биомассе не даются, чтобы не перепружать статью цифровым материалом. Можно только отметить, что численность и биомасса нематод довольно хорошо коррелируют; 10000 особей имеют вес около 0,1 г. Таким образом, биомасса нематод в побережье колеблется в пределах 0,014 (численность 1000 экз./м²)—1,09 г/м² (численность 94700 экз./м²).

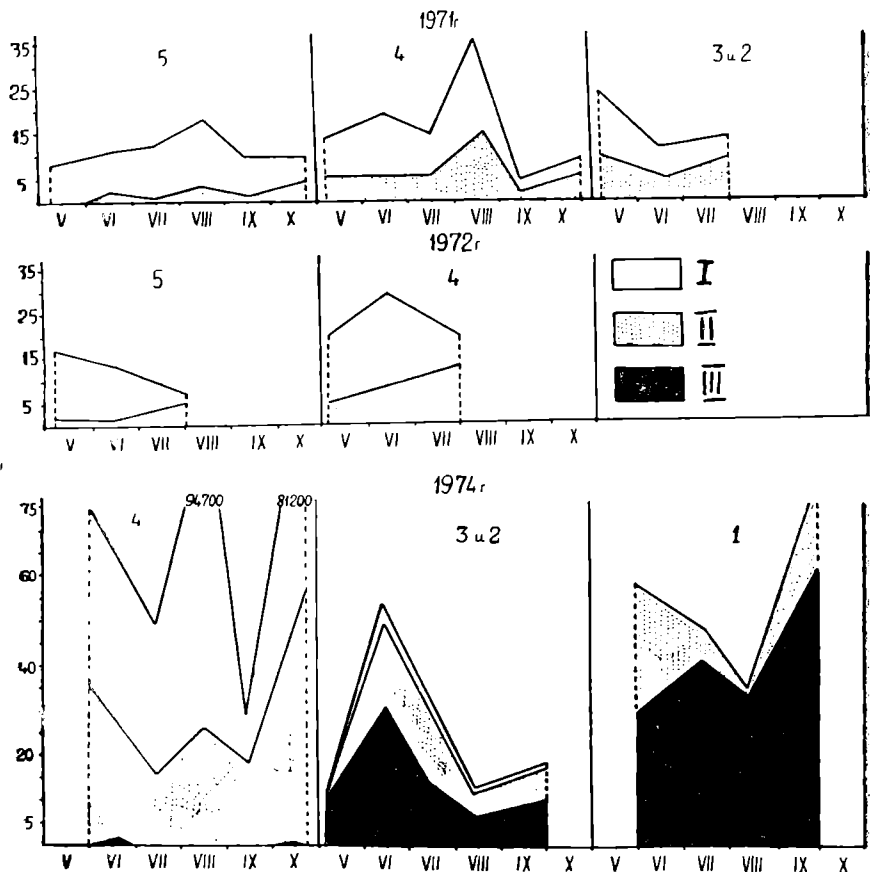


Рис. 1. Динамика численности особей нематод в прибрежье Рыбинского водохранилища.

1—5 — номера станций. 1 — гидробионты; II — амфибионты; III — геобионты. По оси ординат — численность особей нематод, тыс. экз/м²; по оси абсцисс — месяцы.

Известно, что Рыбинское водохранилище характеризуется непостоянством уровня воды. Так, в 1970 г. вода в водохранилище поднялась до отметки НПГ (год был многоводный). Все прибрежье было залито. Три следующих года (1971, 1972, 1973) были маловодные. В связи с этим 1-я станция не заливалась водой 3 года, а 2 и 3 — 2 года. За это время вся площадь верхнего горизонта прибрежья заросла наземными растениями (мать-и-мачеха, одуванчик, крапива, разнообразные злаковые), в результате чего грунт покрылся толстым слоем дерновистой почвы. Естественно, что фауна здесь стала наземной, почвен-

ной. 1974 год был многоводным и все побережье заливалось водой. Спустя 1—1,5 мес. после затопления верхнего горизонта растительность на нем стала меняться: появились земноводные растения (омежник, ситник, гречиха), и редкие кустики рдеста.

Всего в Рыбинском водохранилище зарегистрировано 57 видов нематод. Их можно разбить на 3 экологические группы: гидробионты (водные формы) — 18 видов, амфибионты (виды, встречающиеся как в водной среде, так и в почве, особенно влажной) — 16, геобионты (почвенные формы и фитогельминты) — 23 вида (см. таблицу).

Фауна нематод водохранилища в маловодные 1971 и 1972 гг. довольно сходна; в многоводном 1974 г. она резко отличалась от таковой предыдущих годов.

В 1971 г. в связи с тем, что предыдущие годы были многоводными, грунт на 2-й и 3-й станциях был не задернован, он оставался илисто-песчаным с примесью грубого детрита, т. е. мало чем отличался от такового на 4-й станции. Это явилось одной из причин того, что видовой состав и динамика численности нематод на глубоководной станции и на затопленном побережье в этом году были сходными.

В соответствии с общим обеднением фауны беспозвоночных на больших глубинах в водохранилище [1] и фауна нематод была здесь беднее, чем в прибрежном мелководье. На 5-й ст. за весь обследованный период зарегистрировано 11 видов нематод (7 гидробионтов и 4 амфибионта). В первый месяц после очищения водохранилища ото льда здесь наблюдались только водные формы нематод; в дальнейшем фауна обогатилась амфибионтами, мигрирующими с мелководных участков водоема. Общая численность и биомасса нематод оставалась все же низкой (см. рисунок). Максимум количество нематод приходился на август (численность 16800 экз./м², биомасса 0,17 г/м²).

На станциях побережья состав нематод также был обедненный (13 видов) (см. таблицу). Амфибионты появились уже в первые дни обводнения и численность их была довольно значительной. Пик численности нематод на 4-й станции отмечен в августе (36400 экз./м² при биомассе 0,3 г/м²); в последующие месяцы наблюдалось уменьшение количества особей. Наиболее массовыми видами, как и на глубоководной станции, были *Tobrilus gracilis* и *Dorylaimus stagnalis* (гидробионты). В 1972 г. в глубоководной части водохранилища и на нижнем горизонте побережья наблюдалась такая же картина. Видовой состав нематод был бедный (на 5-й — 9; на 4-й ст. — 17 видов). Общая численность низка, причем в побережье она выше, чем в открытой зоне водоема (см. рисунок). Как по числу видов, так и по числу особей доминировали гидробионты; отмечена тенденция к увеличению количественного развития амфибионтов. По числу особей на обеих станциях преобладали 2 вида рода *Tobrilus* (*T. gracilis* и *T. stefanskii*) и *Dorylaimus stagnalis*.

ВИДОВОЙ СОСТАВ НЕМАТОД

Виды	Экологическая группа	1971			1972			1974		
		ст. 5	ст. 4	ст. 2, 3	ст. 5	ст. 4	ст. 4	ст. 4	ст. 2, 3	ст. 1
Prismatolaimus dolichodorus de Man, 1880	амфибионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Tobrilus gracilis (Bastian, 1865)	гидробионт	+	+	+	+	+	+	+	+	-
T. abberans (Schneider, 1925)	то же	-	-	-	-	-	-	-	-	-
T. longus (Leidy, 1851)	"	-	+	+	-	+	+	-	-	-
T. medius (Schneider, 1916)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	-
T. stefanskii (Micol., 1925)	"	-	+	+	+	+	+	+	+	-
Tobrilus sp.	"	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Amphidelus dolichodorus (de Man, 1876)	геобионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
N. hartingii (de Man, 1880)	то же	+	-	+	-	-	+	+	+	-
Mononchus truncatus (Bastian, 1865)	амфибионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
M. aquaticus (Coetzee, 1968)	то же	+	-	+	-	-	+	+	+	-
Nygolaimus aquaticus (Thorne, 1930)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	+
N. hartingii (de Man, 1880)	"	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dorylaimus stagnalis (Djuardin, 1848)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	+
D. montanus (Stefanskii, 1923)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	-
Laimyodorus daday (Thorne et Swanger, 1936)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	+
L. conurus (Thorne, 1939)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	-
L. flavomaculatus (Linstow, 1876)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Eudorylaimus carteri (Bastian, 1865)	геобионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Aporcelaimellus obtusicaudatus (Bastian, 1865)	то же	-	-	-	-	-	-	+	+	+
A. krygeri (Ditlevsen, 1928)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	+
A. centrocerus (de Man, 1880)	геобионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Mesodorylaimus sp.	то же	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Thornia steathopiga (Thorne et Swanger, 1936)	гидробионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Dorylaimoides sp.	геобионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
Tylencholaimellus sp.	то же	-	-	-	-	-	-	+	+	+

Продолжение табл.

Виды	Экологическая группа	1971			1972			1974		
		ст. 5	ст. 4	ст. 2, 3	ст. 5	ст. 4	ст. 1	ст. 4	ст. 2, 3	ст. 1
<i>Trichodorus</i> sp.	геобионт	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ironus ignavus</i> (Bastian, 1865)	амфибионт	+	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Paraphanolaimus behningi</i> (Micol., 1923)	гидробионт	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>Aphanolaimus</i> sp.	то же	-	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Bastiania gracilis</i> (de Man; 1880)	амфибионт	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paraplectonema pedunculata</i> (Hofmänner, 1913)	гидробионт	+	-	-	+	+	-	+	+	+
<i>Plectus parietinus</i> (Bastian, 1865)	амфибионт	-	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>P. acuminatus</i> (Bastian, 1865)	то же	-	-	+	-	+	-	+	-	+
<i>P. palustris</i> (de Man, 1880)	"	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>P. parvus</i> (Bastian, 1865)	"	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Anaplectus granulatus</i> (Bastian, 1865)	геобионт	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Euteratocephalus palustris</i> (de Man, 1880)	то же	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monhystera stagnalis</i> (Bastian, 1865)	гидробионт	+	+	-	-	+	+	+	+	-
<i>M. macramphius</i> (Filipjev, 1918)	то же	+	+	+	+	+	-	+	+	-
<i>M. filiformis</i> (Bastian, 1865)	"	+	-	+	+	+	+	+	-	-
<i>M. vulgaris</i> (de Man, 1880)	"	-	-	-	-	-	-	+	+	-

Виды	Экологическая группа	1971			1972			1974		
		ст. 5	ст. 4	ст. 2, 3	ст. 5	ст. 4	ст. 4	ст. 4	ст. 2, 3	ст. 1
<i>M. dispar</i> (Bastian, 1865)	гидробионт	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ethmolaimus pratensis</i> (de Man, 1880)	то же	+	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>Chromadorita leuckartii</i> (de Man, 1876)	"	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rhabditis</i> sp.	геобийонт	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig, 1854)	гидробионт	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider, 1866)	геобийонт	-	-	-	-	-	+	+	-	+
<i>Heterocephalobus</i> sp.	то же	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Aphelenchoides</i> sp.	"	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Paraphelenchus</i> sp.	"	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Tylenchus</i> sp.	"	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Aglencbus costatus</i> (de Man, 1921)	"	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Pratylenchus</i> sp.	"	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Ditylenchus</i> sp.	"	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eutylenchus</i> sp.	"	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Hirschmanniella gracilis</i> (de Man, 1880)	"	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Всего	57	11	13	13	9	17	29	36	28	
Из них: гидробионтов	18	7	10	8	7	12	12	5	-	
амфибонтов	16	4	3	5	2	5	13	13	12	
геобийонтов	23	-	-	-	-	-	4	18	16	

Фауна нематод побережья водохранилища в многоводном 1974 г. резко отличалась от таковой в предыдущие годы. Главная причина, как уже было сказано выше, кроется в том, что станции верхнего горизонта не обводнялись несколько лет, грунт на них задерновался и там развилась почвенная фауна.

Фауна нематод нижнего горизонта побережья в 1974 г. по сравнению с 1971 и 1972 гг. стала богаче как по числу видов, так и по числу особей. В первые дни после обводнения и непосредственно перед обсыханием станции здесь были зарегистрированы отдельные особи геобионтов (см. рисунок). Количество амфибионтов и водных форм было примерно одинаково. Доминировали, как и в маловодные годы, *Tobrilus gracilis* и *Dorylaimus stagnalis*. Максимум развития червей приходился на август (29 видов, численность 94700 экз./м², биомасса 1,1 г/м²).

Фауна нематод на 2-й и 3-й станциях довольно разнообразна — 36 видов, причем по числу видов превалировали геобионты — 18 видов; водных форм было мало — 5 видов. Следует указать, что в 1-й месяц после обводнения станций гидробионты здесь отсутствовали (см. рисунок). По частоте встречаемости и числу особей среди нематод доминировал почвенный вид *Aporcelaimellus krygeri*. Общая численность нематод была наиболее высокой на 2-й месяц после залития этого участка (55100 экз./м² при биомассе 0,47/м²); в последующие месяцы количество нематод резко упало.

На 1-й станции наиболее многочисленными по числу видов и по числу особей были геобионты; гидробионты не зарегистрированы. Как и на предыдущих станциях горизонта, наибольшую численность имел *Aporcelaimellus krygeri*. Общая численность и биомасса нематод здесь довольно высокая (в сентябре, например, 70700 экз./м² и 0,85 г/м²), причем в 1-й месяц после обсыхания станции (август) она несколько упала, а потом постепенно опять возросла и в основном за счет массового развития почвенных видов (см. рисунок).

Проанализировав все сказанное, можно сделать следующие выводы.

В маловодные годы фауна нематод заливаемых участков побережья Рыбинского водохранилища бедна и напоминает таковую открытой глубоководной зоны данного водоема. Численность видов и особей нематод довольно низка; почвенные формы отсутствуют. Максимум развития нематод приходится на август.

В многоводные годы, когда обводняется вся прибрежная отмель водохранилища, видовой состав разнообразнее и численность нематод выше. На верхнем горизонте побережья фауна нематод формируется за счет почвенных видов и амфибионтов; водные формы практически отсутствуют. На нижнем горизонте, наоборот, в фауне преобладают гидробионты, а геобионты встречаются эпизодически.

В период, когда маловодные годы наблюдаются несколько лет подряд и верхний горизонт побережья водоема не заливается, на нем успевает сформироваться устойчивая популяция почвенных нематод. В последующем многоводном году, за тот короткий промежуток времени (2—3 мес.), когда происходит затопление верхнего горизонта, восстановления водной фауны нематод на нем не происходит, она остается почвенной.

ЛИТЕРАТУРА

1. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — В кн.: Природные ресурсы Молого-Шекнинской низины. Вологда, 1974, с. 15—47.
2. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Семерной В. П. Экологические особенности прибрежной зоны волжских водохранилищ. Напст. кн.
3. Andrassy I. Die Rauminhalts — und Gewichtsbestimmung der Fadenwürmer (Nematoden): — Acta Zool. Hungar., 1956, Bd 2, N1—3, s. 13—17.

О НЕМАТОДАХ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ПРЕСНОВОДНЫХ МАКРОФИТОВ.

Исследуя фауну нематод мейобентоса водоемов, особенно их прибрежья, мы часто сталкиваемся с формами нематод, которые по своей экологии связаны с водными растениями. Нематоды в водоемах входят в состав 3 биоценозов, причем 2 из них (перифитон и ризоценоз) формируются на базе растений. Фауна и биология нематод перифитона изучена сейчас сравнительно хорошо благодаря работам польских исследователей [16, 18]. Сообщений же о нематодах ризоценоза мало. Кроме отдельных специальных статей по данному вопросу [1, 2, 19, 27], некоторые сведения о паразитофауне водных макрофитов можно найти в монографиях по фитогельминтологии [5, 11, 28]. Однако и эти довольно неполные данные позволили констатировать, что фауна нематод ризосферы гидрофитов резко отличается от фауны нематод ризосферы наземных растений [3]. В настоящей работе делается попытка обобщить имеющиеся сведения по нематодам ризоценоза пресноводных макрофитов.

Материал отбирался только в летний период, с 1968 по 1973 гг. В 1968 и 1969 гг. в Учинском водохранилище обследованию были подвергнуты 4 растения: рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), рис канадский (*Zizania latifolia* Criseb), тростник (*Phragmites communis* L.) и осока (*Carex* sp.). В 1972 г. изучалась фауна нематод осоки и гречиши (*Polygonum amphibium* L.) в оз. Бисеровом (Московская обл.), рдеста в р. Упре (Калужская обл.), рдеста и рогоза (*Typha latifolia* L.) в р. Пахре (Московская обл., окрестности г. Подольска), а также фауна макрофитов (осока и элодея — *Elodea canadensis* Rich. et Michx.) в 3 прудах и ручье (вех ядовитый — *Cuscuta virosa* L.), расположенных вблизи г. Подольска. Первые 2 пруда старые, заросшие; 3-ий вырыт за год до обследования и почти лишен водной растительности. Ручей мелкий, сильно загрязнен в результате сброса в него бытовых отходов. В 1973 г. изучалась осока в р. Анапке (черноморское побережье Кавказа).

В этом же году пробы нематод были взяты от рдеста, валлиснерии (*Vallisneria spiralis* L.), ежеголовника (*Sparganium* sp.), нимфейника (*Nymphoides peltata* S. C. Gmel), сусака

(*Butomus umbellatus* L.) и лотоса (*Nelumbo speciosum* Wild.) в Астраханском заповеднике (пос. Дамчик). У всех растений обследованию была подвергнута только корневая система. Сбор нематод проводился по общепринятой методике [5]. От каждого растения из водоема брались 6—10 проб. Всего рассмотрено 220 проб. Фиксировали нематод 4%-ным формалином, определяли и измеряли на глицериновых препаратах, подкрашенных по-лихромной синькой.

Термин ризоценоз применяется для обозначения совокупности форм животного мира, тем или иным образом связанных с корневой системой растения [8]. Сюда входят свободноживущие формы, живущие вокруг корней, и фитопаразиты, проникающие в ткани растения. Организмы, входящие в это сообщество, соответственно получили названия ризобионтов. В том случае, когда виды животных встречаются исключительно в данном ценозе и нигде больше, они являются типичными ризобионтами. Если они населяют и другие биотопы, то их обычно относят к ризофилам.

В фауну нематод корневой системы водных растений входят виды, имеющие разное таксономическое положение в системе нематод. Доминирующее положение занимают виды, относящиеся к 4-м отрядам: *Tylenchida*, *Dorylaimida*, *Rhabditida* и *Agaelaimida*. Паразитические виды, приносящие тот или иной вред микрофитам, имеются только в 3 первых отрядах. Большинство зарегистрированных тилленхид встречены единичными особями. Это виды р. *Aphelenchoides*; *A. parietinus*, *A. ancticus*, *A. sargophilus*, обнаруженные в ризосфере водных растений в Учинском водохранилище [1]; виды рода *Ditylenchus*: *D. dipsasi* в рдесте [20] и *D. radicicola* в тростнике [10]. Имеется сообщение о нахождении цист 2 видов цистообразующей корневой нематоды *Heterodera aquatica* и *H. mirabilis* в пресноводных растениях [4]. Франклин [12] зарегистрировала в тростнике ячменную галловую нематоду *Meloidogone paasi*. Таких сообщений в литературе довольно много, но все они касаются, как уже было сказано выше, находок единичных особей фитогельминтов. В таком случае, все эти виды относятся к нетипичным ризобионтам. Типичными и распространенными паразитами-ризобионтами водных растений из отряда *Tylenchida* являются только виды рода *Hirschmanniella*. Сначала в корнях тростника и других болотных растений была найдена многочисленная популяция *Hirschmanniella gracilis* [13]. В дальнейшем этот вид неоднократно регистрировался в гидро- и гидрофитах. В США, в ризосфере рогаза и болотницы была обнаружена *Hirschmanniella belli* [21], а в р. Волге — *H. behningi* [15]. По нашим данным (табл. 1) рисовая корневая нематода *Hirschmanniella oryzae* довольно широко распространена в водоемах Московской и Калужской областей. Следует отметить, что виды р. *Hirschmanniella*, особенно *H. oryzae* значительно снижают урожай риса в Индонезии,

Индии, Японии, Китае, т. е. в районах интенсивного возделывания этой культуры. Отмечена она и в СССР в Средней Азии [6 7].

Отряд *Dorylaimida* представлен наибольшим количеством видов в пресноводных макрофитах, хотя роль их в данном биоценозе пока до конца не выяснена. В настоящее время считается, что виды родов *Calolaimus* и *Leponchium* являются типичными паразитами водных растений [22]. Это предположение базируется главным образом на строении ротовой полости этих нематод. В таком случае к фитогельминтам следует отнести также виды рода *Chrysonemoides*, так как строение копы у них идентично строению его у предыдущих видов. В роде *Calolaimus* известны 2 вида. Один из них, *C. lepuum* был зарегистрирован единственный раз в Индии в ризосфере риса [22]. Вторым, *C. papillatus* впервые обнаружен в Пакистане в сырой почве [25]. Регистрация этого вида в ризосфере риса в р. Угре и притом в довольно большом количестве — его 2-я находка. *Leponchium opulzae* был отмечен только однажды среди корней риса в Индии [23]. Таким образом, можно констатировать, что виды этих родов довольно редки. В род *Chrysonemoides* в настоящее время входят 3 вида. Два из них, *Ch. limigenus* и *Ch. taksumovi* известны по единичным находкам: 1-й из корней болотницы в Индии, 2-й из водоемов Аргентины [24]. Третий вид, *Chrysonemoides holsaticus*, распространен довольно широко и известен как в ризосфере макрофитов, так и во мхах. Как выяснилось, он довольно обычен в водоемах Московской обл. и Астраханском заповеднике (табл. 1, 2).

Виды родов *Idiodorylaimus*, *Dorylaimus* и *Laimydorus* нельзя отнести к типичным обитателям ризосферы водных растений, так как они являются и обычными компонентами мейобентоса глубоководной зоны водоема, лишенной водной растительности. Однако некоторые исследователи находили в кишечнике этих нематод зерна хролофилла [14, 26], и поэтому можно предположить, что данные виды способны перфорировать здоровые ткани макрофитов. В то же время известно [16], что пресноводные до-рилляймиды употребляют в пищу зеленые и диатомовые водоросли.

Из отр. *Rhabditida* типичным ризобионтом является только один вид — *Panagrolaimus hydrophilus*. Это сапробиотическая форма нематод, впервые описанная из разлагающих болотных растений [9]. По некоторым визуальным наблюдениям *P. hydrophilus* обитает как на поверхности корневой системы, так и в тканях, затронутых сапробиотическим процессом [19]. Распространен он в водоемах повсеместно: питание — разлагающийся материал и микроорганизмы.

Видовой состав нематод ризосферы растений в обследованных водоемах

Виды	Астрахан- ский запо- ведник	Учинское водохра- нище	р. Пахра	р. Угра	р. Анапка	о. Бисе- рво	Пруды	Ручей
<i>Plectus acuminatus</i> Bastian	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>P. cirratus</i> Bastian	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. minor</i> Novicova et Gagarin	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. palustris</i> de Man	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>P. parvus</i> Bastian	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>P. parainquirendus</i> Gagarin	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>P. parietinus</i> Bastian	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>P. rhizophilus</i> de Man	+	+	+	-	-	+	+	+
<i>Anaplectus granulosus</i> (Bastian)	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Chronogaster boettgeri</i> Kischke	+	+	-	-	-	-	+	-
<i>Ch. typicus</i> (de Man)	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Teratocephalus costatus</i> Andrassy	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Euteratocephalus crassidens</i> (de Man)	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>E. palustris</i> (de Man)	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Paraplectonema pedunculata</i> (Hofmänner)	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhabdolaimus terrestris</i> de Man	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Aphanolaimus aquaticus</i> Daday	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. viviparus</i> Plotnikov	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Paraphanolaimus behningi</i> Micoletzky	+	+	-	-	-	-	+	-
<i>Axonolaimus sera</i> Tshesunov	+	-	-	-	+	-	-	-

Продолжение табл.

Виды	Астрахан- ский запо- ведник	Учинское водохра- нище	р. Пахра	р. Угра	р. Анапка	о. Бисе- рово	Пруды	Ручей
<i>A. spinosus</i> (Bütschli)	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monhytera dispar</i> Bastian	+	-	-	+	-	+	+	-
<i>M. filiformis</i> Bastian	+	+	+	-	-	+	-	-
<i>M. microphthalmus</i> de Man	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>M. paludicola</i> de Man	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>M. paramacramphus</i> Meyl	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. simplex</i> de Man	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>M. stagnalis</i> Bastian	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>M. vulgaris</i> de Man	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>Monhystralla hastata</i> Andrassy	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Diplolaimoides altherri</i> Meyl	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Diplolaimella ocellata</i> (Bütschli)	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Mesotheristus setosus</i> de Man	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cylindrotheristus</i> sp.	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Theristus</i> (Penzancia) <i>agilis</i> (de Man)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Th. (P.) flevensis</i> Stekhoven	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Prodesmodora circulata</i> (Micoletzky)	+	+	-	-	-	+	-	-
<i>Chromadorina bioculata</i> (Schultze in Carus)	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ch. viridis</i> (Linstow)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Punctodora ratzeburgensis</i> (Linstow)	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aclimadora longicauda</i> Schneider	+	+	-	-	-	-	-	-

Виды	Астрахан- ский запо- ведник	Учинское водохра- нилище	р. Пахра	р. Угра	р. Анапка	о, Бисе- рово	Пруды	Ручей
<i>A. ruricola</i> (de Man)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. subdubia</i> Gagarin	+	+	-	+	-	+	-	-
<i>A. terricola</i> de Man	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Prismatolaimus intermedius</i> (Bütschli)	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>P. dolichurus</i> de Man	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Odontolaimus chlorurus</i> de Man	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Tripyla affinis</i> de Man	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. glomerans</i> Bastian	+	+	+	+	-	+	+	-
<i>Trichistoma monohystera</i> de Man	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tobrilus abberans</i> Filipjev	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>T. helveticus</i> (Hofmänner)	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>T. longus</i> (Leydi)	+	+	-	-	-	-	+	-
<i>T. longicaudatus</i> (Stefanski)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. pellucidus</i> (Bastian)	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>T. stefanskii</i> (Micoletzky)	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>Alaimus primitivus</i> de Man	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Ironus americanus</i> Cobb	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>I. ignavus</i> Bastian	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>I. tenuicaudatus</i> de Man	+	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение табл.

Виды	Астрахан- ский за- поведник	Учинское волохра- нище	р. Пахра	р. Угра	р. Анапка	о. Бисе- рово	Пруды	Ручей
<i>Cryptonchus tristis</i> Ditlevsen	+	—	—	—	—	+	—	—
<i>Adoncholaimus aralensis</i> Filipjev	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Mononchus truncatus</i> Bastian	—	+	—	—	—	+	+	+
<i>Mylonchulus brachyuris</i> (Bütschli)	—	—	—	—	—	+	—	—
<i>Nygolaimus aquaticus</i> (Thorne)	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	+	+	+	+	—	+	+	—
<i>D. montanus</i> Stefanskii	—	+	—	—	—	+	+	+
<i>D. striatus</i> Daday	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Idiodorylaimus annulatiformis</i> Loof	+	—	—	—	—	—	—	—
<i>Laimydorus conurus</i> (Thorne)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>L. dadayi</i> (Thorne et Swanger)	+	+	—	—	—	+	—	—
<i>L. flavomaculatus</i> (Linstow)	+	—	—	—	—	—	+	—
<i>L. pseudostagnalis</i> (Micoletzky)	+	—	+	+	+	+	—	—
<i>Mesodorylaimus bastiani</i> (Bütschli)	+	+	—	—	+	+	+	—
<i>M. subtilus</i> (Thorne et Swanger)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Eudorylaimus obtusicaudatus</i> (Bastian)	—	—	+	—	—	+	+	—
<i>Thornia steatopyga</i> (Thorne et Swanger)	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Thornonema</i> sp.	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Chrysonemoides holsaticus</i> (Schneider)	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Calolaimus papillatus</i> Timm	+	+	+	+	—	+	—	—

Виды	Астрахан- ский за- поведник	Учинское водохра- нище	р. Пахра	р. Угра	р. Анапка	о. Бесе- рово	Пруды	Ручей
<i>Actinolaimus duplicidentatus</i> Andrassy	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i> (de Man)	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Rabditis brevispina</i> (Glaus)	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Rh. filiformis</i> Bütschli	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Rh. oxycerca</i> de Man	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Mesorhabditis monohystera</i> (Bütschli)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Anchidiplogasteroides leptosoma</i> (Völk)	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig)	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Eudiplogaster</i> sp.	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Diplogastritus aquaticus</i> Gagarin	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Paraigolaimella anomala</i> Gagarin	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Eucephalobus striatus</i> Bastian	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Heterocephalobus elongatus</i> (de Man)	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Trilabiatus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Panagrolaimus hydrophilus</i> Bassen	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>P. rigidus</i> (Schneider)	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Aphelenchoides arcticus</i> Sanwal	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. asteromucronatus</i> Eroshenko	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. bicaudatus</i> (Imamamura)	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. parietinus</i> (Bastian)	-	+	-	-	-	+	+	-

Продолжение табл.

Виды	Астрахан- ский за- поведник	Учинское водохра- нище	р. Пахра	р. Угра	р. Анапка	о. Бисе- рово	Пруды	Ручей
<i>A. subparietinus</i> Sanwal	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Filenchus filiformis</i> (Bütschli)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>F. thornei</i> Andrassy	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Tylenchorhynchus dubius</i> (Bütschli)	—	—	—	—	—	—	+	—
<i>Aglenchus costatus</i> (de Man)	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Malenchus acarayensis</i> Andrassy	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Nothotylenchus loksai</i> Andrassy	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Criconemoides</i> sp.	—	—	—	+	—	—	—	—
<i>Rotylenchus fallorobustus</i> Sher	—	+	—	—	—	—	—	—
<i>Hirschmanniella oryzae</i> (Soldwedel)	+	—	—	+	—	+	+	—
<i>H. behningi</i> (Micoletzky)	+	—	—	—	—	—	—	—
Всего	42	71	19	12	10	43	33	9

Средняя численность доминирующих форм нематод в ризосфере

Доминирующие формы	Учинское водохранилище				Астраханский заповедник					
	рдест	рис	тростник	осока	вадис- нерия	рдест	ежеголов- ник	нимфей- ник	сусак	лотос
<i>Hirschmanniella oryzae</i>	—	—	—	—	21	146	35	—	95	1
<i>Diplogaster rivalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Paraigolaimella anomala</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trilabiatius</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Panagrolaimus</i> hidrop- hilus	257	184	52	382	—	2	2	—	—	—
<i>Chronogaster typicus</i>	206	112	83	248	20	32	75	30	15	46
<i>Chrysonemoides</i> holsa- ticus	1	—	—	—	30	2	—	—	—	—
<i>Calolaimus papillatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
p. <i>Plectus</i>	48	23	18	120	—	1	—	—	—	—
p. <i>Dorylaimus</i>	134	62	3	32	13	—	30	6	—	—
p. <i>Laimydorus</i>	10	—	—	3	25	2	80	60	2	3
Численность всех доми- нирующих нематод	656	381	156	785	199	185	225	96	114	50
Всего видов	28	31	32	51	21	14	16	10	17	7
Численность всех нема- тод	890	564	190	1170	205	205	315	125	165	65

Остальные рабдитиды не типичны для биоценоза корневой системы макрофитов, так как они встречаются и в других биотопах, особенно если те богаты разлагающимися растительными остатками. Это в первую очередь относится к *Diplogaster rivalis*, *Trilabiatius* sp., видам родов *Rhabditis*, *Mesorhabditis* и *Eudiplogaster*. В полисапробных водоемах формируется специфичный комплекс нематод, куда входят эусапробиотические виды нематод сем. *Rhabditidae* и *Diplogasteridae*. В нашем материале —

водных растений, экз/100 см³ корней

р. Пахра		р. Угра	р. Ана- пка	оз. Бисерово		Московская обл.					
						пруд 1	пруд 2		пруд 3		ручей
рлст	рогоз	рлст	осока	осока	гречиха	осока	осока	элодея	осока	элодея	век
—	—	2200	—	—	27	2	—	316	—	—	—
204	54	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1374
—	—	—	—	—	—	600	66	—	—	—	—
8	20	—	10	120	27	826	800	364	34	—	—
14	914	2400	55	—	153	2228	—	—	—	—	—
—	6	2400	—	21	13	—	—	—	—	—	—
—	—	3200	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24	—	—	—	87	11	142	86	70	34	2250	208
46	1086	200	10	123	—	946	74	54	80	380	610
—	23	1200	30	137	7	—	—	—	—	20	—
296	2108	11600	105	488	238	4642	1026	804	148	2650	2192
16	13	12	9	39	17	23	15	11	9	6	9
634	2254	12278	175	978	387	5552	1406	970	514	3010	2438

это *Paraigolaimella anomala*, *Diplogastritus aquaticus*, *Anchidiplogasteroides leptosoma* (табл. 1).

Отр. Aгаeolaimida представлен в ризосфере макрофитов 2 типичными для данного биоценоза видами одного рода: *Chironogaster typicus* и *Ch. boettgeri*. Первый вид развивается здесь в массовом количестве, 2-й встречается единичными особями. В пищу они употребляют разлагающую органику и микроорганизмы, т. е. являются сапробионтами. Как и *Panagrolaimus*

hydrophilus виды рода *Chronogaster* способны проникать в пораженные ткани макрофитов. Виды рода *Plectus*, многочисленные вокруг корней макрофитов — убикисты. Они довольно обычны в прибрежной зоне водоемов, заросшей водной растительностью, где встречаются как в грунте, так и в обрастаниях макрофитов.

Таким образом, для биоценоза корневой системы пресноводных макрофитов типичными ризобионтами являются все виды родов *Hirschmanniella*, *Calolaimus*, *Chrysonemoides*, *Lenonchium*, *Chronogaster* и *Panagrolaimus hydrophilus*. Виды первых 4 — эктопаразитические перфораторы. Виды рода *Chronogaster* и *Panagrolaimus hydrophilus* имеют невооруженную стому и проникают только в ткани корней, уже подвергнутых сапробиотическому распаду, вследствие чего их можно отнести к сапробионтам. Следует добавить, что характерная особенность всех ризобионтов — «прогонистая» форма тела. Индекс «а» (отношение общей длины к наибольшей ширине тела) у них очень высокий: от 40 до 70, в то время как у остальных пресноводных нематод он колеблется в пределах 15—40.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гагарин В. Г. К фауне нематод (Nematoda) Учинского водохранилища. — Вест. зоол., 1972, 3, с. 30—35.
2. Гагарин В. Г. К фауне нематод многолетнего дальневосточного риса. — В кн.: Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. М., 1972, с. 48—49.
3. Гагарин В. Г. Экологический анализ нематод Учинского водохранилища. — Тр. Гельминт. лаб. АН СССР, 1973, т. 23, с. 40—45.
4. Кирьянова Е. С. Два новых вида пресноводных цистообразующих нематод рода *Heterodera* из Ленинградской области (Nematodes: Heteroderidae). — Матер. научн. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов, М., 1971, т. 22, с. 103—107.
5. Кирьянова Е. С., Краль Э. Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. 1971, Л., ч. 2, 447 с.
6. Масленникова В. Ф. Фауна нематод риса Каракалпакской АССР. — Матер. к научн. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов, М., 1965, т. 4, с. 140—144.
7. Масленникова В. Ф. Нематодофауна риса Узбекистана. — Зоол. журн., 1966, т. 45, № 5, с. 641—645.
8. Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. М., 1962, ч. 1, 480 с.
9. Bassen J. L. *Panagrolaimus hydrophilus* n. sp. a nematode found in decayed tubers of the waterlily root, *Nelumbium nucifera* Caerth. — Proc. Helminth. Soc. Wash. 1940. № 7, p. 101—103.
10. Chiaravalle O. D. et Stressel C. J. Hystopatologi of *Ditylenchus radicola* in American besachgrasse and other host. — Phytopathol., 1963, vol. 53, p. 832.
11. Decker H. Phytonematologie. VEB. Deutscher Landwirtschafts Verlag. 1969, 526 s.
12. Franclyn M. A root-knot nematode *Meloidogyne naasi*, n. sp. on field crops in England and Wales. — Nematologica, 1965, vol. 11, № 1, p. 79—86.
13. Man de. Die einhelmischen frei in der Erde und im Süßen Wasser — lebenden Nematoden, monographisch bearbeitet. Vorläufiger Bericht und descriptiv-systematischer Teil. — Tijd. Neberl. Dierk. Vereen, 1880, bd. 5, 104 s.
14. Menzel R. Über die Nahrung der freilebenden Nematoden und die Artihren Aufnahme. — Verh. Naturf. Cessel. Basel, 1920, bd. 31, s. 153—188.
15. Micoletzky H. Freilebende Nematoden der Wolga, mit besonderer Berücksichtigung der Umgebung von Saratow. — Arb. Biol. Wolga-Station, 1923, bd. 7, s. 3—29.

16. **Micoletzky H.** Die freilebenden Süßwasser und Moornematoden Danemarks.—Mem. Acad. Roy. Danemark, Sec. Sci., 1925, № 8, s. 1—310.
17. **Pieszynska E.** Charakter wysepowania wolnożyjących nicieni (Nematoda) w różnych typach perifitonii jeziora Tajty.—Ekol. polska, 1959, A 7, N 12, p. 313—337.
18. **Pieszynska E.** Investigations on colonization of new substrates by nematodes.—Écol. polska, 1964, vol. 12, № 13, p. 185—234.
19. **Preis K.** Nematodes (Nematoda) in the rhizosphere of *Potamogeton lucens* L. and *Potamogeton perfoliatus* L. in Micolajskie lake.—Bull. Acad. pol. sci., Ser. sci. biol., 1973, vol. 2, № 9, p. 585—588.
20. **Schneider M.** Freilebende Nematoden den Deutschen Limnologischen Sundaexpedition nach Sumatra, Java und Bali.—Arch. Hydrobiol., Suppl., 1937, vol. 15, s. 30—108.
21. **Sher S. A.** Revision of the genus *Hirschmanniella* Luc ei Coodey, 1963 (Nematoda: Tylenchoidea).—Nematologica, 1968, vol. 14, N 2, p. 243—275.
22. **Siddigi R. M.** Seven new species of Dorylaimoidea (Nematoda) from India, with descriptions of *Lenonchium* n. gen. and *Calophinema* n. gen.—Proc. Helminth. Soc. Wash., 1965, vol. 32, № 1, p. 81—90.
23. **Siddigi R. M.** Studies on the genera *Calolaimus* Timm, *Calophinema* Siddigi, *Qudsianema* Jairajpuri and *Utahnema* Thorne (Nematoda: Leptonchidae), with description of *U. gracile* n. sp.—Proc. Helminth. Soc. Wash., 1966, vol. 32, № 2, p. 157—162.
24. **Siddigi R. M.** *Crateronema* n. gen. (Crateronematidae n. fam), *Poronemella* n. gen. (Lordellonematinae n. subfam.) and *Chrysonematidae* n. fam., with a revised classification of Dorylaimoidea (Nematoda).—Nematologica, 1969, vol. 15, № 2, p. 81—100.
25. **Timm R. W.** Nematodes of the superfamily Dorylaimoidea from East Pakistan.—Proc. Helminth. Soc. Wash., 1964, vol. 31, № 2, p. 144—153.
26. **Thorne C., Swanger H.** A monograph of the nematoda genera *Dorylaimus* Dujardin, *Aporcelaimus* n. g., *Dorylaimoides* n. g. and *Pungentus* n. g.—Capita Zool., 1936, vol. 6, p. 1—223.
27. **Yeates C. W.** Plant and Soil nematodes of Wicken fen.—Nature Cambridge, 1971, vol. 14, p. 23—25.
28. **Zukermann B. M., Mei W. P., Ronde R. A.** (Editors). Plant parasitic nematodes. 1971, vol. 1, p. 266.

НАБЛЮДЕНИЯ НАД СПОСОБНОСТЬЮ МОЛЛЮСКОВ К ПЕРЕНЕСЕНИЮ ВЫСЫХАНИЯ И ПРОМЕЗАНИЯ В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Некоторые водные брюхоногие и двустворчатые моллюски способны переносить длительные периоды безводного существования. Пересыхающие водоемы имеют специфическую, хорошо приспособленную малакофауну. Однако многие моллюски осыхающих водоемов широко распространены и за их пределами в непересыхающих биотопах.

Например, *Valvata piscinalis* встречаются во всем Рыбинском водохранилище и весьма обычна в его осушной зоне, а *Valvata pulchella* обитает только в последней.

Приспособлениями моллюсков к перенесению высыхания и промерзания водоемов начали заниматься с 30-х годов [4, 8]. В последнее время вышла работа, в которой рассматриваются эколого-физиологические особенности водных животных и, в том числе, моллюсков [13]. Автор обобщил данные по видовым различиям моллюсков по устойчивости к высыханию и провел эксперименты, в которых сравнивались их выживаемость при высушивании и характер водного баланса близких видов из постоянных и временных водоемов Харьковской области.

При наступлении неблагоприятных условий (пересыхание, замерзание в грунт или в лед) жаберные брюхоногие моллюски (*Valvata*, *Viviparus*, *Bithynia*) плотно закрывают раковину крышечкой, двустворчатые (*Sphaerium*, *Pisidium*) — смыкают створки, легочные (*Limnaea*, *Planorbis*) — выделяют слизистую пленку, закрывающую устье раковины. Моллюски могут закапываться в грунт, но чаще скапливаются на его поверхности под отмершей растительностью.

Нами [10] отмечено специфическое для *Musculium lacustre* приспособление для перенесения безводного существования. Этот моллюск (как и другие сферииды) отрождает вполне сформированную молодь. Безводную зимовку и длительное летнее пересыхание переносит только одна размерная группа — молодь величиной с «новорожденных» (1.5—2 мм). Другие живущие в осыхающем прибрежье сферииды (*Spchaerium corneum*, *Pisidium casertanum*, *P. obtusale*) не имеют такой специализированной к

перенесению неблагоприятных условий размерной группы. Необычна способность *Pisidium casertanum* и *P. personatum* уходить в грунт и образовывать почвенные скопления на глубине 30—40 см [7].

Во время безводного существования все жизненные функции моллюска сведены до минимума, и животное впадает в анабиоз. Моллюски сильно теряют в весе при обсыхании. Исследователями отмечалось [5], что *Planorbis planorbis* при высыхании теряли в весе до 33—50% и быстро восстанавливали потерю при перенесении в нормальные условия. Замечено [13], что совершенно неспособный к длительному пересыханию *Radix ovata* погибает, если количество воды, содержащейся под раковинной моллюска, падает ниже 60% сырого веса тела, а *Galba palustris* из временных водоемов переносит сокращение влаги до 32%.

Вопросами холодостойкости пресноводных беспозвоночных и в том числе моллюсков занимался Э. Я. Граевский [2]. Он сообщает, что они обладают очень малой холодостойкостью, и замерзание гемолимфы обычно приводит к их гибели. Длительного переохлаждения (состояния, когда при отрицательных температурах среды лед в теле животного не образуется) неадаптированные моллюски тоже не выносят. Однако способность к перенесению переохлаждения увеличивается после воздействия пересыхания и уменьшения количества влаги в организме.

По данным одних авторов [11] в прибрежье Ивано-Арахлейских озер минимальные температуры грунта достигали —11°, а льда —14°, тем не менее моллюски из рода *Lymnaea*, *Physa fontinalis*, *Armiger crista* и *Gyraulus* sp., взятые зимой из промерзшего грунта, оживали при постепенном оттаивании и двигались в конце 2-х суток. Вероятно, эти моллюски из Забайкалья лучше адаптированы к суровым условиям, тем те, с которыми экспериментировал Э. Я. Граевский [2].

В наших широтах многие моллюски способны к длительному перенесению отрицательных температур при условии, что они не опускаются ниже известного предела (обычно 1.5—2°). При оценке холодостойкости того или иного организма практически более существенно выявить его способность длительно переносить воздействие тех или иных отрицательных температур, чем определить критическую точку промерзания [3].

Выживание моллюсков при безводной зимовке объясняется относительно стабильным и благоприятным температурным режимом в местах их локализации. С. А. Зернов [6], говоря об условиях существования пагона, писал, что пагон существует в очень постоянных температурных условиях с колебаниями не более 1° в пределах от —0.9 до +0.1°. Другой исследователь [12], рассматривая условия зимовки организмов в грунте пересыхающих водоемов под снегом без льда и воды, также отмечает наличие здесь благоприятного температурного режима. По его данным в районе г. Москвы температура верхнего слоя грунта в

феврале была -2° , а на глубине 3—4 см — около 0° . Однако благоприятный температурный режим в верхнем слое грунта может наблюдаться только при достаточной толщине снежного покрова.

По некоторым данным [1], в исключительно малоснежную зиму 1970—1971 гг. минимальная температура поверхностного слоя грунта в прибрежье Рыбинского водохранилища в районе пос. Борок достигала в январе $-4,5^{\circ}$, а в феврале даже -11° . Естественно, что при таком суровом температурном режиме моллюски могли выживать только в достаточно хорошо защищенных отмершей растительностью и снегом микроучастках. Действительно, весной 1971 г. на ровных участках прибрежья живых моллюсков обнаружено не было. Последние встречались только в углублениях рельефа (канавках, ямах) и под кустами, т. е. в местах, где скапливались отмершая растительность и снег.

Наблюдения над фауной осыхающего прибрежья и, в том числе, над моллюсками проводились и ранее, но в условиях обычного гидрологического и метеорологического режимов. Весной 1960 г. в районе пос. Борок изучалась перезимовавшая бентофауна и эпифауна затопленных коряг и деревьев [9]. Отмечен незначительный отход моллюсков за время зимовки. Так, отход *Pisidium* (вероятно, *P. obtusale*) в обсохшем, а затем промерзшем прибрежье составлял около 10%, очень незначителен был он в эпифауне затопленных и замерзших в период ледостава деревьев. Только дрейссена, вообще не выносящая безводного существования, погибла полностью. В бентофауне грунта, замерзшего в январе, отхода моллюсков практически не было.

Мы исследовали моллюсков в 1971—1973 гг. при исключительно неблагоприятных для фауны прибрежья гидрологических и метеорологических условиях. Верхний горизонт прибрежья (рис. 1) не заливается почти 3 года, и в мае 1973 г. здесь была обнаружена совсем не соответствующая прибрежью растительность: одуванчик, крапива, черника и земляника.

Крайне низкая численность моллюсков на незащищенных участках прибрежья или их отсутствие могут быть результатом не только суровых условий зимовки, но и выедания птицами, поэтому судить о величине отхода моллюсков из-за неблагоприятных условий крайне затруднительно. После спада воды наблюдалась масса расклеванных воронами молодых беззубок. Правда беззубки и дрейссена не выносят сколько-нибудь длительного безводного существования, но и другие моллюски, переносящие пересыхание, также выедаются птицами.

Как уже сообщалось, после малоснежной зимы 1970—1971 гг. весной на ровных и не защищенных участках прибрежья живых моллюсков обнаружено не было, а в отдельных защищенных микроучастках их было крайне мало. Чтобы иметь более полное представление о выживаемости моллюсков, в мае 1971 г. был обследован небольшой защищенный деревьями прудик в примы-



Рис. 1. Схема вертикального расчленения Рыбинского водохранилища в районе защищенного побережья.

1 — осоки, 2 — полевица, 3 — жерушник, 4 — частуха, 5 — ежеголовник, 6 — омежник, 7—8 — рдесты.

кающей к побережью части парка. В результате малоснежной зимы он весной остался незалитым. 3 и 10 мая были собраны пробы грунта с площади 0.25 м². Были обнаружены как живые, так и раковины погибших моллюсков. Оживление происходило очень быстро. Многие моллюски, попав в воду, оживали в течение часа. Крупные *Viviparus contectus* при оживлении немедленно приступали к отрождению молоди. Водоем к моменту наблюдения находился без воды 9 мес.

Кроме указанных в табл. 1 моллюсков были обнаружены не вошедшие в учет крупные створки погибших *Musculium lacustre* и их живая молодежь.

Таблица 1

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков в примыкающем к побережью осушем пруду по сборам 3 и 10 мая 1971 г.

Вид	Живые		Раковины отмерших	
	экз./м ²	%	экз./м ²	%
<i>Lymnaea stagnalis</i>	0	0	36	100
<i>Radix pereger</i>	0	0	8	100
<i>Planorbis planorbis</i>	136	40	204	60
<i>Coretus corneus</i>	20	17	100	83
<i>Anisus vortex</i>	24	30	68	70
<i>Bathymorphalus contortus</i>	324	38	520	62
<i>Viviparus contectus</i>	4	100	0	0
<i>V. contectus</i> juv. (отродились при оживлении)	88	100	0	0
<i>Pisidium obtusale</i>	9400	49	9700	51

Вычисленный процент отхода дает лишь ориентировочное представление о действительном отходе за данный промежуток времени. Раковины моллюсков сохраняются достаточно долго. По степени сохранности раковины (визуально) можно лишь приблизительно судить о времени гибели моллюска.

Зима 1971—1972 гг. также была малоснежной. В апреле 1972 г. исследования велись непосредственно в осохшем прибрежье. Сборы проводились, главным образом, в области верхнего горизонта, где при уровне, соответствующем НПГ (рис. 1, 2), глубины в верхнем поясе (ст. 1) достигают 30 см, в среднем (ст. 2) доходят до 70 см и в нижнем (ст. 3) до 110 см.

Весной 1972 г. остались совершенно сухими не только верхний горизонт, но и нижний, где на ст. 4 также были произведены сборы осохшего грунта. В области верхнего пояса между 1-й и 2-й постоянными станциями в торфянистом задернованном грунте на глубине до 10 см было обнаружено скопление *Pisidium casertanum*, на поверхности грунта под остатками растительности присутствовали *Pisidium obtusale* и брюхоногие моллюски. Этот участок оставался без воды около 20 мес.

В данном микроучастке доминирующее положение занимал *Pisidium casertanum* (табл. 2). Однако почвенные скопления *P. casertanum* в районе пос. Борок крайне редки и, несмотря на многолетние работы, в районе побережья нам не удавалось их обнаружить ни до, ни после описанного случая. Брюхоногие мол-

Таблица 2

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков на ровном участке верхнего пояса на торфянистом задернованном омежником грунте (между 1 и 2 ст.) 18 апреля 1972 г.

Вид	Живые		Раковины отмерших	
	экз./м²	%	экз./м²	%
<i>Radix lagotis</i>	16	50	16	50
<i>Galba palustris</i>	0	0	16	100
<i>Coretus corneus</i>	16	50	16	50
<i>Anisus vortex</i>	0	0	16	100
<i>Gyraulus albus</i>	0	0	16	100
<i>G. grebleri</i>	0	0	64	100
<i>Segmentina nitida</i>	0	0	16	100
<i>Physa fontinalis</i>	16	14	96	86
<i>Valvata pulchella</i>	128	73	48	27
<i>Bithynia tentaculata</i>	0	0	80	100
<i>B. leachi</i>	32	13	224	87
<i>Pisidium casertanum</i>	5200	96,7	176	3,3
<i>P. obtusale</i>	128	100	0	0



Волжский плес

▲ ст. 5

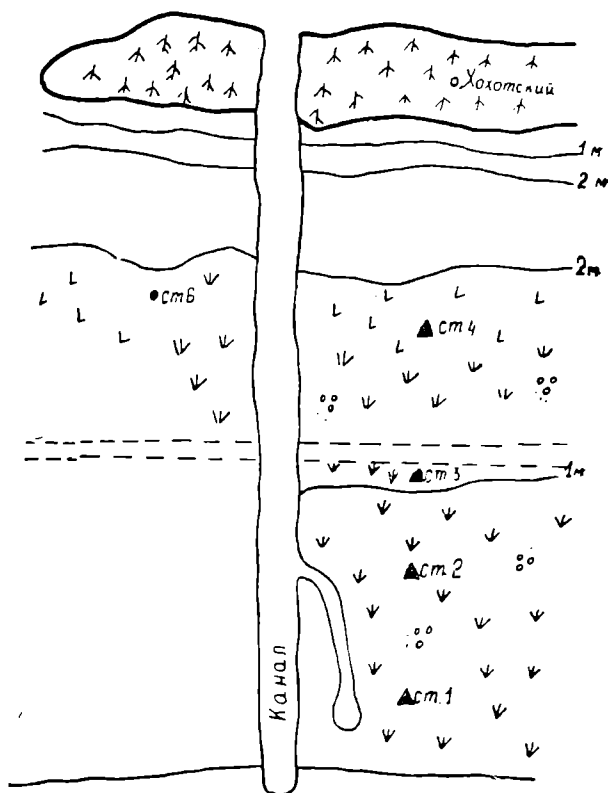


Рис. 2. Схема расположения станций в прибрежье у пос. Борок.

люски, за исключением *Valvata pulchella*, были малочисленны и судить о их выживаемости за 20 мес. безводного существования по единичным экземплярам затруднительно. Большую устойчивость к высыханию показала *V. pulchella*, а *P. casertanum* и *P. obtusale* просуществовали 20 мес. практически без отхода.

В яме с осохшим грунтом, расположенной в среднем поясе (ст. 2), брюхоногие моллюски были гораздо многочисленнее, чем на ровном участке.

Условия зимовки здесь из-за скопления снега были благоприятны, а грунт подвергался меньшему пересыханию, чем на ровном месте. Кроме того, безводный период здесь продолжался не 20, как в верхнем поясе, а несколько более 9 мес.

Моллюски всех видов хорошо перенесли 9-месячное высыхание. Наименьшую выживаемость (43%) показал *Lymnaea stagnalis* (табл. 3). Из литературных данных [13] известна сравнительно низкая устойчивость к высыханию у моллюсков этого вида и совершенная неспособность к длительному высыханию у *Radix ovata*. Однако близкий к последнему *R. auricularia* перенес длительное осыхание практически без отхода. Этот же автор указывает, что способность к перенесению высыхания может резко различаться не только у моллюсков близких видов, но даже между моллюсками различных популяций одной и той же внутривидовой группы. *Bithynia leachi* (как моллюск, более связанный с временными водоемами) показала большую устойчивость к безводному существованию, чем *B. tentaculata*, которая хуже переносит обезвоживание тканей тела [13].

В зоне нижнего пояса (ст. 3) материалы собирались на ровной площадке, в осохшей яме и около нее под кустом. Район находился без воды более 8 мес. На ровной площадке живых моллюсков не было, а встречались единичные раковины отмерших особей (табл. 4). В яме наблюдалось много живых моллюсков,

Таблица 3

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков в яме
в зоне среднего пояса 18 апреля 1972 г.

Вид	Живые		Раковины отмерших	
	экз./м²	%	экз./м²	%
<i>Lymnaea stagnalis</i>	144	43	192	57
<i>Radix auricularia</i>	192	100	0	0
<i>Coretus corneus</i>	208	87	32	13
<i>Viviparus contectus</i>	16	100	0	0
<i>Bithynia tentaculata</i>	176	79	48	21
<i>B. leachi</i>	592	95	32	5
<i>Sphaerium corneum</i>	96	67	48	33

Таблица 4

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков на ровной площадке,
в яме и под кустом на ст. 3 8/IV 1972 г.

Вид	Ровная площадка				Яма				Под кустом у ямы			
	живые		раковины отмерших		живые		раковины отмерших		живые		раковины отмерших	
	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%
<i>Radix auricularia</i>	—	—	—	—	432	82	96	18	—	—	—	—
<i>Planorbis planorbis</i>	—	—	—	—	0	0	16	100	—	—	—	—
<i>Coretus corneus</i>	0	0	16	100	—	—	—	—	0	0	16	100
<i>Anisus vortex</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	32	50	32	50
<i>Gyraulus albus</i>	—	—	—	—	0	0	80	100	16	50	16	50
<i>Valvata piscinalis</i>	—	—	—	—	272	100	—	—	—	—	—	—
<i>V. pulchella</i>	—	—	16	100	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Bithynia tentaculata</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	16	100	0	0
<i>Pisidium obtusale</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	32	100

относящихся к видам *Radix auricularia* и *Valvata piscinalis*. Как и на предыдущем участке (тоже в яме) *R. auricularia* и *V. piscinalis* хорошо перенесли безводное существование.

Под кустом у ямы были обнаружены единичные живые особи 3 видов: *Gyraulus albus*, *Anisus vortex*, *Bithynia tentaculata*.

В области нижнего горизонта (ст. 4) на ровной площадке из живых моллюсков были найдены только единичные особи *Valvata piscinalis* и раковины погибших *Dreissena polymorpha* и *Sphaerium solidum*, вообще не способных к безводному существованию.

Наблюдения 1971—1972 гг. показали, что 8—9-месячное осыхание хорошо переносят моллюски — обитатели временных водоемов и некоторые наиболее эвритопные моллюски из постоянных водоемов. При 20-месячном осыхании наблюдается значительный отход и ряда брюхоногих моллюсков. Легочные брюхоногие моллюски менее устойчивы к высыханию, чем приспособившиеся к жизни во временных водоемах переднежаберные моллюски. Например, *Valvata pulchella* хорошо перенесла 20-месячное осыхание. Из двустворчатых моллюсков хорошо переживают высыхание некоторые сферииды. *Pisidium casertanum* и *P. obtusale* 20 мес. безводной жизни пережили с очень небольшим отходом.

Наблюдения были продолжены весной 1973 г. Несмотря на то, что зима 1972—1973 гг. была несколько более снежной, чем 2 предыдущих зимы, верхний горизонт побережья остался не залитым. На май 1973 г. верхний пояс оставался не залитым в течение 34 мес., средний пояс — более 20, а нижний около 20 мес.

Несмотря на то, что район верхнего пояса не заливался около 34 мес., здесь в середине мая были обнаружены живые *Valvata piscinalis* и *V. pulchella* (табл. 5).

Таблица 5

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков в районе ст. 1 под кустом ивы 14 мая 1973г.

Вид	Живые		Раковины отмерших	
	экз./м ²	%	экз./м ²	%
<i>Coretus corneus</i>	0	0	16	100
<i>Planorbis planobris</i>	0	0	48	100
<i>Anisus vortex</i>	0	0	32	100
<i>Bathymophalus contortus</i>	0	0	96	100
<i>Valvata piscinalis</i>	80	62	48	38
<i>V. pulchella</i>	32	25	96	75
<i>Pisidium casertanum</i>	0	0	32	100
<i>P. obtusale</i>	0	0	80	100

Столь продолжительного безводного периода не вынесли даже такие хорошо приспособленные к высыханию моллюски, как *Planorbis planorbis* и *Pisidium obtusale* (табл. 6). Находящийся на поверхности грунта *Pisidium casertanum* также не выдержал 34-месячного осыхания. Почвенных скоплений этого моллюска обнаружено не было.

При помещении в воду 62% *Valvata piscinalis* ожило в течение часа. Живых *V. pulchella* было меньше (25%). *V. piscinalis* (широко распространенная и за пределами побережья) оказалась более устойчивой к высыханию, чем типичная для пересыхающих водоемов *V. pulchella*.

В зоне среднего пояса обследовались район ст. 2 и участок в 1 км к югу от этой станции. Из живых моллюсков были обнаружены только *Valvata piscinalis* и *Aplexa hypnorum*. Впрочем, последний вид вряд ли можно отнести к чисто водным моллюскам.

В последних числах мая во всех 3 участках были встречены затворки *V. piscinalis*, а живых *V. pulchella* обнаружено не было, хотя в одном из микроучастков раковины отмерших моллюсков этого вида были довольно многочисленны (табл. 6). В конце мая процент живых *V. piscinalis* сократился. В последних сборах оживали единичные особи, в то время как 14 мая в пробах в верхнем поясе, ожившие животные составляли 62%. В последних сборах некоторые вальваты оживали не за 1, а за 2—3 часа. Многие особи с сохранившимся телом и крышечками так и не ожили. Тело у них настолько пересохло, что не разложилось и даже сохранило характерную окраску.

Район нижнего пояса верхнего горизонта побережья обсох с начала августа 1971 г., т. е. оставался без воды более 20 мес. Однако живых моллюсков здесь было встречено меньше, чем в районе верхнего пояса, пересыхающего 34 мес. Возможно, кратковременные увлажнения прерывают анабиоз моллюсков и снижают их способность переносить дальнейшее пересыхание. Только в одном микроучастке под кустом ивы были обнаружены единичные живые особи *V. piscinalis* (табл. 7). Здесь и в прошлом 1972 г. на ровных участках живых моллюсков найдено не было.

Таким образом, самой устойчивой к длительному безводному существованию в побережье Рыбинского водохранилища оказалась *Valvata piscinalis*. Ранее отмечалась способность этого вида выдерживать длительное воздействие отрицательных температур [13]. В литорали Камского водохранилища *V. piscinalis* благополучно выдерживала длительное воздействие температуры около -1.5° .

Наши наблюдения еще раз подтвердили высокую способность моллюсков пересыхающих водоемов переносить длительное пересыхание водоема и зимовку без воды при отрицательных температурах грунта. Безводный период продолжительностью

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков в среднем поясе
верхнего горизонта по сборам 28 и 30 мая 1973 г.

Вид	Ст. 2 у куста нвы 28 мая				Ст. 2 у пня 28 мая				Ст. 2 у куста нвы в 1 км к югу			
	живые		раковины отмерших		живые		раковины отмерших		живые		раковины отмерших	
	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%
Anisus vortex	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	16	100
Gyraulus albus	0	0	16	100	0	0	16	100	—	—	—	—
Bathymphalus conforus	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	48	100
Aplexa hypnorum	16	100	0	0	—	—	—	—	0	0	32	100
Valvata piscinalis	16	14	96	86	16	100	0	0	16	8	192	92
V. pulchella	0	0	16	100	—	—	—	—	—	0	64	100
Bithynia tentaculata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	48	100
B. leachi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0	16	100
Pisidium obtusale	0	0	16	100	—	—	—	—	—	0	16	100

Наличие живых особей и раковин отмерших моллюсков в сборах 28 и 30 мая 1973 г. в нижнем поясе верхнего горизонта прибрежья

Вид	Ст. 3 под кустом ивы				Ровная площадка у пня в 50 м от ст. 3				Ровная площадка у магистральной канавы			
	живые		раковины отмерших		живые		раковины отмерших		живые		раковины отмерших	
	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%	экз./м²	%
<i>Anisus vortex</i>	0	0	32	100	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gyraulus albus</i>	0	0	32	100	0	0	16	100	—	—	—	—
<i>Aplexa hypnorum</i>	0	0	32	100	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Viviparus confectus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0	0	16	100
<i>Valvata piscinalis</i>	16	50	16	50	0	0	96	100	—	—	—	—
<i>V. pulchella</i>	—	—	—	—	0	0	16	100	—	—	—	—
<i>Musculium lacustre</i>	0	0	16	100	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pisidium obtusale</i>	0	0	16	100	—	—	—	—	—	—	—	—

8—9 мес. переносят большинство моллюсков пересыхающих водоемов. Многие моллюски выдерживали и 20-месячную засуху. Самой устойчивой к длительному (34 мес.) пересыханию оказалась *Valvata piscinalis*. Однако, дальнейшее осушение должно полностью уничтожить даже *V. piscinalis*. По-видимому, резерв ее живучести уже исчерпан.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакастов С. С. Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 42—56.
2. Граевский Э. Я. Холодостойкость пресноводных беспозвоночных. — Зоол. ж., 1948, т. 27, вып. 1, с. 17—26.
3. Грезе В. Н. Холодостойкость литоральной фауны Камского водохранилища и его биологическая продуктивность. — Зоол. ж., 1960, т. 39, вып. 12, с. 1761—1773.
4. Жадин В. И. К биологии моллюсков пересыхающих водоемов. — Русск. гидроб. ж., 1926, т. 5, вып. 2—3, с. 215—227.
5. Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.—Л., 1952, с. 376.
6. Зернов С. А. О зимовке водяных организмов во льду и мерзлой земле. — Русск. гидробиол. ж., 1928, т. 7, № 1—2, с. 1—8.
7. Козловская Л. С. Обитание пресноводных моллюсков из рода *Pisidium* в заболоченных лесных почвах. — Д. АН СССР, 1954, т. 95, № 6, с. 1321—1323.
8. Колпаков Е. В. О некоторых моллюсках в пересыхающих водоемах юго-востока Союза. — Раб. Волжск. биол. ст., 1929, т. 10, № 4, с. 149—158.
9. Луферов В. П. О пагоне прибрежья Рыбинского водохранилища. — В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., 1965, с. 151—154.
10. Митропольский В. И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculium lacustre* (Müller). В кн.: Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.—Л., 1965, с. 118—124.
11. Семерной В. П., Горлачев В. П. О пагоне Ивано-Арахлейских озер. — Изв. Забайк. филиал Геогр. о-ва СССР, 1969, т. 5, вып. 6, с. 146—151.
12. Шармина П. П. Зимовка водяных организмов в грунте промерзших бассейнов подо льдом без воды и в грунте высыхающих бассейнов, под снегом, безо льда и воды. — Русск. гидробиол. ж., 1929, т. 8, № 8—9, с. 218—222.
13. Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков, 1973. 200 с.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ХИРОНОМИД ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА в 1971—1972 гг.

Настоящая работа — продолжение начатого автором [1] изучения сезонной динамики численности, биомассы, видового состава личинок хирономид и их роли в биоценозах побережья.

Район исследования расположен в Волжском плесе водохранилища вблизи пос. Борок и защищен от сильных волнений островами Зеленым и Хохотка. К западу от о. Хохотка располагается мелководная прибрежная зона, которая в годы с низким уровнем почти полностью обсыхает.

Материал собирался на 5 стандартных станциях (1—5), установленных для изучения прибрежной зоны [2, 3] и на 2 дополнительных (6, 7), расположенных на слабо-затопленном песке. Станции 1—3 с глубинами до 1.1 м на задернованной почве с зарослями наземной и водной растительности обсохли в конце июля — начале августа, наблюдения проводились здесь до 19 июля — 9 августа. Ст. 4, 6, 7 (глубина 1.5—1.7 м) обсохли к началу октября. Ст. 5 располагалась на левом склоне русла Волги на сером песчанистом илу с глубиной более 6 м, относились к зоне постоянного затопления.

Сбор материала производился с мая по октябрь в 1971—1972 гг. один раз в 7—10 дней коробчатым дночерпателем системы Экмана-Берджа с площадью захвата $1/40 \text{ м}^2$ (2—3 подъема). Всего собрано и обработано 105 проб.

В сборах 1971 г. на всех станциях найдено 54 вида хирономид (табл. 1), относящихся к 3 подсемействам: Chironominae (33 вида), Orthoclaadiinae (16) и Tanypodinae (5). К постоянно встречающимся видам относятся: *Cryptochironomus redekei*, *C. supplicans*, *Chironomus plumosus*, *Polypedilum bicrenatum*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*, *Tanytarsus* ex gr. *gregarius*, *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* и виды рода *Procladius*. Из них массовыми были *Chironomus plumosus*, *Polypedilum bicrenatum*, *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*, *Tanytarsus* ex gr. *gregarius*, *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* и виды рода *Procladius*. Другие виды встречались редко и единично.

**Видовой состав личинок хирономид прибрежной зоны Борка
Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1971 и 1972 гг.**

№№ п.п.	Название видов	Встречаемость (в %)									
		1971 год							1972 год		
		стан- ция 1	стан- ция 2	стан- ция 3	стан- ция 4	стан- ция 5	стан- ция 6	стан- ция 7	станция 4	станция 5	
Подсем. Chironominae											
1	Cryptochironomus obreptans (Walk.) Pagast	0	0	0	0	0	0	6	0	0	0
2	C. redekei Krus.	0	0	0	96	0	27	75	66	0	0
3	C. supplikans Mg.	0	18	33	31	8	61	75	66	60	0
4	C. ex gr. conjugens K.	0	0	0	0	0	0	0	45	0	0
5	Chironomus plumosus L.	0	0	60	62	50	16	75	89	100	0
6	Harnischia curtilamellata (Maloch)	0	0	0	12	8	28	53	0	0	0
7	Cryptocladopelma viridula (Fabr.)	0	0	0	6	0	0	0	11	0	0
8	Einfeldia carbonaria Mg.	0	0	0	25	0	0	12	33	20	0
9	Endochironomus albipennis Mg.	0	9	33	12	0	11	0	33	0	0
10	E. impar Walk.	66	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	Glyptotendipes glaucus Mg.	0	0	20	12	0	0	17	0	0	0
12	G. gripekoveni K.	0	0	0	0	0	0	0	55	0	0
13	G. paripes Edw.	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0
14	G. varipes G.	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
15	Limnochironomus nervosus Staeg	0	0	66	6	0	0	11	33	20	0
16	L. pulsus Walk.	0	0	6	31	8	44	0	0	0	0
17	Lipiniella arenicola Shil.	0	0	0	6	0	28	65	0	0	0

№№ п.п.	Название видов	Встречаемость (в %)									
		1971 год							1972 год		
		стан- ция 1	стан- ция 2	стан- ция 3	стан- ция 4	стан- ция 5	стан- ция 6	стан- ция 7	станция 4	станция 5	
18	<i>Microtendipes pedellus</i> de Geer	0	9	26	0	0	5	0	0	0	
19	<i>Parachironomus arcuatus</i> G.	33	9	6	0	0	0	5	0	0	
20	<i>Leptochironomus tener</i> K.	0	0	0	0	33	11	12	0	0	
21	<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> Mall.	0	0	0	0	0	5	0	0	0	
22	<i>Pentapedilum exectum</i> K.	0	0	6	0	0	0	0	0	0	
23	<i>Polypedilum bicrenatum</i> K.	0	0	13	60	33	67	70	44	0	
24	<i>P. convictum</i> (Walk) Edw.	0	0	13	0	0	0	5	0	0	
25	<i>P. nubeculosum</i> Mg.	0	18	6	6	0	5	0	33	0	
26	<i>P. scalaenum</i> Schr.	0	0	0	26	0	16	29	11	20	
27	<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (K.) Shil.	0	0	0	40	8	78	75	67	0	
	Триба Tanytarsini										
28	<i>Cladotanytarsus</i> ex gr. <i>manicus</i> v. d. Wulp.	0	0	20	62	8	72	94	78	0	
29	<i>Paratanytarsus</i> sp.	0	0	20	0	0	0	0	0	0	
30	<i>Stempellina almi</i> Br.	0	0	0	6	0	5	5	0	0	
31	<i>Stempellinella minor</i> Edw.	0	0	0	0	0	11	5	0	0	
32	<i>Tanytarsus</i> ex gr. <i>gregarius</i> (K.) Edw.	0	0	20	63	0	72	71	22	0	
33	<i>T. lestaei</i> G.	0	0	0	0	0	5	5	0	0	
	Подсем. Orthocladiinae										
34	<i>Acricotopus lucidus</i> Staeg.	0	0	13	0	0	0	0	0	0	
35	<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	0	0	5	0	0	0	0	0	0	

№№ п.п.	Название видов	Встречаемость (в %)									
		1971 год							1972 год		
		стан- ция 1	стан- ция 2	стан- ция 3	стан- ция 4	стан- ция 5	стан- ция 6	стан- ция 7	станция 4	станция 5	
36	<i>Cricotopus algarum</i> K.	0	9	33	0	0	0	0	0	0	0
37	<i>C. sylvestris</i> Fabr.	0	18	26	20	8	33	35	0	0	0
38	<i>Microcricotopus bicolor</i> Zett.	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
39	<i>Bryophaenocladus</i> sp.	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
40	<i>Limnophyes prolongatus</i> K.	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
41	<i>Limnophyes</i> sp.	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
42	<i>Orthocladus consobrinus</i> Holmgr.	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0
43	<i>Orthocladus</i> sp.	0	0	0	0	0	22	12	0	0	0
44	<i>Parakiefferiella bathophila</i> K.	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0
45	<i>Parasmittia</i> sp.	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0
46	<i>Pseudosmittia</i> sp.	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0
47	<i>Pothastia campestris</i> Edw.	0	0	0	0	0	39	5	0	0	0
48	<i>Psectrocladius</i> ex gr. <i>psilopterus</i> K.	0	36	40	40	8	67	65	54	0	0
49	<i>P. simulans</i> Joh. Подсем. Tanypodinae	0	0	0	0	0	5	5	0	0	0
50	<i>Ablabesmyia monilis</i> L.	0	29	53	6	0	0	5	11	0	0
51	<i>Anatopynia plumipes</i> Fries.	0	0	6	6	0	0	0	0	0	0
52	<i>Procladius choreus</i> , <i>P. nigriventris</i> K.	0	36	53	60	91	38	29	55	60	0
53	<i>P. ferrugineus</i> K.	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
54	<i>Psilotanypus imicola</i> K.	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0
Всего на каждой станции видов		3	13	25	25	11	30	26	18	6	6

Наиболее богатыми по количеству найденных видов были ст. 6, 7, наиболее бедной ст. 5.

Наибольшее количество видов было зарегистрировано в июне—июле, наименьшее — в мае и августе.

На ст. 1 наблюдения проводились только в первой половине мая, так как эта станция не была затоплена. Здесь во влажном грунте были найдены *Endocbironomus albipennis*, *Microtendipes pedellus* младшего возраста и из почвенных хирономид *Parasmittia* sp. Их численность достигала 120—130 экз/м², а биомасса 0.05—0.06 г/м².

На ст. 2 (рис. 1) в мае были обнаружены единичные особи амфиотических хирономид (*Limnophyes* sp. и *Pseudosmittia* sp.).

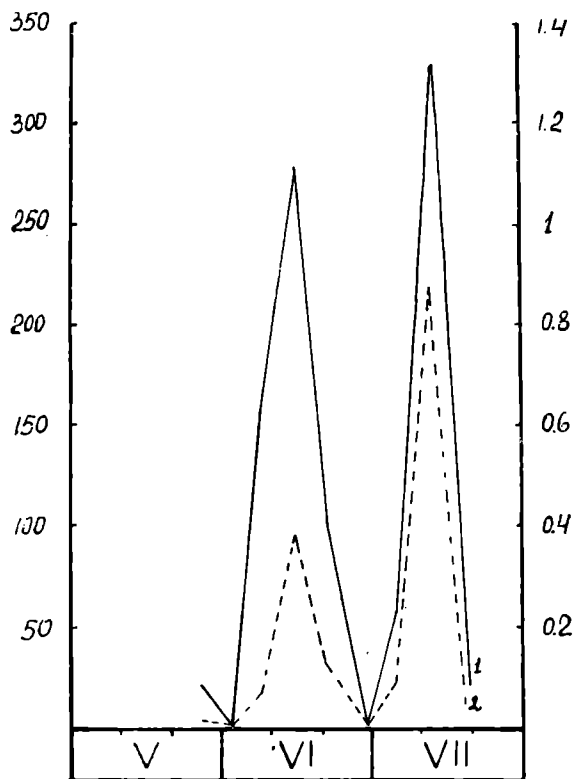


Рис. 1. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 2.

По оси ординат слева — численность, экз/м²; справа — биомасса г/м²; по оси абсцисс — дата.

После затопления к середине июня преобладали фитофильные виды: *Endochironomus albipennis*, *Cricotopus silvestris*, *Psectrocladius* ex. gr. *psilopterus* и *Ablabesmyia monilis*. Их численность достигала почти 300 экз/м². В конце этого же месяца численность упала до нуля; вероятно, в этот период у ранее встречавшихся видов прошел вылет. В первой декаде июля численность личинок вновь стала возрастать и к середине месяца достигла 340 экз/м², но доминировали *Cryptochironomus suppicans* и виды рода *Procladius*. Встречались единично *Parachironomus arcuatus*, *Microtendipes pedellus* и *Polypedilum pubeculosum*. Через неделю численность снизилась до 20 экз/м²; уровень воды понизился и станция обсохла. За весь период наблюдений биомасса не превышала 1 г/м².

На ст. 3 (рис. 2) хирономиды обнаружены в начале второй декады мая. Найдены единично *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Polypedilum bicrenatum*, *P. convictum*, *Cricotopus silvestris*, *Ablabesmyia monilis* и виды рода *Procladius*. Их численность к началу июня возросла до 1080 экз/м², с биомассой 0.76 г/м², а в середине месяца достигла максимума 4600 экз/м² при биомассе 4.40 г/м². В этот период преобладали личинки IV возраста со вздутыми грудками и куколки *Polypedilum bicrenatum*, *Cricotopus silvestris* и *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus*, составлявшие 85% и 81% от общей численности и биомассы хирономид соответственно. Через неделю количество личинок резко снизилось (840 экз/м²) в связи с вылетом имаго. В конце июня численность вновь возросла до 3200 экз/м², а биомасса достигла максимума — 7.94 г/м². В это время преобладал *Chironomus plumosus* (720 экз/м²) III и единично IV возраста, на долю которого приходилось более 50% биомассы. Встречались также в значительном количестве личинки старшего возраста и предкуколки *Polypedilum bicrenatum* и *Ablabesmyia monilis*. Вылет этих видов в начале июля привел к снижению численности (500 экз/м²) и биомассы (1.6 г/м²).

Во второй декаде июля численность и биомасса личинок хирономид несколько возросла (900 экз/м²), 4.4 г/м², затем постепенно снизилась и в конце первой декады августа перед обсыханием станции была минимальной (100 экз/м², 0.09 г/м²). В этот период основу биомассы по-прежнему составляли личинки *Chironomus plumosus*. В значительном количестве встречались виды рода *Procladius*, другие были единичны, мелких размеров или младшего возраста второй генерации.

Таким образом, наибольшая численность и биомасса хирономид на ст. 3 наблюдалась в середине и конце июня.

На тлупоководной ст. 4 динамика численности и биомассы хирономид была несколько иной (рис. 3). В мае встречался единично *Polypedilum bicrenatum*, видимо, перезимовавший в грунте. В начале июня появились зрелые личинки и предкуколки *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus* личинки *Einfeldia carbonaria*,

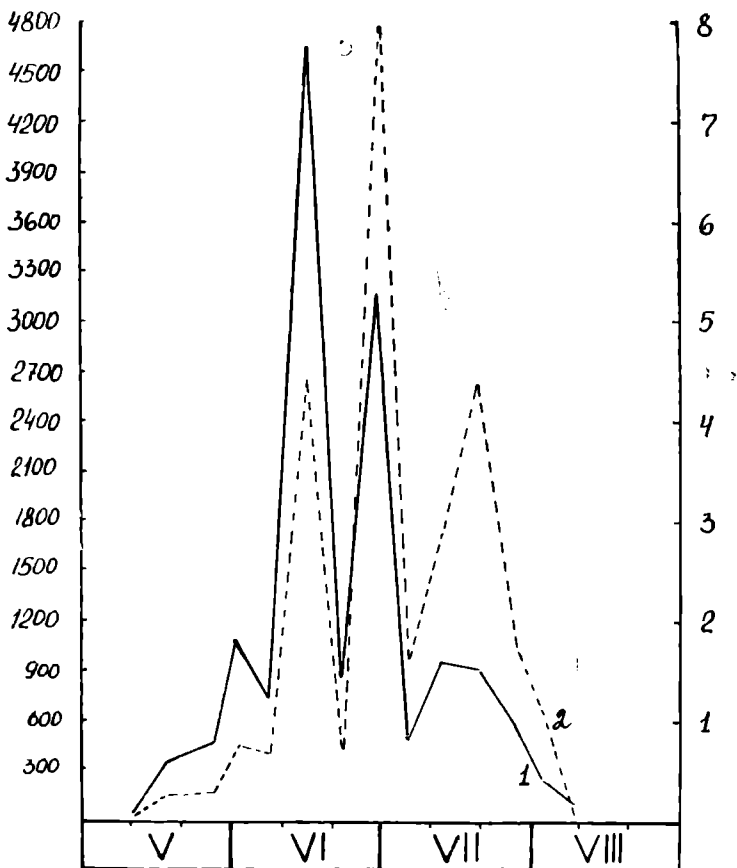


Рис. 2. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 3. Обозначения те же, что на рис. 1

Glyptotendipes glaucus, *Cricotopus silvestris*, *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus*, *Polypedilum bicrenatum* и виды рода *Procladius* III и IV возраста (до 600 экз./м²). Через неделю число видов возросло, а численность личинок увеличилась до 900 экз./м², при биомассе 0.9 г/м². Во второй декаде июня наблюдалось снижение численности (до 300 экз./м²) в результате вылета *Cladotanytarsus* ex gr. *taucus* и *Polypedilum bicrenatum*. В конце июня численность и биомасса вновь резко возросли и достигли максимума— 4500 экз./м² и 9.4 г/м². В это время найдены в большом количестве

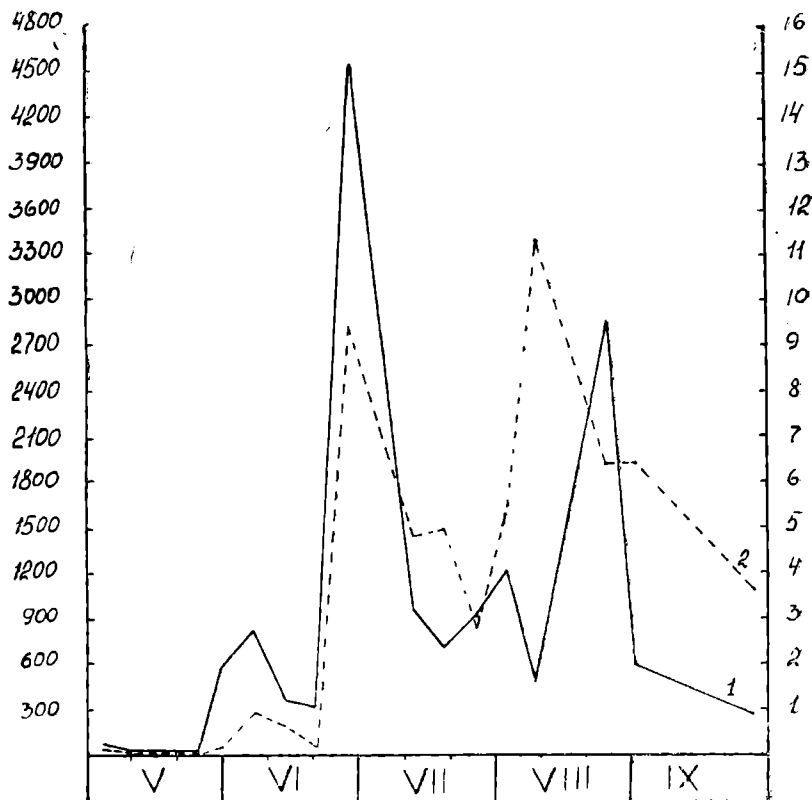


Рис. 3. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 4. Обозначения те же, что на рис. 1.

ве (свыше 3000 экз./м²) личинки *Chironomus plumosus*. II, III и единично IV возраста. Ранее личинки мотыля, как и на ст. 3, не встречались. Из других видов преобладали зрелые личинки *Psectrocladius* ex gr. *psilopterus* (450 экз./м²) и *Cladotanytarsus* ex gr. *manus* (550 экз./м²). Во второй декаде июля численность личинок заметно снизилась в результате вылета этих форм, а также частично *Chironomus plumosus*. В первой декаде августа численность личинок еще более уменьшилась (480 экз./м²), а биомасса достигла максимума — 11.3 г/м², за счет крупных личинок мотыля. В третьей декаде месяца биомасса упала почти вдвое, но численность возросла (2860 экз./м²) главным образом за счет подрастающей молодежи личинок новой

генерации *Chironomus plumosus*. Появление их в большом количестве (1560 экз./м²) — следствие вылета, происходившего в третьей декаде июля — начале августа. В сентябре отмечалось заметное снижение численности и биомассы до 260 экз./м² и 3.66 г/м². Видовой состав хирономид очень обеднел. Доминировали, по-прежнему, личинки мотыля. Единично встречались *Cryptochironomus redekei*, *Endochironomus albipennis*, *Polypedilum bicrenatum* и *Stictochironomus crassiforceps*.

Таким образом, на ст. 4 отмечались 2 максимума численности и биомассы: 1-й в конце июня, 2-й — в августе.

Динамика численности и биомассы хирономид на ст. 6 и 7 сходны (рис. 4, 5): с июня численность увеличивается; ее максимум приходится на июль (2000 экз./м²—ст. 6, 870 экз./м²—ст. 7) и август (3200 экз./м²—ст. 6, 1700 экз./м²—ст. 7); к осени численность снижается до 130—330 экз./м². Поскольку на ст. 6 и 7

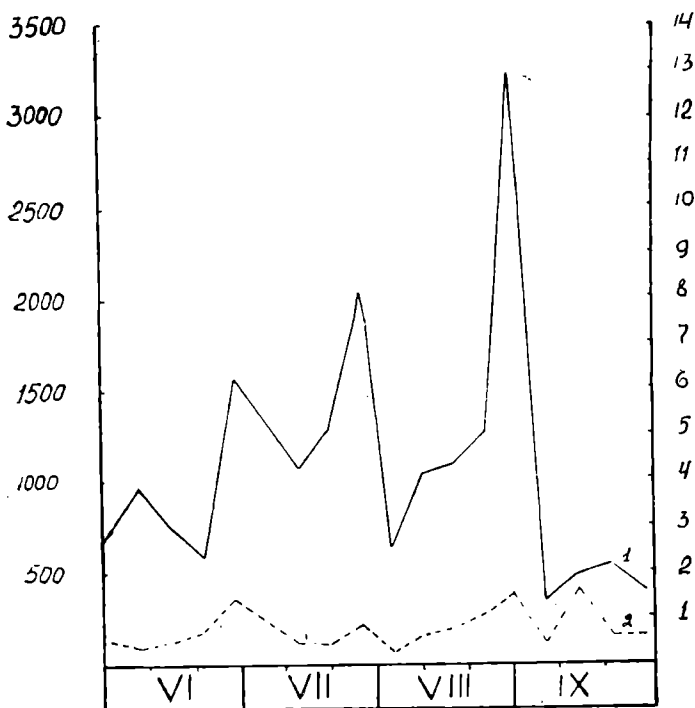


Рис. 4. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 6. Обозначения те же, что на рис. 1.

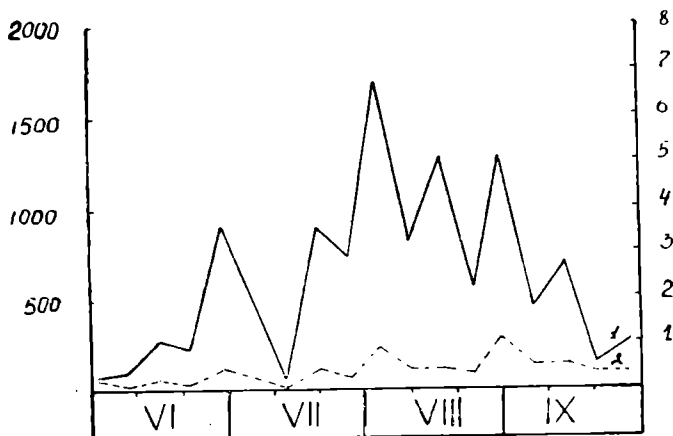


Рис. 5. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 7. Обозначения те же, что на рис. 1.

встречались преимущественно личинки видов мелкого размера (*Tanytarsus ex gr. gregarius*, *Cladotanytarsus ex gr. mancus*, *Polypedilum bicrenatum*, *Stictochironomus crassiforceps* и *Psectrocladius ex gr. psilopterus*), то их биомасса была очень низкой и держалась в течение всего сезона приблизительно на одном уровне — 0.4—1.5 г/м² (ст. 6) и 0.2—1.1 г/м² (ст. 7). Вылет массовых видов начинался с первой половины июня и происходил в течение всего лета. *Cladotanytarsus ex gr. mancus* и *Tanytarsus ex gr. gregarius* имеют очень растянутый вылет, при котором, по-видимому, одна генерация накладывается на другую. Куколки этих форм встречались с первой декады июня по вторую половину сентября. *Polypedilum bicrenatum* и *Psectrocladius ex gr. psilopterus*, судя по куколкам, имеют 2 генерации: в июне и августе.

Ст. 5 значительно отличалась от других участков наблюдений бедностью видового состава и низкой численностью (рис. 6) хирономид. В первые 2 декады июня численность и биомасса были очень низкими (до 80 экз./м² и 0.1 г/м²). В этот период найдены единично *Limnochironomus pulsus*, *Polypedilum bicrenatum* и виды рода *Procladius*. В конце месяца численность возросла до 360 экз./м², биомасса до 0.6 г/м². При этом видовой состав хирономид почти не изменился. Преобладали зрелые личинки и куколки *Polypedilum bicrenatum* и *Procladius choreus*. Встречались единично *Cryptochironomus supplicans*, *Harnischia curtila-*

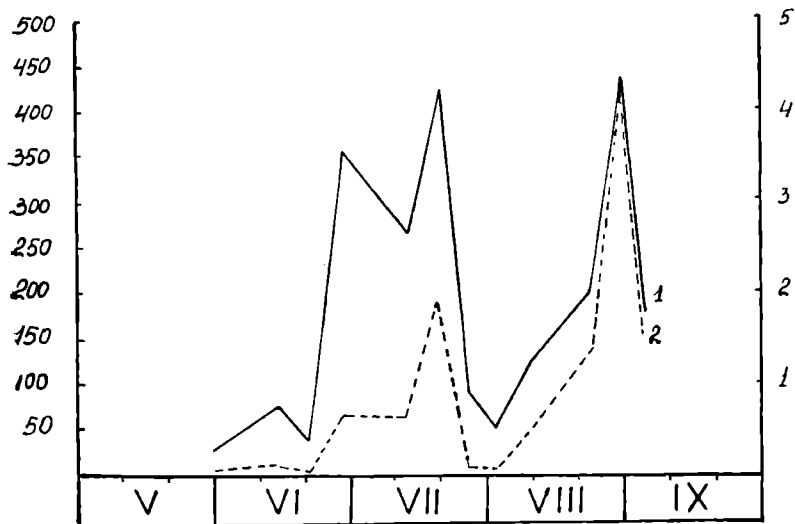


Рис. 6. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 5. Обозначения те же, что на рис. 1.

mellata и *Parachironomus tener*. В конце второй декады июля численность личинок увеличилась незначительно (420 экз./м²), но биомасса сильно возросла (1.9 г/м²), была в 3 раза выше, чем в конце июня. В это время найдены личинки IV возраста и куколки *Chironomus plumosus*, составлявшие 98% биомассы. В конце июля — начале августа наблюдалось резкое снижение численности и биомассы (50 экз./м², 0.08 г/м²), за счет вылета мотыля и преобладания видов мелких размеров.

В конце августа численность и биомасса (440 экз./м², 4.4 г/м²) возросли снова, в биоценозе преобладал *Chironomus plumosus* — новой генерации.

Таким образом, сезонная динамика численности и биомассы хирономид на ст. 5 характеризовалась 2 максимумами: во второй половине июля и конце августа.

Роль хирономид в прибрежных биоценозах в общем была очень значительна, хотя и неодинакова на разных станциях. Используя данные по бентосу, полученные В. П. Семерным и В. И. Митропольским [2, 4], можно показать роль хирономид в общей биомассе бентоса на ст. 4, где проводились наиболее длительные наблюдения. Роль хирономид здесь (рис. 7) в биомассе сначала (в мае) была невелика, с июня, они преобладали, в ав-

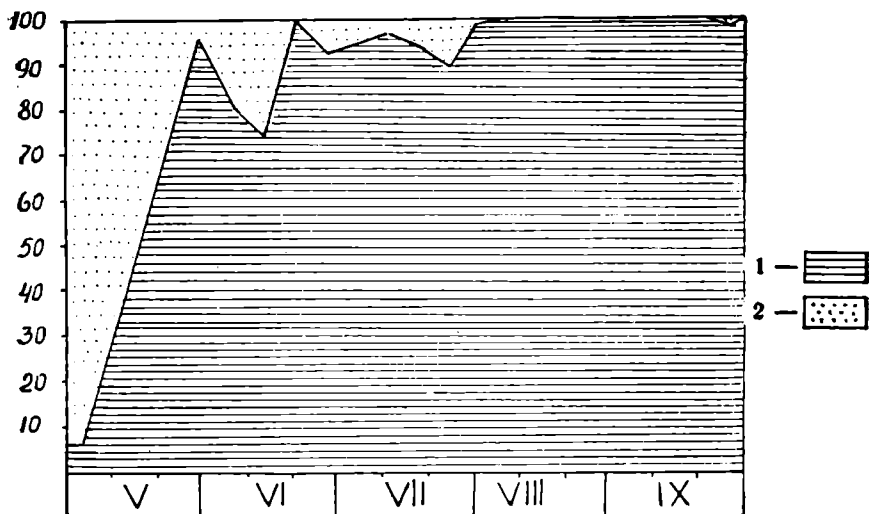


Рис. 7. Сезонная динамика биомассы хирономид и остальных групп бентоса на ст. 4.

По оси ординат — биомасса, %; по оси абсцисс — дата.
1 — хирономиды, 2 — остальные группы бентоса.

густе—сентябре временами были единственными представителями бентоса.

В 1972 г. уровень воды в водохранилище был значительно ниже, чем в предыдущем. Большая часть прибрежной зоны совсем не заливалась. Мелководные станции 1971 г. (1—3) оказались на суше и покрылись плотной дерновиной из наземной растительности. Поэтому наблюдения проводились только на ст. 4, 5, находившихся в пределах зоны затопления. Глубины на них были несколько меньше, чем в предыдущем году (ст. 4—до 1 м, ст. 5—до 5 м).

В 1972 г. на ст. 4, 5 найдено 18 видов хирономид, т. е. почти в 2 раза меньше, чем в 1971 г. Наиболее постоянно встречающимися и массовыми видами были те же, что и ранее (*Cryptochironomus redekei*, *Chironomus plumosus*, *Cladotanytarsus ex gr. mancus*, *Psectrocladius ex gr. psiloperus* и виды рода *Procladius*).

Сезонная динамика численности и биомассы хирономид на ст. 4 (рис. 8) в общем сходна с той, которая наблюдалась в 1971 году.

С мая по вторую половину июня численность и биомасса личинок была низка. Преобладали виды мелких размеров: *Polypedium bicrenatum*, *Cladotanytarsus ex gr. mancus*, *Psectrocladius ex gr. psiloperus*, *Stictochironomus crassiforceps* и виды рода *Procladius*. Со второй половины июня и до конца наблюде-

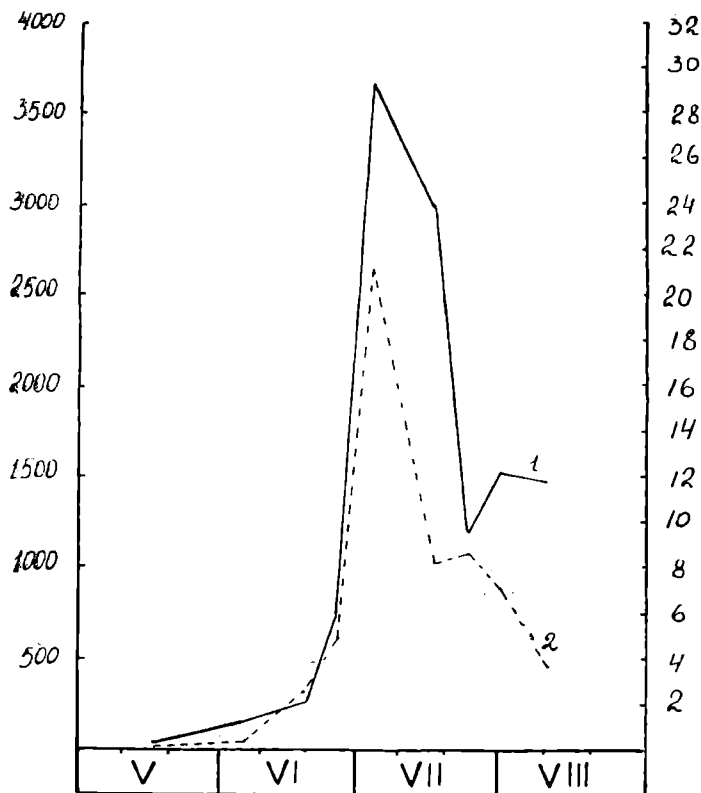


Рис. 8. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 4 в 1972 г. Обозначения те же, что на рис. 1.

ний преобладали личинки *Chironomus plumosus*. На их долю приходилось 80—90% биомассы. Другие виды встречались редко и единично. Отмечавшийся в начале июля наибольший подъем биомассы (21 т/м²) был почти в 2 раза выше, чем в это же время в 1971 г.

Таким образом, на ст. 4 наблюдался лишь I максимум численности и биомассы — в начале июля.

На ст. 5 найдено 6 видов. Из них чаще всего встречались личинки *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus supplicans* и *Procladius choreus*. 3 вида: *Einfeldia carbonaria*, *Polypedilum bicenatum* и *Limnochironomus nervosus* встречались редко и единично.

Динамика численности и биомассы личинок (рис. 9) в мае—июне была иной, чем в предшествующем сезоне, а в июле сходной. Так в середине мая численность личинок достигала 560 экз./м², а биомасса 8.08 г/м². В это время преобладали крупные (15—20 мм) личинки *Chironomus plumosus*, составлявшие 82% от общей биомассы хирономид. Через неделю численность возросла до 880 экз./м², но биомасса снизилась до 0,6 г/м², так как количество мотыля благодаря вылету сильно сократилось, а в биоценозе преобладали виды мелких размеров. К 12 июня видовой состав хирономид обеднел, численность заметно уменьшилась и в конце месяца была минимальной — 60 экз./м². В последних числах июня численность вновь возросла до 300 экз./м², а биомасса до 3.76 г/м², преимущественно за счет личинок *Chironomus plumosus* III и IV возраста второй генерации.

Таким образом в 1971—1972 гг. в прибрежной зоне Волж-

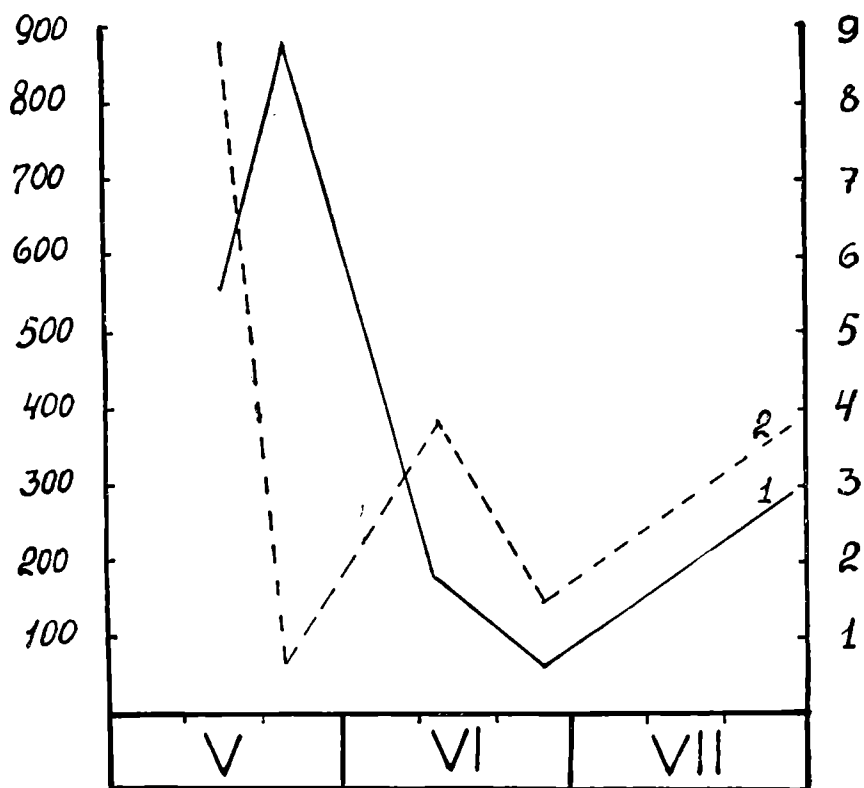


Рис. 9. Сезонная динамика численности (1) и биомассы (2) личинок хирономид на ст. 5 в 1972 г. Обозначения те же, что на рис. 1.

ского плеса Рыбинского водохранилища найдено 54 формы хирономид, 10 видов встречались почти постоянно, 6 были массовыми. Личинки хирономид преобладали по биомассе в прибрежных биоценозах в июне—сентябре, в мае, большая часть биомассы приходилась на другие группы бентоса. Численность и биомасса хирономид была наибольшей в закрытой части побережья. Она значительно колебалась в течение сезона, однако отмечены два максимума в конце июня—начале июля и в августе, что, вероятно, связано с дициклическим развитием массовых видов хирономид. Средние величины биомассы хирономид прибрежной зоны были приблизительно такие же, как и в 1970 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зеленцов Н. И. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1970 г. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги М. — Рыбинск, 1974, с. 199—209.
2. Митропольский В. И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища. — Наст. кн.
3. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ верхней Волги. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976, с. 3—12.
4. Семерной В. П. и Митропольский В. И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища. — Наст. кн.

ЗООБЕНТОС ПРИБРЕЖНЫХ МЕЛКОВОДИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

Рыбинское водохранилище представляет собой огромный мелководный водоем с средней глубиной около 5,6 м. При общей площади 4550 км² около 40% или более 1800 км² составляет зона временного затопления. Эта площадь зависит от величины периодической ежегодной «сработки» уровня и в отдельные годы достигает 60% всей акватории водохранилища. Чаще всего основное понижение уровня приходится на осенне-зимний период, но в отдельные годы уровень начинает падать уже с июня—июля. Раннее падение уровня создает крайне неблагоприятные условия для жизни гидробионтов в зоне временного затопления. Прибрежные мелководья, обычно населенные чрезвычайно разнообразной и часто обильной фауной, оказываются в условиях обсыхания от 6—7 мес. до нескольких лет. В длительные периоды обнажения грунтов наблюдается массовая или почти полная гибель гидробионтов. Короткое обнажение создает эффект «летования» и повышает продуктивность мелководий. Длительное осыхание мелководий выключает их из общей жизни водохранилища. Остаются неиспользованные рыбой прекрасные нерестилища и нагульные участки зарастающего мелководья. При ранней сработке уровня кроме гибели фауны беспозвоночных может наблюдаться и гибель молоди рыб.

В 1971—1973 гг. низкий уровень (рис. 1) привел к катастрофической гибели фауны наиболее продуктивных площадей защищенного побережья. Огромная площадь около 250 тыс. га совершенно выпала из сферы биологического продуцирования в водохранилище. Правда, на значительной части этой площади шло накопление растительной органики за счет наземной флоры, послужившей богатым кормовым материалом для микроорганизмов и остальной фауны в последующий год с высоким уровнем.

Изучение зообентоса побережья всего Рыбинского водохранилища проводилось в 1971—1972 гг. по программе комплексного гидробиологического обследования мелководий с целью определения их роли в продуктивности водоема. Кроме того с

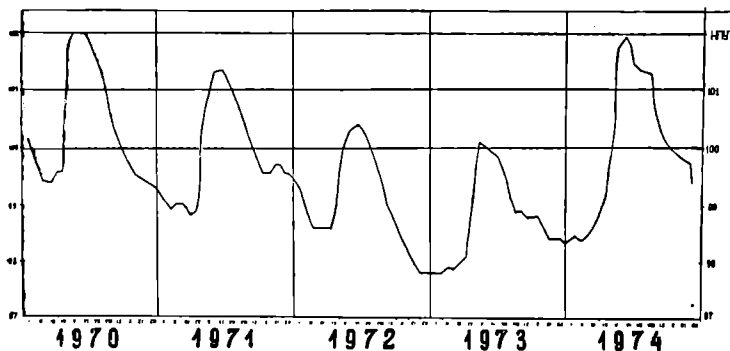


Рис. 1. Кривая изменения уровня Рыбинского водохранилища в 1970—1974 гг.

1971 по 1975 гг. велись регулярные наблюдения на стационарных станциях в защищенном побережье в районе пос. Борок. Поскольку в 1971—1973 гг. уровень водохранилища был чрезвычайно низким, то основным результатом работы по зообентосу оказалось описание постепенного отмирания донной фауны мелководий. В 1974 г. уровень Рыбинского водохранилища к концу мая достиг проектной отметки, в результате чего оказалось залитым все побережье вплоть до верхнего пояса верхнего горизонта. Верхний пояс не заливался 46 мес., а средний и нижний пояса верхнего горизонта около 3 лет. Если весной 1971 г. фауна была обильной и разнообразной, то к 1973 г. и особенно к 1974 г. она почти полностью погибла и могла сохраниться частично лишь в состоянии покоящихся стадий.

С мая 1974 г. началось новое формирование гидрофауны мелководий, второе «детство» водохранилища. 1975 г. опять оказался маловодным и дальнейшее развитие фауны было приостановлено.

О начальном периоде формирования фауны побережья после сооружения Рыбинского водохранилища сведений не имеется. После основного наполнения водохранилища фауна его изучалась с 1946 г. И. Ф. Овчинниковым [19]. Им приводятся данные о лучшей выживаемости животных в грунтах с высокой влагоемкостью, где они легче переносят осыхание и промерзание.

Подробные исследования фауны побережья проводились в 1953—1954 гг. в Волжском плесе под руководством Ф. Д. Мордухай-Болтовского [18]. Изучались фитофильные, планктонные и донные сообщества. Было установлено, что летнее пересыхание для многих групп организмов губительнее зимнего промерзания. Была показана зависимость состава и обилия фауны от уровня воды в водохранилище. Отмечалась гибель значительной части фауны побережья в маловодном 1954 г., но

несмотря на это ее фаунистический состав и биомасса все же оставались разнообразнее и обильнее фауны грунтов открытого водохранилища. В это же время исследовалась фауна прибрежной зоны в Моложском плесе Дарвинским заповедником (В. Ф. Фенюк, рукопись). В 1956—1957 гг. проводились наблюдения над фауной отмирающей растительности в Волжском плесе в районе пос. Борок [26]. В последующие годы велись исследования по биологии и экологии отдельных видов и групп беспозвоночных прибрежной зоны. Итоги наблюдений над зоопланктоном, бентосом и фауной зарослей, проводившихся в 1953—1962 гг., приводятся в недавно вышедшей работе Ф. Д. Мордухай-Болтовского [17]. Недостаток сведений по отдельным группам (например, олигохетам) и бентосу различных участков мелководий, а также изменения в характере зоны временного затопления, произошедшие за последние 20 лет, побудили нас вновь заняться изучением прибрежной донной фауны.

Если в начальный период формирования водохранилища значительные площади мелководий были заняты затопленными лесами и залитыми пашнями, то к настоящему времени затопленные леса в основном исчезли, а там, где еще сохранились, лесная почва перекрыта песками слоем до 10—15 см. Почвы лугов и пашен переработаны и в значительной степени перекрыты илами и илистыми песками [7]. Произошло нивелирование мелководий, основная часть которых занята обнаженными песчанистыми и супесчанистыми почвами и вторичными пылеватými и мелкими подвижными песками [6]. Только в верхнем горизонте защищенных от волнобоя участков побережья, где обильно развивается водная, земноводная и наземная растительность, грунты сохраняют свою структуру. Здесь постоянно отлагается масса растительной органики, пополняющей запас биогенов в водохранилище. Однако большая часть побережья не защищена от действия ветровых волнений и в результате размыва берегов почвы потеряли свою структуру и образовали песчанистые пляжи.

В 1971—1972 гг. во время проведения комплексного гидробиологического исследования побережья Рыбинского водохранилища производились сборы макрозообентоса на 45 станциях, расположенных по всему побережью с учетом наиболее важных типов мелководий по классификации Ф. Д. Мордухай-Болтовского [17]; защищенного и открытого, а вместе с тем различных биотопов (грунтов) (рис. 2). Полученные данные сравнивались с данными по глубоководным станциям.

Зообентос собирался усовершенствованной моделью коробочного дночерпателя типа Экмана-Берджа с площадью захвата $1/25$ или $1/40$ м², а на станциях в районе пос. Борок, также и трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского. Грунт промывался через сито из газа № 23, остаток фиксировался

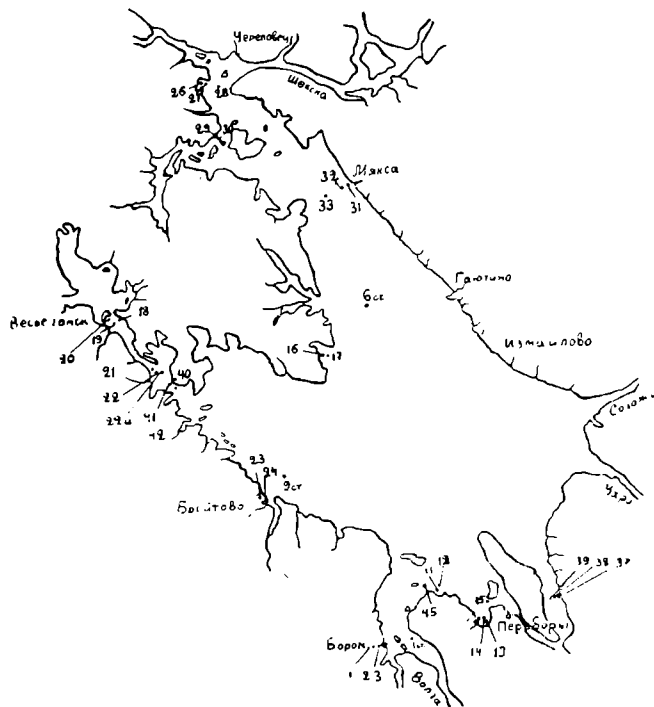


Рис. 2. Карта-схема расположения станций в 1971—1972 гг.

10%-м формалином. Если предоставлялась возможность немедленной выборки, остаток не фиксировался, и организмы выби-
рались живыми. Из сошедшего грунта вырезались образцы пло-
щадью 100 см², а промывка производилась в лаборатории.

На станциях в районе пос. Борок в 1971 г. материал соби-
рался еженедельно с начала мая по октябрь. На других стан-
циях он собирался в специальных рейсах в августе 1971 г. и в
июне, июле и августе—сентябре 1972 г. На стационарных стан-
циях в 1972 г. сборы были прекращены в июне, так как верх-
ний горизонт вообще не заливался и была констатирована ги-
бель почти всей фауны. В 1974—1975 гг. на станциях вновь
проводились регулярные сборы зообентоса. В 1971—1972 гг.
было собрано около 200 проб и обработано более 100 проб
олигохет сборов 1969—1970 гг. В обработке материалов кроме
авторов принимал участие Н. И. Зеленцов, определявший личи-
нок хирономид. Большую помощь в обработке материала ока-
зала Г. М. Величко. Пользуемся случаем принести благодар-
ность всем лицам, оказавшим помощь в сборах и обработке ма-
териала.

Защищенное побережье. Данный тип мелководий [17] располагается в более или менее вдающихся в берег заливах и бухтах и в устьях впадающих в водохранилище рек или за островами. Здесь ослаблено ветровое волнение и замедлен водообмен. Эти участки зарастают макрофитами и хорошо прогреваются летом, что способствует интенсивному развитию фауны.

Вследствие слабой изрезанности береговой линии защищенное побережье занимает незначительную площадь и составляет менее 1% всей площади водоема [2].

В защищенном побережье было намечено 7 станций (1, 2, 3, 18, 23, 24, 40) (рис. 2). Вследствие маловодности 1971 г. ст. 1 не затоплялась, а в еще более маловодном 1972 г. не затоплялся весь верхний горизонт побережья и сборы на ст. 2 и 3 проводились лишь в мае. После установления почти полной гибели гидрофауны к июню 1972 г. сборы были прекращены.

Сведения о фауне защищенного побережья (зарослевой зоны), в основном базируются на материалах 1950—1960 гг. и недостаточно отражают особенности отдельных групп бентических организмов.

Длительное обнажение грунтов в 1971—1973 гг. явилось как бы природным экспериментом, позволяющим получить дополнительные сведения по выживаемости отдельных групп бентоса и отдельных видов фауны при осыхании и промерзании грунтов. В частности в этот период проведены наблюдения над выживаемостью моллюсков [16]. Наблюдения над олигохетами проводились с июля 1969 г. [23], над хирономидами — с мая 1970 г.

По данным исследований ряда авторов [11, 13, 21] водные олигохеты побережья представлены 37 видами. Из их числа 30 зарегистрированы в защищенном побережье. Кроме известных ранее для этого биотопа нами обнаружены *Amphichaeta leydigi*, *Rhyacodrilus coccineus*, *Potamothrix vejrowskyi*, *Limnodrilus claparedeanus* и *Isochaetides newaensis* [24].

1969 г. отличался высокой численностью олигохет, особенно наидид (табл. 1). Высокая численность наидид выявлена несмотря на то, что данные получены по дночерпательным пробоам. Известно, что наидиды в основном фитоилы и их численность зависит от характеристики растений [13]. Численность наидид (*Nais variabilis* и *Stylaria lacustris*) в отдельных пробах — смывах с растений (роголистник, гречиха земноводная и осока) достигала 12—20 тыс. экз. на 1 кг сырой массы растений.

В 1970 г. в зарастающем макрофитами верхнем горизонте побережья в районе пос. Борок наблюдалась катастрофическая гибель наидид. В начале лета большинство видов не было обнаружено, за исключением единичных особей *N. variabilis* и

Таблица 1

Численность олигохет в защищенном мелководье в районе пос. Борок
в 1969—1972 гг. экз./м²

Виды	1969		1970		1971		1972	
	июль	август	июнь	июль	июнь	июль	апрель	май
<i>Nais variabilis</i>	4020	3400	0	0	80	0	0	0
<i>Stylaria lacustris</i>	585	330	0	0	380	0	0	0
<i>Uncinaiis uncinata</i>	135	360	0	0	30	0	0	0
<i>Ophidonais serpentina</i>	265	1310	0	0	153	5	0	0
<i>Chaetogaster diaphanus</i>	533	445	0	0	0	0	0	0
<i>Tubifex tubifex</i>	473	600	62	126	65	20	0	0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	1390	1340	36	27	195	45	0	0
<i>L. clapedeanus</i>	0	0	0	0	370	105	0	0
<i>Rhyacodrilus coccineus</i>	0	0	0	0	50	18	15	0
<i>Lumbriculus variegatus</i>	730	1090	219	130	418	118	113	50

St. lacustris из смыва с растений. Возможно, необычно ранний паводок 1970 г. при еще не оттаявших грунтах пагубно сказался на развитии эмбрионов в коконах. Залитые грунты оставались обледеневшими и долго не оттаивали.

Однако, еще в марте выбранные из промерзшего грунта коконы *N. variabilis*, *St. lacustris*, *Uncinatis uncinata* и *Ophidonais serpentina* развивались в лаборатории в аквариумах; из них на 10—12-й день выходили черви. Коконы же, взятые из оттаявшего в прибрежные грунты в конце апреля, оказались погибшими. Единичные особи *St. lacustris*, *Oph. serpentina* и *U. uncinata* стали попадаться в пробах только в августе. В 1971 г. наидиды стали появляться, однако их численность продолжала оставаться крайне низкой (табл. 1). В отличие от наидид, тубифициды не перетерпели ущерба из-за раннего паводка 1970 г. Однако, из-за раннего спада воды в 1971 г. и продолжающегося обнажения грунтов в 1972 г. все или почти все олигохеты погибли.

Осыхание грунтов для олигохет более губительно, нежели промерзание [17, 18]. Тубифициды не выносят длительного осыхания грунтов, хотя и способны выжить в них некоторое время, уходя вглубь на 7—10 см [3, 20, 23].

Однако длительное осыхание приводит к их полной гибели, что и наблюдалось в 1972 г., когда в верхнем горизонте прибрежья на огромной площади водохранилища все олигохеты к июлю погибли. Из-за обнажения грунтов погибли и виды, вселившиеся в прибрежье по-видимому в последние годы: *Rh. coccineus*, *Potamothrix vejdoskyi*, *Piguotierla blanci* и *Aulophorus furcatus* [23, 24]. Представляет интерес обилие *Limnodrilus claredeanus* на ст. 2 и 3 в 1971 г. при уровне 0—0,4 м. Еще до залития водой в начале мая его средняя численность составляла 725 экз./м², в июне — 585, в июле 400 экз./м². По мере осыхания грунта численность червей этого вида падала и с конца августа они больше не встречались (рис. 3). В 1972 г. верхний горизонт прибрежья вообще не заливался. *L. claredeanus*, по-видимому, может выживать в не слишком пересохших грунтах, промерзающих до —10°. Грунты на ст. 2 и 3, где весной до залития водой были обнаружены эти черви, промерзали до —10° [1]. Доля олигохет в бентосе защищенного прибрежья различна в разных участках в зависимости от характера и сроков обнажения грунта. Больше всего было олигохет в лагуне против г. Весьегонска, где они составляли до 80% всей биомассы бентоса (в основном за счет *Isochaetides newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*). Грунты содержат много растительных остатков и после отшнурования лагуны от водохранилища полностью не осыхают и не промерзают подо льдом, что способствует выживанию *I. newaensis*, вообще не характерного для мелководий. В этой лагуне на ст. 18 биомасса олигохет доходила до 6,7 г/м².

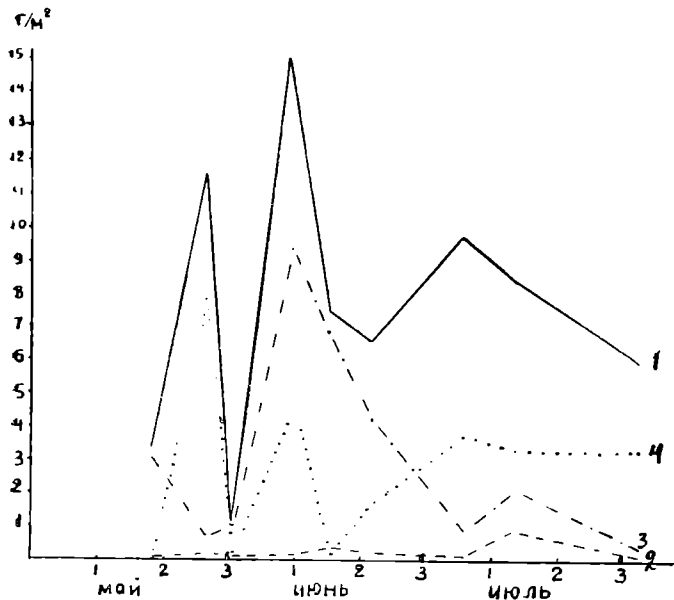


Рис. 3. Динамика биомассы бентоса и его основных компонентов на ст. 2 в водную фазу 1971 г.

1. общая биомасса
2. хируномиды
3. олигохеты
4. моллюски

Много олигохет наблюдалось на ст. 2 на дерновине полевицы, их биомасса в июне достигала $9,5 \text{ г/м}^2$, а за всю водную фазу они составляли 54% бентоса (рис. 3). Меньше всего олигохет было на глинистом иле в районе ст. 23 ($0,8 \text{ г/м}^2$) и на лесной почве в районе ст. 40 ($1,3 \text{ г/м}^2$). Доля олигохет в бентосе составляла около 20%, в основном за счет *Tubifex tubifex*. Бедность олигохет на этих грунтах, по-видимому, связана с наличием в них лигнино-гумусового комплекса.

В процессе вторичного формирования фауны после залития верхнего горизонта в конце мая — начале июня 1974 г. мелкие тубифициды в районе пос. Борок были обнаружены уже в начале июня, т. е. почти одновременно с заливом. В июне биомасса олигохет в среднем составляла $1,26 \text{ г/м}^2$ или около 12% всей биомассы бентоса. В дальнейшем их доля снизилась и составляла от 1 до 3% (табл. 2). В июне 1975 г. олигохеты составляли до 31% общей биомассы, но в связи с пересыханием грунтов из-за низкого уровня они стали погибать и их доля в бентосе не превышала 5—6%.

Для Рыбинского водохранилища известно 44 вида моллюсков [14]. Однако, в свете проведенных в последние годы

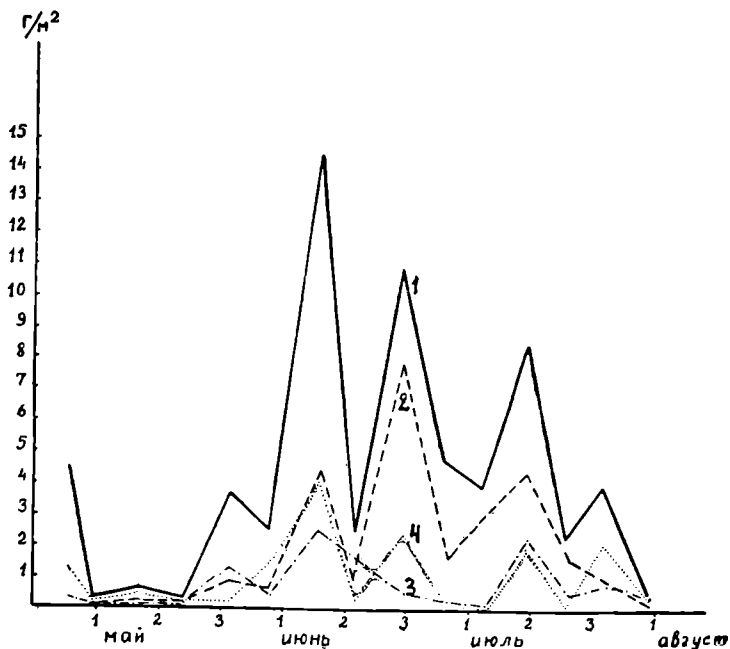


Рис. 4. Динамика биомассы бентоса и его основных компонентов на ст. 3 в водную фазу 1971 г.

1. общая биомасса
2. хирономиды
3. олигохеты
4. моллюски

Я. И. Старобогатовым и В. В. Пироговым ревизии некоторых семейств моллюсков число видов должно возрасти. В прибрежье обычны около 25 видов, но иногда здесь встречаются и нео-

Таблица 2

Биомасса и состав бентоса в защищенном побережье в районе пос. Борок (ст. 1; 2; 3) в 1974 г.

Группы организмов	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%
Хирономиды	2,35	23,5	7,56	87	15,96	68	18,40	67,5	12,51	69
Олигохеты	1,26	12,6	0,19	2	0,28	1	0,80	3	0,17	1
Моллюски	0,01	0,2	0,25	3	4,87	20,7	6,02	22	3,84	21
Прочие	9,97	100	8,67	100	23,54	100	27,27	100	18,18	100
Всего	9,97	100	8,67	100	23,54	100	27,27	100	18,18	100

бычные для осушной зоны моллюски, которые быстро погибают при обнажении грунта. Почти все прибрежные моллюски встречены и в защищенном побережье.

По материалам комплексных гидробиологических исследований мелководий, проводившихся в 1971—1972 гг., наиболее распространены были *Viviparus contectus*, *Bithynia tentaculata*, *Sphaerium corneum*, *Musculium creplinii* и *Euglesa casertana*. Иногда встречались совершенно необычные для осушающего побережья сферииды — *Euglesa hensowana* и *Neopisidium moitessierianum*. В побережье у Борка нами часто наблюдалась молодь *Anodonta piscinalis* и *Dreissena polymorpha*. Все эти моллюски быстро погибают после спада воды и обнажения грунта.

В 1971 г. в районе пос. Борк моллюски составляли до 30% биомассы бентоса в основном за счет *B. tentaculata* и *M. creplinii*, биомасса которых достигала 13 г/м². В 1972 г., в связи с незаливом верхнего горизонта, моллюсков стало меньше и их биомасса снизилась до 3 г/м². До весны 1974 г. грунты оставались обнаженными и шло вымирание фауны. Наиболее долго (до 34 мес.) выдерживали безводную жизнь отдельные особи *Valvata piscinalis* [16].

В 1974 г. фауна начала формироваться вновь, но роль моллюсков в бентосе была незначительна (табл. 3). В июле они составляли в среднем около 0,25 г/м² или 3% общей биомассы. К осени их роль возросла и моллюски давали от 4 до 6 г/м² или 21% общей биомассы бентоса, в основном за счет *Valvata piscinalis* и *Bithynia tentaculata*.

Таблица 3

Встречаемость моллюсков в защищенном побережье у пос. Борк на стационарных станциях в 1974—1975 гг., %

Вид	Встречаемость	
	1974	1975
<i>Valvata piscinalis</i>	17	10
<i>V. pulchella</i>	10	0
<i>V. cristata</i>	1	0
<i>Bithynia tentaculata</i>	2	10
<i>B. leachi</i>	1	3,5
<i>Lymnaea stagnalis</i>	1	0
<i>Galba palustris</i>	3	3,5
<i>Radix auricularia (lagotis)</i>	1	0
<i>Radix pereger (ovata)</i>	3	0
<i>Physa fontinalis</i>	1	0
<i>Planorbarius corneus</i>	4	0
<i>Gyraulus gredleri</i>	21	16
<i>Anisus vortex</i>	0	3,5

Обращает внимание отсутствие *Viviparus contectus* — вида, довольно распространенного до 1972 г., — и общее обеднение фауны. 1975 г. опять был маловодным и дальнейшее развитие фауны приостановилось. В связи с ранним осыханием и отмиранием олигохет и хирономид роль моллюсков в бентосе оказалась значительной (табл. 4), хотя число встреченных на стационарных станциях видов сократилось. На ст. 2 в районе среднего пояса моллюски в июне давали биомассу около $11,5 \text{ г/м}^2$, составляя 38% всего бентоса. В дальнейшем в связи с гибелью олигохет в результате пересыхания весь бентос был представлен только моллюсками, а его биомасса достигала в августе 28 г/м^2 .

Следует отметить, что в более увлажненных микроучастках видовое разнообразие было большим, чем на ранее осохших станциях. Например, в любезно предоставленных нам сборах Т. Н. Куражковской из более увлажненных точек, кроме указанных нами, были обнаружены многочисленные *Gygaulus albus* и *Musculium creplini*.

Хирономиды. К настоящему времени в Рыбинском водохранилище известно 134 вида хирономид [25]. Почти все они встречаются и в зоне временного затопления. В других участках защищенного побережья (лагуна против г. Весьегонска, ст. 18; лагуна у с. Брейтово, ст. 23; ниже Борка Заповедного, ст. 40) найдены *Harnischia viridula*, *Einfeldia carbonaria*; *Microtendipes* ex gr. *eltris*, *Polypepedilum* ex gr. *scalaenum*; *Endochironomus tendens*, *Cryptochironomus* ex gr. *defectus*, *Tanytarsus* ex gr. *lobatifrons*. (Доля хирономид в бентосе защищенного побережья в 1971 г. в районе ст. 2 и 3 показана на рис. 3, 4).

Очень многочисленны личинки хирономид были в районе ст. 40, на лесной почве. Их численность достигала 2000 экз./м^2 , а биомасса — 6 г/м^2 . Маловодный 1972 г. отличался резким сокращением видового состава и численности всех групп бентоса и в том числе хирономид.

На ст. 2 и 3 весной 1972 г. в оттаявшем грунте были обнаружены лишь почвенные хирономиды, а в дальнейшем в пересохшем грунте не было обнаружено никаких личинок хирономид. В долго непересыхающих лагунах (ст. 23, 40) личинки хирономид продержались дольше, но надо полагать, что после осушения этих участков в конце августа—сентябре 1972 г. и продолжающегося обнажения грунтов в 1973 г. гибель хирономид была неизбежной.

В процессе вторичного формирования фауны после залития верхнего горизонта в 1974 г. доля хирономид в бентосе была велика (табл. 2). В июле личинки хирономид составляли около 87% всей биомассы и до самой осени доля хирономид превышала 60%. Хирономиды одними из первых осваивают вновь заливаемые пространства. В 1975 г. их доля в бентосе весной была высокой (табл. 4). В июне их стало относительно меньше, а на-

Таблица 4

Биомасса и состав бентоса в защищенном побережье в районе пос. Борок (ст. 2, 3) в 1975 г.

Группы организмов	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Хирономиды	10,47	8,5	15,75	47,5	0,03	0,3	0,03	0,2	0	0	0	0
Олигохеты	0	0	10,20	30,8	0,47	4,7	0,96	6,5	0,08	5,6	0	0
Моллюски	0	0	6,55	19,7	3,91	39	13,40	90,9	1,05	73,4	7,25	100
Прочие	1,84	15	0,61	2	5,55	56	0,35	2,4	0,30	21	0	0
Всего	12,31	100	33,11	100	9,96	100	14,74	100	1,43	100	7,25	100

чиная с июля хирономиды составляли меньше 1% биомассы или вообще не обнаруживались.

К «прочим» мы отнесли личинки ручейников, поденок, гелеид, стрекоз, мух, жуков, а также немногочисленные пиявки.

Консультации по определению поденок получены у В. Тарановой. Определение «прочих» редко удавалось довести до вида. В количественном отношении преобладали личинки гелеид (*Culicoides*), а также личинки поденок родов *Caenis* и *Baetis*. В связи с крупными размерами личинок стрекоз (*Aeschna*) и некоторых ручейников биомасса прочих достигала 4,5 г/м², что составляло до 40—60% общей биомассы бентоса. На ст. 2 и 3 личинки стрекоз, поденок и жуков в 1971 г. встречались только в мае—июле. После обнажения грунтов они или погибали или выедались птицами. Оставались лишь личинки мух, которые перезимовали и встречались до мая 1972 г. В участках, где вода была до августа 1972 г. (ст. 18, 23 и 40), встречались единичные особи пиявок *Helobdella stagnalis* и *Nephelella octoculata*, личинки стрекоз, поденок и ручейников. Их биомасса в 1972 г. в среднем за сезон составляла около 2 г/м² (табл. 5).

Таким образом, грунты защищенного побережья населены обильной и разнообразной донной фауной, ведущую роль в которой играют хирономиды, олигохеты и моллюски.

Соотношение отдельных групп в бентосе изменяется в течение сезона и различно в отдельных (даже близко расположенных) участках побережья. Это подтверждается материалами наблюдений над донной фауной побережья в районе пос. Борок, проводившихся в общей сложности с 1971 г. по 1975 г.

Началу регулярных наблюдений предшествовал многоводный 1970 г. Уровень воды несколько превышал проектный и падал очень медленно, в результате чего в весенне-летний период сформировалась богатая и разнообразная фауна, послужившая

Таблица 5

Средняя биомасса бентоса в различных типах мелководий и в глубоководной зоне в вегетационный период 1972 г., г/м²

Группы организмов	Тип мелководья			Глубоководная зона
	защищенное	полузащищенное	открытое	
Олигохеты	1,20	1,40	1,25	3,45
Хирономиды	1,68	4,65	0,82	1,93
Моллюски	1,12	1,00	1,31	0,78
Прочие	1,78	0,22	0,07	0,08
Всего	5,78	7,27	3,45	6,24

Средние значения биомассы зообентоса по месяцам и за сезон по данным стационарных наблюдений 1971 г. в районе пос. Борок, г/м²

	Мелководная зона			Глубоководная зона
	защищенное прибрежье станции	полузащи- щенное при- брежье		
	2	3	4	5
Май	7,4	1,6	0,46	3,3
Июнь	9,9	9,1	4,0	3,3
Июль	9,7	4,7	3,6	3,3
Август	—	2,2	5,3	3,0
Средняя	9,0	4,4	3,3	3,2

основой для богатой фауны начального периода ее существования в 1971 г. Уровень воды в 1971 г. был ниже проектного и на 1 м ниже прошлогоднего. Средний пояс верхнего горизонта прибрежья (ст. 2) был обводнен в течение 2-х мес., нижний пояс верхнего горизонта (ст. 3) — около 4-х мес. Верхний пояс вообще не заливался. (Среднемесячные биомассы бентоса на этих станциях приводятся в табл. 6).

Ст. 2 отличалась преобладанием олигохет. Здесь еще до заливания водой в конце 2-й декады мая в дерновине полевицы были обнаружены *Lumbriculus variegatus* и *Limnodrilus claryedeanus*. Последний, вообще не характерный для мелководий вид, был многочисленен (1200 экз./м²). Весь бентос состоял из олигохет, с биомассой около 3 г/м². Среди червей были как половозрелые, так и неполовозрелые особи.

С момента заливания станции к червям присоединяются моллюски и личинки мух. В начале июня биомасса достигает 15 г/м². Среди олигохет (составляющих 10 г/м²) кроме упомянутых выше появляются наидиды *Ophidonais serpentina*. Моллюски представлены *Galba palustris*, *Bithynia tentaculata* и *Sphaerium corneum*. В течение июня бентос становится разнообразнее. Из олигохет появляются *Rhyacodrilus coccineus*, *Tubifex tubifex*, *Pelosclex ferox* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Возрастает число массовых видов моллюсков. Появляются сферииды *Musculium creplini* и *Euglesa obtusalis*.

Бентос продолжал оставаться обильным и разнообразным до середины июля, когда район начал сохнуть. После осухания при температуре воздуха более 26° произошла массовая гибель беспозвоночных. К началу августа фауна, в основном, погибла, хотя часть моллюсков в состоянии анабиоза сохранялась до 1973 г.

Ст. 3 (нижний пояс верхнего горизонта) отличалась большей ролью личинок хирономид (рис. 4), которые в бентосе предыду-

шей станции были представлены лишь единичными танитарзи-
нами. Хирономиды по численности и биомассе после залития в
начале мая не уступали олигохетам, а в конце июня—июле пре-
восходили последних в 2—3 раза. Состав олигохет был таким
же, как и на 2 ст., но здесь чаще встречались наидиды. По мере
снижения уровня уменьшалось видовое разнообразие и количе-
ство бентоса. После осушения к середине августа в грунте встре-
чались единичные особи олигохет, хирономид и личинки мух.

После гибели подавляющей части фауны регулярные сборы
на стационарных станциях были приостановлены. Проводились
исследования по устойчивости к обнажению грунтов у отдельных
групп организмов. Обнажение грунтов в верхнем поясе верхне-
го горизонта продолжалось 46 мес., а на остальной площади
верхнего горизонта (ст. 2 и ст. 3) около 3 лет. Весной 1974 г.
уровень достиг проектной отметки и побережье было залито на
продолжительный срок. Проводились регулярные сборы мате-
риала для наблюдений за восстановлением фауны. Как обычно
при залитии новых площадей фауна в первый период ее сущест-
вования состояла преимущественно из личинок хирономид, за-
лимавших до 80—90% всей биомассы бентоса, достигавшей
8—14 г/м². Даже в районе ст. 2, ранее отличавшейся преоблада-
нием олигохет, хирономиды составляли в июле до 94% общей
биомассы, а на долю олигохет приходилось только 3% (табл. 7).
Преобладание личинок хирономид прослеживалось до сентября,
однако в октябре их стало мало, а их место в бентосе заняли
олигохеты и моллюски. На ст. 3 в октябре, напротив, наблюда-
лось скопление хирономид, особенно мотыля, биомасса которо-
го достигала 22,5 г/м². Таким образом, уже осенью 1974 г. вновь
проявились различия в составе бентоса на ст. 2 и 3, отмечавшие-
ся в 1971—1972 гг. Осеннее распределение бентоса в значитель-
ной степени предопределило характер его распределения весной
и летом маловодного 1975 г.

В 1975 г. дальнейшее развитие фауны было приостановлено
ранним спадом воды. Ст. 2 (средний пояс верхнего горизонта)
полностью не заливалась, а ст. 3 (нижний пояс) была залита
около месяца (с начала мая по начало июня). В отношении со-
става бентоса на этих станциях наблюдалась картина, аналогич-
ная таковой в 1971 г. Если на ст. 3 после залития в мае основу
бентоса составляли личинки хирономид (табл. 8), то на ст. 2
преобладали тубифициды и моллюски (табл. 9), составлявшие
в начале июня около 30 г/м², а личинок хирономид почти не бы-
ло. По мере пересыхания грунта олигохеты гибли. Бентос состо-
ял почти исключительно из моллюсков, его биомасса достигала
в июле 41 г/м².

В осушающем побережье часто наблюдается «мнимое» повы-
шение биомассы в результате скопления организмов в отдель-
ных участках. В многоводные годы это явление выражено сла-
бее и преимущественно осенью после спада воды. В маловодные

Состав бентоса в прибрежье у пос. Борок в июле 1974 г.

Группы организмов	Станции							
	1		2		3		4	
	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Хирономиды	6,41	79	13,80	94,5	4,02	85	7,59	89
Другие насекомые	0,85	10,5	0,35	2,4	0,71	15	0,26	3,1
Олигохеты	0,17	2	0,49	3,1	0	0	0,28	3,3
Гастроподы	0,69	8,5	0	0	0	0	0,37	4,5
Сфеииды	0	0	0	0	0	0	0	0
Прочие	0	0	0	0	0	0	0	0
Общая биомасса	8,12	100	14,64	100	4,73	100	8,50	100

Биомасса и состав бентоса на ст. 3 в 1975 г.

Группы организмов	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%
Хирономиды	10,48	85	31,39	86,0	0,05	0,2	0,06	2,2	0	0	0	0
Олигохеты	0	0	3,40	9,3	0,95	5,8	1,76	67,2	0,15	14,3	0	0
Моллюски	0	0	1,70	4,6	4,40	29,0	0,10	3,9	0,30	28,7	14,50	100
Прочие	1,84	15	0,02	0,1	10,00	65	0,70	26,7	0,60	57,0	0	0
Всего	12,32	100	36,51	100	15,40	100	2,69	100	1,05	100	14,50	100

Биомасса и состав бентоса на ст. 2 в 1975 г.

Группы организмов	Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%	г/м²	%
Хирономиды	0,12	0,4	0	0	0	0	0	0
Олигохеты	17,00	57,1	0	0	0,15	0,6	0	0
Моллюски	11,40	38,5	3,42	75,7	26,70	99,4	1,80	100
Прочие	1,20	4,0	1,10	24,3	0	0	0	0
Всего	29,72	100	4,52	100	26,85	100	1,80	100

годы при раннем спаде воды скопления организмов наблюдаются раньше. Организмы концентрируются в понижениях рельефа или в долго не пересыхающих местах с более влагоемким грунтом. В значительной степени повышается также биомасса бентоса из-за оседания фитофильной фауны. Можно отметить, что в участках, защищенных отмершей растительностью, животные лучше переносят обнажение грунтов. Скопления организмов в менее пересыхающих участках происходят в результате их миграции при постепенном спаде воды.

В многоводном 1974 г. фауна была распространена более равномерно и на больших площадях, так что ее было фактически больше, чем в маловодном 1975 г. Однако, как уже отмечалось, после спада воды в октябре 1974 г. в районе ст. 2 наблюдалось скопление олигохет и моллюсков, а в районе ст. 3 — скопление хирономид. В маловодном 1975 г. на ст. 2, которая почти не заливалась, по мере пересыхания грунта олигохеты гибли и в июле их уже практически не было. Начиная с августа погибли почти все животные кроме моллюсков.

Подводя итог вышесказанному, можно отметить, что формирование фауны в защищенном побережье после ее гибели в результате 3-летнего обнажения грунтов шло аналогично таковому на впервые заливаемых площадях. В первую очередь залитую площадь заселяют хирономиды как путем миграции из ранее обводненных площадей, так и путем «вторжения» с воздуха. Наряду с хирономидами таким же путем вселяются и другие насекомые, имеющие водных личинок.

Очень быстро на вновь залитые площади проникают и олигохеты. Однако, их в начале бывает мало. Так в 1974 г. вскоре после залития верхнего горизонта на ст. 2 были обнаружены единичные особи мелких неполовозрелых тубифицид. Как отмечает А. С. Константинов [5] заселение происходит путем миграции животных с участков с развитой фауной. По его данным уже на 3—8-й день наблюдается высокая степень заселения вновь залитых площадей, а на 20—30-й день она достигает максимума.

Основным источником фауны для заселения вновь заливаемого верхнего горизонта служил нижний горизонт побережья. Кроме того фауна сохранялась в отдельных надолго и полностью непересыхающих ямах. Наконец, некоторые организмы могли сохраниться в глубоких трещинах под пнями. Например, мы обнаружили почвенное скопление *Euglesa casertana*.

В первый год восстановления фауны в бентосе преобладали личинки хирономид. На втором месте были водные личинки насекомых. Олигохет и моллюсков было мало. Уже на 2-й год соотношение отдельных групп организмов в бентосе приобретает обычный для побережья характер (табл. 2, 4, 8, 9).

В связи с маловодностью 1975 г. дальнейшее развитие фауны было приостановлено.

Если сравнить состояние донной фауны защищенного при-

брежья в районе пос. Борок в 1971—1972 гг. и в 1953—1954 гг., когда были выполнены подробные исследования фауны мелководий [18], можно отметить повышение роли олигохет. Однако, оно проявляется лишь в многоводные годы. Увеличение видового состава олигохет в 1971 г. было возможно благодаря относительной многоводности ряда предшествующих лет. Если качественные изменения в составе бентоса пошли по пути увеличения роли олигохет, то обилие бентоса зависит полностью от уровня воды в водохранилище, что в свою очередь обуславливает продолжительность обнажения грунтов. После почти полной гибели фауны в 1972—1973 гг. для восстановления олигохетофауны понадобится несколько лет с высоким уровнем, чтобы достичь состояния ее в 1969—1971 гг.

В количественном отношении наиболее сравнимы весенний 1971 г. и летний 1953 г. периоды и летние периоды 1954 и 1972 гг. В 1953 году, следовавшим за маловодным 1952 г., фауна весной была очень бедной и достигла обилия и разнообразия к августу. В бентосе преобладали хирономиды, а его биомасса составляла около 10 г/м². Вплоть до зимы сохранялись высокие биомассы (до 12—14 г/м²). В 1971 г., следовавшим за многоводным 1970 г., весной бентос был столь же обилен, как и в августе 1953 г. В среднем поясе верхнего горизонта (ст. 2) преобладали олигохеты, в нижнем (ст. 3) — хирономиды. Летом 1954 и 1972 гг. наблюдалась гибель фауны из-за обнажения и осыхания грунтов верхнего горизонта побережья. В районе Хохотского пролива, где обнажение грунтов не бывает длительным (нижний горизонт побережья), фауна за прошедшие 20 лет подвергалась значительно меньшим изменениям, чем в верхнем горизонте. Однако здесь она никогда не достигает такого обилия, как в зарастающем побережье в водные годы. Остается пожелать, чтобы для поддержания оптимальных условий для нереста и нагула рыб в защищенном побережье в Рыбинском водохранилище ежегодно поддерживался достаточный уровень (не менее 101,5 абс. отметки).

Полузащищенное побережье

Этот тип мелководий нами выделяется впервые. Он имеет промежуточный характер между защищенным и открытым побережьем. К нему можно отнести участки мелководий, расположенные в широких устьях рек, у выхода из лагун и заливов. Здесь проходит заметный водообмен с открытым водохранилищем и наблюдается незначительное ветровое волнение, в результате чего на глубинах 1—1,9 м на грунте отлагаются илы. Заросли макрофитов (рдест, гречиха, роголистник) редкие и располагаются на глубине 1 м. Такие участки, в основном, обнаруживаются в Шекснинском и Моложском плесах по правобережью. Площадь полузащищенного побережья значительно превосходит таковую, занятую защищенным побережьем.

В результате слабого развития зарослей фаунистический состав зообентоса беднее, чем в защищенном побережье.

Состав олигохет бентоса полузащищенного побережья сходен с таковым защищенного побережья, но несколько отличается по соотношению видов. Здесь доминируют *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis* и отсутствуют виды, характерные для зоны зарослей: *Stylaria lacustris*, *Ophidonais serpentina*, *Chaetogaster diaphanus*, *Anlophorus furcatus*; *Pristina longiseta*, а также *Lumbriculus variegatus*. В бентосе полузащищенного побережья олигохеты играют второстепенную роль, а на первом месте стоят хирономиды. Максимальная биомасса олигохет не превышает 3,5 г/м², в то время как хирономиды достигают 11—15 г/м².

В течение сезона видовой состав олигохет меняется мало, а их численность увеличивается до августа, сначала за счет развития наидид, а затем и тубифицид — *Tubifex tubifex*, *Potamothrix hammoniensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Это, возможно, связано с переносом червей вместе с размываемым грунтом из глубже лежащих участков побережья при волнении, а также с заносом молодых червей. Биомасса олигохет довольно неравномерна по станциям и за сезон. Это зависит от возрастного и видового состава червей в отдельных пробах. Средняя биомасса олигохет в полузащищенном побережье не превышает 1,5 г/м² (табл. 5).

В полузащищенном побережье наибольшее разнообразие и численность олигохет наблюдаются на заиленных песках на глубине 1,5—2 м. Здесь обычны 6 видов: *T. tubifex*, *P. hammoniensis*, *Is. newaensis*, *L. hoffmeisteri*, *Pelosclex ferox* и *An. pluriseta*. Наиболее массовы из них *T. tubifex*, *P. hammoniensis* и *L. hoffmeisteri*.

В полузащищенном побережье найдено 48 видов хирономид. Видовой состав хирономид в защищенном и полузащищенном побережье различен. Общие для обоих типов побережья — 22 вида. Это, в основном, наиболее часто встречающиеся в прибрежье виды [25]. Наиболее массовы на глубинах до 1 м *Cladotanytarsus* из *sp. mancus*, *Chironomus plumosus* и *Procladius choreus*.

Средняя биомасса хирономид довольно высока (около 5,0 г/м²) (табл. 5). В полузащищенном побережье хирономиды явно преобладают над олигохетами. Их биомасса в отдельных участках достигает 10—12 г/м², в то время как биомасса олигохет не превышает 3—4 г/м². Преобладание хирономид над олигохетами в полузащищенном побережье, по-видимому, можно объяснить характером грунтов, представленных переработанной слабо заиленной лесной почвой и заиленным песком с большим содержанием крупных растительных остатков. На этих грунтах постоянно встречается *Chironomus plumosus*, крупные личинки которого дают основную биомассу.

Видовой состав моллюсков в полузащищенном прибрежье беднее, чем в защищенном. Моллюски, в основном, представлены немногочисленными сферидами. В более защищенных участках (затопленный лес против Борка Заповедного) моллюсков больше. Здесь на глубине 0,2—0,5 м встречены *Viviparus contectus*, *Valvata piscinalis*; *Bithynia tentaculata*; *Anodonta piscinalis*, *Euglesa henslowana* и *Dreissena polymorpha*. Три последние вида встречаются в прибрежье временно и после спада воды быстро погибают. Доля моллюсков в бентосе сравнительно высокая: они составляют 38% всей биомассы (4,5 г/м²). Высокая биомасса при низкой численности обусловлена сравнительно большими размерами вивипар и битиний.

Сборная группа «прочих» в полузащищенном прибрежье практически отсутствует. Только в бухте против Борка Заповедного (ст. 21) встречены личинки табанид, ручейников и поденок (*Caenis modesta*). Их биомасса в июле 1972 г. не превышала 3 г/м². На других станциях, где было хоть немного зарослей, встречались единичные особи ручейников и поденок. В незаросших участках «прочих» совсем не было.

В годы с нормальным уровнем режимом фауна полузащищенных участков прибрежья значительно беднее таковой защищенных участков. Иначе обстояло дело в 1972 г., когда фауна в ранее пересохших защищенных участках уже, в основном, погибла, а в полузащищенных еще оставалась.

В районе Борка к полузащищенному прибрежью мы отнесли нижний горизонт (ст. 4), где сплошных зарослей не образуется. В то время, как в верхнем горизонте в годы с низким уровнем грунты обнажаются надолго, в нижнем горизонте безводные периоды короче и фауна сохраняется лучше. (Биомасса и состав бентоса в 1974—1975 гг. приводятся в табл. 10 и 11.).

Открытое прибрежье. В Рыбинском водохранилище этот тип мелководья преобладает и представляет собой песчаные отмели, подверженные действию прибойной волны и лишенные зарослей вследствие постоянного смыва иловых осадков [17].

Исследование бентоса открытого прибрежья проводилось на 15 станциях (41, 26, 27, 31, 32, 22, 37, 38, 11; 12; 17; 16; 43, 44; 19); которые располагались по плесам с учетом основных грунтовых биотопов в характерных участках.

Почти на всем протяжении северо-восточного побережья грунты каменисто-песчаные, галечные и песчаные, а в районе Мяксы до глубины 1,5 м торфянистые с валунами. Растительность в незащищенном прибрежье отсутствует, лишь в редких случаях (напр. у пос. Легково) встречаются отдельные куртинки рдеста гребчатого и гречихи земноводной. В районе Среднего Двора, где еще сохранились мертвые леса, лесные почвы сплошь перекрыты песками слоем до 10—15 и более сантиметров. В Моложском плесе прибрежье представлено песчаными пляжами, только в отдельных участках остались коряжники с

Таблица 10

Биомасса и состав бентоса на ст. 4 в 1974 г.

Группы организмов	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Хироиниды	2,38	88	0	0	0,23	32,4	7,59	89,3	2,31	91	1,34	87,5	9,07	70
Олигохеты	0	0	0	0	0,18	25,3	0,28	3,3	0,22	9	0,08	5,3	1,54	12
Моллюски	0,05	1,9	0	0	0	0	0,37	4,2	0	0	0	0	0,30	2,4
Прочие	0,27	10,1	0,32	100	0,30	42,3	0,26	3,2	0	0	0,11	7,2	2,02	15,6
Всего	2,60	100	0,32	100	0,71	100	8,50	100	2,53	100	1,53	100	12,93	100
	сухо		сухо		вода		вода		вода		вода		сухо	

Таблица 11

Биомасса и состав бентоса на ст. 4 в 1975 г.

Группы организмов	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Хироиниды	1,60	92,4	1,70	99	0,49	56,7	0,10	4,7	0	0
Олигохеты	0,06	3,6	0,01	1	0	0	0,03	1,1	0	0
Моллюски	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Прочие	0,07	4,0	0	0	0,38	43,3	2,12	94,2	2,00	100
Всего	1,73	100	1,71	100	0,87	100	2,25	100	2,00	100
	вода		вода		вода		сухо		сухо	

остатками разрушенного мертволесья и с слабо заиленной переработанной лесной почвой с крупными древесными остатками.

Прибрежье у Центрального мыса составлено торфянистыми грунтами.

Следует заранее отметить, что в результате маловодности 1971—1973 гг. глубины на намеченных для сборов материала станциях оказались значительно ниже обычных или, как это имело место осенью 1972 г., многие станции совершенно осохли.

Резкое снижение уровня привело к искажению характера грунтов. Они оказались размытыми ветровыми волнениями, а илистые наносы были снесены глубже. Вместе с перераспределением грунтов претерпели изменения и донные сообщества. Большая часть организмов была перенесена в нижележащие горизонты.

В открытом прибрежье обнаружено 19 видов олигохет, среди которых преобладали тубифициды. Наидид было очень мало. Изредка попадались *Uncinatis uncinata*, *Stylaria lacustris* и *Ripistes parasa*. Последний обнаружен только на ст. 26 среди коряжника на слабо заиленной лесной почве. На заиленных песках наиболее часто встречались *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Isochaetides newaensis*. Характерно, что *Isochaetides newaensis*, *Potamothrix moldaviensis* и *Psammoryctides barbatus* встречались только на станциях, расположенных вблизи от русла (11, 12, 26, 27, 41) на заиленных песках. Эти черви вообще не характерны для мелководий. *Isochaetides newaensis*, крупные половозрелые особи которого достигают 34 мг, в районе пос. Легково составляли до 8 г/м². *Is. newaensis*, хотя его численность не превышала 500 экз./м², в местах своего нахождения определял общую биомассу. Наиболее часто регистрируется *Limnodrilus hoffmeisteri* (встречаемость 60%). Другие виды этого рода *L. helveticus* и *L. claredeanus* довольно редки. Черви рода *Aulodrilus* обнаружены только в одном участке (ст. 26, 27). *Peloscölex ferox* и *Rhyacodrilus coccineus* также были найдены в одном-двух участках. Впервые в Рыбинском водохранилище обнаружен на торфянистом грунте у Центрального мыса *Rhynchelmis tetratheca*.

В открытом прибрежье олигохет меньше, чем в других типах прибрежья. На глубинах до 1 м олигохеты попадают периодически, постоянно обитающих видов здесь, по-видимому, нет. Заносимые сюда при волнениях молодь тубифицид и наидиды по биомассе не превышают 1 г/м².

На глубинах до 2 м средняя биомасса олигохет около 3 г/м², а на ряде станций она достигает 7 г/м². Численность червей около 1000 экз./м². Участки с глубинами 2 м располагаются вблизи от бывших русел рек, и, как уже говорилось, здесь встречаются виды, характерные для русел и открытого водохранилища.

В открытом прибрежье обнаружен 21 вид хирономид. Наиболее распространены виды рода *Cryptochironomus*. К массовым видам можно отнести *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus*

rp. defectus, Tanytarsus gr. mancus, T. lobatifrons и Procladius choreus. На глубинах до 1 м численность хирономид не превышала 370 экз/м², а их биомасса была около 0,72 г/м². На глубине 2 м их численность возрастает до 1265 экз/м², а биомасса до 1,40 г/м². На илах и на переработанных лесных почвах численность хирономид превышает 2000 экз/м², а биомасса достигает 3 г/м² (ст. 22, 27). Следует отметить, что в 1972 г. хирономид в открытом прибрежье было больше, чем в 1971 г. В августе 1971 г. их насчитывалось около 700 экз/м² при биомассе около 0,9 г/м².

В 1971—1972 гг. в незащищенном прибрежье было обнаружено 9 видов моллюсков, среди которых преобладали сферииды. Наиболее часто встречались *Euglesa henslowana* (*Pisidium henslowanum*). При низкой численности иногда наблюдалась довольно высокая биомасса за счет относительно крупных *Bithynia tentaculata* и *Sphaerium corneum*. Наибольшие биомассы, не превышающие 1,5 г/м², наблюдались на заиленных грунтах и переработанных лесных почвах.

Среди «прочих» чаще других встречаются личинки телеид и поленок, но и они бывают единичны. Удельный вес этой группы в бентосе открытого прибрежья ничтожен.

Биомасса бентоса незащищенного прибрежья (табл. 5) составляла около 3,5 г/м², в то время как в полузащищенном прибрежье она была порядка 12 г/м², а в защищенном в 1971 г. достигала 10—12 г/м², но в 1972 г. фауна вымирала. Следует отметить, что в маловодные 1971—1972 гг., когда максимальный уровень в июне был на 0,7—1,7 м ниже НПГ и вода быстро спадала, характер распределения бентоса в прибрежье был в значительной мере искажен. Обычно биомасса бентоса в незащищенных участках прибрежья не превышала 0,2—0,3 г/м², в то время как в зарослевой зоне (верхний горизонт) защищенного прибрежья достигала в среднем 10—20 г/м², в нижнем горизонте защищенного и в полузащищенном прибрежье биомасса была порядка 5—8 г/м². Таким образом, бентос незащищенного прибрежья и по обилию и по составу беднее бентоса полузащищенных, а тем более защищенных участков прибрежья.

Степень развития и обилия донной фауны в том или ином участке прибрежья, помимо всего прочего, зависит от времени наступления и продолжительности водной фазы, причем не только в данный отрезок времени, но и в предыдущие годы. При осыхании верхнего горизонта прибрежья донная фауна в нижнем горизонте может становиться богаче не только относительно, но и абсолютно за счет миграции части организмов из осыхающего горизонта. В 1972 г. показатели обилия бентоса оказались наибольшими в полузащищенном прибрежье, так как водная фаза в 1971 и 1972 гг. здесь была значительно продолжительнее, чем в защищенном прибрежье.

В районе Борка, где нижний горизонт (ст. 4) мы отнесли к полузащищенному побережью, в 1971 г., следовавшим за многоводным 1970 г., показатели обилия бентоса были выше в защищенном побережье, что соответствует верхнему горизонту этого участка (ст. 2, 3). Здесь средняя биомасса бентоса (табл. 6) доходила до $6,4 \text{ г/м}^2$, в полузащищенном побережье (ст. 4) она составляла около $3,3 \text{ г/м}^2$. В 1972 г. верхний горизонт (защищенное побережье) заливался не полностью и на короткий срок. Здесь средняя биомасса была ниже прошлогодней, она в обводненных участках составляла около $5,78 \text{ г/м}^2$, и по мере пересыхания донная фауна почти полностью погибла. В полузащищенном побережье (ст. 4) биомасса бентоса была более чем вдвое выше прошлогодней и составляла около $7,27 \text{ г/м}^2$.

В незащищенных участках побережья прошлогодний фонд организмов имеет меньшее значение для обилия бентоса в данном году. Здесь в результате волнобойной происходит унос и принос организмов, так что в значительной мере при любом уровне бентос формируется вновь. Более стабильные биоценозы наблюдаются в понижениях рельефа на переработанных лесных почвах.

Нами для сравнения характера и обилия бентоса отбирались пробы и в глубоководной части водохранилища, обычно на траверсе с мелководными станциями (табл. 5—6). В глубоководном бентосе преобладали олигохеты. Повышение роли олигохет в бентосе водохранилищ по мере их формирования отмечается в ряде работ [4, 8—10, 15, 22].

Характерно, что увеличение роли олигохет в бентосе наблюдалось и в мелководной зоне до 1971 г. В 1969—1971 гг. в зоне периодического обнажения грунтов мы находили почти все виды олигохет, населяющих Рыбинское водохранилище. Черви постепенно проникали на мелководье и вслед за хирономидами, проявляя способность к перенесению неблагоприятных факторов осыхания и промерзания. Надо полагать, однако, что часть червей заносится ежегодно на мелководье с паводковыми водами. В течение чрезвычайно сухих и жарких летних периодов и морозных бесснежных зим 1971—1973 гг. с очень низким уровнем воды в водохранилище олигохеты полностью вымерли в верхнем горизонте побережья, частично сохранившись в нижнем горизонте и в глубоких ямах.

Наконец, остановимся на составе зообентоса мелководий и глубоководной частей водохранилища. Зообентос обеих частей довольно сходен (несколько специфичнее он в зарослевой зоне или в защищенном побережье), но обилие отдельных компонентов бентоса и соотношение видов чаще различны. В глубоководной зоне из олигохет преобладают *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Isochaetides newaensis*, *Potamothrix hammoniensis* и *P. moldaviensis*, из хирономид чаще всего встречаются *Chironomus plumosus* и *Procladius*. Основу биомассы обычно составляют

2 вида — *Is. newaensis* и *Ch. plumosus*. На мелководьях *Is. newaensis* встречается редко и вообще нехарактерен для этой зоны, а *Ch. plumosus* преобладает лишь на лесных переработанных почвах (ст. 4, 27, 41). В прибрежье у Борка иногда значительного обилия достигал *Camptochironomus tentans*. В бентосе обеих зон существенную роль играет *Limnodrilus hoffmeisteri*. Этот червь населяет самые разнообразные биотопы от верхнего горизонта прибрежья до бывших русел рек Волги, Мологи и Шексны.

Из моллюсков общими видами для глубоководной и мелководной зон можно считать *Valvata piscinalis* и *Euglesa casertana*. Оба вида выносят длительное обнажение грунтов [16]. *V. piscinalis* весьма обычна, а *E. casertana* в прибрежье встречается крайне редко. Неоднократно находимых в зоне временного затопления *Euglesa henslowana*, *Neopisidium moitessierianum*, *Anodonta piscinalis* и *Dreissena polymorpha* вряд ли следует относить к общим видам, так как эти моллюски не выносят обнажения грунтов и не живут постоянно в зоне временного затопления.

Распределение грунтов по типам мелководий

Защищенное мелководье представлено почвами, обычно слабо заиленными или задернованными в области верхнего горизонта. После маловодных 1971—1973 гг. оказались вторично задернованы и илесто-торфянистые грунты нижнего горизонта. Полузащищенное мелководье представлено песками (ст. 29, 30, 13, 4) и переработанными слабозаиленными лесными почвами (ст. 4, 28). Незащищенное прибрежье представлено чистыми песками или несколько заиленными песками с повышением глубины (ст. 37, 38, 19, 43, 44; 11; 12; 22; 41; 27); торфом (ст. 16, 17, 31, 32), заиленной лесной почвой (ст. 26). Одинаковые грунты могут находиться в разных типах мелководий. Это существенно отражается на составе и обилии их фауны. Наиболее бедны фауной лишённые ила и песка прибойной зоны (табл. 12). В бентосе встречаются в основном хирономиды *Cryptochironomus* gr. *defectus* и *Psectrocladius* gr. *psilopterus*, олигохеты и моллюски малочисленны. Биомасса бентоса у пос. Легково (ст. 11) составляла 1,15 г/м², у пос. Волково (ст. 37) — 1,27 г/м². Однако на песках полузащищенного прибрежья бентос довольно разнообразен и богат. На ст. 29 и 13 биомассы достигали 7,33—8,41 г/м². Здесь было встречено до 10 видов олигохет, хирономиды и моллюски также были разнообразнее. Еще богаче заиленные пески, характерные для глубин, превышающих 2 м, где прибойное волнение ослабевает (ст. 23, 24). В эти участки смываются при волнении ила и растительные остатки с вышерасположенных горизонтов, а вместе с ними при спаде воды и донная фауна, поэтому осенние показатели биомассы завышены по сравнению с весенними и летними. То же можно сказать и в отношении заиленных песков незащищенных мелководий, где на глубинах свыше 2 м

Таблица 12

Численность (экз./м²) и биомасса (г/м²) бентоса по группам организмов
на различных грунтах в 1971—1972 гг.

Тип грунта	1971 г.								1972 г.							
	Хирономиды		Олигохеты		Моллюски		Прочие		Хирономиды		Олигохеты		Моллюски		Прочие	
	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²	экз./м ²	г/м ²
Песок	220	0,35	166	0,68	37	1,44	0	0	997	1,02	1175	1,93	338	2,43	40	0,64
Занятый песок	490	0,70	646	1,44	245	1,66	20	0,03	3228	1,18	923	3,60	233	2,33	36	0,08
Занятая лесная почва	1718	5,04	235	0,11	69	0,23	110	0,22	2907	4,81	1051	2,93	420	0,97	77	0,28
Торф	40	0,14	160	0,76	200	0,20	40	0,16	110	0,17	190	0,95	350	0,76	20	0,02
Занятые растительные остатки	2320	2,84	2480	10,96	3800	13,00	87	2,44	380	0,66	42	6,74	460	3,40	40	0,61
Серый ил	706	8,35	1010	0,79	28	0,33	0	0	343	2,67	309	3,66	244	1,24	44	0,54
Переходный ил	220	0,36	1740	1,82	720	1,36	0	0	94	0,91	1744	7,11	533	2,04	30	0,37

встречаются *Isochaetides newaensis* и *Chironomus plumosus*, дающие высокие биомассы. Кроме того биомасса в этих участках возрастает за счет относительно крупных моллюсков *Bithynia tentaculata* и *Valvata piscinalis*, а также сфериид *Sphaerium corneum* и *Amesoda solida*. В июле 1972 г. биомасса бентоса здесь достигала 8,85 г/м². Бентос заиленных песков в защищенном и полузащищенном прибрежьях еще богаче и биомассы достигают 10—11 г/м². В защищенных участках в зарослях видовой состав бентоса обогащается за счет фитофилов наидид *Stylaria lacustris*, *Uncinaiis uncinata*, люмбрикулид *Lumbriculus variegatus*, личинок поделок *Caenis modesta*, *Cloen dipterum*, личинок стрекоз, ручейников, а также моллюсков — планорбид, лимнеид, вальватид и сфериид.

Довольно продуктивны переработанные лесные почвы. Для открытого мелководья этот тип грунта нехарактерен. Здесь все почвы перекрыты песком. Неперекрываемая почва была встречена только на ст. 26.

Переработанные, но незаиленные лесные почвы встречаются, в основном, в полузащищенном прибрежье (ст. 4, 21) и в нижнем поясе верхнего горизонта защищенных участков, в остальной части верхнего горизонта они задернованы луговой или земноводной растительностью, а также кустарниками. Для лесных почв характерны хирономиды и прежде всего *Chironomus plumosus*. Видовой состав хирономид разнообразен, но большинство видов встречается единично. Наиболее обычны *Glyptotendipes* gr. *polytomus*, *Stictochironomus crassiforceps* и *Gladotanytarus* gr. *maucus*. К концу июля становятся массовыми *Einfeldia carbonaria* и *Procladius choreus*.

Олигохеты на лесных почвах малочисленны. Здесь обычны *Pelosclex ferox* и *Limnodrilus hoffmeisteri*, а в зарослевых участках (ст. 3, 26, 21) также наидиды *Stylaria lacustris* и *Uncinaiis uncinata*.

Торф заселен беднее всех прочих грунтов. Биомасса бентоса здесь не превышала в среднем за сезон 1,5 г/м². Преобладали олигохеты. Впервые для Рыбинского водохранилища на ст. 16 у Центрального мыса найден *Rhynchelmis tetratheca*. В этом участке олигохеты были разнообразны и представлены люмбрикулидами, наидидами и тубифицидами.

В заключение можно отметить, что характер грунтов в отдельных участках прибрежья в течение ряда лет не остается постоянным. Илистые грунты или размытые и заиленные почвы могут подвергаться вторичному задернованию в результате длительного обнажения (как это имело место в 1971—1973 гг.). Почвы могут перекрываться песками в результате размыва берегов или заиляться.

1. Бакастов С. С. Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. 1976, Ярославль, с. 42—56.
2. Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.—Л., 1966, с. 162—189.
3. Властов Б. Ф. «Пелон» как особый вид ценоза, условия его образования и его место в системе ценозов. — Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1959, т. 9, с. 126—160.
4. Иоффе Ц. И. Формирование донной фауны Рыбинского водохранилища. — Тр. проблем. и темат. совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2, 1954, с. 32—40.
5. Константинов А. С. О путях заселения бентосными организмами вновь заливаемых площадей. — В кн.: Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья, Саратов, 1969, 104 с.
6. Курдин В. П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, 1976, Ярославль, с. 23—41.
7. Курдин В. П., Зимина Н. А. Пути формирования грунтового комплекса Рыбинского водохранилища. — В кн.: Комплексные исследования водохранилищ, 1971, с. 104—111.
8. Ласточкин Д. А. Качественные изменения донной фауны р. Волги в районе заливания Ярославской плотины. — Тр. Иванов. с.-х. ин-та, 1935, вып. 1, с.
9. Ласточкин Д. А. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи. — Тр. Иванов. с.-х. ин-та, 1936, вып. 2, с. 167—190.
10. Ласточкин Д. А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ. — Тр. Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1949, т. 1, с. 57—72.
11. Лошкина И. Е. К познанию малощетинковых червей Рыбинского водохранилища. — Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, 1957, т. 15, с.
12. Малевич И. И., Зевина Г. Б. Материалы по фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 399—406.
13. Марголина Г. Л. Сравнительная характеристика животного населения зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1958, № 2, с. 20—24.
14. Митропольский В. И. Моллюски. — В сб.: Рыбинское водохранилище. Приложение. Л., 1972, с. 304—343.
15. Митропольский В. И. Донная фауна Рыбинского водохранилища. (По материалам 1970 г.) — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1973, № 17, с. 29—33.
16. Митропольский В. И. Способность моллюсков к перенесению высыхания и промерзания. Наст. кн.
17. Мордухай-Болтовский Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвин. гос. заповед., 1974, вып. 12, Вологда, с.
18. Мордухай-Болтовский Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 142—194.
19. Овчинников И. Ф. Эколого-биологический очерк периодически осушаемой зоны Рыбинского водохранилища. — Автореф. канд. дисс. Л., 1949, с.
20. Панкратова В. Я. Распределение донной фауны в Верхневолжском водохранилище в связи с искусственным колебанием уровня. — Зоол. ж., 1940, т. 19, вып. 5, с. 776—789.
21. Поддубная Т. Л. Малощетинковые черви. — В кн.: Рыбинское водохранилище. Приложение. Л., 1972, с. 304—343.
22. Поддубная Т. Л., Митропольский В. И., Шилова А. И. и Зеленцов Н. И.

Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 г. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 42—56.

23. Семерной В. П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды. — Информ. бюлл. «Биол. вн. вод», 1974, № 21, с. 36—40.

24. Семерной В. П. К фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища. Сообщение II. Tubificidae. — Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1974, № 23, с. 37—39.

25. Шилова А. И. Отряд Diptera, сем. Chironomidae. — В кн.: Рыбинское водохранилище. Приложение. Л., 1972, с. 304—343.

26. Фенюк В. Ф. Материалы по фауне отмирающей водной растительности в Рыбинском водохранилище. — Бюлл. Инст. биол. водохр., 1958, № 1, с. 31—36

ВЕНТОС ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

Хотя бентос Иваньковского водохранилища изучался неоднократно в разные годы, в прибрежной зоне он был впервые исследован в течение всего периода затопления только в 1973—1974 гг. одновременно с исследованием других биоценозов мелководного побережья. В опубликованных ранее статьях [1, 6] приводятся данные лишь для июля-августа о всей фауне заросшего побережья в целом. По ним трудно составить ясное представление о собственно бентосе, населяющем грунт.

Материал по бентосу собирался с начала мая по октябрь 1973 г. в Большом Корчевском заливе, расположенном на южном берегу Иваньковского плеса водохранилища, на 4 станциях (рис. 1). Станции соответствовали различным горизонтам и ярусам прибрежной зоны. Ст. 1 находилась на глубине около 0,5 м, грунт с толстым слоем растительных остатков, в течение лета густо зараставший водной растительностью, особенно телорезом, манником и другими макрофитами; ст. 2 — на глубине около 1 м, грунт тоже с массой растительных остатков, но заросли менее густые; ст. 3 — на глубине около 1,5 м, грунт — заиленный песок с примесью растительных остатков, макрофиты распределены пятнами, не образуя сплошных зарослей.

Первые 2 станции относятся к верхнему горизонту побережья (характеризуя его верхний и нижний ярусы); 3 — относится к нижнему горизонту. Для сравнения побережья с более глубоководной зоной, лежащей за его пределами, одновременно сборы производились и на ст. 4, находящейся у входа в Корчевский залив на глубине 4—5 м, где никаких макрофитов не было, а грунт — серый ил.

Прибрежный район Корчевского залива, глубоко вдающегося в сушу, характеризует защищенное от волнений побережье. Хотя Корчевский залив находится недалеко от зоны подогрева Конаковской ГРЭС, можно считать, что в нем сохранялся естественный температурный режим.

Поток подогретых вод, сбрасываемых ГРЭС, уже сильно охлажденный на траверзе Корчевского залива проходит мимо залива по направлению бывшего русла Волги. Подогретые на

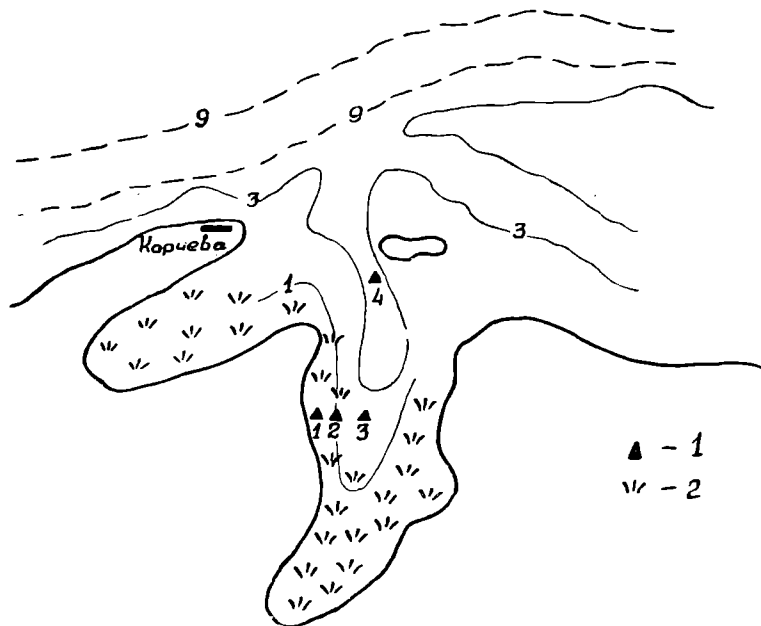


Рис. 1. Расположение станций со сборами бентоса в прибрежье Корчевского залива Ивановского водохранилища.
1 — станции, 2 — прибрежная растительность.

1—2° воды только иногда частично заходят в открытые части залива. Кроме регулярных сборов, производившихся здесь каждую неделю или декаду от начала мая до октября, во время рейса в начале августа были обследованы различные типы прибрежья почти по всему Ивановскому водохранилищу: открытое, незащищенное от волнений; полузащищенное и защищенное, аналогичное тому, которое изучалось в Корчевском заливе. Для сравнения собран материал по бентосу в области русла.

Все сборы бентоса производились дночерпателем Экмана с усовершенствованиями, внесенными в Институте биологии внутренних вод АН СССР [3], площадью $1/40 \text{ м}^2$; пробы промывались в шелковом газе № 23; на каждой станции брали 2 подъема дночерпателя.

Защищенное прибрежье. В защищенном прибрежье, в частности в Б. Корчевском заливе, граница между верхним и нижним горизонтами проходит на глубине между 1 и 1,5 м, где кончаются сплошные заросли и изменяется характер зоопланктона [5] и бентоса.

К верхнему горизонту мы относим ст. 1, 2 в Корчевском заливе, лежащие в зоне зарослей. Грунт под макрофитами покрыт мощным (до 30—40 см) слоем перегнивших крупных расти-

тельных остатков и детритом. Пробы дночерпателя брались в промежутке между растениями, но естественно, что фитофильная фауна с макрофитов частично попадала в грунт и оказывалась в пробах дночерпателя. Весь верхний горизонт прибрежья при понижении уровня обнажается, но не столько обсыхает, как обмерзает или промерзает, так как понижение уровня в Иваньковском водохранилище происходит уже поздней осенью (в октябре-ноябре). В течение лета здесь тоже происходит временами обнажение дна, но ненадолго.

Промерзание верхнего горизонта, конечно, сказывается на бентосе, но главным образом в весенний период.

На глубинах 0,5—0,7 м (ст. 1) в мае бентос по составу сильно обеднен. Он состоит главным образом из хирономид—*Endochironomus* gr. *dispar*, *Glyptotendipes gripekoveni*, *Chironomus plumosus* и некоторых других. Это преимущество перезимовавшие в грунтах личинки; кроме них, в бентосе есть олигохета *Lumbriculus variegatus* и единичные моллюски *Bithynia*. И те, и другие, как известно, хорошо переносят зимнее обнажение грунтов [2]. В небольшом количестве встречаются и мелкие *Naididae*, но тубифициды и все моллюски, кроме битинии, отсутствуют.

После вылета хирономид фауна беднеет еще больше, но позже с июля здесь в больших количествах развивается мотыль. В это время образуются плотные заросли телореза, манника и других макрофитов, усиливается накопление и разложение растительных остатков на грунте, и в этих условиях возможно развитие только немногих форм, в частности весьма выносливого к недостатку кислорода мотыля *Chironomus plumosus*. С ростом личинок в течение июля и августа биомасса бентоса возрастает и к середине сентября достигает 24—28 г/м². Основную часть ее дает мотыль; примесь к нему составляют другие, преимущественно фитофильные хирономиды и некоторые другие личинки насекомых (стрекоз, жуков), попадающие на дно с растений.

Вследствие сильного развития мотыля средняя за все время биомасса бентоса на глубине 0,5—0,7 м составляет 15,2 г/м². В октябре после вылета мотылей биомасса сильно падает.

На глубинах 0,9—1,0 м бентос несколько разнообразнее. Здесь уже есть примесь тубифицид—главным образом *Pelosclex ferox* и *Potamothenix hammoniensis*; из моллюсков *Bithynia* становится широко распространенной и многочисленной, появляются пиявки и другие виды. Примесь фитофилов есть, но в меньшем количестве, чем в верхнем ярусе, так как заросли здесь уже разрежены. Но общая биомасса бентоса, хотя и повышена весной, в дальнейшем понижается и далеко не достигает таких величин, как на глубинах 0,5—0,7 м. Самая высокая биомасса была в августе (19,6 г/м²), так же за счет мотыля,

средняя же за период май-октябрь — всего 6,6 г/м², т. е. почти втрое ниже, чем в верхнем ярусе.

Нижний горизонт сильно отличается от верхнего отсутствием зарослей (макрофиты встречаются здесь отдельными группками) и наличием илисто-песчаных грунтов с небольшим количеством растительных остатков.

Для его характеристики используется ст. 3 с глубиной около 1,5 м. Хотя участки с этими глубинами тоже обнажаются с падением уровня, но грунты, видимо, уже не промерзают, так как дно покрывается слоем льда, к этому времени уже образовавшегося на водохранилище. Под льдом может оставаться влажный грунт. Поэтому здесь всегда обитает несколько видов тубифицид (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamotheix hammoniensis*, *Aulodrilus limnobius*), из двустворчатых моллюсков сферииды, из брюхоногих — кроме битинии еще часто встречается *Valvata piscinalis*, пиявки, ряд форм фириноид; в общем бентос имеет более полноценный состав, но фитофильных форм меньше. Хириноид здесь много, но по биомассе преобладают моллюски (битиния, вальвата, сферииды *Sphaerium solidum*, *Sph. corneum*). Однако наиболее высокая биомасса (65,4 г/м²) была найдена весной в мае за счет перезимовавших битиний и мотылей: по всей вероятности, это следы той концентрации фауны, которая происходила еще осенью, при спаде воды. В дальнейшем биомасса не превосходит 7—8 г и с середины августа понижается еще больше, составляя всего 1—2 г/м². Средняя биомасса за весь период наблюдений — 7,65 г/м², но если не принимать во внимание раннюю весну (как результат прошлогодних явлений), то средняя будет всего 4,3 г/м².

Защищенное побережье в Корчевском заливе более или менее типично для всего водохранилища. Как показало обследование всего водоема в начале августа, участки защищенного побережья в разных частях водоема, преимущественно в Ивановском, отчасти Волжском плесе, на верхнем мелководном (0,5—1,0 м) горизонте имели более или менее развитый бентос со средними биомассами 7,4 г (на 0,5 м) и 6,6 г/м² (на 1,0 м). В Корчевском заливе в первой половине августа на этих глубинах биомасса бентоса была близкой (7 г и 10 г/м²).

Незащищенное побережье. На участках открытого побережья в Ивановском водохранилище в результате действия прибойной волны зарастание макрофитами сильно ослабевает, смываются отложения детрита и растительные остатки, во многих местах обнажаются песчаные грунты. Правда, открытое защищенное побережье в этом водохранилище не всегда полностью лишено водной растительности, обычно она сильно разрежена, а в некоторых местах и отсутствует вовсе. Вообще протяжение незащищенного побережья вследствие извилистости береговой линии и относительной малой ширины водохранилища значительно меньше, чем в Рыбинском водохранилище, и размыва-

ется оно далеко не так сильно. Очень сильного волнения с высокой волной в «Московском море» не бывает.

Поэтому незащищенное побережье, хотя и беднее бентосом (как и планктоном, и фитофилами), чем защищенное, но далеко не безжизненно или почти безжизненно, как это наблюдается в Рыбинском водохранилище. По сборам в начале августа здесь на глубине 0,5 м бентос состоит преимущественно из хирономид и некоторых брюхоногих моллюсков, средняя биомасса его около 1,15 г/м². Для сравнения можно указать, что в Рыбинском водохранилище у открытого побережья биомасса бентоса обычно не превышает 0,1—0,3 г/м².

На глубине около 1 м волновой размыв слабее, в грунтах больше органических веществ, встречается примесь мелких олигохет, средняя биомасса — 2,3 г/м².

С повышением глубины высшие водные растения совершенно исчезают и усиливается заиление грунта. Для сравнения бентоса мелководного побережья с бентосом «глубоководной» зоны постоянного затопления в начале августа 1973 г. были произведены сборы на 12 станциях в разных местах водохранилища с глубинами от 5—6 до 16 м, т. е. на русле Волги и его склонах или примыкающих к руслу частях поймы. Здесь обитал описанный уже предыдущими авторами [4] более или менее сложившийся биоценоз мотыля — неевского лимнодрила. Руководящие формы этого сообщества — *Chironomus plumosus* и *Isochaetides newaensis*, сопровождаемые несколькими более или мелкими формами пеллофильных хирономид (виды *Cryptochironomus*, *Procladius*) и тубифицид (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis* и другие) и очень небольшим количеством мелких моллюсков. На серых илах и песчанистых илах, заселенных этим биоценозом, его биомасса в период обследования равнялась в среднем 11,0 г/м². В это время в нем преобладали хирономиды, биомасса которых составляла 59—66%, в то время как биомасса олигохет (тубифицид) — 31—41% общей. В другие годы, как, например, в 1969—1970 гг., преобладали олигохеты [4]. Наиболее характерной чертой бентоса «глубинной» зоны можно считать наличие крупной олигохеты неевского лимнодрила (*I. newaensis*), который в прибрежной зоне совершенно отсутствует.

Особое положение занимал участок входа в Корчевской залив. Этот район, с глубиной около 5 м и серыми илами, был взят нами под наблюдения как «контрольный» для сравнения с близлежащими участками прибрежной зоны, и сборы здесь производились систематически в те же сроки, что и в прибрежье.

Несмотря на то, что по условиям глубины и грунта на этой станции можно было ожидать вышеописанный биоценоз, бентос на ней оказался сильно обедненным. Общая биомасса здесь колебалась в разные сроки от 1 до 11,5 г/м², при общей тенденции

к уменьшению к осени; средняя за весь период май-октябрь составляла только $3,1 \text{ г/м}^2$, т. е. была ниже, чем на всех ярусах мелководного побережья. При этом состав фауны был тоже беден: преобладал мотыль *Chironomus plumosus*, постоянно присутствовал *Limnodrilus hoffmeisteri*, но невский лимнодрил отсутствовал, моллюски встречались также очень редко. Судя по преобладающим видам, очень выносливым к недостатку кислорода, в районе этой станции мог быть постоянный дефицит кислорода. Возможно, что зимой в зоне глубин 4—5 м, которые не обнажаются, но покрываются льдом, в тонком слое воды под ним и в толще ила создаются заморные условия. В течение же вегетационного периода в районе перед входом в Корчевский залив в верхних слоях движутся массы подогретых (хотя уже значительно остывших) вод, препятствующих перемешиванию, так что у дна остается кислородный дефицит. К сожалению, содержание кислорода у дна на этой станции не определялось.

Трудно сказать, насколько типично это явление для Иваньковского водохранилища в целом.

Таким образом, распределение биомассы бентоса на поперечном разрезе через Иваньковское водохранилище, если разрез идет через незащищенное побережье, имеет характер одновершинной кривой с максимумом на глубине. Если же разрез идет через защищенное побережье, то кривая приобретает трехвершинную форму: 2 максимума (у правого и у левого берега) в верхнем горизонте побережья (на глуб. 0,5 м) и 1 — на глубине.

В Рыбинском водохранилище картина иная. Только в эстуарных участках, особенно в Волжском плесе, при разрезе через защищенное побережье наблюдается такая трехвершинность,

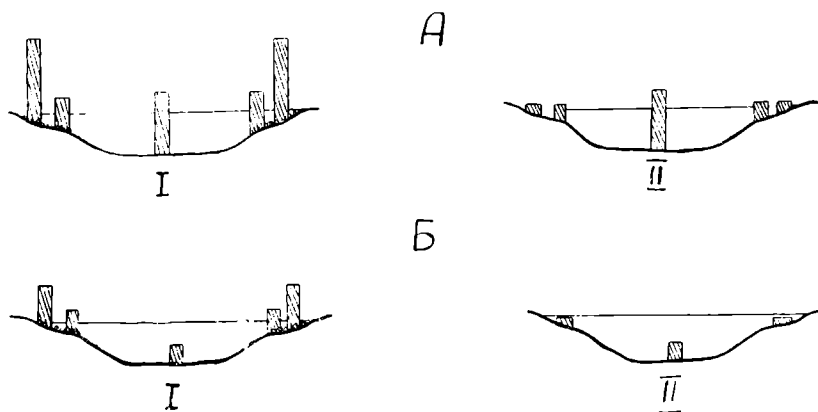


Рис. 2. Схема распределения биомассы бентоса на поперечном разрезе через водохранилища. А — Иваньковское, Б — Рыбинское, I — разрез через защищенное побережье, II — разрез через незащищенное побережье.

а на разрезе через Главный и широкие части Моложского и Шекснинского плесов останутся только вершины в прибрежье, посередине же (на глубине) будет глубокий провал. При разрезе через открытое прибрежье вся кривая биомассы бентоса пойдет на очень низком уровне, хотя на глубине будет незначительное повышение (рис. 2). Как было показано выше, в Рыбинском водохранилище различие в бентосе между защищенным и незащищенным прибрежьем гораздо больше, чем в Ивановском, хотя бентос в прибрежье последнего в общем заметно богаче.

Соотношение биомассы бентоса в прибрежной зоне Ивановского и Рыбинского водохранилища может быть проиллюстрировано циклограммой (рис. 3).

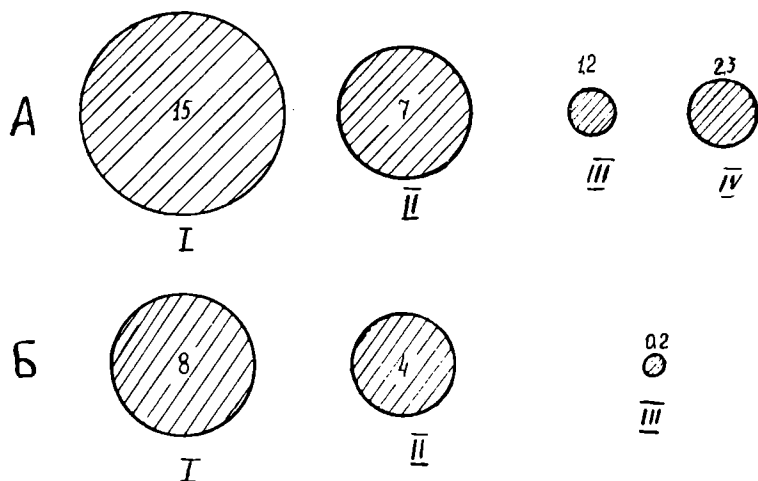


Рис. 3. Соотношение биомассы бентоса в прибрежной зоне водохранилища, г/м³.

А — Ивановское, Б — Рыбинское; I, II — защищенное прибрежье, III, IV — незащищенное прибрежье; I, III — верхний горизонт, II, IV — нижний горизонт.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дьяченко И. П. Фауна зарослей прибрежной зоны Ивановского и Угличского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1968, вып. 67, с. 298—303.
2. Митропольский В. И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища. Наст. кн.
3. Митропольский В. И., Мордухай-Болтовской Ф. Д. Макробентос. — В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 158—170.
4. Поддубная Т. Л. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища

- на 32-й год его существования. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизм Волги. Рыбинск, 1974, с. 143—153.
5. **Столбунова В. Н.** Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971—1974 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, Ярославль, 1976, с. 170—212.
6. **Фенюк В. Ф.** Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ. Тр. Инст. биол. водохр. АН СССР, 1952, вып. 1(4), с. 139—160.

ДОННАЯ ФАУНА ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА.

В жизни каждого водоема прибрежная мелководная зона имеет исключительно важное значение. Она используется рыбами для размножения и нагула, в ней протекает развитие молоди. При наличии растительности в мелководной зоне происходит накопление органического детрита, который служит кормом для многих донных беспозвоночных. Площади мелководий водохранилищ зависят от морфометрии затопленной территории, величины сработки уровня, высоты паводка и других факторов.

Большинство исследователей [1, 4, 5, 7, 8] в определение мелководной зоны вкладывают различные понятия. Для Саратовского водохранилища, уровень которого в отличие от большинства водохранилищ волжского каскада поддерживается на нормальном подпорном горизонте¹, мелководной мы считали зону, ограниченную распространением высшей водной растительности от уреза воды до глубины 2,5 м. По имеющимся данным [12] участки с глубинами до 2 м занимают в водохранилище площадь 329 км² или 18% водного зеркала.

Целью настоящей работы было изучение донной фауны (видовой состав и количественные показатели) лишенных растительности участков прибрежной зоны.

Материал собирался в течение 3 лет на 8—12 участках, расположенных в различных частях водохранилища (см. рисунок), в 1971 и 1972 гг. — в мае, июле и сентябре, в 1973 г. — ежемесячно с мая по октябрь.

Пробы отбирались с глубин 0,5, 1,0 и 2,5 м штанговым дночерпателем Заболотского площадью 1/40 м² по 2 выемки с каждой глубины. Грунт промывался через газовое сито № 19, выбранные организмы фиксировались 4%-м формалином, взвешивание проводилось на торзионных весах с точностью до 0,5 мг.

Малоцетинковые черви определены сотрудником Куйбышевской станции В. А. Любиным.

¹ Колебания уровня, связанные с работой Волжской ГЭС им. Ленина, а также весенние паводки ощущаются только в верхней части водохранилища до г. Куйбышева.

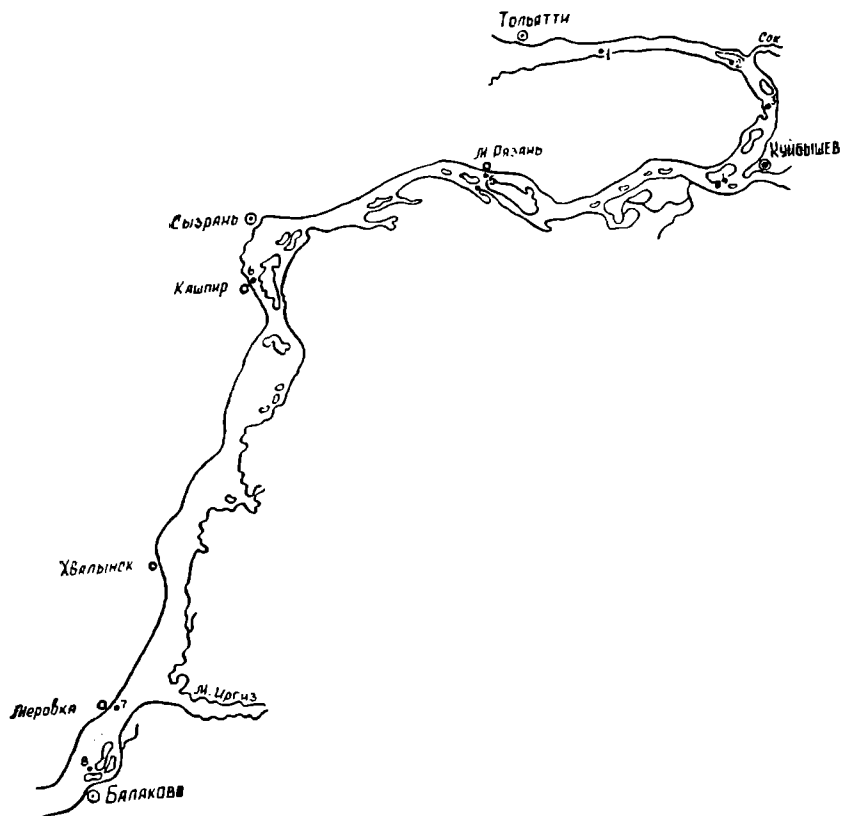


Рис. 1. Схематическая карта Саратовского водохранилища с указанием мест отбора проб.

1 — Федоровский сброс, 2 — о. Широковский, 3 — поляна Фрунзе, 4 — о. Рождественский, 5 — Малая Рязань, 6 — с. Монастырское, 7 — с. Меропка, 8 — о. у Балакова.

Верхняя часть водохранилища

Верхняя часть водохранилища от Куйбышевского гидроузла до г. Куйбышева представляет собой речной участок с высокими скоростями течения (до 1 м/с) и большими суточными и недельными колебаниями уровня, обусловленными работой гидроэлектростанции. У плотины суточные колебания достигают 2 м, но быстро затухают и ниже Куйбышева практически не ощущаются. Во время паводка этот участок сильно промывается, поэтому в прибрежной зоне преобладают песчаные грунты. Небольшой наилок появляется только на глубине 2,5 м.

На глубинах 0,5 м из-за суточных и недельных колебаний уровня условия существования организмов очень непостоянны. Здесь обнаружено 27 видов и форм гидробионтов, однако только 3 из них: *Isochaetides newaensis*, *I. michaelsoni* и *Stenogammarus dzjubani*, встречены более чем в половине отобранных проб (табл. 1).

Псаммофильные личинки *Stictochironomus* sp. развивались в большом количестве только в отдельные месяцы: в июле и октябре 1973 г. их численность ниже Федоровского сброса достигала 1240—1340 экз/м², в июле и сентябре у о. Ширяевского — 3100—1420 экз./м².

Среднегодовая биомасса бентоса этой зоны в годы наблюдений не превышала 5 г/м² (табл. 2). Личинки хирономид составляли 52,5%, олигохеты — 42,5% и ракообразные — 5%.

На глубине 1 м влияние ветрового перемешивания и суточных колебаний уровня ощущаются значительно слабее. Условия обитания для организмов улучшаются, поэтому население становится более разнообразным. Заметно возросла встречаемость псаммофильных и пелореофильных личинок хирономид *Cladotanytarsus* ex. gr. *manicus*, *Stictochironomus* sp., *Chironomus* f. l. *thummi* (табл. 1).

Сравнительно высоким были и показатели биомассы бентоса (табл. 2). В отличие от предыдущей зоны, 56% ее величины составляли малощетинковые черви, 36% — личинки хирономид и 8% — высшие ракообразные.

В зоне глубин 2,5 м процессы аккумуляции органического детрита протекают несколько быстрее, чем в предыдущей, поэтому заиленные грунты встречаются чаще. Условия обитания организмов сходны с предыдущей зоной, о чем свидетельствует состав населения (табл. 1).

Величины биомассы также оказались очень близкими (табл. 2), причем 57% приходилось на долю олигохет, 38% давали личинки хирономид и 5% — ракообразные.

В целом биомасса бентоса прибрежной зоны верхней части водохранилища была довольно высокой и в 10 раз превышала среднюю биомассу кормового бентоса верхней части водохранилища в 1968—1971 гг. [10].

Средняя часть водохранилища

Для средней части водохранилища от г. Куйбышева до пос. Кашпир характерно дальнейшее снижение скоростей течения и как следствие этого — аккумуляция в донных отложениях органического детрита. Преобладающим прунтом в прибрежной зоне становится заиленный песок. Множество островов, отделяющих обширные площади прибрежной зоны от волнобоя, создают благоприятные условия для развития водной растительности. Особенно много здесь тростника и рогоза, местами они образу-

Таблица 1

Встречаемость наиболее массовых беспозвоночных в прибрежной зоне
верхней части водохранилища, %

Организмы	Глубина, м		
	0,5	1	2,5
<i>Tanytarsus ex. gr. gregarius</i>	14	47	53
<i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i>	—	47	46
<i>Cryptochironomus ex. gr. defectus</i>	27	60	31
<i>Lipiniella arenicola</i>	14	47	70
<i>Chironomus f. l. thummi</i>	27	67	70
<i>Polypedilum nubeculosum</i>	27	27	46
<i>Stictochironomus sp.</i>	40	74	70
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	53	67	53
<i>Isochaetides michaelsoni</i>	74	67	70
<i>Isochaetides newaensis</i>	60	82	61
<i>Propappus volki</i>	7	40	23

Таблица 2

Среднегодовая биомасса зообентоса прибрежной зоны
в верхней части водохранилища, г/м²

Год	Глубина, м		
	0,5	1	2,5
1971	2,76	5,67	4,28
1972	4,88	7,34	4,73
1973	3,15	6,83	7,89

ют вдоль берега за островами сплошной пояс, несколько глубже располагаются рдесты и роголистник [15].

Разнообразие биотопов определяет богатый состав населения. Здесь обнаружено 70 видов и форм донных организмов, среди которых преобладают олигохеты и личинки хирономид.

На глубинах 0,5 м особенно часто встречались псаммо- и псаммореофилы *St. dzjubani* и *Cladotanytarsus ex. gr. mancus*, пеллофил *L. hoffmeisteri f. typica* и пелореофил *Ch. f. l. thummi* (табл. 3).

Численность этих видов обычно была небольшой, поэтому среднегодовая биомасса организмов в годы исследования не превышала 3,5 г/м² (табл. 4). Основное значение имели олигохеты, которые составляли 62,6%, личинки хирономид — 25,2% и высшие ракообразные — 12,2% от среднегодовой биомассы.

Из-за снижения влияния волнового перемешивания в зоне глубин 1,0 м наблюдалось накопление илов, в результате чего основным грунтом этой зоны становится заиленный песок.

Таблица 3

Встречаемость наиболее массовых беспозвоночных в прибрежной зоне средней части водохранилища, %

Организмы	Глубина, м		
	0,5	1	2,5
<i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>mancus</i>	58,0	46,0	40,0
<i>Limnochironomus nervosus</i>	58,0	54,0	27,0
<i>Chironomus</i> f. l. <i>thummi</i>	17,0	54,0	20,0
<i>Procladius</i> sp.	8,0	8,0	53,0
<i>Stenogammarus dzjubani</i>	58,0	28,0	20,0
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> f. <i>typica</i>	50,0	62,0	60,0
<i>Potamothenix moldavensis</i>	25,0	23,0	53,0

Таблица 4

Среднегодовая биомасса бентоса прибрежной зоны в средней части водохранилища, г/м²

Год	Глубина, м		
	0,5	1	2,5
1971	3,49	10,04	3,68
1972	2,39	10,09	5,80
1973	1,94	7,49	6,18

Из 50 встреченных на этой глубине видов только 3 были обнаружены более чем в половине отобранных проб. Среди них наиболее часто встречался типичный обитатель заиленных прудов профундали озер и водохранилищ пелофил — *L. hoffmeisteri* f. *typica*. Пелореофил *Ch. f. l. thummi* был приурочен в основном к верхнему участку средней части, где его численность в июле 1973 г. достигала 1880 экз./м². Из других гидробионтов здесь в большом количестве в октябре встречались псаммофилы *I. micraelsoni* — 1221 экз./м² и *St. dzjubani* — 800 экз./м².

В районе с. Монастырское наиболее высокие показатели численности были отмечены в августе для *P. moldaviensis* — 2720 экз./м² и *Dikerogammarus haemobaphes* — 1500 экз./м².

Обильное развитие в отдельные месяцы крупных гидробионтов обусловило высокие показатели среднегодовой биомассы

(табл. 4), 62,4% которой приходилось на долю олигохет, 28,6% —высших ракообразных и 9% — личинок хирономид.

На глубинах 2,5 м, происходит дальнейшее заиление грунтов, в результате чего значение в бентосе псаммофильных организмов снизилось, а пелофильных возросло (табл. 3). Наиболее распространенными в этой зоне были 3 пелофила: *L. hoffmeisteri f. typica*, *P. moldaviensis* и *Procladius* sp. Их численность в отдельные месяцы имела высокие показатели. Например, в июне 1973 г. у с. Монастырское численность *P. moldaviensis* составляла — 2680 экз./м², в августе там же *D. haemobaphes* — 4480 экз./м², в июне у Малой Рязани численность *Procladius* — 560 экз./м², в сентябре *L. hoffmeisteri f. typica* — 800 экз./м².

Среднегодовая биомасса организмов (табл. 4) на 55,8% была представлена олигохетами, 15,8% — составляли личинки хирономид и 28,4% —высшие ракообразные.

Биомасса кормовых организмов в средней части водохранилища в 1968—1971 гг. составляла 2,2 г/м² [10]. В прибрежной зоне, как это следует из приведенных нами данных, она была значительно выше, особенно в зоне 1 м.

Нижняя часть водохранилища

Гидрологический режим ниже пос. Кашпир мало отличается от режима средней части водохранилища. Для него также характерна аккумуляция органического детрита и заиление грунтов. Многочисленные острова защищают от волнобоя обширные площади мелководий, на которых создаются благоприятные условия для развития мягкой и жесткой водной растительности. Однако зарастание этих участков происходит несколько медленнее, чем в средней части; высшая водная растительность только осваивает заостровные участки, распространяясь в виде отдельных, еще не соединившихся островков [15].

Открытые участки заняты песчаным грунтом, в районе с. Меровка в прибрежной зоне находится плотный чернозем, местами встречается глина.

Население нижней части представлено 43 видами: 18 — личинок хирономид, 16 — олигохет, 7 —высших ракообразных.

Наиболее часто на глубинах 0,5 м встречался *St. dzjubani*. На заиленном песке он присутствовал во всех пробах, на черноземе, и глине немного реже — 83%, из других организмов на черноземе и глине довольно часто встречались *Lipiniella arenicola*, *Pontogammarus obesus* и *P. sarsi*. На заиленном песке более чем в половине проб отмечен *Cladotanytarsus ex. gr. manicus* (табл. 5).

Среднегодовая биомасса (табл. 6) в 1971 г. почти на 40%, а в 1972 и 1973 гг. — на 90% определялась высшими ракообразными, среди которых преобладали *P. obesus*, *St. dzjubani* и *P. sarsi*.

**Встречаемость наиболее массовых беспозвоночных в прибрежной зоне
нижней части водохранилища, %**

Организмы	Чернозем, глина			Залинный песок		
	0,5	1	2,5	0,5	1	2,5
<i>Tanytarsus</i> ex. gr. <i>gregarius</i>				40	25	40
<i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>manus</i>		34		60	75	80
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i>		17		40	25	20
<i>Lipiniella arenicola</i>	67	17		20	50	80
<i>Chironomus</i> f. l. <i>semireductus</i>			50	20		20
<i>Chironomus</i> f. l. <i>plumosus-reductus</i>						80
<i>Polypedillum</i> ex. gr. <i>nubeculosum</i>				20	75	80
<i>Procladius</i> sp.	33		75		25	20
<i>Pontogrammarus sarasi</i>	67			40	40	
<i>Pontogrammarus obesus</i>	67	83			20	40
<i>Stenogrammarus dzjubani</i>	83			100	100	40
<i>Isochaetides newaensis</i>			75			
<i>Limnodrilus udekemianus</i>			50			
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> f. <i>typica</i>	25	25	75			80
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> f. <i>parva</i>	25	50				
<i>Potamothrix moldaviensis</i>	50	25	100		100	80

Таблица 6

**Среднегодовая биомасса бентоса прибрежной зоны в нижней части
водохранилища, г/м²**

Годы	Глубина, м		
	0,5	1	2,5
1971	3,65	1,04	1,51
1972	1,43	2,12	4,20
1973	1,14	2,54	5,08

В отличие от предыдущей зоны на глубинах 1,0 м возросло значение пелофилов. На залинном песке вместе с *St. dzjubani* во всех пробах регистрировался *P. moldaviensis*, в большинстве проб — *Polypedillum* ex. gr. *nubeculosum*. На черноземе и глине из 3 вышших раков остался только более выносливый к заилению *P. obesus*.

Среднегодовая биомасса в годы наблюдений не превышала 2,5 г/м² (табл. 6). Высшие ракообразные составляли 77,6%, хирономиды — 17,5%, олигохеты — 4,9%.

Таким образом, в отличие от вышерасположенных частей водохранилища, где биомасса организмов на глубинах 0,5 и 1 м определяется олигохетами и хирономидами, в нижней части, особенно на черноземной почве и глине, она на 80—90% состоит из высших ракообразных.

На глубинах 2,5 м ведущими организмами были пелофилы: *P. moldaviensis*, *L. hoffmeisteri* f. *typica*, *Procladius* sp. (табл. 5). Среднегодовая биомасса этой зоны (табл. 6) на 50% определялась олигохетами, на 46% — хирономидами, высшие ракообразные составляли 4%.

В целом биомасса кормовых организмов прибрежной зоны нижней части водохранилища оказалась ниже средней биомассы этого участка в 1968—1971 гг. [10].

Наиболее высокие показатели биомассы кормового бентоса были отмечены в средней части водохранилища. Несколько уступала им биомасса в верхней части и почти в 2 раза — в нижней части.

Если рассматривать продуктивность отдельных глубинных зон, то, как правило, наиболее высокие показатели биомассы были отмечены на глубине 1 м. По-видимому из-за волнового перемешивания здесь происходит лишь незначительное заиление, которое не исключает возможность развития как псаммофильных, так и пело- и пелореофильных организмов (*I. newaensis*, *I. michaelsoni*, *P. moldaviensis*, *L. hoffmeisteri* f. *typica*, *Stictochironomus* sp., *Cladotanytarsus* ex. gr. *mancus*, Ch. f. l. *thummi* и *Procladius* sp.). Те и другие в этой зоне встречаются в больших количествах.

Помимо открытой части водохранилища, производилось обследование мелководий, защищенных от волнобоя. В верхней части исследовался участок между островом Ширяевским и коренным берегом; в средней — небольшой залив с. Рождественского, в нижней — за грядой островов у Балакова. Все эти участки находятся в непосредственной близости от открытой части водохранилища и отделяются от него только узкой песчаной косой или грядой островов. Последние защищают побережье от волнобоя, чем препятствуют вымыванию отлагающегося детрита.

В верхней части, на защищенном мелководье преобладал заиленный песок, по мере продвижения вниз заиленность грунтов увеличивалась. Население заостровных мелководий по своему составу мало отличалось от населения открытых участков. На глубинах 0,5—1 м несколько выше была роль фитофильных организмов, на глубинах 2,5 из-за сильного заиления преобладали пелофилы.

Среднесезонная биомасса гидробионтов на защищенном мелководье была выше, чем на незащищенном (табл. 7). В верхней части на глубинах 0,5 м она на 95% определялась личинками хирономид, на глубинах 1,0 и 2,5 м увеличивалось значение олигохет, хирономиды составляли соответственно 64 и 54%. В сред-

ней части, как и на открытых участках, в бентосе преобладали олигохеты. Они составляли 75—78% среднегодовой биомассы. В нижней части на глубинах 0,5 и 1 м, в отличие от незащищенного участка, где отмечалось обильное развитие ракообразных, среднегодовая биомасса на 56 и 74% определялась хирономидами и лишь на глубине 2,5 м заметно возросло значение олигохет (до 47%).

В сравнении с другими водохранилищами волжского каскада, прибрежная зона Саратовского заселена довольно богато (табл. 8). Среднегодовая биомасса донной фауны уступает только биомассе бентоса Иваньковского, почти в 2 раза превышает таковую Волгоградского и Горьковского и в десятки раз — Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ.

Таким образом, биомасса донной фауны прибрежной зоны Саратовского водохранилища, характеризующегося постоянством уровня режима, значительно выше биомассы донной фауны волжских водохранилищ многолетнего и сезонного регулирования.

В верхней части ее величина в значительной мере определялась биомассой личинок хирономид, в средней на всех глубинах преобладали олигохеты. В нижней — только на глубинах 2,5 м население было представлено олигохетами и хирономидами, на глубинах 0,5 и 1,0 м среднесезонная биомасса на 92—78% была представлена амфиподами. В основном это были *Stehogammarus dzjubani* и *Pontogammarus obesus*.

Увеличение значения ракообразных в бентосе прибрежной зоны нижней части водохранилища, видимо, связано с более постоянными условиями существования, снижением скоростей течения, наличием разнообразных биотопов и более богатым содержанием в грунтах автохтонного детрита.

Таблица 7

Среднегодовая биомасса открытых и защищенных участков
Саратовского водохранилища, г/м²

Части водохранилища	Места отбора проб	Глубина, м		
		0,5	1	2,5
Верхняя	о. Ширяевский	1,46	4,73	3,87
	За островом	6,59	6,20	6,00
Средняя	о. Рождественский	2,50	10,15	3,87
	Залив острова	8,80	7,85	8,13
Нижняя	Балаково у острова	0,80	1,98	4,23
	За островом	2,85	3,07	1,71

Биомасса бентоса прибрежной зоны Волжских водохранилищ

Водохранилище	Общая площадь, км ²	Площадь мелководий 0—2 м, %	Площадь зарастания, %	Биомасса, г/м ²	Автор
Иваньковское	327		24,0	весна — 1.17—4.54 октябрь 8.64—15.0	Фенюк [14]
Рыбинское	4550	21	1,3	Песчаное открытое мелководье май — 0.22 август — 0.11 задернованная почва 0.83—1.11	Мордухай-Болтовской [6, 8]
Горьковское	1591	18	1,4	1969 г. — 2.95 1970 г. — 3.89	Стругач [13]
Куйбышевское	6450	16	1,0	песчаное открытое мелководье 1968 г. — 0.32—0.37 1970 г. — 0.03—0.08 мелководье залива 1968 г. — 3.08—1.70 1969 г. — 5.78—5.06	Бородич [2]
Саратовское	1831	18	5,0	открытое мелководье верхняя, средняя, нижняя части водохранилища 5.15 5.67 2.50 защищенное мелководье открытое мелководье 6.26 8.26 2.54	Наши данные
Волгоградское	3117	17	0,9	верхняя, средняя, нижняя части водохранилища 2.7 2.9 3.6 защищенное мелководье 5.9 6.7 5.5	Нечваленко [11]

Площади зарастания приведены по данным В. А. Экзерцева и И. В. Довбни [16]; Ф. Д. Мордухай-Болтовского [9]; площади мелководий (глубины до 2 м) — по данным Г. П. Кожевникова [3]; Г. В. Погорельцевой и В. А. Ша-рапова [12].

В верхней части водохранилища до г. Куйбышева из-за суточных и недельных колебаний уровня, достигающих 2 м, периодически на непродолжительное время осушается значительная площадь прибрежной зоны. Каспийские ракообразные обитают на поверхности прунта или зарываются в его самые поверхностные слои, поэтому даже непродолжительное осушение отрицательно отражается на их развитии. Обитающий в этой части водохранилища потамобионт *Pontogammarus sarsi* равномерно распространен только в медали, где колебания уровня не ощущаются. На осушающихся участках *P. sarsi* и *St. dzjubani* встречаются случайно, единичными экземплярами. В массе в отдельные месяцы здесь развиваются только псаммо- и пелореофильные личинки хирономид *Stictochironomus* sp. и *Ch. f. l. thummi*.

Защищенные участки прибрежной зоны сильно зарастают макрофитами, особенно в средней части. Отмирание растительности приводит к обогащению грунтов органическим детритом, поэтому население средней части водохранилища особенно богато. В годы наших наблюдений его биомасса изменялась от 1,94 до 10,09 г/м².

Наиболее продуктивной была зона глубин 1,0 м. В верхней части водохранилища среднегодовая биомасса на этих глубинах составляла 5,67—7,34 г/м², в средней — 7,49—10,09 г/м², в нижней — 1,04—2,54 г/м².

В заливах и за островами среднегодовая биомасса гидробионтов, как правило, была в 1,5—3,0 раза выше, чем на открытых участках.

ЛИТЕРАТУРА

1. Авакян А. Б., Погорельцева Г. В., Шарапов В. А. О классификации мелководий водохранилищ. — Тез. докладов к совещанию по комплексному использованию мелководий водохранилищ в народном хоз., 1970, М., с. 27—29.
2. Бородин Н. Д., Донная фауна осушной зоны Куйбышевского водохранилища. — В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги, Рыбинск, 1974, с. 125—142.
3. Кожевников Г. П. Значение мелководий в биологическом режиме водохранилищ. — Изв. ГосНИОРХ, — 1974, т. 89, с. 75—78.
4. Мельникова Г. Л. Природные условия мелководий крупных равнинных водохранилищ. — Изв. АН СССР, сер. географ., № 2, с. 52—57.
5. Мельникова Г. Л. Основные принципы классификации мелководий. — Тез. докл. к совещ. по комплексному использованию мелководий водохранилищ в народном хозяйстве, М., 1970, с. 43—47.
6. Мордухай-Болтовской Ф. Д. К вопросу о формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища). — Зоол. ж., 1955, т. 34, № 1, с. 120—125.
7. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна мелководной зоны Волжских водохранилищ. — Тез. докл. к совещ. по комплексному использованию мелководий водохранилищ в народном хозяйстве, 1970, с. 19—21.
8. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвин. Гос. заповед., 1974, 12, с. 75—92.
9. Мордухай-Болтовской Ф. Д. 1976. Исследование мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, Ярославль, 1976, с. 20—35.

10. Нечваленко С. П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища. — Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 65—72.

11. Нечваленко С. П. Донная фауна мелководий Волгоградского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 13—38.

12. Погорельцева Г. В., Шарапов В. А. Современное состояние и пути повышения эффективности использования мелководий водохранилищ бассейна р. Волги. — Матер. Всесоюз. научн. конф. по проблеме комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги, 1975, т. 1, с. 32—45.

13. Стругач М. Б. Зообентос мелководий Горьковского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 89, с. 45—52.

14. Фенюк В. Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ. 1961, с. 277—309.

15. Экзерцев В. А. О растительности Саратовского водохранилища. Информ. бюлл. «Биол. внутр. вод», 1975, № 26, с. 22—26.

16. Экзерцев В. А., Довбня И. В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги. — Вторая конф. по изуч. водоемов бассейна Волги, «Волга-2», Борок, 1974, с. 24—28.

РОЛЬ ПРИТОКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЗМНОЖЕНИИ ФИТОФИЛЬНЫХ РЫБ И ОСОБЕННОСТИ НЕРЕСТИЛИЩ В МАЛОВОДНЫЕ ГОДЫ.

В Рыбинском водохранилище среди массовых промысловых рыб преобладают фитофильные виды. Нерестилища их приурочены к мелководьям, и условия размножения зависят в значительной степени от характера этих прибрежных биотопов. Если попытаться их классифицировать, то все нерестилища прежде всего нужно разделить на 2 группы по их местоположению: одни расположены в собственно водохранилище, другие — в его притоках. По мере формирования водохранилища относительная значимость тех и других для размножения отдельных видов рыб менялась [1, 4], соответственно изменялась и численность локальных группировок рыб, приуроченных к этим нерестилищам. На первом и втором этапах формирования водохранилища основное пополнение молоди происходило за счет размножения в прибрежной части основного водоема [2], где на обширных мелководьях за прикрытием затопленных лесов развивалась богатая растительность. Со временем леса постепенно исчезли, лишены защиты берега размыло волной, сократились заросли прибрежной растительности. Узкая полоса ее заливадается только в годы максимального наполнения водохранилища. И только после ряда маловодных лет осушенная зона покрывается растениями, пригодными в качестве субстрата для икры.

Мы попытались оценить изменение площадей нерестилищ фитофильных рыб Рыбинского водохранилища на I и II-м этапах его формирования. Учтена площадь залитого мелководья, летовавшего в предшествующем году (см. таблицу), и на основании собственных визуальных наблюдений о степени зарастания мелководий на разных участках водохранилища, их затоплении при колебании уровня, использования рыбами различного типа зарослей, размыва грунтов в прибрежной зоне сделан ориентировочный расчет площади эффективных нерестилищ.

Площади нерестилищ в последнем периоде сократились, произошло сглаживание различий между годами (см. таблицу).

**Площади летующих мелководий и эффективных нерестилищ
на момент нереста леща**

Год	Площадь залито- го мелководья, летовавшего в предыдущем году, тыс. га	Площадь эффективных нерестилищ, тыс. га	Год	Площадь залито- го мелководья, летовавшего в предыдущем году, тыс. га	Площадь эффективных нерестилищ, тыс. га
1955	92,2	19,6	1965	4,0	1,0
1956	0	2,3	1966	29,4	1,7
1957	33,3	7,7	1967	4,9	0,6
1958	0	2,0	1968	0	0,3
1959	12,9	2,3	1969	0	0,3
1960	0	1,4	1970	26,0	2,3
1961	75,4	7,4	1971	0	0,5
1962	0	1,0	1972	0	0,6
1963	0	0,6	1973	0	0,7
1964	0	0,5	1974	70,5	8,7

Только в многоводные годы, следующие после нескольких мало-
водных (1970, 1974) эта величина резко возросла.

На этом фоне увеличилось значение нерестилищ, расположен-
ных в притоках водохранилища. Преимущество их состоит в
защищенном от волны местоположении, относительно стабиль-
ном развитии растительности, лучшем и более раннем пропоре-
воде. Постепенно у некоторых видов рыб, например, судака чис-
ленность локальных стад, размножающихся в реках, возросла
и начала доминировать над озерными.

Роль притоков в воспроизводстве фитофильных рыб стано-
вится особенно ощутимой в маловодные годы, когда в зоне за-
топления водохранилища совсем нет растительности. В связи с
этим встает вопрос о необходимости более детального изучения
характера нерестилищ в малых реках и их продуктивности.

В Рыбинское водохранилище впадает более 50 рек и
ручьев [7]. Кроме основных рек (Волга, Молога и Шексна) наи-
большее значение в питании водохранилища имеют Суда, Сить
и Согожа. Бассейны отдельных рек сильно отличаются по сте-
пени заболоченности, залесенности, почвенному покрову и гид-
рологическим условиям. Наиболее заболочены бассейны рек Ча-
годоши, Кобожки, Колпи, Яны, Искры, Кондоши. Эти болота яв-
ляются источником гумусовых веществ, вносимых реками в во-
дохранилище, они же в отдельные годы способствуют возникно-
ванию дефицита кислорода в зимний период. Воды повышенной
окрашенности во время половодья несут также реки Волжского

плеса: Юхоть, Сутка, Ильдъ, Шуморовка, Латка, хотя их водосбор менее заболочен.

Реки Шекснинского плеса: Суда, Ягорба, Мякса и ряд небольших речек, в период Весеннего половодья очень многоводны. Бассейн питания р. Суды крайне неоднороден по почвенному покрову и гидрогеологическим условиям. Это обуславливает большую изменчивость качества ее воды.

Речные долины чрезвычайно разнообразны. В пределах Молого-Шекснинской и Верхневолжской низменностей они распыляются и становятся неясно выраженными [6]. Средняя ширина долины 1—2 км. Русла рек извилистые, относительно устойчивые, в летний период зарастают водной растительностью. Характерная ширина русла малых рек 10—15 м, средних и больших — 40—60 м. Дно песчаное или песчано-илистое. Русловые берега обычно низкие, высотой 1—2 м, умеренно крутые, местами обрывистые, большей частью заросшие кустарником.

Летом в зоне подпора водохранилища долины притоков залиты, степень их затопления уменьшается по мере продвижения вверх по течению и зависит от подъема воды в водохранилище. Зимой и в маловодные годы вода остается, главным образом, в руслах рек, а пойма их временно заливается только водами весеннего половодья, что создает необходимые условия для размножения фитофильных рыб.

Все притоки водохранилища в той или иной степени используются рыбами для икрометания. В некоторые крупные и средние реки (Суда, Согожа, Ухра, Сить, Сутка и др.) производители судака и леща довольно высоко поднимаются против течения. Синец, как правило, использует разливы в предустьевых участках только по р. Кондоше, в пойме которой образовался обширный залив, поднимается относительно высоко и вместе с плотвой и лещем нерестится на залитом заболоченном мелководье.*

Специального изучения нерестилищ в притоках Рыбинского водохранилища до сих пор не производилось. Некоторые наблюдения были проведены нами на р. Сутке левобережном притоке Волжского плеса в 1971, 1972 и 1973 гг., их результаты изложены в настоящем сообщении.

Прилегающий к устью р. Сутки участок защищенного островами мелководья служит постоянным наблюдательным пунктом Института биологии внутренних вод АН СССР по изучению многолетних изменений условий воспроизводства фитофильных рыб.

Состав производителей, заходящих на нерест в реку, изучался путем отлова их сетными порядками и анализа промысловых уловов на рыбпункте. В течение лета 1971 г. периодически производился отлов личинок и мальков рыб на постоянных станциях от устья реки вверх на 15 км. Сбор молоди на ранних стадиях в прибрежье с глубинами до 1—1,5 м производился сачком, диаметром 35 см, на более глубоких и удаленных от берега участ-

ках и над руслом реки — сеткой Кори. При отборе проб с разных горизонтов глубину опускания сети регулировали длиной поводков от пенопластового поплавка. Раскрытие сетки Кори — 0,5 м², протяженность облавливаемого участка — 20 м. Подросшую молодь ловили 6-метровой волокушей из капроновой дели с шатом ячеи 3,4 мм. Закидывали ее на урезах с лодки, что позволяло облавливать пространство, удаленное от берега на 15—20 м. В сентябре в нижнем участке реки пробы были взяты мальковым тралом.

В 1972 и 1973 гг. были подробно обследованы нерестилища во время икрометания плотвы и леща. Мелководья осматривались визуально с берега и с лодки. На более глубоких местах использовали скребок. Определялась видовая принадлежность найденной икры, субстрат, плотность кладки.

В 1971 г. уровень воды в водохранилище весной был несколько ниже проектного и начал быстро падать уже в начале лета. 1972 и 1973 гг. в связи с необычными погодными условиями оказались исключительно маловодными.

Состав рыбного населения реки динамичен, меняется в течение года, и разные его компоненты находятся в различных взаимоотношениях с ихтиофауной водохранилища. Некоторые виды рыб образуют постоянные локальные группировки, обитающие в реке круглогодично. Здесь они размножаются, нагуливаются и зимуют. Это мелкая плотва, окунь, ерш, уклея, щука, щиповка. Другие виды заходят в реку только на нерест (судак, снеток) и вскоре после него возвращаются опять в водохранилище. Молодь их на ранних стадиях придерживается нерестилищ, но уже со второй половины лета начинает скатываться в водохранилище. Третья группа видов тоже заходит из водохранилища (лещ, крупная плотва, густера, щука, уклея) и производители их довольно быстро уходят из реки после нереста, но молодь задерживается долго, до конца лета, а иногда и первые 2—3 года своей жизни. Часть молоди к концу лета уходит в водохранилище, но вскоре после становления ледового покрова вновь возвращается в реки, где в некоторые годы в массе гибнет в результате замора.

Ход производителей в реку начинается задолго до начала нереста в большинстве случаев еще подо льдом. Его продолжительность и наступление времени наибольшей интенсивности неодинаковы в разные годы и зависят от гидрометеорологических условий данной весны. По нашим уловам 1969, 1971, 1972 гг. можно дать следующую характеристику производителей.

Стадо плотвы в уловах было представлено десятью возрастными группами от 5 до 14 лет. Наиболее многочисленны были группы самок в возрасте от 9 до 11 лет и самцов 6 и 9 лет. Численность самцов резко падает по достижении 12—13 летнего возраста. Самки встречаются в улове размером от 220 до 342 мм и весом от 240 до 854 г, самцы — от 169 мм до 295 и весом от 85 до 652 г. Существенных различий в размерах особей разного

пола, но одного возраста, нет. Во время хода производителей на нерестилища в нижнем участке реки в сетных уловах самки численно преобладали над самцами в соотношении 93 и 7%, что может быть связано с селективностью данных орудий лова.

В стаде леща, заходившего в реку, наблюдалось 14 возрастных групп, от 4 до 17 лет. Наиболее многочисленны как у самцов, так и у самок особи в возрасте от 8 до 10 лет. Самки встречались в уловах размером от 203 до 455 мм и весом от 175 до 2100 г, самцы от 218 до 382 мм и весом от 225 до 1067 г. В размерном и весовом отношении самки несколько уступали самцам того же возраста. Соотношение полов у производителей леща в уловах близко 1:1.

Нерестовое стадо густеры в наших уловах представлено 9 возрастными группами от 7 до 15 лет. Наиболее многочисленные самки в возрасте 8, 10, 12 лет, а самцы 10, 11, 12 лет. Размеры самок в улове от 210 до 278 мм, вес от 207 до 588 г, размеры самцов от 201 до 230 мм и вес от 175 до 310 г. Самки крупнее самцов того же возраста. Среди производителей густеры самки (82%) численно преобладали над самцами (18%).

Нерестовое стадо судака представлено было 11 возрастными группами от 6 до 16 лет. Преобладали особи в возрасте 8, 9, 10 лет. Размер отловленных производителей колебался от 394 до 740 мм и вес от 480 до 7500 г. Ход производителей судака к нерестилищам прослеживали сотрудники лаборатории ихтиологии группы Л. К. Малинина с помощью ультразвуковых передатчиков. Рыбу с меткой отпускали обратно в водоем и регистрировали пути ее миграции. Поэтому производителей судака не вскрывали и пол не определяли.

Производители язя были взяты на анализ из промысловых уловов, поэтому их тоже не вскрывали. В пробе встречены особи 9 возрастных групп, преобладали по численности 7, 8, 9-летние. Размер производителей язя колебался в пределах 212—370 мм и вес 160—1075 г.

✓ При обследовании р. Сутки летом 1971 г. в уловах зарегистрирована молодь 10 видов рыб: плотвы, леща, уклей, окуня, синца, густеры, снетка, судака, щуки и язя. По численности преобладала молодь плотвы и густеры, составившая 86,3% от общего улова и лишь 13,7% пришлось на молодь остальных видов.

Молодь окуня, судака и снетка держалась преимущественно над руслом реки и ловилась сетью Кори только на ранних стадиях, пока не обладала достаточной активностью. С середины лета обследовать русловой участок реки очень трудно, так как лов мальковым тралом с судна при низком уровне воды возможен только в самом устье реки, на протяжении остального течения р. Сутка для траловика недоступна.

Сеголетки других видов все лето держались на прибрежных мелководных участках и в заливах, концентрируясь, главным образом, в зарослях рдестов, частухи, пречиhi и другой водной

растительности на глубинах 30—70 см. Видовой состав молоди в уловах на разных станциях в течение лета почти не менялся. В июне основную часть улова сачком составляла молодь плотвы, густеры и леща. Сравнительно немного было синца, уклей и язя.

В июле началось снижение уровня воды в водохранилище и в реке в зоне подпора, вследствие чего большинство мелководных заливов высохло. Молодь отошла с этих участков, но продолжала держаться на границе зарослей водных растений, оставшихся еще в зоне затопления. Лов молоди с этого времени производили мальковой волокушей. В уловах увеличилось количество сеголетков окуня, которые держались на одной экватории с молодькой карповых, и волокушей улавливались лучше, чем сачком. В местах массового скопления молоди плотвы, густеры, уклей и леща единично встречались сеголетки щуки.

В сентябре при облове мальковым тралом нижнего участка реки (перед самым устьем) 98,3% общего улова составили сеголетки окуня, снетка и судака. Молодь карповых продолжала придерживаться растительности, но по мере снижения уровня также перемещалась ближе к руслу реки.

Численность отдельных видов в уловах и их процентное соотношение в течение лета существенно изменялись. Молодь наиболее массового вида — плотвы в июне составляла в среднем 684 экз. на одно промысловое усилие (лов сачком), в конце же лета ее численность упала до 107—104 экз. на одно притонение волокуши, хотя площадь облова несоразмерно увеличилась. Такое снижение численности плотвы связано с рядом причин: основной из них можно считать естественную смертность, которая на ранних этапах у всех видов значительна, и рассредоточение молоди на большей акватории, а также возможный выход в прибрежные участки водохранилища. Обратное явление наблюдалось у молоди леща, густеры, и уклей. В начале лета в уловах сачком они встречались единично, в сентябре же в среднем на одно притонение приходилось 34 леща, 402 густеры и 39 экз. уклей. Возрастание в уловах численности этих видов к концу лета можно объяснить приуроченностью их к мелководным участкам реки с густой растительностью, площадь которой сильно сократилась в связи с падением уровня, что привело к концентрации молоди на ограниченной акватории. Численность молоди окуня в уловах на прибрежных биотопах в это время на одно притонение волокуши составила 44 экз.

В связи с низким уровнем воды в водохранилище в течение 2 лет подряд представляло интерес непосредственное изучение различных по местоположению нерестовых участков. Было обследовано левобережье Волжского плеса выше и ниже устья р. Сутки и сама река вверх по течению на 15 км от устья.

В годы с нормальным горизонтом воды Волжский плес ниже устья р. Сутки представляет собой защищенное мелководье, так называемая Хохотка, протянувшееся в виде пролива с севера на

юг между Хохотским островом и берегом примерно на 3 км, и достигающее ширины около 1,5 км. На юге оно соединено с р. Суткой перед самым ее устьем. Это нерестилище наиболее богато растительностью по сравнению с другими районами водохранилища. Выше устья р. Сутки имеются большие заливы и пролив между островами, соединяющий Волжский плес с р. Суткой в 3 км выше ее устья. По всему побережью дно засорено сохранившимися от прежних вырубок пнями и корнями деревьев, у берега зарастает сплошным осочником, который с увеличением глубины становится прерывистым, переходит в отдельные кочки и затем заменяется водной растительностью других видов: частухой, рдестом, пречихой и др. В результате эти участки служат прекрасными нерестилищами для фитофильных рыб.

Но в 1972 и 1973 гг. они не были покрыты водой. На Хохотке вода залила только самую глубокую часть пролива между островами и берегом, достигнув глубины 0,5—1 м, остальное мелководье оказалось сухим. В 1972 г. никакой растительности в зоне затопления не было. Дно здесь представляло собой вязкий торфянистый ил. В сетные порядки, выставленные 3 мая, были пойманы производители плотвы, щуки, леща, густеры, уклей, синца, окуня, но нереста здесь наблюдать не удалось. Никаких подходящих субстратов для икры не было. Затопленные пни и корни деревьев покрывались слоем легко взмучиваемого ила и не могли быть использованы рыбой для икрометания.

Противоположный берег Хохотского острова, обращенный к руслу р. Волги, представлял собой песчаный пляж. Дно здесь очень пологое, плотное, с небольшим количеством пней и остатками мелких древесных корней, выступающих над песком. У самого уреза воды в некоторых местах сохранились не полностью замываемые песком кочки мха кукушкин лен, впервые залитые еще в 1947 г. Глубина здесь составляла всего 10—15 см, и даже при небольшом волнении этот субстрат то обнажался, то покрывался водой вновь. Тем не менее 23 мая здесь наблюдался массовый нерест мелкой плотвы. Площадь таких участков была ничтожна по сравнению со всей протяженностью пляжа и икра сплошным слоем покрывала субстрат. Температура воды в 13 час. достигала 15,8°. 29 мая после сильного ветра накануне на этом участке вдоль берега намыло песчаный вал. Сильно пострадали и нерестилища из кочек мха, на них сохранились только отдельные икринки.

Дальше от берега, на глубине 50 см и больше с помощью скребка были обнаружены кладки ерша. Его икра не образовала больших скоплений, была рассеяна по дну и прикреплена к мелким растительным остаткам. Она находилась в исключительно благоприятных гидрохимических условиях. Площадь таких нерестилищ оказалась неограниченной, к сожалению другими видами рыб они не использовались. Есть указания [3], что на не-

рестилищах такого типа в Рыбинском водохранилище размножается снеток.

На побережье Волжского плеса выше устья р. Сутки 29 мая было обнаружено некоторое количество икры леща и плотвы, отложенной на корнях деревьев и пнях. В момент наблюдений в большинстве случаев она была уже мертвой. Берег здесь очень пологий: ширина отмели от уреза воды до глубины 30—40 см около 500 м. Грунт: песок и илистый песок, местами очень вязкий. У берега и вне воды много пней, по мере удаления от берега они разбросаны реже или расположены отдельными группами. Береговая линия извилистая с большим количеством мелких заливчиков и островов.

Таким образом, осмотр побережья Волжского плеса показал, что в 1972 г. этот участок водоема не имел хоть каких-либо удовлетворительных нерестилищ для фитофильных рыб, хотя на Рыбинском водохранилище в настоящий момент это одно из лучших мелководий. При обследовании в более поздние сроки молодь здесь встречалась в уловах также единичными экземплярами.

В других районах Рыбинского водохранилища состояние нерестилищ в данном году было не лучше. Мелководья представляли собой размытые песчаные пляжи — в Волжском, Моложском и правобережье Шекснинского плеса, или каменистые россыпи, местами с древесными остатками — левый берег Шекснинского и Главного плесов. Растительности в зоне затопления не было видно.

В 1973 г., несмотря на очень низкий уровень, к моменту массового нереста на этих же участках была частично залита растительность, образовавшаяся в результате осушения мелководий в предыдущем году, и зеленая, начавшая вегетировать в данном году. На ней и происходил нерест фитофильных видов во второй половине мая. Однако эффективность его была также низкая, и молоди в контрольных уловах оказалось мало.

На разных биотопах р. Сутки нерестилища имели свои особенности. В 1972 г. нами было обследовано 5 участков, существенно отличавшихся между собой. Дальнейшие наблюдения также производились на этих станциях.

Самый нижний из них по течению реки был расположен в проливе между островом и левым берегом р. Сутки в месте впадения в нее р. Шуморовки. Здесь пологое илистое дно, много старых пней с размытыми корнями, растительности нет. Древесные остатки слегка заилены. 24 мая при температуре воды 15,3° здесь шел массовый нерест мелкой плотвы. Производители выходили на глубину до 10 см. Икра откладывалась на пни и их корни, местами довольно густо. 30 мая на этом участке было обнаружено много молоди плотвы, которая держалась стайками у самого берега при глубине около 15 см.

В 500 м выше по течению р. Сутки от предыдущей станции расположен глубоко вдающийся в сушу залив, узкий, извилистый и глубокий — бывшая Черная речка. Берега его обрывистые, местами их склоны были покрыты низкой 2—3 см вегетирующей растительностью. Встречались отдельные прошлогодние растения частухи, древесная крошка и пни. Все это было покрыто слоем икры плотвы. Икра обнаружена даже на металлической консервной банке, оказавшейся в воде. Плотность засева икрой предметов разная и неравномерная: на чистом иле и песке ее не было совсем, на низкой растительности икра лежала сплошным слоем, будучи расклеена по всей высоте травинкок. На древесной крошке и других растительных остатках икра распределялась пятнами, неравномерно. В связи с ветровыми нагонами в предшествующие сутки уровень воды был выше. В момент наблюдений 24 мая он снизился на 15—20 см, и икра оказалась у самого уреза воды, а местами даже на воздухе. Кладки удалось обнаружить на расстоянии 1,5 м от берега ручья на глубине 60 см. 30 мая выклев личинок плотвы здесь уже в основном прошел и на этих же субстратах отнерестился лещ, но его икры было несравненно меньше, чем икры плотвы и она не образовала таких плотных скоплений.

У дер. Позднеевки по левому берегу р. Сутки имеется узкий, но глубокий залив, далеко вдающийся в сушу. В устье этого залива на мысу вначале дно пологое, но на расстоянии 8—12 м начинается свал к руслу реки. Грунт песчаный с крупными фракциями, с примесью древесных остатков и раковин дрейссены. Местами имеются выходы на поверхность плотной глины. На берегу и в воде сохранились пни. Растительности в зоне затопления в оба маловодных года здесь не было.

Этот район интересен тем, что группой Л. К. Малинина с помощью меток был зарегистрирован подход сюда производителей судака. Икру нам найти не удалось: вода была очень мутная, а обследование дна скребком не дало результата. В более поздние сроки на этом участке реки сеткой Кори были пойманы личинки судака еще с жесточным мешком, что свидетельствует о наличии здесь нерестилищ судака.

Противоположный, правый, берег р. Сутки в этом месте пологий, с вязким глинистым грунтом. Ежегодно уже с середины лета он обсыхает и быстро покрывается растительностью, так как верхний дерновый слой здесь не размыт. Вегетировать растительность также начинает рано весной. Поэтому на этом нерестилище всегда бывает субстрат, используемый щукой, плотвой, лещем и густерой в разные периоды нереста. Берег ровный, открытый, с хорошим водообменом, развитие икры здесь происходит нормально.

Самый верхний по течению р. Сутки, обследованный нами, участок — залив выше дер. Усово, образованный повышением дна, которое при низком уровне превращается в изогнутый по-

луостров. Залив мелкий, с илистым прунтом, хорошо прогревается. Дно его сплошь покрыто водяным мхом, совместно с которым встречается уруть, других растений почти нет. Сохранилось много пней, остатки прошлогоднего камыша.

В 1972 г. нерест плотвы и леща здесь начался 23 мая. На всех растительных предметах была масса икры. Икра плотвы встречалась от самого берега, леща — с глубины 30—40 см. Температура воды в заливе в эти дни достигала 20°, рядом в реке — 18,8°. Икра леща была также обнаружена здесь в большом количестве и 30 мая, тогда как выклев плотвы уже прошел. Видимо, имел место повторный подход производителей леща на нерест. Нагонным ветром плавающие остатки камыша были выброшены на берег и обсохли вместе с отложенной на них икрой леща. На прикрепленных субстратах инкубация прошла нормально.

В нижнем течении р. Сутки в 1972 г. рыбопромышленными организациями выставлялись искусственные плавающие нерестилища. Субстратом для веников служили ветки ели. 22—23 мая на этих нерестилищах в массе отложила икру плотва. Икры было так много, что она слипалась в большие комки, не могла удержаться на вениках, и осыпалась на дно, где гнила. Мы ее обнаружили с помощью скребка под искусственными нерестилищами, в этом месте на дне естественных субстратов не было совсем.

К 30 мая выклев личинок плотвы в основном прошел, и эти же нерестилища успел использовать лещ. Его икра была рассеяна реже, равномерно распределена на субстрате и не образовывала комков, в результате чего развитие ее шло при более благоприятных условиях. Объяснить это можно тем, что икра леща была отложена в самом конце нереста и сюда, видимо, подошла небольшая группа производителей.

Этот опыт подтвердил, что в Рыбинском водохранилище в годы с низким уровнем производители фитофильных рыб охотно используют искусственные нерестилища, но он также свидетельствует о том, что таких субстратов должно быть много. При недостатке выставленных веников это мероприятие приносит только вред, привлекая массу производителей и вызывая гибель икры.

Средние по величине и наиболее стабильные уловы леща были обеспечены поколениями тех лет, когда даже при неблагоприятном водном режиме нерестилища составляли около 2 тыс. га. Поэтому мы считаем, что для восполнения естественного воспроизводства фитофильных рыб в годы низкого уровня водохранилища необходимо стремиться за счет искусственных субстратов компенсировать соответствующие площади нерестилищ. Этот способ более доступен, чем другие дорогостоящие рыбоводные мероприятия, и по своему характеру ближе к естественному размножению, что позволяет ожидать от него более реальных результатов.

Однако использование для этой цели елового лапника через несколько лет может привести к исчезновению лесов на побережье водохранилища и засорению самого водоема. Кроме того, для такой работы требуется колоссальное количество рабочей силы. Ввиду этого, для улучшения условий воспроизводства фитофильных рыб в водохранилищах с переменным уровнем режимом совершенно необходимо перейти к применению искусственных синтетических материалов, пригодных для многолетнего использования. При этом необходимо не просто использовать имеющиеся отходы химкомбинатов, а поручить конструкторским бюро этой отрасли промышленности при консультации биологических учреждений разработать специальную технологию и конструкцию искусственных субстратов из нетоксичных материалов.

Требуются специальные исследования не только по степени привлечения производителей этими субстратами и использования их для откладки икры, но и по влиянию химического состава самого субстрата на развитие икры и жизнестойкость будущего потомства. Вопрос этот не изучен, но заслуживает внимания. Нами он уже в течение нескольких лет поднимался на различных рыбохозяйственных совещаниях и ставился перед работниками Министерства Рыбного хозяйства. В последние годы различными отделениями ГосНИОРХ были опробованы и внедрены в практику рыбного хозяйства на ряде волжских водохранилищ искусственные нерестилища из капроновой путанки, помещенной между 2 слоями дели, натянутой на проволоочный круг [5]. Имеются положительные отзывы об этой конструкции. Однако на Рыбинском водохранилище рыбодобывающие организации до сих пор не придают серьезного значения таким работам: нерестилища выставляются в ничтожных количествах, с большим опозданием по срокам и в основном применяются в качестве субстрата ветки хвойных деревьев.

Подводя итог, можно сказать следующее. В годы низкого уровня в Рыбинском водохранилище нерестилищ для фитофильных рыб почти нет. Размножение большинства видов идет в притоках, где благодаря лучшей защищенности мелководий в зоне затопления сохраняются различного рода субстраты. Этот вывод подтверждается и результатами мальковых съемок. В такие годы молодь ловится только в верховьях плесов и устьях рек и ручьев.

Заход производителей начинается еще подо льдом, его продолжительность зависит от гидрометеорологических условий года, иногда он растягивается до середины мая и дальше. Молодь большинства видов держится в реках до конца лета и остается здесь же на зимовку. В некоторых случаях, даже скатившись в водохранилище, в начале зимы она вновь возвращается обратно в притоки.

Отсюда видно, что на 3-м этапе формирования Рыбинского

водохранилища в воспроизводстве рыбных запасов чрезвычайно важную роль стали играть притоки. Они заслуживают особого внимания со стороны органов рыбоохраны во все сезоны года. Необходимо оберегать нерестилища и следить за чистотой этих водоемов, защищать их от загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гордеев Н. А. Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища. — Матер. Первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971, с. 244—253.
2. Захарова Л. К. Материалы по биологии размножения рыб Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок» АН СССР, 1955, вып. 2, с. 200—265.
3. Иванова М. Н., Половкова С. Н. Типы нерестилищ и экология нереста снетка *Osmerus eperlanus* (L) в Рыбинском водохранилище. — Вопр. ихтиол., 1972, т. 12, вып. 4(75), с. 684—692.
4. Ильина Л. К., Гордеев Н. А. Динамика условий размножения фитофильных рыб на разных этапах формирования водохранилища. — Вопр. ихтиол., 1970, т. 10, вып. 3(62), с. 406—410.
5. Небольсина Т. К. Рыбохозяйственное освоение Волгоградского водохранилища. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 94, с. 19—27.
6. Ресурсы поверхностных вод СССР. Верхневолжский район. М., 1973, т. 10, Книга 1, 456 с.
7. Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима. — Тр. ин-та биол. водохр. АН СССР, М.—Л., 1959, вып. 2(5), с. 246—357.

ВЛИЯНИЕ СОСТОЯНИЯ МЕЛКОВОДИЙ И ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЧИСЛЕННОСТЬ МОЛОДИ ОКУНЯ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ.

Окунь — один из массовых видов рыб пресноводных водоемов. В экосистеме водохранилищ роль его немаловажна ввиду высокой численности и участия в различных звеньях пищевой цепи: как планктофага, бентофага, хищника и в качестве кормового объекта для других хищников, в том числе и для крупных особей своего вида. Как объект промысла он используется главным образом рыбаками-любителями и с этой точки зрения тоже представляет интерес. Изучение отдельных сторон биологии окуня, взаимосвязи их с факторами среды и ответных реакций популяции на эти факторы может быть полезным для понимания адаптивных возможностей вида.

Нами рассмотрены только некоторые вопросы распределения, численности и роста молоди окуня в годы с разной гидрометеорологической обстановкой. Материал собирался в течение 10 лет (1967—1976 гг.) во время мальковых съемок в июле. Отлов молоди в открытых участках производился с судна рамовым тралом. Размер рамы 1×2 м. На нужном горизонте ее удерживали пенопластовые буи с определенной длиной поводцов. Куток трала имел ячейу 3,4 мм. В годы, когда молодь росла плохо, и данная ячейка не могла ее удержать, в куток вшивали марлю. Продолжительность лова 5 мин., за это время тралом процеживалось 680 м³ воды.

В прибрежной зоне молодь ловили мальковой волокушей (6 м, ячейка 3,4 мм). В мотню волокуши в отдельные годы также вшивали марлю. При разовом замете волокуша процеживала 85—90 м³ воды.

При районировании водохранилища мы несколько отступили от схемы, предложенной М. А. Фортунатовым [10], так как границы участков устанавливали на основании сходства у молоди окуня по изучаемым показателям. Станциями, по возможности, охвачен весь водоем (рис. 1).

Благодаря нетребовательности к растительному субстрату в



Рис. 1. Схема расположения станций и деления Рыбинского водохранилища на участки.

- I. Волжский плес, нижний участок.
 - II. Моложский плес, суженная часть.
 - III. Моложский плес, расширенная часть.
 - IV. Шеконинский плес, суженная часть.
 - V. Шеконинский плес, расширенная часть.
 - VI. Предустьевый участок рр. Согожи и Ухры.
 - VII. Главный плес.
1. Прибрежные станции (волокуши).
 2. Траловые станции.

период размножения окунь обладает обширным нерестовым ареалом. Молодь его предпочитает держаться на участках с разреженной растительностью или совсем лишенных ее и уже на ранних этапах развития, в отличие от молоди фитофильных карповых рыб, нестрого придерживается нерестилищ и расселяется по всей акватории водохранилища. Условия на этих 2-х биотопах отличаются очень сильно, и влияние одних и тех же факторов неидентично.

Повсеместная обеспеченность нерестовым субстратом позволяет окуню в годы с разными условиями выбирать наиболее благоприятные участки для размножения, что ежегодно обеспечивает ему относительно высокую численность молоди по сравнению с другими видами. Но величина эта все же непостоянна и существенно изменяется в разные годы и в разных районах водохранилища, что мы и попытались проанализировать.

За рассматриваемый период гидрометеорологические условия были очень разнообразными. Такие факторы как уровень и температура достигали своих крайних, возможных для нашего водоема, пределов. А как известно, уровень определяет условия на мелководьях, степень залития растительности, защищенность отдельных участков, их связь с открытым водоемом, условия нагула молоди и т. п. Имеет значение не только максимальная высота уровня данного года, но и время, когда она была достигнута. Так как мальковая съемка производилась в июле, то мы сравним условия данных лет только за 3 месяца: май, июнь, июль, т. е. с момента нереста до сбора материала. Уровень водохранилища представлен на начало каждой декады в отметках от условного нуля (табл. 1). Проектная отметка Рыбинского водохранилища в этих единицах 111.81. Мы считаем уровень высоким от отметки 11.7 и выше, когда условия размножения фитфильных рыб наиболее благоприятны, среднее наполнение при отметках от 11 до 11.7, низкое — ниже 11. При низком уровне в зоне затопления нет никакой растительности, при среднем — часть растительных субстратов бывает залита, особенно, если летом предыдущего года данные участки мелководья были осушены.

Таблица 1

**Уровненный режим водохранилища за период наблюдений
(в условных отметках на начало каждой декады)**

Год	Май			Июнь			Июль		
	1	11	21	1	11	21	1	11	21
1967	11,1	11,7	11,9	11,8	11,7	11,7	11,6	11,5	11,2
1968	11,1	11,5	11,7	11,9	12,0	11,7	11,6	11,4	11,4
1969	9,9	10,3	10,6	11,3	11,5	11,7	11,6	11,4	11,3
1970	11,8	12,2	12,1	12,1	12,0	12,0	11,9	11,7	11,5
1971	10,4	10,8	11,1	11,4	11,4	11,3	11,1	11,0	10,9
1972	9,8	10,0	10,2	10,4	10,5	10,5	10,4	10,2	10,0
1973	9,8	10,1	10,1	10,1	10,0	9,8	9,7	9,5	9,3
1974	9,5	10,1	10,9	11,4	11,7	11,7	11,7	11,5	11,4
1975	10,9	11,0	10,8	10,7	10,6	10,5	10,4	10,1	10,0
1976	9,3	10,1	10,9	11,3	11,5	11,7	11,8	11,8	11,7

Температурный режим водохранилища за период наблюдений

Год	Май		Июнь		Июль		За 3 мес.	
	градусо- дни	отклоне- ние от средней	градусо- дни	отклоне- ние от средней	градусо- дни	отклоне- ние от средней	градусо- дни	отклоне- ние от средней
1967	433	+70	540	+10	609	-14	1582	+66
1968	365	+2	523	-7	540	-83	1428	-88
1969	311	-52	495	-35	586	-37	1292	-124
1970	377	+14	507	-23	608	-15	1492	-24
1971	330	-33	530	0	566	-57	1426	-90
1972	371	+8	604	+74	765	+142	1740	+224
1973	424	+61	591	+61	662	+39	1677	+161
1974	277	-86	543	+13	685	+62	1505	-11
1975	478	+115	502	-28	645	+22	1625	+109
1976	263	-100	460	-70	565	-58	1288	-228

За период с 1967 по 1976 гг. 4 года были многоводными. Из них в 1970 г. уже на начало мая был достигнут проектный горизонт, а во 2-ой декаде он соответствовал максимуму (12.18), т. е. наполнение было с форсировкой. Несмотря на последующее постепенное снижение, до конца июля уровень оставался высоким. В 1967 и 1968 гг. водохранилище наполнялось несколько медленнее: максимальных значений уровень достиг в июне. 1976 г. отличался особенно поздним наполнением: только в конце июня — начале июля уровень приблизился к проектной величине и почти сразу начал снижаться.

Три года (1969, 1971, 1974) по водности можно отнести к средним с поздним наполнением: в мае во время нереста уровень по своему значению был близок к маловодным годам и достиг максимального значения только в июне. Три года (1972, 1973, 1975) отличались очень низким уровнем в течение всего лета.

Очень большим диапазон различий отдельных лет оказался также и по прогреву воды. Для удобства сравнения нами представлена сумма тепла в градусоднях за каждый месяц, а также отклонения от средней из 10 лет по каждому месяцу и за 3 рассматриваемых месяца суммарно (табл. 2).

Исключительно жаркими, необычными для данной зоны, были 1972 и 1973 гг. Жарким, но с некоторым похолоданием в июне — 1975 г., и теплым, но с прохладным июлем — 1967 г. Очень холодными оказались 1969 и 1976 гг. Остальные годы по температурному режиму были несколько холоднее среднего.

Таким образом, рассматривая сочетание 2-х факторов видим,

Численность и средняя длина молоди окуня в годы с разными условиями

Год	Уровень	Температурный режим, отклонение от средней	Численность, экз.			Средняя длина, мм	
			тралы на 680 м³	волокуши		тралы	волокуши
				на 1 притонение	на 680 м³		
1967	Высокий	+66	84	190	1520	26,6	30,4
1968	Высокий	— 88	276	98	784	31,7	33,1
1969	Средний	— 124	24	168	1336	19,3	22,2
1970	Высокий	— 24	102	245	1960	24,4	27,6
1971	Средний	— 90	15	203	1624	41,3	39,2
1972	Низкий	+224	21	12	96	44,8	44,8
1973	Низкий	+161	18	5	40	45,5	45,7
1974	Средний	— 11	36	45	360	40,4	38,7
1975	Низкий	+109	31	17	136	28,1	33,0
1976	Высокий	— 228	24	509	4072	18,9	21,8

что 1972 и 1973 гг. были самыми теплыми и с очень низким уровнем, 1969 и 1976 гг. имели относительно высокий уровень и очень низкую температуру. Самый высокий уровень с форсировкой имел 1970 г., а по сумме тепла он оказался ниже, хотя и не намного, средней за наблюдаемый период. Остальные годы занимали промежуточное положение по температуре и по водности.

На этом фоне мы попытались проанализировать и оценить изменение численности молоди окуня и ее рост в разные годы.

Несмотря на то, что окунь относится к видам рыб, индифферентных к субстрату, высота уровня имеет для его размножения существенное значение. В годы с высоким и средним наполнением водохранилища, как правило, численность его молоди в прибрежье всегда высокая (табл. 3). Во все маловодные годы молоди мало как в прибрежье, так и в открытом водохранилище.

Колебание численности молоди окуня у берегов в разные годы очень велико, средний улов волокуши в наиболее урожайном (1976 г.) отличается от самого неурожайного (1973 г.) в 100 раз. Средний по водохранилищу траловый улов более стабилен и в основном различия между годами составляют 1,5—2 раза. Исключение составляют 2 многоводных года (1968 и 1970), когда уловы в несколько раз превысили среднюю многолетнюю.

Если сравнить улов на одно промысловое усилие, то в маловодные годы, при общей низкой численности, на 1 трал улов больше, чем на волокушу. В годы с высокой численностью почти во всех случаях уловы волокуши значительно превышают траловые и только в одном 1968 г. имеем обратное соотношение. Од-

Улов молоди окуня в среднем на 1 траление по участкам, экз.

Участки водохранилища	Годы наблюдений										
	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	
Волжский плес, нижний участок	348	902	69	101	1	15	18	99	78	43	
Моложский плес, суженная часть	1	1	6	6	2	38	0	5	0	57	
Моложский плес, расширенная часть	34	145	40	35	8	19	14	2	48	15	
Шекнинский плес, суженная часть	36	43	38	395	41	29	1	6	0	15	
Шекнинский плес, расширенная часть	552	823	33	51	0	0	0	135	52	10	
Предустьевой участок рр. Согожи и Ухры	48	360	4	543	29	44	0	12	27	54	
Главный плес, центральная часть	15	282	9	77	9	12	35	36	17	12	

Улов молоди окуна в прибрежной зоне в среднем на 1 притонение волокуши по участкам, экз.

Участки волокуши	Годы наблюдений									
	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
Волжский плес, нижний участок	41	51	36	41	447	3	3	43	396	92
Моложский плес, суженная часть	128	37	401	457	93	3	1	92	7	856
Моложский плес, расширенная часть	33	269	17	146	308	43	11	45	514	559
Шекснинский плес, суженная часть	810	13	92	812	83	117	1	2	3	469
Шекснинский плес, расширенная часть	314	224	91	112	0	0	0	0	0	1114
Предустьевой участок рр. Согожи и Ухры	7	33	22	48	26	4	2	34	23	168
Главный плес	63	138	154	41	494	4	21	7	25	143

нако если учесть, что при облове волокуши процеживается в 8 раз меньше воды, чем через рамовый трал, и пересчитать уловы на одинаковый объем, то во все годы плотность молоди окуня в прибрежье оказывается больше, чем в открытом водохранилище. В отдельные годы соотношение этих величин сильно колеблется — от 2 до 120 раз.

Если средние траловые уловы в целом по водохранилищу мало отличаются по годам, то распределение молоди по водоему неравномерно, и в одних и тех же районах численность молоди окуня сильно колеблется (табл. 4). Еще большие различия в размере уловов наблюдаются в прибрежной зоне (табл. 5). Картина настолько пестрая, что какие-либо четкие закономерности выявить трудно. Однако все же некоторые особенности, связанные со спецификой отдельных участков, обнаружить удастся.

Есть районы, где молоди всегда мало. Это прежде всего суженная прирусловая часть Моложского плеса. Здесь в 8 случаях из 10 траловые уловы молоди составили меньше 10 экз. или ее не было совсем. Это можно объяснить морфометрией данного района. Для него характерно наличие больших мелководных заливов с сильно изрезанной береговой линией и островами, соединяющимися неширокими проливами с относительно узкой русловой частью плеса. Вынос молоди с таких нерестилищ в летний период сильно ограничен, она держится здесь до осени и затем, с понижением уровня, выходит в прирусловую участок Мологи. В июле только в 2-х случаях (1972, 1976 гг.) траловые уловы оказались средними. Это тем более странно, что оба года противоположны по условиям: 1972 — самый жаркий с низким уровнем, а 1976 — самый холодный с высоким уровнем, и объяснить это явление трудно.

Мелководность заливов способствует их сильному зарастанию и при высокой воде они являются прекрасными местами нереста и нагула молоди многих видов рыб, поэтому уловы волокуши всегда высокие. Наибольший вылов окуня за разовое притонение достигал 4288 экз. При низком уровне растительность остается вне зоны затопления, а площадь заливов сильно сокращается. Это сказывается на условиях размножения окуня, и в такие годы его молодь в уловах встречается единично. Различия между минимальными и максимальными уловами здесь очень велики (1973 г. — 1 экз., 1976 г. — 856 экз. в среднем на 1 притонение).

В расширенной части Моложского плеса уловы больше и равномернее по годам и над руслом, и в прибрежье.

Оба участка по Шексне, суженный и расширенный, отличаются в среднем высокой, но очень неустойчивой по годам численностью молоди окуня на всех биотопах. Уловы волокуши здесь колебались от 0 до 1114 экз., а трала — от 0 до 823. Причем, хотя эти участки расположены рядом, размер уловов в один и тот же год здесь совпадал не всегда. Так в прибрежье расши-

ренной части нулевые уловы наблюдались подряд в течение 5 лет (1971—1975 гг.), отличавшихся средним и низким уровнем, а в верховьях плеса минимальный вылов (1—3 экз.) имел место только в течение 3 лет (1973—1975 гг.), в 1971 и 1972 гг. уловы были относительно высокие: 83 и 117 экз. на притонение. Обратное соотношение имело место в 1968 г., когда в суженной части плеса улов составил всего 13 экз. на притонение, а в расширенной 224. В 1967, 1970 и 1976 гг. на обоих участках численность молоди была высокой, но в 1967 и 1970 гг. в верховье плеса уловы в несколько раз были больше, а в 1976 г. в 2 с лишним раза выше в расширенной части. Все эти 3 года были многоводными, отличаясь только по температуре: в 1967 и 1970 гг. сумма тепла приближалась к средней за 10 лет, а 1976 г. был очень холодным. То же можно сказать и о траловых уловах.

Численность молоди над руслом и в прибрежье на одном участке совпадает не всегда. В некоторые годы (1967, 1974, 1975, 1976) траловые уловы были выше на одном участке, а прибрежные на другом. Только в 1969 и 1973 гг. наблюдалось совпадение в численности молоди на обоих биотопах этих участков.

В предустьевом районе рр. Согожи и Ухры в уловах волокуши молоди окуня относительно мало. Это может показаться странным, так как здесь затоплены большие массивы вырубок и леса, что обеспечивает окуня в любые годы нерестовым субстратом. Однако эта же захламленность водоема затрудняет облов прибрежья, поэтому полученные результаты могут быть существенно занижены. Траловые уловы здесь так же, как на 2 предыдущих участках, сильно колеблются по годам.

В Волжском и Главном плесах траловые уловы в начале 10-летия были выше и с большим диапазоном колебаний. В последние годы они значительно снизились и различия отдельных лет сгладились. В прибрежье колебание уловов на протяжении всех лет значительны. Особенно низки они были в маловодные жаркие 1972 и 1973 гг., а в Главном плесе и в 1974 г. Наибольшая численность молоди в прибрежье и наименьшая над руслами в обоих районах оказалась в 1971 г., среднем по уровню и относительно холодном. В этом году такое же соотношение молоди было в расширенной части Моложского плеса.

Расширенные участки плесов Мологи, Шексны и Волги, а также эстуарий рр. Согожи и Ухры в отдельные годы значительно богаче молодью окуня, чем прилегающая к ним центральная акватория, но какой-либо закономерности и связи с условиями среды установить не удалось.

Представляет интерес изменение численности молоди окуня на разных станциях в пределах акватории одного большого залива. Рассмотрим 2 участка Моложского плеса: затопленную пойму р. Лоши у Борка-заповедника и Мшичинский залив. Пробы отбирались в 3 точках: в глубине залива, в средней его части и вблизи пролива, соединяющего залив с русловой частью пле-

са. При сравнении уловов за период наблюдений (1967—1976 гг.) обращает на себя внимание, с одной стороны, колебание численности молоди окуня на одной и той же станции в разные годы в пределах от 0 до нескольких тысяч экз., что наблюдается во всех районах водохранилища, с другой — различное распределение окуня по акватории залива в одном и том же году (табл. 6).

Некоторые различия в численности молоди и ее распределении в обоих заливах имеются, но в обоих случаях наблюдается интересное явление; в одни годы молодь держится в глубине залива, в другие — на выходе из него.

Так, в 1967 и 1969 гг. численность молоди в обоих районах была очень высокой, наибольшей она оказалась в глубине залива, по мере приближения к выходу из него уловы уменьшались. Причем размер улова отличался в десятки раз. В 1970 г. имело место обратное распределение молоди в обоих заливах: у выхода уловы были высокие, а в глубине низкие, в средней же части не поймали ничего. В 1976 г. в Мшичинском заливе больше молоди было в глубине, а в Лошинском — на выходе. В 1974 г. на обоих участках у выхода уловы оказались минимальными, на 2-м месте были пробы из глубины залива и максимальная численность молоди окуня была на средней станции.

В глубине залива во всех случаях молодь была значительно крупнее, чем при выходе из него, что можно объяснить лучшими кормовыми условиями, так как на защищенном мелководье среди растительности фауна кормовых беспозвоночных обычно богаче. С другой стороны, это является косвенным показателем того, что в данном районе в этот период не происходит активной миграции окуня от берегов, так как мигрировать должны, казалось бы, более крупные особи.

Отсутствие миграции окуня в этот период в данном районе подтверждается также чрезвычайно низкой его численностью в

Таблица 6

Изменение численности молоди окуня в заливах

Год	Залив по р. Лоше			Мшичинский залив		
	в глубине	в середине	у выхода	в глубине	в середине	у выхода
1967	776	324	0	14	22	2
1968	0	0	23	144	—	36
1969	848	238	86	2254	4	27
1970	28	0	176	126	0	3040
1971	1	0	7	26	25	7
1974	173	564	15	39	44	7
1976	28	—	620	4288	788	2088

Отсутствие пассивного выноса молоди окуня из прибрежной зоны водохранилища косвенно может быть также подтверждено тем, что молодь других фитофильных видов рыб, по особенностям своей экологии обитающая до конца лета на местах нереста, почти не выносится в открытые участки водоема, хотя она, как и окунь, на ранних этапах развития не может сопротивляться течению. Причины этого, видимо, заключаются в особенностях ветровых течений в прибрежной зоне, не приводящих к дальним перемещениям водной массы из защищенных участков.

Следует ли из сказанного считать, что от берегов в открытую часть окунь отходит активно, и какую роль в этом играет ветер? Рассмотрим распределение молоди и силу ветра в другие сроки.

В 1968 г. при наибольшей численности окуня в открытом водохранилище самые сильные ветры наблюдались в первой половине июля, когда мальки полностью уже оформились и стали способны к относительно дальним активным перемещениям. В 1969 и 1970 гг. различия в скорости ветра в июле также соответствуют различию в численности молоди окуня у берегов, т. е. при более слабом ветре в 1969 г. молоди у берегов больше, а при более сильном ветре в 1970 г. меньше.

Большое значение имеет также рост молоди, ее активность к моменту наблюдений или к началу воздействия данного фактора среды.

Рост молоди в эти 4 года был различен (рис. 2) и, если мы сопоставим его с численностью молоди в открытой части водохранилища, то получится, что чем мельче молодь, тем меньше процент ее выноса. Так, лучший рост молоди и самая высокая ее численность в открытом водохранилище были в 1968 г., затем идут соответственно 1967 и 1970 г. В 1969 г. рост молоди был самый плохой и отношение численности ее в открытом водохранилище к прибрежной зоне оказалось самое низкое. В последующие годы мы не учитывали силу ветра, а если сравнить рост молоди с ее распределением, то в большинстве случаев в годы с хорошим ростом численность молоди вдали от берегов выше, чем в прибрежье. Самый холодный многоводный 1976 год дал самый плохой рост молоди и, при исключительно высокой ее численности в прибрежье, в открытом водоеме она составила всего 4.5% от общего вылова.

Таким образом, чем раньше молодь сформируется и станет способной к активной миграции, тем больше она подвержена воздействию гидрометеорологических факторов, способствующих ее расселению.

Что может заставить молодь отойти с мест обитания, тем более если она обеспечена пищей? Большинство животных тем или иным способом реагируют на изменение погоды, в том числе и рыба. У них меняется пищевая и двигательная активность и характер поведения. По наблюдению в прудах молодь окуня на

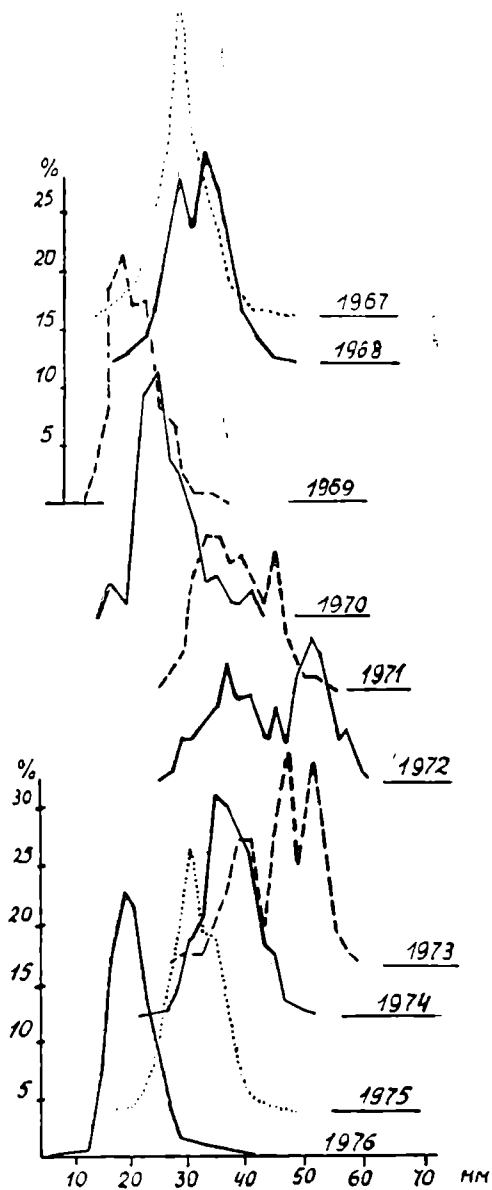


Рис. 2. Размеры молоди окуня в открытой части водохранилища.

ранних этапах развития в пасмурную погоду рассредотачивается, сравнительно равномерно распределяясь в толще воды, в ясную она образует относительно устойчивые стаи [6]. Л. К. Малинин [7], проводя наблюдения над щукой с помощью ультразвуковых передатчиков, обнаружил, что она за несколько часов до приближения шторма уходит с мелководий в более глубокие участки.

Если допустить, что окуню присуще то же свойство, тогда связь перемещения его молоди из прибрежной зоны в открытую с силой ветра станет понятной. С усилением ветра молодь отходит от берегов в менее защищенные участки, откуда уже ветровыми течениями ее выносит в открытую часть водоема. Таким образом, без предварительной активной миграции не могло быть и пассивного выноса течениями. Реакция на изменение погоды у более сформированных мальков сильнее, поэтому в годы с высокими температурами, а следовательно более ранним нерестом и быстрым ростом молоди, вынос ее в открытую часть начинается раньше и происходит интенсивнее.

Распределение молоди в центральной части водохранилища во многом зависит также от направления, продолжительности и силы ветра, так как мальки переносятся вместе с перемещаемой водной массой. Так, например, в 1970 г. в эстуарии Волжского плеса при юго-западном ветре с 19 по 23 июля всю молодь окуня снесло от Шуморовского острова к Каменниковскому берегу на расстояние около 15 км. В конце рейса мы пытались повторить суточную станцию у бывшего г. Мологи, но молоди здесь не оказалось. Поиск с помощью тралений на разных горизонтах позволил обнаружить ее у Каменниковского берега.

В светлое время суток по вертикали окунь заселяет все горизонты. В зоне от поверхности до глубины 7 м численность его почти одинакова, но распределен он очень неравномерно, поэтому уловы подвержены большим колебаниям. Соотношение улова у поверхности и на глубине в соседних точках может быть обратным. Например, в 1969 г. 10 июля на станции у Залужья в 18 час. 20 мин. в поверхностном слое был пойман 21 окунь, на глубине 6—7 м — 220, а через 1.5 часа на соседней станции у Первомайки, в 20 час., при такой же погоде соответственно 175 и 15 шт. В среднем по водохранилищу за все годы на горизонтах 1—2 и 6—7 м уловы на одно промысловое усилие одинаковые.

Направление и скорость переноса организмов ветровыми течениями зависят от того горизонта, в котором они держатся, ибо направление перемещения водной массы в поверхностных и придонных слоях различно [1, 2]. Мы пытались уточнить распределение окуня по горизонтам и выяснить, свойственны ли ему суточные вертикальные миграции. Для этого в июле 1970 г. в 4 пунктах водохранилища были проведены суточные станции с обловом через 6 час. по всем горизонтам. На 2 станциях (Мо-

лога и Глухая Шексна) лов производился отдельно над руслом и над поймой.

Четкой закономерности в суточном распределении молоди окуня нет (табл. 8). На русловых участках окунь встречался в уловах до глубины 16 м, т. е. до дна, в течение всего светового дня и в сумерки. Наименьшая численность его в поверхностном горизонте 1—2 м. Надпойменные участки значительно богаче молодью окуня, и она в течение суток, кроме ночных часов, преимущественно избирает поверхностные слои воды.

В темное время суток, как известно из литературных данных [3, 8], окунь рассредотачивается, стаи распадаются, что отражается на уловах, в наших тралах на всех горизонтах ночью окунь почти полностью отсутствовал. Остается пока не выясненным, держится ли в это время молодь в толще воды, за что говорят единичные экземпляры, попадавшие в трал на разных глубинах, или опускается на дно, что наблюдалось нами в прудах и садках [6] и подтверждается данными указанных авторов.

Во всяком случае, наши наблюдения показали, что у молоди окуня нет четких вертикальных миграций, а следовательно не может быть и закономерности в переносе ее по водохранилищу. Ветровые течения, бесспорно, играют большую роль в расселении молоди по открытой акватории водоема, и имеет место обмен молодью между разными частями водохранилища, но происходит это хаотично, так как одновременно в одних слоях молодь переносится в одном направлении, а в других — в другом. И так как она, безусловно, при этом перемещается и вертикально, но какая-либо закономерность в этом отсутствует, то нельзя рассчитать путь перемещения одной и той же стаи по водоему, исходя из направления и силы ветра. Очень дальних перемещений, видимо, не происходит, так как удается обнаружить различия в росте молоди даже на соседних участках (табл. 9).

Остается остановиться несколько подробнее на росте молоди. Попробуем проанализировать возможную связь его с уровнем, температурой и численностью поколения. Чтобы сравнить годы по условиям роста между собой, рассмотрим среднюю длину молоди окуня по водохранилищу в целом в траловых и неводных уловах (табл. 3). Различия в длине молоди окуня в разные годы весьма существенны. Средний размер ее в год с самым интенсивным ростом (1973) отличался от года с самым плохим ростом (1976) больше, чем в 2 раза. Хуже всего молодь росла в 1976 и 1969 гг., характеризующихся высоким и средним уровнем и очень холодных. Наибольшего размера она достигла в 1972 и 1973 гг. — маловодных и очень жарких. Численность в первые 2 года была наибольшей, а в последние наименьшей.

Остальные 6 лет занимают промежуточное положение, при этом четкой связи с рассматриваемыми факторами среды установить не удалось. Так, из этих лет наиболее плохой рост наблюдался в 1970 г., самом многоводном и относительно холод-

Размер уловов сеголетков окуня на разных глубинах в течение суток с 19 по 23 июля 1970 г.

[illegible]

Средняя длина молоди окуня по участкам водохранилища, мм

Участки	Годы наблюдений									
	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976
Волжский плес, нижний участок	26	32	22	22	—	51	49	38	34	19
Моложский плес, суженная часть	28	29	18	26	—	51	44	42	—	19
Моложский плес, расширенная часть	22	31	18	21	40	48	48	34	23	19
Шекнинский плес, суженная часть	26	31	20	25	42	54	—	47	—	18
Шекнинский плес, расширенная часть	25	30	20	26	38	37	45	40	26	17
Предутьевой участок рр. Согожи и Ухры	34	34	22	28	45	39	—	40	29	19
Главный плес, центральная часть	28	31	20	23	37	36	44	37	28	19
Различия между минимальной и максимальной средней длиной данного года	12	5	4	7	8	18	5	13	11	2

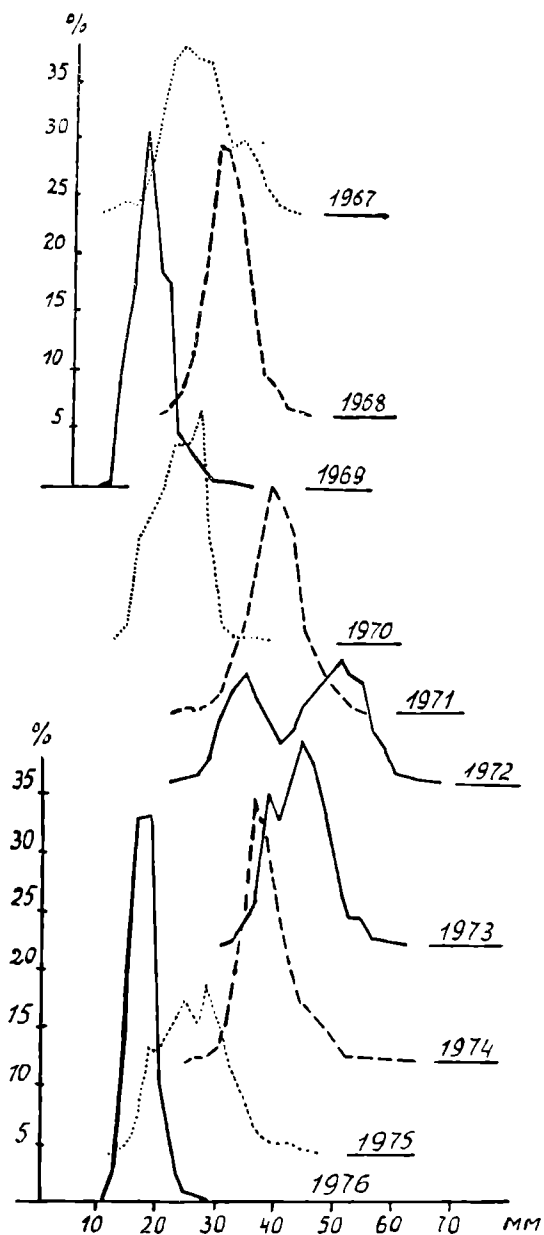


Рис. 3. Размеры молоди окуня в прибрежной зоне.

ном, он приближается по характеристикам условий и росту молоди окуня к 1976 и 1969 гг., но наряду с этим очень хороший рост, близкий к максимальному, дал окунь в 1971 г., среднему по водности, но еще более холодному, чем 1970. Численность молоди в прибрежье в оба эти года была высокой, а в открытом водохранилище в 1970 г. уловы были намного больше, чем в 1971. Очень сходный рост наблюдался у молоди окуня в 1968 и 1975 гг., хотя оба года отличались по всем показателям: 1968 г. — многоводный, холодный, с относительно высокой численностью молоди, особенно в открытом водохранилище, 1975 г. — маловодный, очень теплый, неурожайный по молоди.

Характерно также, что почти во всех случаях в прибрежье молодь растет лучше, чем в открытом водохранилище. Однако в самые жаркие годы на обоих биотопах рост ее был одинаков, а в примыкающие к ним 1971 и 1974 гг. в траловых уловах размер молоди оказался больше, чем в неводных.

Численность поколений, казалось, должна была бы отразиться на росте, и на первый взгляд как будто с нею связь есть: так, в годы, когда у молоди плохой рост, она имеет высокую численность, а в годы с хорошим ростом — низкую. Однако есть исключения: при хорошем росте молоди в 1971 г. и среднем в 1968 г. численность ее была высокой.

С биомассой зоопланктона рост молоди окуня также не всегда согласуется. Как уже было сказано, лучший рост молоди наблюдался в 1972 и 1973 гг., тогда как, по устному сообщению И. К. Ривьер, в 1972 г. биомасса зоопланктона действительно была высокой (0.72 г/м^3) в среднем за вегетационный период, а в 1973 г., наоборот, низкой (0.49 г/м^3). В 1974 г. биомасса зоопланктона была еще выше, чем в 1972 г. (0.84 г/м^3), а рост молоди хуже. На участках защищенного прибрежья, по данным В. Н. Столбуновой [9], во всех случаях биомасса зоопланктона выше, чем на открытых биотопах, несмотря на это в некоторые годы у берегов средний размер молоди меньше, чем в открытом водохранилище (табл. 3).

До сих пор мы говорили о среднем размере молоди в улове. Если же посмотреть на характер размерного ряда, то в разные годы также видны существенные различия (рис. 2, 3). Можно обнаружить следующую тенденцию: в годы с плохим ростом размерный ряд значительно короче и модальная группа образует один, четко выраженный, пик, тогда как в годы с хорошим ростом размерный ряд растянут, и кривая многовершинна, что говорит о значительно большей разнокачественности молоди при таких условиях. В прибрежье наблюдается та же картина, только в годы с лучшим ростом кривые еще больше усложняются, что свидетельствует о большей разнокачественности молоди на данном биотопе.

Если обратить внимание на рост молоди в разных участках водохранилища (табл. 9), то здесь обнаруживается большое

разнообразие по годам. В некоторых случаях по всему водохранилищу молодь растет очень ровно и максимальные различия в средних величинах очень малы: в 1976 г. — 2 мм, в 1969 — 4 мм — очень холодные годы с плохим ростом, и одновременно в 1968 и 1973 гг. — 5 мм — средний и жаркий годы со средним и очень хорошим ростом.

Наибольшие различия в росте молоди разных районов водохранилища наблюдались в 1967 г. (12 мм), в 1972 г. (18 мм), 1974 г. (13 мм) и 1975 г. (11 мм). Все эти годы были теплые, с низким или средним уровнем воды, и молодь дала хороший и средний рост.

Таким образом, связь с условиями года здесь обнаружить можно. Довольно ясно видно, что при плохом росте разнокачественность менее выражена, но не во всех случаях это проявляется четко.

Рассматривая рост молоди по участкам, можно заметить, что наиболее высокий и стабильный он в эстуарии рр. Согожи и Ухры. В годы с высоким и средним уровнем воды рост здесь лучше, чем во всех других районах водохранилища и несколько отстает в маловодные годы. В центральной части Главного плеса, несмотря на то, что она граничит с этим районом, молодь окуня во все годы имеет значительно меньшие размеры. По показателям роста приближается к эстуарии рр. Согожи и Ухры молодь окуня расширенной части Волжского плеса. Нет только совпадения по годам. В этом районе хорошо росла молодь и в жаркие маловодные годы.

Самый плохой рост в большинстве случаев наблюдался в Моложском плесе и несколько лучший в Шекснинском.

Из сказанного, нам кажется, можно сделать следующие выводы.

Бесспорно, два ведущих фактора: уровень и температура, оказывают большое влияние на условия размножения окуня и рост его молоди, но обнаружить его можно только в годы, когда эти факторы достигают своих крайних показателей, т. е. при высоком уровне и низких температурах численность молоди велика, растет она плохо, и разнокачественность ее по длине незначительна. В годы маловодные, с высокими температурами, численность молоди окуня очень низкая, растет она хорошо и очень велик диапазон различий по ее длине. Во все годы с промежуточными показателями данных факторов влияние общего фона условий, который мы не можем пока регистрировать, а следовательно и оценить, настолько велико, что невозможно получить четкой картины зависимости данного явления от одного фактора. Это говорит о том, что изучая то или иное биологическое явление, нельзя ограничиваться краткосрочными наблюдениями, а тем более делать из них категорические выводы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакастов С. С., Литвинов А. С. Опыт расчета горизонтального переноса сообществ планктона. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов, Л., 1971, с. 217—223.
2. Буторин Н. В., Литвинов А. С. О течениях в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, М.—Л., 1963, с. 270—302.
3. Дислер Н. Н. Развитие органов чувств латеральной системы окуня и ерша. — Тр. ИМЭЖ, М., 1950, вып. 2, с. 85—139.
4. Захарова Л. К. Распределение нерестилищ промысловых рыб в Рыбинском водохранилище. — Тр. биол. ст. «Борок», 1958, вып. 3, с. 304—320.
5. Ильина Л. К. Влияние высоты уровня на нерест рыб в Рыбинском водохранилище в 1960 г. — Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1962, № 13, с. 26—30.
6. Ильина Л. К. Поведение сеголетков окуня *Perca fluviatilis* L. разных экологических групп в потомстве одной пары производителей. — Вопр. ихтиол., 1973, т. 13, вып. 2(79), с. 350—361.
7. Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плесе Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов, Л., 1971, с. 158—165.
8. Мантейфель Б. П., Гирса И. И., Лещева Т. С., Павлов Д. С. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб. — В кн.: Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами, М., 1965, с. 2—81.
9. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в 1971—1974 гг. — В кн.: Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ, Ярославль, 1976, с. 170—212.
10. Фортунатов М. А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима. — Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 246—357.

УДК 591.524+595. 18(28)

Коловратки прибрежья Рыбинского водохранилища. Владимиров Т. М. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 5—15.

Видовой состав основного комплекса коловраток в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища, подразделения его на группы по характеру сезонной динамики, численность коловраток в прибрежной зоне в 1970—1971 гг. и в основных плесах водохранилища в 1956—1970 гг., сравнение их с численностью кладоцер. Список 32 видов и 9 форм коловраток, не указанных ранее для Рыбинского водохранилища. Лит.— 16 назв., ил.— 4, табл.— 4.

УДК 595. 18(28)

Дополнения к фауне коловраток (Rotatoria) Рыбинского водохранилища. Маркевич Г. И. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 16—24.

Перечень 62 форм (61 вид и 1 подвид) коловраток, ранее не найденных в Рыбинском водохранилище и обнаруженных автором в различных биотопах прибрежной зоны этого водохранилища, а также при выведении из обнаруженных грунтов прибрежья в 1975—1977 гг. Из них 3 вида впервые указываются для Советского Союза. Лит.— 10 назв., ил.— 3.

УДК 595.13 (471.311)

К фауне нематод прибрежья Рыбинского водохранилища. Гагарин В. Г. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 25—32.

Приводятся данные по видовому составу и количественному развитию нематод в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища по наблюдениям в 1971, 1972 и 1974 гг. Отмечено, что в маловодные годы фауна нематод заливаемых участков прибрежья бедна и напоминает таковую открытой глубоководной зоны данного водоема. В многоводные годы, когда обводняется вся прибрежная отмель водохранилища, количественный и качествен-

ный состав фауны нематод более богат. Лит. — 3 назв., ил. — 1, табл. — 1.

УДК 595.13 (471.311)

К вопросу о нематодах корневой системы пресноводных макрофитов. Гагарин В. Г. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1878, с. 33—45.

На основе анализа собственного обширного материала и литературных данных обсуждается видовой состав своеобразной фауны нематод, обитающих вокруг корней высших растений или паразитирующих в их тканях (биоценоз ризобионтов). Выделяются типичные ризобионты: виды родов *Hirschmanniella*, *Calolaimus*, *Chrisonemoides*, *Lenonchium*, *Chronogaster*, *Panagrolaimus hydrophilus*, обитающие исключительно в данном ценозе и виды, тяготеющие к нему: *Diplogaster rivalis*, *Paraigolaimella anomala*, *Anchidiplogasteroides leptosoma*, *Trilabiatatus* sp. Лит. — 28 назв., табл. — 2.

УДК 594.3—15

Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высухания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища. Митропольский В. И. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1878, с. 46—58.

На основании 3-летних наблюдений в прибрежье Рыбинского водохранилища при исключительно неблагоприятных для фауны прибрежья гидрологических и метеорологических условиях выявлена степень устойчивости различных видов прибрежных моллюсков к длительному пересыханию водоема и зимовке без воды при отрицательных температурах грунта. Лит. — 13 назв., ил. — 2, табл. — 7.

УДК 595.771 (285)

Сезонная динамика численности и биомассы личинок хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Зеленцов Н. И. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1878, с. 59—73.

В 1971—1972 гг. в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища найдено 54 формы хирономид. Из них 10 видов встречались почти постоянно, но массовыми были 6 (*Glyptochironomus redecei*, *C. suppicans*, *Ch. plumosus*, *Cladotanytarsus* sp. *manicus*, *Tanytarsus* sp. *gregarius*, *Psectrocladius* sp. *psilopterus*). На мелководном осыхающем прибрежье фауна хирономид значительно богаче, чем в открытой части Волжского плеса. В мае фауна хирономид бедна, с июня наблюдается увеличение видового состава и численности. Максимумы они дости-

гают в конце июня, начале июля (4630 экз/м^2 и 21 г/м^2). *Chironomus plumosus* в открытой части Волжского плеса преобладает в течение всего сезона, в осушной зоне побережья только с половины — конца июня. Хирономиды в бентосе по биомассе доминировали в июне — сентябре. Лит. — 2 назв., ил. — 9, табл. — 1.

УДК 574.587(285.3):591

Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища. Семерной В. П., Митропольский В. И. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 74—103.

На основе анализа собственного материала и литературных данных дается сравнительная характеристика зообентоса по типам мелководий. Приводятся данные по восстановлению донной фауны после ее почти полной гибели в результате 3-летнего обнажения грунтов. Лит. — 28 назв., ил. — 4, табл. — 12.

УДК 577.472+581.526.323

Бентос прибрежной зоны Иваньковского водохранилища. Семерной В. П., Мордухай-Болтовской Ф. Д. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 104—111.

В прибрежной зоне Иваньковского водохранилища, по исследованиям 1973—1974 гг. бентос значительно богаче на защищенных от волнения зарастающих участках (средняя биомасса в верхнем горизонте 15 г/м^2), чем в незащищенных (соответственно $1,2 \text{ г/м}^2$). В общем, побережье богаче бентосом, чем в Рыбинском водохранилище, причем в последнем гораздо больше разница между защищенным и почти безжизненным (биомасса $0,2 \text{ г/м}^2$) незащищенным побережьем. Лит. — 8 назв., ил. — 3.

УДК 574.587(285.3):591

Донная фауна прибрежной зоны Саратовского водохранилища. Бородин Н. Д. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 112—123.

Дается сравнительная характеристика донной фауны различных по глубине и месторасположению участков побережья Саратовского водохранилища. Приводится видовой состав и количественные показатели бентоса лишенных растительности участков прибрежной зоны. Отмечается, что биомасса донной фауны прибрежной зоны Саратовского водохранилища выше биомассы бентоса Волжских водохранилищ многолетнего и сезонного регулирования. Лит. — 7 назв., ил. — 1, табл. — 8.

УДК 597—116:556.2

Роль притоков Рыбинского водохранилища в размножении фитофильных рыб и особенности нерестилищ в маловодные го-

ды. Ильина И. К., Гордеев Н. А., Стрижникова Л. Н. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 124—135.

По мере формирования Рыбинского водохранилища для размножения фитофильных рыб все большее значение приобретают нерестилища, расположенные в притоках. В маловодные годы на мелководьях водохранилища в зоне затопления нет почти никаких пригодных для нереста субстратов, и производители в основном идут в реки. При низком уровне большое значение для размножения плотвы и леща имеет применение искусственных нерестилищ, но постановка их должна быть массовой, иначе это мероприятие приносит вред: отложенная в несколько слоев икра опадает на дно и гибнет. Необходима разработка специальной технологии изготовления искусственных синтетических субстратов и проведение биологических исследований по развитию на них икры и жизнестойкого потомства. Естественные нерестилища в притоках водохранилища должны тщательно охраняться от запыления, механического разрушения, браконьерства. Лит. — 7 назв., табл. — 1.

УДК 597.583.1—152.6:555.2

Влияние состояния мелководий и гидрометеорологических факторов на распределение и численность молоди окуня в Рыбинском водохранилище. Ильина Л. К. В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 136—157.

В статье использован материал мальковых съемок на Рыбинском водохранилище за 10 лет (1967—1976 гг.). Молодь окуня встречается по всей акватории водохранилища: в прибрежье и в открытом водоеме на всех глубинах. Суточных вертикальных миграций у нее наблюдать не удалось, в связи с чем не может быть и закономерностей в ее переносе ветровыми течениями. В годы с экстремальными условиями можно обнаружить связь численности, роста и распределения молоди окуня с уровнем и температурой воды. В остальных случаях какой-либо четкой зависимости в этих показателях с данными факторами не проявляется. Лит. — 10 назв., ил. — 3, табл. — 9.

СОДЕРЖАНИЕ

Т. М. Владимирова. Коловратки побережья Рыбинского водохранилища	5
Г. И. Маркевич. Дополнения к фауне коловраток Рыбинского водохранилища	16
В. Г. Гагарин. К фауне нематод побережья Рыбинского водохранилища	25
В. Г. Гагарин. О нематодах корневой системы пресноводных макрофитов	33
В. И. Митропольский. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в побережье Рыбинского водохранилища	46
Н. И. Зеленцов. Сезонная динамика хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг.	59
В. П. Семерной, В. И. Митропольский. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища	74
В. П. Семерной, Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Бентос прибрежной зоны Иваньковского водохранилища	104
Н. Д. Бородич. Донная фауна прибрежной зоны Саратовского водохранилища	112
Л. К. Ильина, Н. А. Гордеев, Л. Н. Стрижникова. Роль притоков Рыбинского водохранилища в размножении фитофильных рыб и особенности нерестилищ в маловодные годы	124
Л. К. Ильина. Влияние состояния мелководий и гидрометеорологических условий на распределение и численность молоди окуня в Рыбинском водохранилище	136
Рефераты	158

с-го 37

45

50

51

**Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне
Верхне-Волжских водохранилищ**

Труды, вып. 39(42)

Сдано в набор 13 сентября 1978 г. Подписано в печать 25 ноября
1978 г. Бумага 60×90/16. Печ. л. 10,125. Заказ 2472. Тираж 800.
Цена 1 руб. 20 коп.

Типография № 2 Росглавполиграфпрома, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.