

06  
И588

ISSN 0320-3557

оссийская академия наук

---

**ЗООЦЕНОЗЫ ВОДОЕМОВ  
БАССЕЙНА  
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ**

*В УСЛОВИЯХ  
АНТРОПОГЕННОГО  
ВОЗДЕЙСТВИЯ*

---



Российская академия наук  
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

Труды, вып. 69(72)

**ЗООЦЕНОЗЫ  
ВОДОЕМОВ  
БАССЕЙНА  
ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ  
В УСЛОВИЯХ  
АНТРОПОГЕННОГО  
ВОЗДЕЙСТВИЯ**



Санкт-Петербург Гидрометеоиздат 1993

Рассматривается динамика видового состава и количественных показателей зоопланктона малых рек, озер и прибрежных мелководий водохранилищ в условиях антропогенного влияния и естественной трансформации. Представлена динамика донных биоценозов и зооперифитона Рыбинского водохранилища в зависимости от степени эвтрофирования и загрязнения.

Рассчитан на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля.

Ответственный редактор И. К. Ривьер

*Сборник научных трудов*

Труды

Института биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанина

Вып. 69 (72)

Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги  
в условиях антропогенного воздействия

Редактор О. Э. Александрова

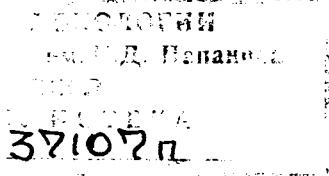
Подписано в печать 3.11.93. Формат 60 × 84/16. Бумага офсетная. Печать офсетная. Усл.-печ. л. 9,3. Усл. кр.-отт. 9,53. Уч.-изд. л. 10,51. Тираж 1000 экз. Индекс ГЛ—101. Заказное. *Заказ 348*

Гидрометеиздат, 199397. Санкт-Петербург, В.О., ул. Беринга, д. 38  
ФООП, 249020, Обнинск, ул. Королева, д. 6.

3 1502000000-057 Без объявл.  
069 (02)-93

ISBN 5-286-01114-4

© Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина, 1993



**В. И. Лазарева***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***ЧИСЛО ВИДОВ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ  
В СООБЩЕСТВАХ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ ОЗЕР,  
ПОДВЕРЖЕННЫХ ЗАКИСЛЕНИЮ**

Исследован зоопланктон 24 малых мелководных лесных озер в Дарвинском заповеднике (Вологодская обл.), различных по уровню закисления, гумификации и трофности. Обсуждаются возникающие в сообществах при снижении рН воды изменения показателей доминирования, видового богатства и разнообразия.

Видовое богатство — одна из важнейших характеристик локальной фауны. Как компонент разнообразия, оно отражает сложность биологических систем и в какой-то мере связано с их стабильностью [14, 15]. Как правило, исследователю остается неизвестным полный список входящих в сообщество видов, он обычно имеет дело с выборкой, количество таксонов которой возрастает с увеличением числа наблюдений (проб). Характер этого роста зависит от типа распределения обилия между видами в сообществе. Сравнение сообществ только по числу видов, даже при одинаковом количестве наблюдений и способах сбора материала, не всегда дает право судить о их видовом богатстве [9].

В большинстве работ, посвященных состоянию биоты закисленных водоемов, на основе анализа изменения числа видов по градиенту рН воды делаются выводы об обеднении их фауны [1, 10, 12]. При этом чаще всего не указываются объемы сравниваемых выборок, хотя следует отметить, что зарубежные авторы обычно анализируют число видов в интегральной пробе за одну дату наблюдений, которое зависит только от объема самой пробы.

В связи с этим мы попытались сравнить темп накопления числа обнаруживаемых видов по мере увеличения количества наблюдений в нейтральных и кислотных водоемах и получить ответ на вопрос, можно ли делать выводы об обеднении фауны зоопланктона, основываясь на данных только о количестве найденных в водоемах видов.

Сообщества водоемов, подверженных acidификации, испытывают постоянный или периодический кислотный стресс, связанный с прямым или опосредованным действием низких величин рН воды. В наиболее закисленных из них ( $\text{pH} < 5$ ), равно как и в сильно гумифицированных, среду обитания можно считать экстремальной [2]. Известно, что в экстремальных условиях отмечается снижение показателей таксономического разнообразия вследствие выраженного доминирования немногих видов [14]. Согласно современным представлениям, концепция видového разнообразия объединяет две независимые характеристики сообществ: видовое богатство и распределение обилия между видами [15]. Двойственность природы показателей разнообразия затрудняет экологическую интерпретацию результатов, полученных с их использованием [9], и вынуждает исследователя обращаться к анализу каждого из компонентов в отдельности.

Поэтому следующей задачей нашей работы явилось изучение изменений по градиенту рН показателей видového богатства, доминирования и таксономического разнообразия в целом с целью выяснения, какие из них лучше всего характеризуют закисленные водоемы как экстремальные экосистемы и могут быть использованы в целях индикации антропогенной acidификации.

В 1983—1991 гг. исследовали зоопланктон (*Cladocera*, *Copepoda*, *Rotatoria*) 24 малых мелководных лесных озер в Дарвинском заповеднике (Вологодская область). Площадь озер варьировала от 0,05 до 6—7 км<sup>2</sup>, глубины не превышали 3—4 м. Подробные круглогодичные наблюдения проводили обычно 1—2 раза в месяц — в мае—октябре, и 1—4 раза в течение зимы на 8 разнотипных водоемах (табл. 1). Зоопланктон собирали главным образом в открытой части озер, но в отдельные годы обследовали и литораль. В качестве основного орудия лова ракообразных использовали малую сеть Джели с газом № 42, коловраток учитывали в пробах из батометра Рутнера с последующим отстаиванием. Помимо тотальных вертикальных ловов, практиковали горизонтальные качественные сборы планктона сетью с целью более полного учета редких и малочисленных форм. Камеральную обработку сборов проводили по общепринятой методике.

По уровню гумификации водоемы подразделяли на два ряда: светловодные со среднегодовой цветностью воды 20—50 градусов и содержанием растворенного органического вещества (РОВ) 5—10 мг С/л и гумифицированные, цветность воды которых достигала 400 градусов и выше (в основном 100—250), а концентрация РОВ составляла 18—20 мг С/л, в отдельных озерах — свыше 40 мг С/л. Преобладающие летние значения рН воды в светлых озерах составляли 4,1—5,0; эти водоемы относили к группе acidных вод. Гумифицированные были представлены тремя группами:

Характеристика озер и число видов зоопланктона

Водоем	Цветность, град. Р—Со	f:1	Трофический статус	Число наблюдений	Число видов	
					суммарное	за 1 дату в период вегетации
Мотыкино**	20	4,6—5,0	Олиготрофное	100	65	28±2
Дорожьи**	22	4,1—4,5		22	37	17±3
Ветреное	38	5,2		12	25	14±3
Темное**	43	4,1—4,5		21	24	13±2
Белое*	57	5,6—6,0	Мезотрофное	12	43	17±3
Эмзинное*	100	4,6—5,0	Мезо-дистрофное	85	64	28±3
Гагарское	130	3,9	Дистрофное	6	21	11±5
Утешково	155	4,8		8	18	7±5
Дубровское**	170	4,1—4,5		106	54	21±3
Долгое*	173	6,1—6,5	Мезотрофное	8	33	14±1
Островское	2099	5,6—6,0	Дистрофное	11	34	14±1
Морозкое	113	7,1—7,5	Эвтрофное	16	39	21±7
Хотавец**	150	8,1—9,5		122	91	42±3
Изинское	161	6,6—7,0	Мезотрофное	10	34	13±3
Полберезное*	192	5,4	Эвтрофное	7	23	12±3
Искрицкое	241	7,1—7,5	Эвтрофное	2	13	—
Шуйское	266	6,1—7,5		11	28	15±1
Измозжеское	302	5,9		12	37	16±3
Ягницкое	306	5,9	Мезотрофное	6	29	16±10
Светое	357	6,6—7,0	Эвтрофное	10	33	13±3
Язвинское**	381	6,6—7,0		40	82	37±22
Кривое**	388	6,6—7,0		35	43	19±1
Плотницкое*	456	5,3	Мезотрофное	5	26	14±6
Высоцкое	555	7,0	Эвтрофное	9	28	14±3

\* Переходные озера.

\*\* Водоемы, где проводились подробные наблюдения.

в их число входили кислотные с рН воды 4,1—5,0, олигокислотные с рН 6,1—7,0 и нейтральные с рН 6,6—7,5. В последних в теплые годы в июле—августе рН поднимался до 9—10.

Трофический статус озер определяли по концентрации хлорофилла „а” (устное сообщение Н. М. Минеевой) и качественному составу зоопланктона (индекс „Е”) [8], последний использовали при определении типа озер, в которых содержание хлорофилла не измеряли. Эти показатели хорошо коррелировали между собой ( $r = 0,86$ ,  $p < 0,05$ ). Световодные кислотные водоемы были главным образом олиготрофными со средней за сезон концентрацией хлорофилла „а” 1,1—1,66 мкг/л и индексом  $E < 0,2$ . Гумифицированные кислотные мы относили к дистрофным, содержание пигмента в их водах составляло 5,4—8,1 мкг/л и соответствовало мезотрофии [3], тогда как скорость фотосинтеза ( $42 \text{ мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ) и состав зоопланктона ( $E < 0,2$ ) характеризовали эти озера как олиготрофные. Полигумозные олигокислотные и нейтральные относили в основном к эвтрофному типу с концентрацией хлорофилла 39,9—77,3 мкг/л и индексами  $E = 1—4$ . Часть исследованных озер характеризовалась переходными значениями перечисленных показателей (см. табл. 1).

Видовое богатство фауны оценивали по числу видов за одну дату наблюдений, за год и суммарному за весь период исследований. Все три величины определяли отдельно, на основе анализа фаунистических списков, а не рассчитывали одну по другой, поэтому мы считаем правомочным рассмотрение изменений по градиенту рН каждой из них в отдельности. Таксономическое разнообразие сообщества зоопланктона анализировали по индексам, характеризующим разнообразие в целом и доминирование. Кроме того, рассматривали форму кривых „разнообразия—доминирования” [15, 18]. Таким образом, при сравнении видового разнообразия в сообществах зоопланктона озер с различным уровнем рН воды были использованы два экологических подхода.

В качестве характеристики доминирования использовали „меру концентрации” Симпсона ( $\lambda$ ) [17]. Для характеристики разнообразия в целом была использована величина, обратная „мере концентрации” Симпсона [13] и называемая еще „индексом доминантности” ( $S_{\lambda}$ ), а также широко распространенный информационный показатель Шеннона ( $\bar{H}$ ) [15]. Долю вида в их общей совокупности рассчитывали по биомассе.

Суммарный список зоопланктона исследованных озер включает 150 видов. Наиболее богато представлены группы Cladocera (55) и Rotatoria (69 видов). Количество видов, найденных в кон-

кретных озерах, варьирует от 13 до 91 в зависимости от степени изученности фауны (табл. 1). В течение одного года обычно выявляется 39—56 % от общего их числа в суммарном списке данного водоема и эта величина не связана с уровнем рН воды. Число видов, обнаруживаемое в среднем за год, для озер, где наблюдения проводили 2—4 раза в год, составляет 7—21. В более полно обследованных водоемах оно достигает 13—42 (см. табл. 1).

Сравнение фаунистических списков за весь период исследований и за год по группам озер с различным уровнем рН воды с учетом объема наблюдений (рис. 1, 2) не дает четкой картины изменения видового богатства зоопланктона при закислении. Можно лишь сказать, что количество видов в обоих случаях максимально в нейтральных водоемах, а в сильно закисленных (рН < 5) его величина снижается одинаково в светлых и гумифицированных на 20—30 % во всех группах зоопланктона.

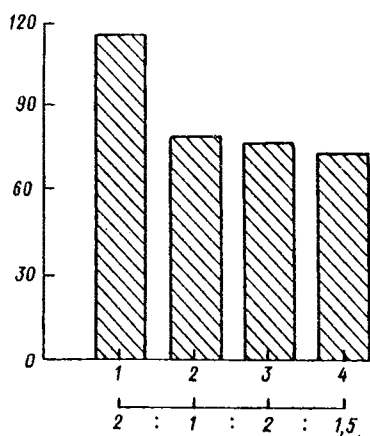


Рис. 1. Суммарное число видов за 1983—1991 гг. в сообществах зоопланктона разнотипных озер.

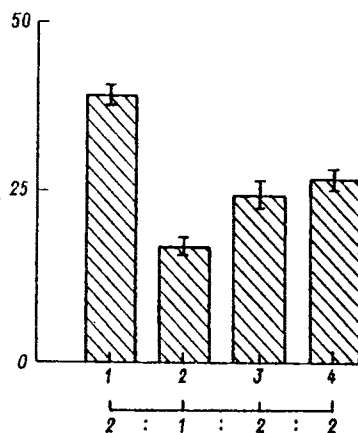


Рис. 2. Среднее число видов, найденное в течение года в сообществах зоопланктона разнотипных озер.

1 — нейтральные (рН > 7), полигумозные, эвтрофные озера; 2 — олигоацидные (рН 6—7), полигумозные, с цветностью воды выше 250°, эвтрофные озера; 3 — ацидные (рН < 5), полигумозные, дистрофные озера; 4 — ацидные (рН < 5), светловодные, олиготрофные озера. По оси ординат — число видов, по оси абсцисс: сверху — группы озер, снизу — соотношение количества наблюдений.



Более интересные результаты получаются, если проанализировать изменение по градиенту рН количество видов, которое выявлено в интегральной пробе за одну дату наблюдений. Объем этой пробы в разных водоемах был сравнимым благодаря одинаковой методике сбора планктона и сходным глубинам. Как следует из гистограммы 3 (рис. 3), за одну дату в мае—октябре больше всего видов ( $17 \pm 1$ ) определено в нейтральных озерах. В кислых водоемах независимо от гумификации выявлено 9—10 видов, то же количество видов ( $10 \pm 1$ ) обнаружено в полигумозных олигоацидных, наиболее сильно гумифицированных среди исследованных озер. В тех и других выявлено на 42—48 % меньше видов, чем в нейтральных.

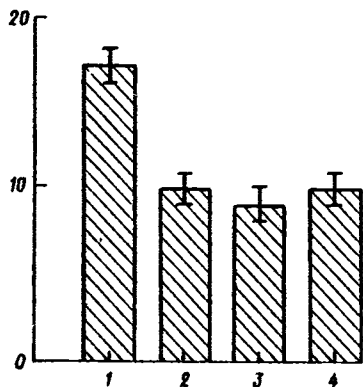


Рис. 3. Среднее число видов, обнаруженных за одну дату наблюдений в сообществах зоопланктона разнотипных озер.

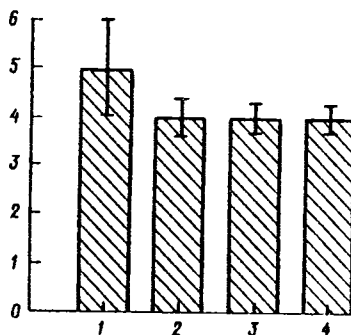


Рис. 4. Среднее число видов-доминантов в сообществах зоопланктона разнотипных озер.

Условные обозначения см. рис. 1 и 2.

Напротив, общее число видов-доминантов с относительным обилием не менее 5 % суммарного практически не изменяется (рис. 4) и составляет 4—5 видов во всех группах озер. Из этого следует, что наблюдаемые различия видового богатства связаны с наличием или отсутствием в планктонных сборах малочисленных таксонов. При постоянном количестве доминантов существенно трансформируется состав и структура доминантных комплексов зоопланктона [6]. В частности, при  $pH < 5$  снижается

численность коловраток и циклопов, которые часто вообще отсутствуют в составе доминантов, и возрастает значение в планктоне калянид и клadoцер. Это происходит как за счет изменения количества видов-доминантов, представляющих данную группу зоопланктона (Cycloroida), так и вследствие трансформации их состава и перераспределения обилия между видами (Rotatoria, Calanoida, Cladocera). Последнее приводит к тому, что в кислотных озерах формируются монодоминантные [1] или бидоминантные сообщества [6, 7], в которых 1—2 вида образуют основную часть численности и биомассы.

Таким образом, уменьшение количества обнаруживаемых видов зоопланктона наблюдается как в сильно закисленных озерах независимо от их гумификации, так и в сильно гумифицированных слабокислых. Лучше всего это можно проследить по результатам анализа числа видов, найденных за одну дату исследований, при котором исключается влияние объема наблюдений на определяемую величину богатства фауны. Сказанное не противоречит известным сведениям о снижении видового богатства зоопланктона при закислении [1, 10, 12], но дополняет их, расширяя представления о диапазоне отрицательного влияния pH и, вероятно, гумификации в тех случаях, когда цветность воды превышает 230—300 градусов, а содержание РОВ 30—40 мг С/л.

Снижение видового богатства зоопланктона в сильно гумифицированных озерах неоднократно констатировалось отечественными авторами [2], правда, редко указывались предельные значения этого фактора и очень часто действие гумификации смешивалось с влиянием экстремальных величин pH. Как мы уже отмечали, при pH ниже 5 снижение числа видов наблюдается не только в гумифицированных, но и в светловодных озерах, а некоторые авторы сообщают, что при этом уровне закисления в полигумозных озерах с цветностью не более 250 градусов фауна даже несколько богаче, чем в светловодных [16]. По-видимому, среднегодовые значения цветности воды 250—300 градусов и РОВ 30—40 мг С/л можно считать тем пределом, превышение которого приводит к видимому обеднению сообществ зоопланктона.

Но правомерно ли только на основе наблюдаемого снижения числа видов зоопланктона в кислотных и полигумозных водоемах, не учитывая его качественного состава, делать выводы об обеднении фауны? Тем более, что суммарный список видов для закисленных водоемов весьма обширен и включает 75 видов в светловодных кислотных озерах, 77 в кислотных гумифицированных и 79 в полигумозных олигокислотных с цветностью воды выше 250 градусов (см. рис. 1). Чтобы ответить на этот вопрос, рассмотрим, чем определяется отмеченное снижение количества видов, в частности, в кислотных озерах с pH воды ниже 5.

В первую очередь число найденных видов связано с количеством наблюдений. Регрессионный анализ этой зависимости свидетельствует о том, что для исследованных озер она лучше всего описывается степенной функцией, в общем виде аналогичной уравнению Аррениуса для связи виды — площадь [Arrhenius, 1922, цит. по: 9].

$$S = C N^z,$$

где  $S$  — число видов,  $N$  — количество наблюдений,  $C$  и  $z$  — коэффициенты регрессии.

При этом темп роста количества обнаруживаемых видов оказывается существенно различным для кислотных и нейтральных озер (рис. 5). В сильно закисленных водоемах выявляется меньше видов, чем в нейтральных при одном и том же объеме наблюдений. Иными словами, при сравнении фаунистических списков только по числу входящих в них видов у исследователя создается ошибочное представление о богатстве видами сообществ закисленных водоемов. Как следует из анализа моделей 1 и 2 (см. рис. 5), чтобы этого не происходило, число наблюдений на озерах с  $pH < 5$  должно быть в 1,5—2 или даже в 5 раз больше, чем в нейтральных.

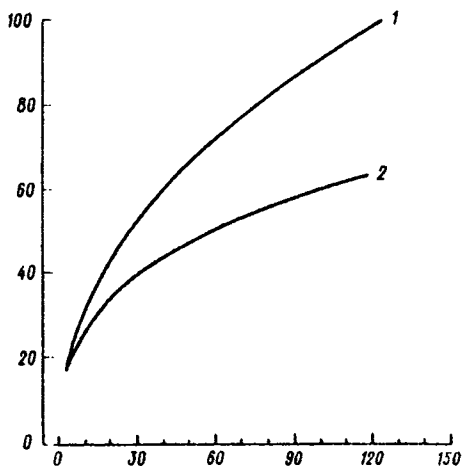


Рис. 5. Графическая регрессионная модель зависимости числа выявленных видов от объема наблюдений в нейтральных (1) и кислотных (2) озерах.

По оси ординат — число видов, по оси абсцисс — количество наблюдений.

Казалось бы, при сравнении количества видов, выявляемого за одну дату, когда влияние числа наблюдений исключается, дол-

жна сниматься и проблема неравномерного накопления видов с ростом объема выборки. Однако это не так. За одну дату наблюдений определяется также разное количество видов (рис. см. 3), поскольку в этом случае при отсутствии влияния объема наблюдений все-таки не исключается зависимость наблюдаемого видового богатства от типа распределения обилия между видами в сообществе. Поэтому для выявления возможно большего количества видов в кислотных озерах при таком подходе необходимо увеличивать объем самой интегральной пробы, т. е. расширять количество станций (подпроб), исследуемых за одну дату наблюдений.

Представление о распределении обилия между видами в сообществе — втором компоненте таксономического разнообразия — можно составить на основе анализа показателей доминирования или выравнивания, а также по форме кривых „разнообразия—доминирования” [15, 18]. К широко распространенным индексам доминирования относится „мера концентрации” Симпсона ( $\lambda$ ), показывающая вероятность того, что две случайно взятые из коллекции особи, при условии возвращения их обратно, будут принадлежать к одному виду [9]. Величина этого показателя в сообществах зоопланктона нейтральных озер с цветностью воды до 250 градусов не превышает 0,5, составляя в среднем за год 0,13—0,32. Значения индекса доминирования увеличиваются на 40—70 % в олигокислотных сильно гумифицированных озерах (0,48—0,53) и достигают максимума в кислотных (0,44—0,72), независимо от гумификации (табл. 2).

Но проще всего уровень доминирования в сообществах зоопланктона анализировать по графику (рис. 6). Для нейтральных водоемов, где сообщества отличаются низкими значениями показателя доминирования, характерны S-образные линии „разнообразия—доминирования”, свидетельствующие о сложном характере взаимодействия между популяциями, при котором разделение ниш происходит без конкурентного исключения. Рост доминирования в сообществах кислотных водоемов приводит к выпрямлению этих линий, что может быть связано со слабым перекрыванием ниш конкурирующих видов. Гиперпространства ниш, ширина которых соответствует относительному обилию популяций зоопланктонов, в этом случае распределяются по иерархическому принципу, т. е. каждый вид занимает прежде всего свободную нишу. Такое распределение свойственно просто устроенным сообществам с сильным доминированием, которые формируются в экстремальных условиях среды [14]. Кривые „разнообразия—доминирования” для сообществ сильно гумифицированных олигокислотных водоемов с цветностью воды более 250 градусов занимают проме-

Таблица 2

Среднегодовые индексы доминирования и видового разнообразия для сообществ зоопланктона озер с различным уровнем рН воды

Год	Озера							Хотавец рН > 7
	Темное рН < 5	Дубровское рН < 5	Дорожлив рН < 5	Змеиное рН < 5	Мотыкино рН < 5	Кривое рН 6-7	Язвинское рН 6-7	
	Индекс доминирования Симпсона $\lambda = \sum p_i^2$							
1989	0,58 ± 0,10	0,49 ± 0,06	0,48 ± 0,09	0,44 ± 0,06	0,56 ± 0,04	0,48 ± 0,07	0,52 ± 0,10	0,32 ± 0,03
1990	0,60 ± 0,04	0,59 ± 0,10	0,64 ± 0,10	0,72 ± 0,11	0,51 ± 0,06	0,53 ± 0,10	—	0,27 ± 0,03
1991*	0,51 (VII)	0,54 ± 0,03	0,68 (VII)	0,48 ± 0,13	0,46 ± 0,05	0,48 ± 0,21	—	0,13 ± 0,04
	Индекс Шеннона $\bar{H} = -\sum p_i \log p_i$							
1989	1,15 ± 0,23	1,34 ± 0,15	1,53 ± 0,30	1,59 ± 0,19	1,21 ± 0,10	1,37 ± 0,18	1,73 ± 0,35	2,18 ± 0,16
1990	1,26 ± 0,17	1,28 ± 0,29	1,13 ± 0,23	1,42 ± 0,38*	1,42 ± 0,34	1,21 ± 0,25	—	2,40 ± 0,13
1991*	1,29 (VII)	1,28 ± 0,36	1,05 (VII)	1,63 ± 0,43	1,15 ± 0,04	1,66 ± 0,77	—	2,79 ± 0,34
	Индекс полидоминантности $S_\lambda = 1/\sum p_i^2$							
1989	2,01 ± 0,31	2,35 ± 0,27	2,44 ± 0,40	2,41 ± 0,27	1,95 ± 0,15	2,50 ± 0,37	2,27 ± 0,40	3,56 ± 0,36
1990	1,56 ± 0,16	2,01 ± 0,39	1,80 ± 0,33	1,63 ± 0,33	2,15 ± 0,33	2,44 ± 0,41	—	4,11 ± 0,39
1991*	1,97 (VII)	2,06 ± 0,42	1,48 (VII)	2,36 ± 0,52	2,21 ± 0,21	3,83 ± 2,22	—	8,77 ± 2,44

\* За вегетационный сезон (май—октябрь).

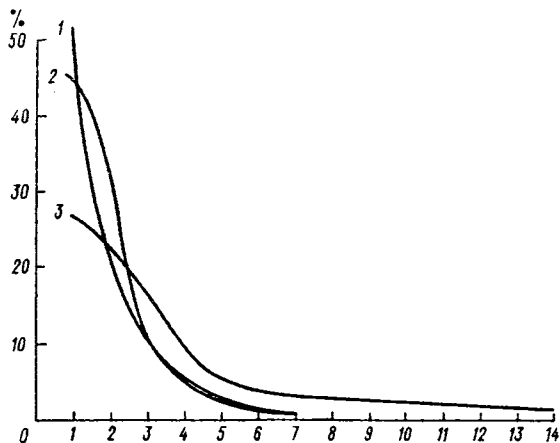


Рис. 6. Линии „разнообразия—доминирования” в сообществах зоопланктона озер с различным уровнем рН воды.

1 — ацидные озера (рН < 5), 2 — олигоацидные (рН 6—7), 3 — нейтральные (рН > 7).

жуточное положение, что на наш взгляд характеризует их как переходные.

Согласно существующим в экологии представлениям [14, 15], S-образные линии „разнообразия—доминирования” соответствуют логнормальному распределению видов по обилию, тогда как прямые описываются геометрической моделью или близкими к ней экспоненциальным и гиперболическим распределениями [9, 11]. Наши наблюдения показывают, что в нейтральных и олигоацидных озерах в 50 % случаев эмпирическое распределение обилия зоопланктона близко к теоретической логнормальной модели ( $p < 0,13$ ), а в 80 % ацидных соответствует экспоненциальному ( $p < 0,02$ ).

Таким образом, различные подходы к анализу распределения обилия между видами в сообществах зоопланктона разнотипных озер свидетельствуют о том, что это распределение в гумифицированных нейтральных водоемах существенно отличается от наблюдаемого в полигумозных олигоацидных с любой степенью гумификации. По мере снижения рН, а также в высокоцветных водоемах (более 250 град.) происходит рост уровня доминирования в сообществах и замена S-образных линий „разнообразия—доминирования” прямыми.

В ацидных озерах формируются сообщества зоопланктона с сильным доминированием, в них увеличивается доля малочисленных популяций, которые не всегда обнаруживаются стандартными способами сбора зоопланктона. Вследствие этого количество определяемых видов в них изначально не может быть равным на-

блюдаемому в нейтральных, хотя в конечном итоге видовое богатство фаун этих водоемов может оказаться вполне сравнимым. Все дело в том, что для адекватного определения богатства видами сообществ зоопланктона закисленных водоемов необходим значительно больший объем наблюдений или расширенная сетка станций.

Безусловно, различия по числу видов, отмечаемые при сопоставлении населения озер с различным уровнем рН воды, можно использовать, хотя и с некоторыми оговорками, в целях индикации состояния сообществ. Косвенно, через изменение уровня доминирования, они все же связаны с закислением. Однако говорить об обеднении фауны в целом, о ее деградации на основе только этих данных, без анализа трансформации качественного состава зоопланктона, на наш взгляд, совершенно неправильно.

Итак, число выявленных видов зоопланктона в исследованных озерах различно и определяется, помимо различной степени их изученности, неодинаковым уровнем доминирования или, что то же самое, разной выравненностью распределения обилия между видами. Чтобы определить, какими факторами среды в первую очередь лимитируется уровень доминирования и, в конечном итоге, число выявленных видов, мы воспользовались анализом данных методом пошаговой множественной регрессии. В качестве возможных действующих факторов рассматривали рН и цветность воды, концентрацию хлорофилла „а” как показатель трофности и площадь водоема. Анализировали их влияние на число видов, определяемое за одну дату, которое не зависит от объема наблюдений.

Результаты анализа показывают, что эта величина с вероятностью 95 % определяется уровнем рН воды и трофическим статусом водоема (табл. 3). Поскольку при закислении в исследованных озерах происходит изменение трофности (снижение) [6], по-видимому, можно говорить о величине рН воды как основном действующем факторе, который индуцирует все последующие трансформации структуры зоопланктона, в том числе изменение уровня доминирования и числа выявляемых за тот или иной период наблюдений видов.

Связь наблюдаемого видового богатства зоопланктона со степенью гумификации вод нам выявить не удалось. Вероятно, даже в наиболее сильно гумифицированных озерах распределение видов по обилию и их количество, обнаруживаемое за одну дату наблюдений, более зависит от уровня рН и трофических условий в целом, нежели от цветности воды и концентрации РОВ, определяющих гумификацию. Как нам кажется, содержание хлорофилла „а”, прямо связанное с интенсивностью фотосинтеза, — более общий показатель трофического статуса, объединяющий все

Статистические характеристики модели зависимости числа обнаруживаемых видов ( $S$ ) от факторов среды

Независимая переменная	Критерий Фишера	Коэффициент регрессии	Стандартная ошибка	Критерий Стьюдента	Уровень значимости
Общая формула $S = a\text{pH} - bX + c$ (где $a, b, c$ — коэффициенты регрессии)					
1989 г.					
Константа	—	-8,05	2,309	-3,48	0,025
pH	54,77	3,6	0,485	7,40	0,002
Хлорофилл „а”, мкг/л	21,05	-0,1	0,022	-4,59	0,010
Множественный коэффициент корреляции $R-SQ$ 0,9075					
1990 г.					
Константа	—	-18,4	6,475	-2,85	0,046
pH	17,35	6,73	1,616	4,17	0,014
Хлорофилл „а”, мкг/л	10,01	-0,79	0,251	-3,16	0,034
Множественный коэффициент корреляции $R-SQ$ 0,7888					

характеристики, которыми так или иначе определяется уровень развития первичных продуцентов, в том числе степень гумификации вод озер.

Вычисленные с использованием данной модели значения числа видов, выявленных за одну дату, составляют 15 для нейтральных водоемов (pH = 7) и 7 для кислых (pH = 4,5) при условии, что концентрация хлорофилла в воде соответствует мезотрофному уровню. Полученные величины близки к реально наблюдаемым (см. табл. 1).

Анализ изменений индексов видовой разнообразия по градиенту pH воды дает результаты, противоположные полученным при рассмотрении вариаций „меры концентрации” Симпсона (рис. 7). Это не удивительно, поскольку индексы Шеннона и доминантности обратно коррелируют с показателем доминирования ( $r = 0,82$ ,  $p < 0,01$ ). Зоопланктонные сообщества нейтральных озер отличаются относительно высоким видовым разнообразием ( $H = 2,18-2,79$ ;  $S_{\lambda} = 3,56-8,77$ ) (см. табл. 2). Величина информационного показателя Шеннона для этих водоемов укладывается в интервал его значений, полученных другими авторами для мелководных эвтрофных озер Северо-Запада с pH воды



7,0—7,5. Так, А. М. Гиляров [4] приводит для водоемов Лапландии индексы Шеннона в пределах 1,54—2,47, а Л. Н. Гордеева [5] — для гумифицированных озер Карелии — 2,20—3,32.

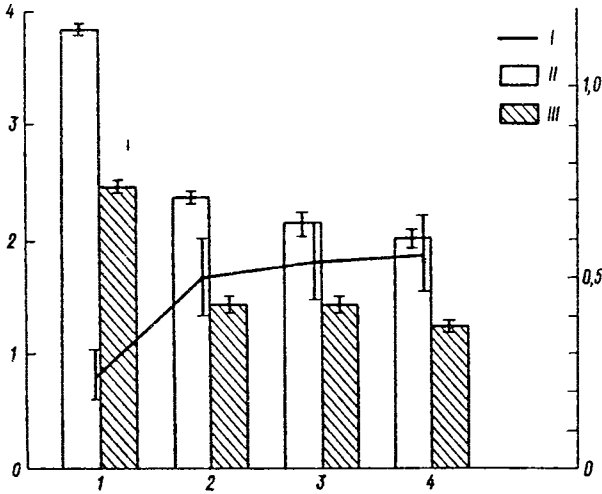


Рис. 7. Индексы доминирования и видового разнообразия в сообществах зоопланктона разнотипных озер.

*I* — индекс доминирования Симпсона ( $\lambda$ ), *II* — индекс полидоминантности ( $S\lambda$ ), *III* — индекс Шеннона ( $H$ ); остальные условные обозначения см. рис. 1.

При закислении среднегодовые индексы таксономического разнообразия снижаются и принимают минимальные значения в светловодных кислых озерах с  $pH < 5$  ( $H = 1,13—1,53$ ,  $S\lambda = 1,56—2,44$ ) (табл. 2), которые относятся к олиготрофному типу. В гумифицированных дистрофных и эвтрофных водоемах ( $pH = 4,1—7,0$ ) показатели разнообразия несколько выше ( $H = 1,21—1,66$ ,  $S\lambda = 1,63—3,83$ ), но эти различия статистически недостоверны. Напротив, по данным [5], показатель Шеннона достигает минимальных значений в полигумозных заморных водоемах с  $pH$  выше 6,0 ( $H = 0,44—1,85$ ), а в светловодных олиготрофных закисленных озерах варьирует от 1,24 до 2,25.

Индекс полидоминантности, представляющий величину, обратную „мере концентрации“ Симпсона, определяет разнообразие как число видов в гипотетической коллекции равнообильных видов с таким же

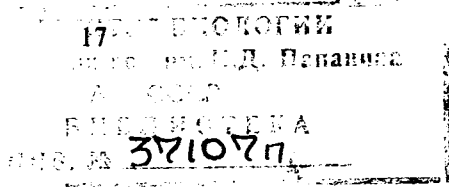
разнообразием, как данная [9]. Он положительно коррелирует с разнообразием по Шеннону, выраженным в информационных единицах (бит/г) ( $r = 0,91$ ,  $p < 0,01$ ), и его изменения по градиенту рН аналогичны рассмотренным для индекса Шеннона (рис. 7).

Считается, что значения показателей видового разнообразия зоопланктона возрастают при переходе от эвтрофии к олиготрофии [2, 4], хотя эмпирические данные не всегда подтверждают эту закономерность [5]. Снижение трофического статуса исследованных водоемов при закислении, которое выразится в том, что „морфометрически эвтрофные” озера с рН воды ниже 5 относятся к олиго- или дистрофному типу, приводит, наоборот, к уменьшению значений индексов разнообразия по сравнению с нейтральными эвтрофными. Низкие ( $\bar{H} < 2$ ) показатели таксономического разнообразия, как и высокий уровень доминирования ( $\lambda > 0,5$ ), служат отличительной чертой сообществ зоопланктона всех кислых и сильно гумифицированных олигокислых озер, что подтверждает известные представления о снижении видового разнообразия в экстремальных условиях обитания [15].

Несмотря на то, что значения индекса Шеннона в сообществах зоопланктона кислых озер существенно ниже, чем в нейтральных, они все-таки попадают в диапазон колебаний этого показателя, обычный для эвтрофных водоемов [1, 4]. Мы не нашли озер, где разнообразие по Шеннону, среднее за вегетационный сезон или год, характеризовалось бы величинами ниже 1,0, а именно такие значения этого индекса приводит И. Н. Андроникова [1] для экстремальных условий обитания, к каким она относит и условия, формирующиеся в закисленных водоемах. Индекс Шеннона в исследованных озерах принимает значения ниже 1,0 чаще всего зимой (0,08—1,02). Летом в таких водоемах показатели таксономического разнообразия характеризуются индексами ниже 1,0 обычно в мае—начале июня, реже это отмечается в другие месяцы. В сообществах нейтральных водоемов индексы Шеннона даже зимой редко бывают ниже 1,15. Более низкие значения свойственны, как правило, заморным озерам.

Таким образом, в сообществах зоопланктона при закислении происходит снижение показателей таксономического разнообразия, при этом среднегодовой индекс Шеннона равен 1—2, а индекс полидоминантности — 1,5—3. Минимальные их величины наблюдаются зимой и в начале лета. В ряду закисленных водоемов при переходе от эвтрофии к олиготрофии наблюдается снижение показателей разнообразия, а не рост, как в нейтральных, что может служить подтверждением формирующихся там экстремальных условий обитания зоопланктона.

Итак, наблюдаемое видовое богатство зоопланктона в исследованных озерах существенно зависит от распределения обилия



между видами. Сообщества кислых водоемов с рН воды ниже 5 характеризуются сильным доминированием, в них увеличивается количество малочисленных популяций, нерегулярно попадающих в планктонные ловы. При использовании одинаковой методики сбора зоопланктона в нейтральных и кислых озерах это приводит к обнаружению в последних меньшего числа видов и формированию у исследователя ошибочного представления об обеднении фауны при закислении. На самом деле даже при очень низких рН не наблюдается полной элиминации большинства видов, о чем свидетельствует обширный суммарный список зоопланктона кислых водоемов, полученный вследствие многолетних наблюдений. Поэтому на основе только различий по числу выявленных видов, вероятно, не следует делать выводы об обеднении, тем более деградации фауны зоопланктона при закислении, хотя эти различия могут быть использованы для индикации состояния сообществ.

Помимо числа видов, сообщества нейтральных и кислых водоемов достоверно различаются по уровню доминирования и показателям таксономического разнообразия. Однако для идентификации особенностей структуры зоопланктоценозов олигокислых (переходных) водоемов с рН 6—7 перечисленные индексы не подходят, поскольку их значения для этих сообществ значительно отличаются от наблюдаемых в кислых. Отличительные черты сообществ зоопланктона таких водоемов можно выявить, анализируя соотношение видов по обилию с помощью линий „разнообразия—доминирования”.

Изменение видового богатства и разнообразия, отмеченные в сообществах зоопланктона кислых водоемов, происходят под влиянием главным образом низких значений рН воды. Закисление приводит к снижению трофического статуса озер и росту уровня доминирования в сообществах. Вследствие этого снижается как число обнаруживаемых видов, так и показатели видового разнообразия. В полигуменных озерах эти изменения отмечаются при средних за вегетационный сезон величинах рН 6—7. Предельные значения рН для светловодных водоемов будут скорее всего несколько ниже. Так или иначе, сообщества светловодных озер с рН ниже 5 по перечисленным выше показателям практически не отличаются от гумифицированных с таким же уровнем закисления.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов: Автореф. дис....докт. биол. наук. Л., 1989.

2. Андроникова И. Н. Основные итоги исследований ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоемов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. С.-Петербург, 1992.
3. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
4. Гиляров А. М. Классификация северных озер на основе данных по зоопланктону // Гидробиол. 1972. Т. 8, вып. 2.
5. Гордеева Л. Н. Зоопланктон озер Вешкелицкой группы // Тр. СеврыбНИИ проекта. 1978. Т. 8, ч. 1.
6. Лазарева В. И. Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дис.....канд. биол. наук. М., 1991.
7. Лазарева В. И. Особенности экологии ветвистоусых ракообразных в кислотных озерах юга Вологодской области // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. С.-Петербург, 1992.
8. Мязметс А. Х. Зоопланктон // Антропогенное воздействие на малые озера. Л., 1980.
9. Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
10. Салазкин А. А. Основные типы озер гумидной зоны. Л., 1976.
11. Федоров В. Д., Королева А. Н., Левич А. П. Количественные закономерности в соотношении численности видов зоопланктона Белого моря // Научн. докл. высшей школы. Биол. н. 1980. № 5.
12. Brett M. T. Zooplankton communities and acidification process (a review) // Water, Air Soil Pollut. 1989. Vol. 44, N 3—4.
13. Gibson L. B. Some unifying characteristics of species diversity // Contribs Cushman Foundat. Foraminiferal Res. 1966. Vol. 17, N 4.
14. (Jeffer P.) Джиллер Р. Структура сообществ и экологическая ниша // М., 1988.
15. (Odum E. P.) Одум Ю. Экология. М., 1986. Т. 2.
16. Sarvala J., Halsinaho S. Crustacean zooplankton of Finnish Forest Lakes in Relation to Acidity and Other Environmental Factors // Acidification in Finland. Berlin; Heidelberg. 1990.
17. Simpson E. H. Measurement of diversity // Nature. 1949. Vol. 163, N 4148.
18. Whittaker R. H. Dominance and diversity in land plant communities // Science. 1965. Vol. 147, N 3655.

**В. Н. Столбунова***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***ОСОБЕННОСТИ ЗООПЛАНКТОНА МЕЛКОВОДИЙ  
ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ  
И УСЛОВИЯ ЕГО СУЩЕСТВОВАНИЯ**

Рассматриваются зоопланктоценозы мелководий Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ. Условия их существования наиболее благоприятны в заросших, защищенных от волнений участках. Зоопланктон здесь иной по составу и количественно богаче, чем в незаросшем прибрежье и в пелагиали. Прибрежный зарослевый зоопланктон претерпевает изменения одновременно с трансформацией мелководной зоны.

Условия существования зоопланктоценозов прибрежных мелководий наиболее благоприятны в заросших, защищенных от волнений, участках. Здесь отсутствует ветровое перемешивание и взмучивание донных осадков, наблюдается раннее весеннее прогревание и высокая температура воды летом, благоприятный кислородный режим и большая прозрачность воды, близость дна и наличие значительного количества детрита и бактерий, взаимосвязанных с вегетированием и отмиранием высшей водной растительности. Эти факторы вызывают более раннее и богатое развитие зоопланктона, чем за пределами прибрежья [28].

Обследование зоопланктона мелководий проводилось почти с первых лет существования водохранилищ. Первые сведения о зоопланктоне прибрежной зоны Ивановского водохранилища относятся к моменту его создания [22] и дополнены исследованиями 50-х годов [6, 17, 34]. Планктон мелководий Угличского водохранилища подробно не изучался, имеются лишь фрагментарные данные за 1941—1942 и 1956 гг. [17, 24]. Изучение зоопланктона прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища было начато в 50-е годы [19, 20]; некоторые исследования проводились на прибрежье у пос. Борок в 60-е годы [26, 27]. Более регулярные и обстоятельные исследования зоопланктона мелководий водохранилищ выполнены в 70-е годы в ходе комплексных работ, свя-

занных с оценкой их продуктивности и изменений, произошедших за период начиная с 50-х годов [28—30].

В 1989 и 1991 гг. продолжались наблюдения за зоопланктоном прибрежной зоны в связи с усиливающимся антропогенным воздействием. В этой работе приводится оценка современного состояния и интенсивности развития зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ разного типа и условий его обитания.

### **Характеристика мелководий**

В начальный период существования водохранилища мелководья представляют собой своеобразный тип ландшафта, сочетающий в себе биотопы реки, озера, луга и болота. Прибрежные мелководья неоднородны. Их специфика, особенно в первые годы после залития, определяется характером этих затопленных территорий, особенностями гидрологического режима водоема, степенью и характером зарастания, защищенностью от волнений, а также значительным влиянием прилегающих площадей.

Прибрежная зона верхневолжских водохранилищ простирается от НПГ до глубины 2—3 м [21] и расчленяется на заросшее, защищенное от волнений побережье и незащищенное, без зарослей [19].

Иваньковское водохранилище относится к водоемам долинного типа. Оно имеет сильно изрезанную береговую линию. Его мелководья занимают 48 % площади, а морфометрия и относительное постоянство уровня воды летом привели к образованию мощных зарослей, развивающихся в заливах, участках за островами и в устьях впадающих в водохранилище рек [7]. Площадь зарастания с 1957 по 1980 г. увеличилась с 17 до 28 % [38]. Особенно интенсивно зарастают слабопроточные Иваньковский и Шошинский плесы, наименее — Волжский, который представляет собой участок водохранилища со значительным течением, препятствующим закреплению водных растений. В этом плесе зона защищенной литорали невелика и представлена в основном устьевыми участками впадающих рек.

Изолированные площади водохранилища, на которых сообщества манника и тростника вытесняются хвощем и телорезом, находятся на начальных этапах заболачивания [38]. Зоопланктон в них беден [30]. С 60—70-х годов появились сплавины, продолжающие расти и в настоящее время. Сплавинообразованию способствует постоянство летнего уровня воды. Падение уровня начинается зимой во 2-й половине января; величина зимней сработки снизилась в среднем до 2,3 м [32]. Однако барьерная фун-

кция погруженных макрофитов, окаймляющих сплавины и участки сильного зарастания, ослабляет отрицательное влияние на качество воды водоема [33].

Угличское водохранилище — типично долинный водоем с довольно постоянным летним уровнем, с меньшей изрезанностью берегов и степенью зарастания, чем Ивановское. Основные площади заросших мелководий сосредоточены по заливам и на защищенных участках проток в районе рек Нерли и Медведицы. Вдоль большинства открытых мелководий располагается пояс зарослей рдеста. Характер высшей водной растительности такой же, как в Ивановском водохранилище. Площадь зарастания в 1971 г. составляла около 5 % акватории всего водоема [37] и несколько увеличилась в настоящее время [5].

Рыбинское водохранилище — водоем озерного типа с существенно иным гидрологическим режимом и морфометрией. Вытянутые северо-восточный и юго-западный берега Главного плеса изрезаны незначительно по сравнению с берегами речных плесов — Волжского, Моложского, Шекснинского. Условия периодического затопления и обнажения побережья летом, а также прибой обедняют растительность мелководья. Несмотря на то что прибрежная зона с глубинами до 2 м занимает 21 % площади, участки зарастания составляют всего 1,3 % [4]. В годы низкого уровня большие мелководные площади остаются сухими.

Степень зарастания мелководий водохранилища влияет на прозрачность и температуру воды, являющихся важными условиями для развития зоопланктоценозов. При слабом и умеренном зарастании вода более прозрачна и имеет меньшую цветность по сравнению с сильно заросшими участками [33]. В зарослях температура летом на несколько градусов выше. В открытых мелководьях без зарослей, где наблюдается интенсивный водообмен с глубоководной зоной вследствие стонно-нагонных процессов, температурный режим мало отличается от условий пелагиали.

## **Гидрохимический режим**

Гидрохимический режим мелководий определяется характером водообмена, влиянием грунтов, макрофитов и гидробионтов. Активность перечисленных факторов различна в водохранилищах разного типа. Наиболее интенсивный водообмен с глубоководными частями водохранилища происходит на открытом побережье, что типично для Рыбинского водохранилища. Грунты мелководной зоны представлены здесь в основном песками. Вследствие ветрового волнения прибрежные участки почти не зарастают.

Многочисленные, закрытые островами, прогреваемые, заросшие мелководья Ивановского водохранилища имеют ограниченный водообмен с глубоководьем. Грунтовые комплексы представлены здесь заиленными песками и илами, богатыми органическим веществом.

Большие заросли макрофитов в литорали способствуют аэрированию водной массы. Однако летом в связи с усилением окислительных процессов содержание кислорода падает. Его показатели нередко в 1,5—2 раза меньше, чем на открытых плесах [36]; наибольшее количество отмечается на свободных от растительности участках и в зарослях с хорошим водообменом. Для зоны макрофитов характерны значительные суточные колебания содержания кислорода: в некоторых случаях днем бывает перенасыщение, а ночью его дефицит [8]. Чрезмерное развитие макрофитов в Шошинском плесе Ивановского водохранилища, где наблюдается заболачивание и сплавинообразование, приводит к дефициту растворенного кислорода и образованию сероводорода и метана [38].

Режим биогенных элементов связан с разными источниками их поступления, степенью зарастания макрофитами, водообменом и количеством гидробионтов. По сравнению с глубоководными участками побережье характеризуется более интенсивным обменом биогенных веществ [3, 13] и более высоким их количеством. Так, общего фосфора в мелководной зоне как Рыбинского, так и Ивановского водохранилищ больше в 2 раза, чем в пелагиали [36]. Количество органического вещества также максимально на самых малых глубинах (до 0,5 м) среди зарослей макрофитов [30].

Основным источником микроэлементов являются грунты; в них протекают процессы, способствующие переходу веществ в воду.

### **Условия и характер питания беспозвоночных на мелководьях**

В прибрежной зоне в защищенных от волнений и зарастающих участках создаются наилучшие условия питания для зоопланктона. На детрите интенсивно размножаются бактерии, обуславливающие его питательную ценность. Непрерывный процесс образования и поступления в воду детрита и биогенов стимулирует развитие фитопланктона, более богатого в прибрежной зоне, чем в глубоководных частях водоема [23]. Однако фитопланктон почти не используется зоопланктоном вследствие его неподходя-



щего состава [18]: он состоит из крупных колониальных диатомовых и плохо усваивающихся сине-зеленых. Лучше всего потребляются зоопланктоном мелкие диатомеи, перидиниевые и из зеленых протококковые — относительно малочисленные формы. Основным кормом для зоопланктеров служит не фитопланктон, а детрит и бактерии [18]. В открытых без зарослей мелководьях условия существования беспозвоночных значительно хуже.

В прибрежной зоне, как защищенной, так и открытой, по числу видов преобладают „мирные” зоопланктеры:

Мелководье	„Мирные”		Хищники	
	фильтраторы-сидиментаторы	фильтраторы	хвататели	собиратели
Защищенное	38	42	15	5
Открытое	36	44	20	—

Захват пищевых объектов в толще воды осуществляется у многочисленных ветвистоусых и коловраток путем фильтрации и седиментации. Для большинства коловраток характерна полифагия: они могут питаться водорослями, детритом, бактериями, но способны выбирать излюбленную пищу [10]. Так, *Keratella quadrata*, *Synchaeta pectinata*, *Brachionus calyciflorus*, виды рода *Polyarthra* предпочитают водоросли, а *Keratella cochlearis*, *Filinia longisetata*, *Brachionus angularis* — детрит. Хищник *Asplanchna* питается коловратками и мелкими планктонными рачками, но для *A. pridonta* обычной пищей служит и фитопланктон [31]. В зарослях многочисленны ползающе-плавающие коловратки родов *Trichotria*, *Trichocerca*, *Mytilina*, *Lepadella*, *Euchlanis*, *Cephalodella*, *Brachionus*.

Из „мирных” ракообразных преобладают ветвистоусые рачки родов *Ceriodaphnia*, *Sida*, *Scapholeberis*, *Pleuroxus*, *Chydorus*, а также *Bosmina longirostris*, *Simocephalus*, *Eurycercus lamellatus*. Дафнииды и босмины живут за счет бактерий и детрита, хотя в опытах они могут развиваться на культурах водорослей, особенно протококковых [16]. Хидориды питаются детритом и водорослями-обрастателями. Однако детрит — преобладающий компонент их пищи. Хотя в кишечнике *Eurycercus* можно обнаружить до 20 % водорослей, рачок на их культуре не размножается [25]. Являясь вторичным фильтратором, он первоначально собирает пищу с субстрата в фильтрационную камеру и лишь затем отфильтровывает с помощью насосной камеры. *Chydorinae* и *Aloninae* соскребают пищу с поверхности субстрата в фильтрационную камеру. Наличие у хидорид особого морфофункционального комплекса

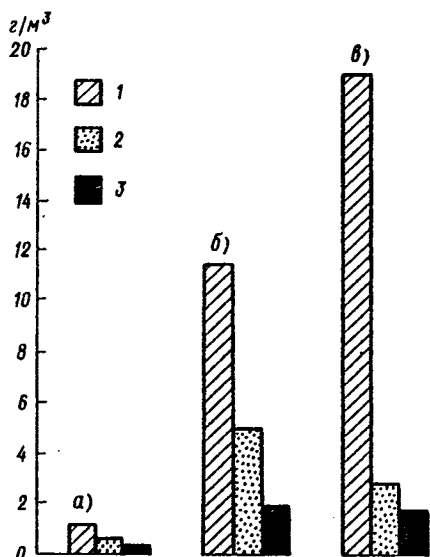


Рис. 1. Средняя биомасса ( $г/м^3$ ) зоопланктона защищенных (1), открытых (2) мелководий и прилегающих глубоководных зон (3) в Ивановском водохранилище.

а — Волжский плес, б — Шошинский, в — Ивановский.

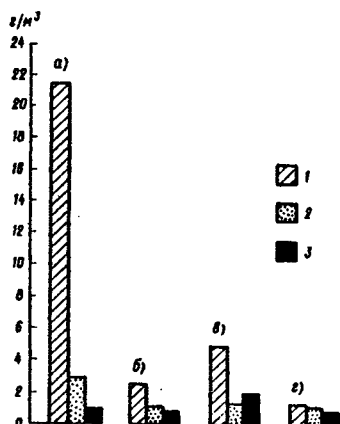


Рис. 2. Средняя биомасса ( $г/м^3$ ) зоопланктона защищенных (1), открытых (2) мелководий и прилегающих глубоководных зон (3) в Рыбинском водохранилище.

а — Волжский плес, б — Главный, в — Моложский, г — Шекснинский.

обеспечивает прикрепление их к различным субстратам и ползание по ним при добывании пищи: *Chydorus sphaericus* подолгу находится на покровах погибших *Cladocera*, покрытых бактериями.

Вместе с „мирными“ беспозвоночными обитают хищные — потребители растительной зоопланктона. Промежуточное положение занимает *Polyphemus pediculus* [2], доминирующий в зарослевой литорали. Он питается преимущественно животной пищей, но в его кишечнике встречаются также водоросли и детрит. У особей полифемуса разного возраста в питании наблюдаются различия [1]: молодь до 0,3 мм питается преимущественно простейшими и мелкими коловратками, из водорослей усваивает *Scenedesmus*; взрослые поедают мелких кладоцер, коловраток, крупных простейших, науплий и мелких хирономид. При отсут-

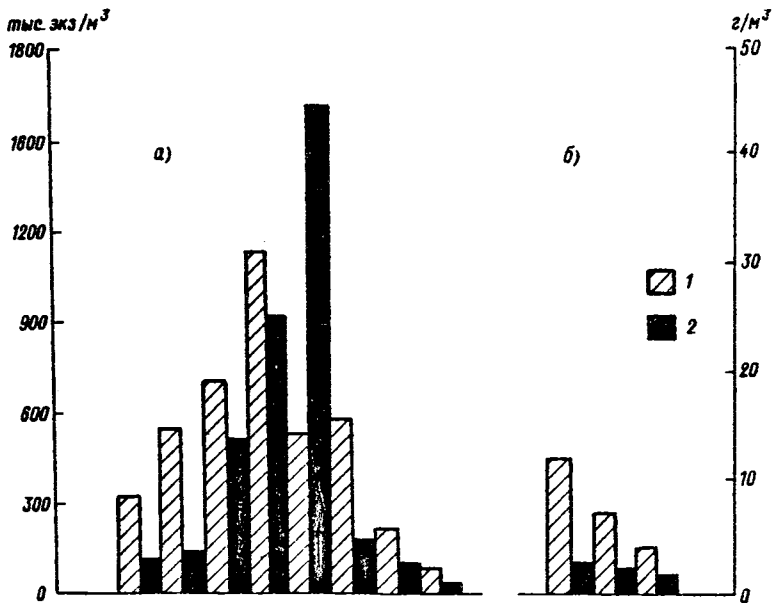


Рис. 3. Численность и биомасса зоопланктона на различных участках заросшего (а) и открытого (б) прибрежий Угличского водохранилища. 1 — численность (тыс. экз/м<sup>3</sup>), 2 — биомасса (г/м<sup>3</sup>).

ствии достаточной концентрации кормовых организмов самки полифемуса поедают мелких особей своего же вида [1].

К доминирующим в прибрежной заросшей зоне хищным веслоногим относятся взрослые особи и копепоиды старших возрастов родов *Acanthocyclops*, *Macroscyclops*, *Cyclops* и *Mesocyclops*. Это группа хватателей [15], высасывающих добычу. Кормом их служат простейшие, коловратки, ракообразные, личинки хирономид, олигохеты и даже личинки рыб. Рачки родов *Eucyclops* и *Microscyclops* из группы собирателей — полифагов питаются детритом, перифитоном, простейшими, мелкими коловратками, трупами беспозвоночных, нематодами и олигохетами. Мелкие объекты этими „пасущимися” копеподами заглатываются целиком, более крупные — съедаются по частям. При питании рачки собирают пищу на дне водоема и с поверхности подводных субстратов. В открытом незаросшем мелководье преобладают в основном формы, встречающиеся в пелагиали: хищные *Mesocyclops*, а так-

же ветвистоусые фильтраторы — *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*.

Вследствие обилия растительного детрита и развивающейся на нем бактериальной флоры участки прибрежных зарослей значительно богаче пищей для зоопланктеров. Именно в заросшем мелководье Ивановского и Угличского водохранилищ, а также в Волжском плесе Рыбинского наблюдаются наиболее высокие биомассы зоопланктона (рис. 1—3).

### Связь видового состава зоопланктона с характером мелководной зоны

Состав зоопланктона прибрежной зоны определяется защищенностью ее от волнения и развитием зарослей. В заросших заливах, в устьях впадающих в водохранилище рек, участках за островами, где глубина не превышает 0,5 м, зоопланктон отличается пестротой и разнообразием. В верхнем поясе зарослей с глубинами 0—1,5 м преобладают фитофилы: *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Acroperus harpae*, *Pleuroxus truncatus*, виды родов *Alona* и *Alonella* и другие, из копепод — рачки родов *Eucyclops* и *Macrocyclops*. Среди эвритопных форм развиваются коловратки родов *Keratella*, *Polyarthra*, а также массовый в зарослях *Euchlanis*, клadoцеры — *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, зарослевые планктонные *Polyphemus pediculus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Scapholeberis mucronata*, *Diaphanosoma brachyurum* и веслоногие из рода *Acanthocyclops*. Наблюдается различная степень приуроченности зарослевых организмов к водной растительности (табл. 1). Наиболее богаты заросли погруженной мягкой растительности, особенно рдесты, с типично фитофильным зоопланктоценозом. Проявляется избирательность к рдесту у *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus truncatus*, *Alona rectangula*, в зарослях сусака преобладает *Scapholeberis mucronata*, *Macrocyclops fuscus*, в стрелолесте — *Ceriodaphnia*, *Simocephalus*, *Polyphemus*, в маннике — *Bosmina longirostris*, *Synchaeta* и *Euchlanis dilatata*.

В нижнем, более глубоководном (1,5—3 м), поясе мелководий, лишенном хорошо развитых зарослей, зоопланктон по видовому составу занимает промежуточное положение между верхним горизонтом зарослей и открытыми частями водохранилища [28, 29], т. е. помимо прибрежных форм, сюда заходят пелагические — *Bosmina coregoni*, виды рода *Daphnia*, *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops*.

Таблица 1

Степень приуроченности (%) основных зоопланктонов к различным растительным ассоциациям

Организмы	Ка- мыш	Тро- стик	Ман- ник	Сулак	Стре- лолист	Рдест	Кушми- ка разре- женная	Гречища разре- женная	Хвощ разре- женный
<b>Rotatoria</b>									
<i>Euchlanis dilatata</i>	14	12	27	—	—	23	—	24	—
<i>Synchaeta (oblonga + pectinata)</i>	0,5	0,5	63	0,5	4	0,5	30	—	1
<b>Copepoda</b>									
<i>Eucyclops (serrulatus + macrurus + macruroides)</i>	3	5	4	11	22	15	39	—	1
<i>Acanthocyclops (viridis + vernalis)</i>	7	2	16	8	35	10	4	18	—
<i>Macrocyclus fuscus</i>	1	—	—	69	—	27	3	—	—
<b>Cladocera</b>									
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	4	—	—	2	79	6	9	—	0,5
<i>Simocephalus vetulus</i>	—	—	0,1	20	67	12	1	—	—
<i>Sida crystallina</i>	24	0,4	—	9	—	60	1	6	—
<i>Polyphemus pediculus</i>	15	—	0,2	12	59	7	7	—	—
<i>Bosmina longirostris</i>	4	—	46	—	16	2	3	—	29
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	17	21	0,7	—	22	15	3	—	24
<i>Scapholeberis mucronata</i>	0,01	0,5	1	85	10	3	0,1	—	0,5
<i>Chydorus sphaericus</i>	4	9	1	10	28	32	1	14	1
<i>Pleuroxus truncatus</i>	6	—	0,5	19	22	40	12	—	0,8
<i>Euryceerus lamellatus</i>	20	—	—	19	16	45	—	—	—
<i>Alona rectangularis</i>	12	0,03	—	31	—	57	0,06	—	—

Зоопланктон незащищенного побережья, подверженного прибойной волне и лишенного высших водных растений, представлен теми же пелагическими формами, что и в открытых плесах. Но пелагическое сообщество здесь несколько обеднено в результате гибели многих чисто лимнических форм (лимносиды, биототрефа и др.).

Связь видового состава зоопланктона с характером прибрежной зоны наблюдается во всех трех водохранилищах: зоопланктон верхнего горизонта побережья резко отличается от планктона открытых, более глубоководных частей иным видовым составом, наличием фитофильных биоценозов, развивающихся среди макрофитов.

В Ивановском, по сравнению с другими водохранилищами, вследствие сильного развития высшей водной растительности зоопланктон разнообразен и богат. На мелководьях Рыбинского водохранилища преобладают открытые берега. Прибойные волны здесь действуют разрушительно и обедняют зоопланктоценозы.

Прибрежная зона Рыбинского водохранилища подвергается, кроме того, периодическому обнажению. В сильно засушливые 1972—1973 гг из-за обсыхания мелководий площадь водоема сократилась более чем в 2 раза [9]. При раннем понижении уровня, начинающемся еще во 2-й половине лета, верхние горизонты мелководья успевают высохнуть до морозов, что не позволяет многим видам полностью завершить свое развитие и оставить покоящиеся стадии [19]. Однако на этих временно обсыхающих участках зоопланктон оказывается на следующий год качественно и количественно богаче, чем на мелководьях, лишенных растительности, но с постоянным затоплением. Это связано с поступлением детрита от разложения наземной растительности, вырастающей на обсыхающем дне за вторую половину лета.

Таким образом, прибрежный зарослевый планктон претерпевает изменения одновременно с трансформацией мелководной зоны.

### **Количественный уровень развития летних прибрежных зоопланктоценозов в 1989—1991 гг.**

Во всех изучаемых водохранилищах в летнем зоопланктоне в 1989—1991 гг., как и в предшествующие годы, доминировали ракообразные (табл. 2, 3), что свидетельствует о высокой степени трофности. Видовой состав здесь типичен для мелководий водохранилищ [28, 29], изменилась по сравнению с предшествующими годами лишь встречаемость отдельных видов. Так, в июле

1989 г. в Ивановском водохранилище возросла роль коловраток, главным образом видов рода *Synchaeta* (до 720 тыс. экз/м<sup>3</sup>), а преобладающая в 70-е годы *Ceriodaphnia* значительно снизила свою численность (табл. 3). Однако в 1991 г. рачок вновь населял заросшие мелководья в большом количестве, составляя 42 % общей численности зоопланктона.

Таблица 2

Состав летнего зоопланктона мелководий в 1989 г.

Группы	Мелководье		Общие виды
	защищенное	открытое	
Rotatoria	$\frac{29}{38}$	$\frac{20}{36}$	$\frac{32}{38}$
Сорепода	$\frac{15}{20}$	$\frac{10}{18}$	$\frac{16}{19}$
Cladocera	$\frac{30}{39}$	$\frac{23}{42}$	$\frac{35}{41}$
Прочие	$\frac{2}{3}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{2}$
Весь зоопланктон	$\frac{76}{100}$	$\frac{55}{100}$	$\frac{85}{100}$

Примечание. Над чертой — количество видов, под чертой — то же в %.

В зарослях Рыбинского водохранилища в 1989—1991 гг. возросла роль хидорид за счет высокой численности *Pleuroxus truncatus* (до 812 тыс. экз/м<sup>3</sup>), *Pl. aduncus* (до 463 тыс. экз/м<sup>3</sup>) и *Chydorus sphaericus* (1188 тыс. экз/м<sup>3</sup>), а также *Scapholeberis mucronata* (до 330 тыс. экз/м<sup>3</sup>).

На мелководьях с различной степенью защищенности и зарастаемости, а также открытых без макрофитов число видов ( $n$ ) зоопланктона колебалось в пределах 4—26, доминантов ( $D$ ) — 1—5, индекс видового разнообразия ( $H$ ) изменялся от 0,55 до 3,86, эквитабельность ( $E$ ), характеризующая степень разнообразия сообщества — от 0,28 до 0,88. В открытом мелководье Рыбинского водохранилища выше устья р. Юга отмечались низкие  $H$  (0,55) и  $E$  (0,28) при доминировании одного хидоруса (до 217 тыс. экз/м<sup>3</sup>), численность всех остальных зоопланктеров ко-

Таблица 3

Средняя численность (над чертой — тыс. экз./м<sup>3</sup>, под чертой — % общей зоопланктона за июль в разные годы в заросшей прибрежной зоне верхнего пояса

Группа, организмы	Иваньковское водохранилище, Корчевский залив				Рыбинское водохранилище, у пос. Борок			
	1973 г.	1974 г.	1989 г.	1991 г.	1974 г.	1974 г.	1989 г.	1989 г.
Rotatoria	$\frac{40}{2}$	$\frac{263}{3}$	$\frac{488}{30}$	$\frac{101}{9}$	$\frac{18}{6}$	$\frac{18}{6}$	$\frac{75}{2}$	$\frac{75}{2}$
Sopropoda	$\frac{29}{2}$	$\frac{177}{2}$	$\frac{439}{27}$	$\frac{152}{13}$	$\frac{77}{26}$	$\frac{77}{26}$	$\frac{1501}{47}$	$\frac{1501}{47}$
науплии	$\frac{6}{0,3}$	$\frac{23}{0,3}$	$\frac{233}{14}$	$\frac{56}{5}$	$\frac{57}{20}$	$\frac{57}{20}$	$\frac{1033}{32}$	$\frac{1033}{32}$
копеподиты	$\frac{18}{1}$	$\frac{128}{1,5}$	$\frac{134}{8}$	$\frac{60}{5}$	$\frac{15}{5}$	$\frac{15}{5}$	$\frac{373}{12}$	$\frac{373}{12}$
Cladocera	$\frac{1763}{96}$	$\frac{7379}{95}$	$\frac{571}{35}$	$\frac{883}{76}$	$\frac{193}{67}$	$\frac{193}{67}$	$\frac{1643}{51}$	$\frac{1643}{51}$
циклопафия	$\frac{1577}{86}$	$\frac{6534}{84}$	$\frac{251}{16}$	$\frac{488}{42}$	$\frac{149}{51}$	$\frac{149}{51}$	$\frac{106}{3}$	$\frac{106}{3}$
сиды	$\frac{19}{1}$	$\frac{1}{0,2}$	$\frac{0,3}{0,02}$	$\frac{68}{6}$	$\frac{2}{0,7}$	$\frac{2}{0,7}$	$\frac{28}{1}$	$\frac{28}{1}$
полифемус	$\frac{11}{1}$	$\frac{118}{1}$	$\frac{114}{7}$	$\frac{12}{1}$	$\frac{2}{0,7}$	$\frac{2}{0,7}$	$\frac{181}{6}$	$\frac{181}{6}$
хидориды	$\frac{66}{4}$	$\frac{227}{3}$	$\frac{104}{6}$	$\frac{260}{22}$	$\frac{34}{12}$	$\frac{34}{12}$	$\frac{1245}{39}$	$\frac{1245}{39}$
личинка дрейссены	—	—	$\frac{130}{8}$	$\frac{22}{2}$	$\frac{2}{0,7}$	$\frac{2}{0,7}$	$\frac{8}{0,2}$	$\frac{8}{0,2}$
Прочие	$\frac{95}{5}$	$\frac{525}{7}$	$\frac{174}{11}$	$\frac{91}{8}$	$\frac{11}{4}$	$\frac{11}{4}$	$\frac{178}{5}$	$\frac{178}{5}$
Весь зоопланктон	$\frac{1832}{100}$	$\frac{7819}{100}$	$\frac{1628}{100}$	$\frac{1158}{100}$	$\frac{290}{100}$	$\frac{290}{100}$	$\frac{3227}{100}$	$\frac{3227}{100}$



лебалась в пределах 2—7 тыс. экз/м<sup>3</sup>. Эта ситуация характеризует наибольшую неравномерность встречаемости видов и наименьшую степень разнообразия. В том же районе, но в защищенном участке в зарослях сусака зарегистрированы высокие  $\bar{H}$  (3,86) и  $\bar{E}$  (0,88). Преобладали *Scapholeberis*, *Polyphemus* и copepodиты *Eucyclops*. Размах колебаний численности был меньше, т. е. отмечалась более равномерная встречаемость организмов, а сообщество характеризовалось большей степенью разнообразия.

Методом регрессионного анализа было установлено, что индекс видового разнообразия ( $\bar{H}$ ) тесно связан с двумя статистически некоррелированными друг с другом величинами ( $r = -0,28$ ): количеством видов ( $n$ ) в пробе и доминантов ( $D$ ). Причем, зависимость оказалась степенной: по мере роста числа видов и доминантов их вклад в величину  $\bar{H}$  снижался.

Зависимость между индексом видового разнообразия, числом видов и доминантов описывается уравнением

$$\bar{H} = 0,359 n^{0,630} + 1,725 D^{0,305} - 1,643$$

$$(r^2 = 0,79).$$

Все коэффициенты уравнения высоко достоверны:

Параметр	Коэффициент	Среднее квадратическое отклонение, $S$	$t$ -критерий	Уровень значимости
Константа	-1,643	0,400	4,106	< 0,001
Число видов	0,359	0,047	7,717	< 0,001
Число доминантов	1,725	0,298	5,781	< 0,001

Для оценки вклада каждой переменной формирования индекса видового разнообразия был проведен дисперсионный анализ:

Источник варьирования	Сумма квадратов отклонений, $S^2$	Степени свободы, $df$	$F$ (критерий Фишера)	Уровень значимости влияния
$n^{0,630}$	11,376	1	118,02	< 0,001
$D^{0,305}$	3,221	1	33,42	< 0,001

Он подтвердил, что индекс значимо зависит как от числа видов, так и от числа доминантов, причем количество видов влияет

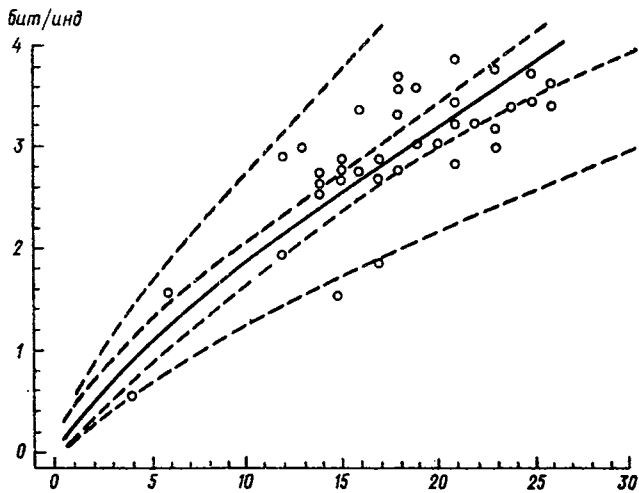


Рис. 4. Зависимость индекса Шеннона (бит/инд) от количества видов (по оси абсцисс) зоопланктона мелководных участков.

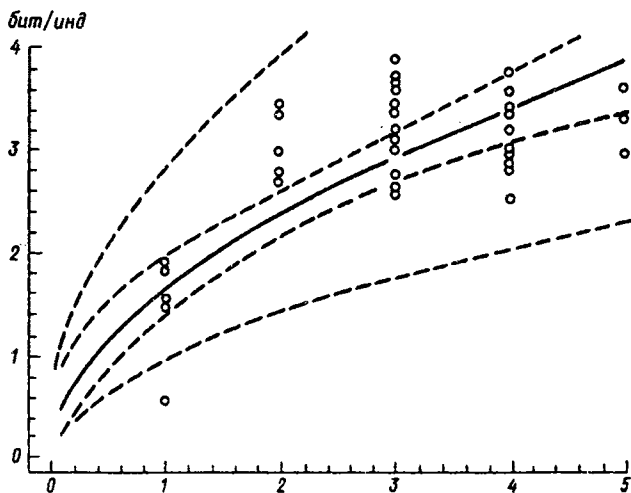


Рис. 5. Зависимость индекса Шеннона (бит/инд) от количества доминантов (по оси абсцисс).

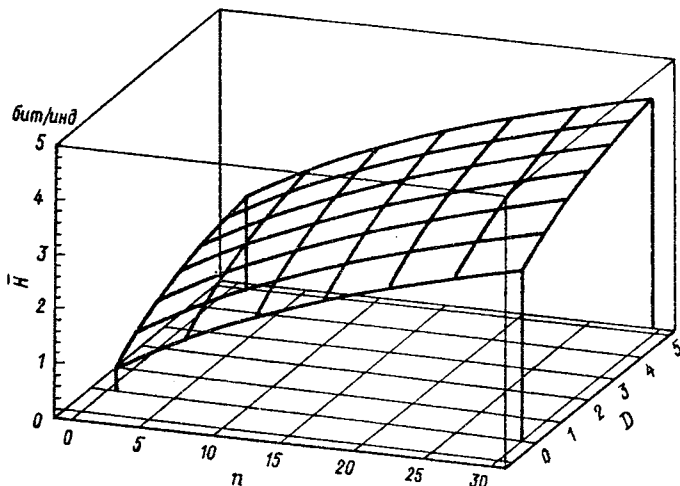


Рис. 6. Связь количества видов ( $n$ ) и доминантов ( $D$ ) с индексом Шеннона ( $H$ ) в зоопланктоценозах.

сильнее, чем доминантов. Влияние каждого фактора показано отдельно на рис. 4, 5 и совместно на рис. 6.

Таким образом, оценивая видовое разнообразие сообщества, необходимо учитывать все названные информационные показатели.

За период исследования 1989—1991 гг. количественные показатели литорального зоопланктона в Ивановском водохранилище колебались в пределах 172—2450 тыс. экз/м<sup>3</sup> и 43—1158 тыс. экз/м<sup>3</sup> при биомассе 1,37—54,38 г/м<sup>3</sup> и 0,35—24,78 г/м<sup>3</sup>. Основную часть биомассы составляли кладоцеры, 70—93 % общей навески зоопланктона: *Polyphemus pediculus* (до 26,03 г/м<sup>3</sup>), *Sida crystalina* (до 23,28 г/м<sup>3</sup>), *Ceriodaphnia pulchella* (до 8,20 г/м<sup>3</sup>). Наибольшие численность и биомасса наблюдались в защищенном мелководье Ивановского плеса (см. рис. 1), открытое побережье было беднее в 2,5—7 раз. В заросших и недоступных для прибойного волнения крупных заливах Бабня и Корчевском, как и в 70-е годы [28], зоопланктон был богат — до 37,26—54,38 г/м<sup>3</sup>.

В Угличском водохранилище максимальные летние численность и биомасса зоопланктона отмечались в зарослях рдеста

(до 1132 тыс. экз/м<sup>3</sup> и 44,55 г/м<sup>3</sup>) и роголистника (до 519 тыс. экз/м<sup>3</sup> и 25,37 г/м<sup>3</sup>). Средняя биомасса в заросшем защищенном мелководье была 12,10 г/м<sup>3</sup>, в 3,5 раза выше, чем в 70-е годы [29], за счет интенсивного развития крупных рачков — *Sida crystallina* (до 79 % общей биомассы) и *Simocephalus vetulus* (до 50 %). В открытом мелководье количественные показатели были ниже (см. рис. 3), средняя биомасса зоопланктона составляла 4,9 г/м<sup>3</sup>. В глубоководной зоне средняя общая численность — 212 тыс. экз/м<sup>3</sup>, биомасса — 2,58 г/м<sup>3</sup>.

В Рыбинском водохранилище в последнее десятилетие наблюдался относительно высокий уровень воды. В 1989 г. оно рано наполнилось и по объему водного стока было близким к среднему многолетнему [11]. Это обусловило богатство прибрежного зоопланктона, особенно заросшего затопляемого верхнего горизонта. Наибольшие количественные показатели развития зоопланктона отмечались в защищенных участках Волжского плеса (см. рис. 2): в заливе выше устья р. Юга биомасса зоопланктона была до 25,21 г/м<sup>3</sup>, в устье р. Сутки — до 11,02 г/м<sup>3</sup>. Максимальные величины численности и биомассы были в прибрежном мелководье у пос. Борок: 3227 тыс. экз/м<sup>3</sup> и 52,41 г/м<sup>3</sup>, в многоводном 1974 г. ниже — 7,15—6,0 г/м<sup>3</sup> [28]. Благоприятные условия года для развития зоопланктона сказались и на других районах заросших мелководий: численность и биомасса в среднем составила 413 тыс. экз/м<sup>3</sup> и 8,28 г/м<sup>3</sup>. Кладоцеры, дающие основную биомассу, были представлены исключительно прибрежными фитофильными видами: *Sida crystallina* — до 20,43 г/м<sup>3</sup>, *Polyphemus pediculus* — до 18,15 г/м<sup>3</sup>, *Pleuroxus truncatus* — до 12,19 г/м<sup>3</sup>, *Pl. aduncus* — до 5,55 г/м<sup>3</sup>, *Chydorus sphaericus* — до 5,94 г/м<sup>3</sup>, *Scapholeberis mucronata* — до 5,36 г/м<sup>3</sup>, *Alona rectangula* — до 4,50 г/м<sup>3</sup>.

Таким образом, мелководья, защищенные от волнения, представляют собой наиболее продуктивную зону водоема. Зоопланктона в зарослях в десятки раз больше, чем на мелководьях без макрофитов. Роль зарастающего прибрежья в продуктивности водохранилищ зависит от площади заросшей зоны.

Прибрежная заросшая зона служит также барьером, задерживающим поступающие с берегов органические вещества и биогенные соединения [35]. Вода, проходящая через заросли, очищается механически от сестона, промышленных, сельскохозяйственных и бытовых загрязнений. Макрофиты накапливают в своих тканях в больших количествах тяжелые металлы: Cu, Zn, Ni, Pb, Co [14].

На Ивановском водохранилище источником загрязнения являются стоки текстильных и целлюлозно-бумажных предприятий г. Твери. В 10 км ниже выхода сточных вод, у д. Горохово, в июле 1991 г. в зарослях рдеста количество зоопланктона было в 10 и более раз ниже, чем на участках, не подверженных загрязнению. Улучшение состояния водной среды происходит лишь в пределах Волжского плеса.

Второй источник загрязнения Ивановского водохранилища — стоки г. Конаково и Конаковская ГРЭС, теплые воды которой поступают в Мошковичский залив. В нем наблюдается относительная количественная бедность по сравнению с районом зат. г. Корчевы, который является зоной их периодического воздействия.

Роль мелководий трудно оценить однозначно. Положительная превалирует — по качеству воды, высокой продуктивности, разному зарастанию. Отрицательное воздействие, выражающееся в интенсивном зарастании, устранимо при проведении ряда гидромелиоративных работ. В противном случае усиление процессов заболачивания и сплавинообразования в Ивановском, а также Угличском водохранилищах могут способствовать изменению трофических условий и даже появлению обитателей кислых вод. В Рыбинском водохранилище при некоторой стабильности летнего уровня возможно увеличение зарастаемости прибрежной зоны и улучшение кормовых условий, особенно в Волжском плесе, где за последнее время увеличилось число формаций погруженной растительности за счет рдестов [12], богатых зоопланктоном.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Буторина Л. Г. Об избирательности питания *Polyphemus pediculus* (L.) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970. № 7.
2. Буторина Л. Г., Сорокин Ю. И. О питании *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera) // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л., 1966.
3. Былинкина А. А., Генкал Л. Ф. Скорость оборота минерального фосфора и поглощения глюкозы в воде прибрежной и глубоководной части Рыбинского водохранилища // Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974.
4. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
5. Довбня И. В., Лисицына Л. И., Артеменко В. И. Характеристика степени зарастания мелководий Угличского водохранилища и рекомендации по борьбе с заболачиванием: Отчет. Борок, 1989.
6. Дьяченко И. П. Фауна зарослей прибрежной зоны Ивановского и Угличского водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1968. Т. 67.
7. Ивановское водохранилище и его жизнь. Л., 1978.
8. Кабанов Н. М. О химической и санитарно-биологической роли макрофитов в Клязьминском водохранилище // Тр. Всес. гидробиол. о-ва. 1961. Т. 11.

9. Курдин В. П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
10. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л., 1970.
11. Литвинов А. С., Рошунко В. Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. С.-Петербург, 1992.
12. Ляшенко Г. Ф. Распределение растительности в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // 2-я Всес. конф. по высш. водным и прибрежноводным растениям: Тез. докл. Борок, 1988.
13. Микрякова Т. Ф. Некоторые данные по содержанию биогенов в прибрежных водах Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
14. Микрякова Т. Ф. Содержание тяжелых металлов в макрофитах Шексинского плеса Рыбинского водохранилища // 2-я Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988.
15. Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976.
16. Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Количественные данные о питании дафний. // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1961. Вып. 4 (7).
17. Мордухай-Болтовская Э. Д. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в 1955—56 гг. // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1(4).
18. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Основные трофические связи в волжских водохранилищах // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1963. Вып. 5 (8).
19. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (общий обзор) // Природные ресурсы Молого-Шексинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974. Ч. 3.
20. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок“ АН СССР. 1958. Вып. 3.
21. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Экзерцев В. А. Гидробиологический режим мелководий и их значение для продуктивности волжских водохранилищ // Вопросы комплексного использования водохранилищ. Киев, 1971.
22. Неизвестнова-Жакина Е. С. Планктон Ивановского водохранилища в 1937—38 гг. // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1941. Т. 7.
23. Приймаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959 г. Вып. 1(4).
24. Себенцев Б. М., Мейснер Е. В. Рыбоводно-биологические основания рыбохозяйственного освоения Угличского водохранилища // Тр. Всерос. НИИ пруд. рыб. х-ва. 1947. Т. 4.
25. Смирнов Н. Н. К экологии прибрежных листоногих ракообразных восточно-европейских водохранилищ // Вопр. экологии. 1962. Т. 5.
26. Сорокин Ю. И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1969. № 3.
27. Старикова Д. М., Сорокин Ю. И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 11.
28. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971—74 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
29. Столбунова В. Н. Зоопланктон прибрежной зоны Угличского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 62.

30. Столбунова В. Н., Столбунов А. К. Природный комплекс литорали водохранилища и его влияние на пелагиаль (на примере бактерио- и зоопланктона Иваньковского водохранилища) // Гидробиол. журн. 1980. Т. 14, вып. 1.
31. Тимохина А. Ф. Питание коловраток рода *Asplanchna* (*Ploimida*, *Asplanchnidae*) // Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов. Л., 1983.
32. Тихомирова Л. К. Формирование пояса зарастания Иваньковского водохранилища в связи с уровненным режимом // 2-я Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988.
33. Тихомиров О. А. Влияние макрофитов на грунты и водную среду мелководий Иваньковского водохранилища // 2-я Всес. конф. по высш. водным и прибрежно-водным растениям: Тез. докл. Борок, 1988.
34. Фенюк В. Ф. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1(4).
35. Шилькрот Г. С. Литоральный природный комплекс и его роль в эвтрофировании озер. М., 1976.
36. Экзерцев В. А., Трифонова Н. А. О связи некоторых растительных группировок Иваньковского водохранилища с элементами окружающей среды // Бюлл. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. № 4.
37. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Флористический состав и продукция водной растительности Угличского водохранилища // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
38. Экзерцев В. А., Лисицына Л. И., Довбня И. В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.

**А. В. Крылов***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***ЗООПЛАНКТОН И КАЧЕСТВО ВОД  
МАЛОЙ РЕКИ В УСЛОВИЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ  
ПРОМЫШЛЕННЫХ СТОКОВ**

Рассматривается скорость самоочищения вод малой реки по физико-химическим параметрам среды и по состоянию сообщества зоопланктеров в различные гидрологические сезоны. Показано, что качество вод по БПК<sub>5</sub> восстанавливается в зависимости от скорости течения через 3,5—8 км, а зоопланктоценоз не развивается до фоновых величин и формируется в устье за счет фауны водохранилища.

Малые реки интенсивно используются в хозяйственной деятельности человека. Гидрологический, гидрохимический и гидробиологический режимы рек быстро реагируют на антропогенные воздействия и зависят от них. В свою очередь, малые реки, являясь притоками более крупных водоемов, оказывают влияние на качество их вод. В Рыбинское водохранилище впадает 64 реки, дающих 1/3 (36 %) общего притока воды в водохранилище [12]. Их роль в формировании качества воды водохранилища оценивалась по поступлению фосфора и минеральной взвеси [3, 6]. Например, в р. Латке количество взвеси в среднем составляло 20,8 мг/л, общего фосфора около 159 мкг/л, что значительно превышает показатели за те же годы в Волжском плесе — 7 мг/л и 60 мкг/л [12]. Для малых рек характерно высокое содержание органических веществ, поступающих с водосборной площади [5]. Показано, что боковые притоки в период половодья богаты биогенными элементами и значительно влияют на водохранилище, хотя в вегетационный период влияние вод притоков носит локальный характер и практически не сказывается на гидрхимическом режиме центральной части [4].

Целью настоящей работы было выяснение воздействия стоков сыззавода на зоопланктон и качество воды малой р. Латки в различные гидрологические сезоны. Качество воды определяли по основным количественным и качественным характеристикам зоо-



планктонного сообщества, а также по следующим абиотическим показателям среды: температуре, содержанию растворенного кислорода, БПК<sub>5</sub>, скорости течения воды. Пробы отбирали с мая по сентябрь 1990 г. с помощью планктонобатометра и ведром с поверхности воды с последующим процеживанием через газ № 76 и фиксацией 4 %-ным формалином. Камеральную обработку проводили общепринятым методом [7], анализ зоопланктонного сообщества — по следующим показателям: количеству видов, численности, биомассе, индексу видового разнообразия Шеннона—Уивера, индексу биоэкологического сходства Шорыгина [8], индексу сапробности по Пантле—Букку, степени доминирования и степени обеднения видами.

Длина р. Латки — 15 км, площадь водосбора — 35,1 км<sup>2</sup>, что по классификации В. Л. Рохмистрова [11] соответствует очень малым рекам. Среднегодовой расход воды — 0,153 м<sup>3</sup>/с. Обследовано 6 станций: 1 — фоновая — располагалась на 0,5 км выше сброса сточных вод; 2 — в месте сброса стоков; 3 — на 0,5 км ниже сброса; 4 — в 4,5 км ниже фоновой; 5 — в 8,5 км от фоновой; 6 — в устье реки.

На исследованном участке р. Латка может характеризоваться как медленнотекущая (эпи- и метапотамон). В сентябре 1990 г. из-за сильного паводка скорости течения увеличились и ст. 2, 4 и 5 соответствовали быстротекущему участку (ритрон и его градации). В июле течение отсутствовало на всем участке реки, кроме ст. 5. Здесь благодаря особенностям морфометрии (большой угол уклона русла) течение отмечалось на протяжении всего периода исследований (рис. 1 б).

Максимального прогрева вода реки достигла в августе, а в устьевом участке — в июле. Характерно повышение температуры вниз по течению. Однако в июле и в августе отмечалось понижение температуры на ст. 2, 3 и 4, что могло быть вызвано поступлением холодных сточных вод сывзавода. На ст. 5, несмотря на более высокую скорость течения, происходило восстановление температуры до фонового значения и выше (рис. 1 а).

Падение содержания растворенного кислорода ниже фоновых значений под действием органических стоков регистрировалось на ст. 2, 3 и 4 на протяжении всего периода исследований. Интенсивность снижения O<sub>2</sub> зависела от двух факторов: скорости течения и температуры. Так, в июле при отсутствии течения отмечались критические величины O<sub>2</sub> на ст. 2, в месте сброса стоков, и на ст. 4, где в месте сужения русла образовалась бактериальная пленка. В августе содержание кислорода было самым низким, что связано с максимальным прогревом воды, когда раз-

ложение органических веществ шло более интенсивно. В целом восстановление содержания кислорода до контрольных величин происходило к ст. 5 (рис. 1 в).

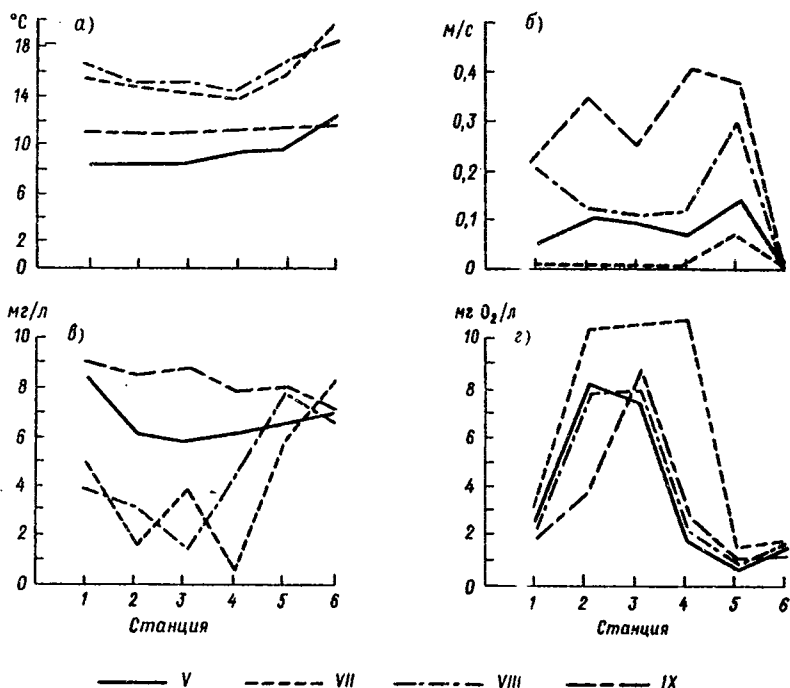


Рис. 1. Изменение параметров среды в р. Латке в 1990 г. в различные месяцы.

а — температура (°C), б — скорость течения (м/с), в — содержание кислорода (мг/л), г — БПК<sub>5</sub> (мг O<sub>2</sub>/л).

По величине БПК<sub>5</sub> [2] ст. 1 характеризовалась как умеренно-загрязненный участок, что говорит о высокой степени различной антропогенной нагрузки в верхнем течении реки выше сырзавода (сельскохозяйственные поля, фермы, населенные пункты). Лишь в сентябре при максимальной проточности качество воды на фоновой станции находилось на границе чистых и умеренно-загрязненных вод. Ст. 2 (место поступления стоков) в течение

всего сезона, за исключением сентября, характеризовалась как грязный участок. В начале осени с увеличением расхода воды в реке стоки сырзавода интенсивно разбавлялись и сносились вниз по течению к ст. 3, которая по БПК<sub>5</sub> имела самое низкое качество воды и относилась к грязному участку. Восстановление показателей среды до фоновых значений весной и осенью происходило к ст. 4. В июле при отсутствии течения на этой станции зарегистрировано самое низкое качество — очень грязный участок. Ст. 5 благодаря завершению процессов самоочищения, а также ст. 6, расположенная в зоне подпора и испытывающая сильное влияние уже чистых речных вод из-за небольшой протяженности этой зоны (1,5—2 км), характеризовались по БПК<sub>5</sub> как чистые и очень чистые зоны (рис. 1 г).

Таким образом, восстановление фоновых величин физико-химических показателей среды после сброса сточных вод сырзавода происходило через 3,5—4 км — к ст. 4. В период летней межени при отсутствии течения — через 7,5—8 км — к ст. 5.

Как и для большинства рек, для р. Латки характерна относительная бедность зоопланктона и преобладание фауны коловраток. Всего за период исследований отмечено 35 видов зоопланктонных организмов: 21 вид Rotatoria, 4 — Copepoda, 10 — Cladocera. Массовыми были такие эвритопные виды, как *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Mytilina trigona*, *Euchlanis dilatata*, *Conochilus unicornis*, *Platytias quadricornis*, *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops serrulatus*, *Chydorus sphaericus*.

Самое большое количество видов зарегистрировано в июле — 17. В мае и августе этот показатель снизился до 13, а в сентябре — до 10.

Факторы среды, влияющие на зоопланктон логических водоемов (скорость течения и температуры), на всех исследованных участках реки были примерно одинаковыми и не могли оказывать решающего влияния на зоопланктонное сообщество. Как писал С. Д. Муравейский [10, с. 320], „Авторы, работающие по загрязнению рек, показали, что наибольшее влияние на речной планктон оказывает не скорость течения, но изменения химического состава воды, в частности загрязнение, вносимое в реку, и следующий затем процесс самоочищения”.

Наши исследования показали, что развитие животного планктона р. Латки находилось под влиянием сточных вод сырзавода. Вниз по течению реки отмечалось уменьшение количества видов, снижение численности и биомассы. В месте сброса сточных вод (ст. 2) степень обеднения видов колебалась от 33 до 66 %. Численность и биомасса зоопланктеров в сентябре и биомасса в августе оказались больше, чем на ст. 1, но лишь за счет скопления особей тех же видов в затоне около сброса и постепенного вовлечения их в поток (рис. 2, 3).

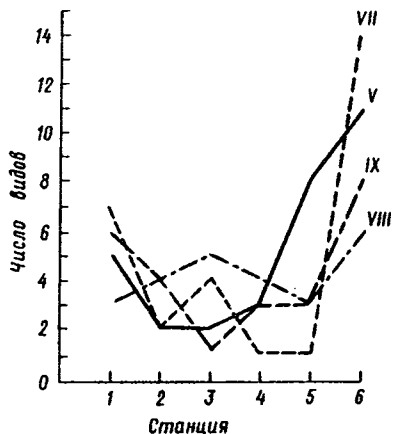
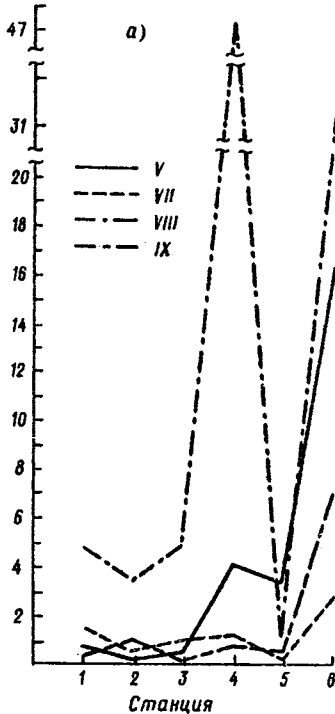


Рис. 2. Число видов зоопланктона Латки в различные месяцы.

Ст. 3 также имела более низкие показатели зоопланктона, чем фоновые. Степень обеднения видами составляла 16—66 %, численность зоопланктона и биомасса были меньше в 1,5—2 раза. Только в августе численность здесь была выше за счет развития науплиальных стадий *Eucyclops* (см. рис. 6). На ст. 4 видовой состав сокращался на 16—83 % по сравнению с фоном. В сентябре количество видов здесь не отличалось от контроля, а численность и биомасса были выше (см. рис. 3). Это было связано с развитием одного—двух видов, способных переносить сильное загрязнение. К ним относится *E. serrulatus*, который в мае и июле интенсивно размножался, присутствовали его науплиальные и копепоидитные стадии (до 79 % общей численности и до 99,9 % общей биомассы). Этот эвритопный вид способен выдерживать почти полное отсутствие кислорода, питаться детритом, жгутиконосцами и инфузориями [9]. В августе и сентябре биомасса *E. serrulatus* оставалась большой (до 50 % общей), однако по численности ведущее положение в этот период занимал полисапроб-коловратка *Rotaria rotatoria* (97,2 % общей численности и 24 % общей биомассы).

Несмотря на восстановление качества воды по содержанию растворенного кислорода и БПК<sub>5</sub> в районе ст. 5 в июле и августе зоопланктонный комплекс был крайне бедным: 40—83 %-ная степень обеднения видами по сравнению с фоновой. В мае среди отмерших макрофитов наблюдалось скопление видов, среди которых доминирующее положение занимали *Euchlanis dilatata*, *Acanthocyclops vernalis*. В сентябре количество видов на ст. 5 и на фоновом участке было одинаковым (см. рис. 2). Река имела довольно высокую скорость течения от ст. 4 к ст. 5 (до 0,3 м/с),

тыс. экз/м<sup>3</sup>



г/м<sup>3</sup>

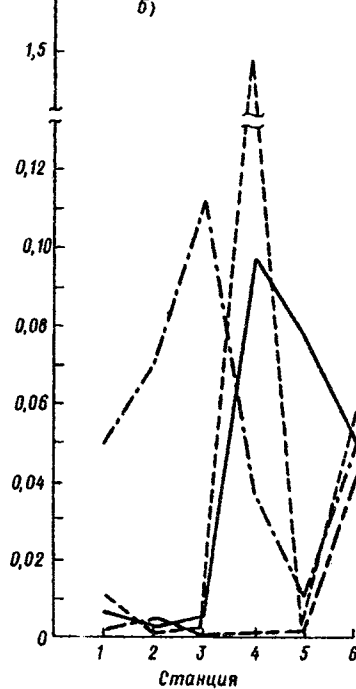


Рис. 3. Изменение численности (а) и биомассы (б) зоопланктона р. Латки в различные месяцы.

но, несмотря на это, полисапробные виды, имевшие высокие показатели развития на ст. 4, ниже ее отмечены не были.

На ст. 6 прослеживалось сильное влияние фауны водохранилища. Оно выражалось в увеличении числа видов ракообразных (до 6 видов, на фоновой всего 2). Здесь отмечалось наибольшее видовое разнообразие и высокие количественные показатели зоопланктона (рис. 2, 3). Индекс видового разнообразия Шеннон—Уивера в наиболее загрязненных участках отражает влияние сточных вод. На ст. 2 и 3 на протяжении всего периода исследований индекс был ниже фоновых значений (рис. 4), на ст. 4 и 5 был также ниже, чем на ст. 1 в июле при неблагоприятных

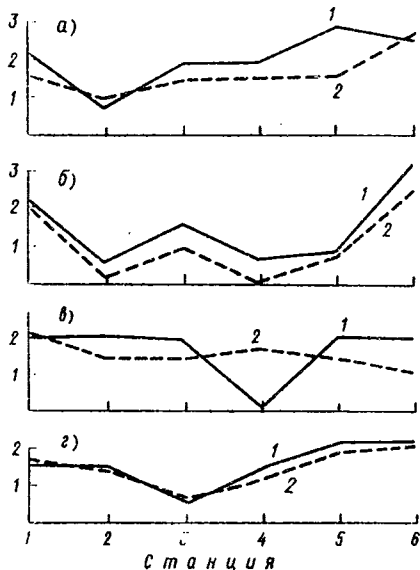


Рис. 4. Изменение индекса видового разнообразия по численности (1) и биомассе (2) на исследованном участке р. Латки.  
а — май, б — июль, в — август, г — сентябрь.

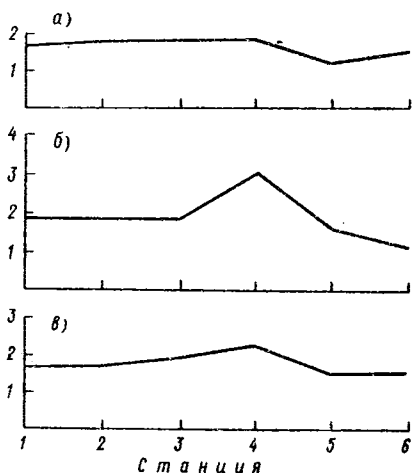


Рис. 5. Изменение индекса сапробности исследованного участка р. Латки.  
а — май, б — август, в — сентябрь.

гидрологических условиях. В августе на ст. 4 отмечен самый низкий показатель. Воздействие сточных вод на биоценозы ст. 2, 3 и 4 выражается величиной индекса сапробности (рис. 5). С. М. Вислоух [1] отмечал, что массовое развитие многих индикаторных видов приурочено к осени, и рекомендовал производить исследования во второй половине лета и в начале осени. Действительно, массового развития такой полисапробный вид как *R. rotatoria* достигал в августе—сентябре. Поэтому и индекс сапробности наиболее нагляден в этот период (рис. 5). Согласно полученным данным, ст. 1, 2, 3, 5 и 6 относились к  $\beta$ -мезосапробной зоне, ст. 4 в августе и сентябре находилась в границах  $\alpha$ -мезосапробной зоны.

Уровень биоценотического сходства между станциями редко превышал 50 %, что говорит о специфичности условий среды на

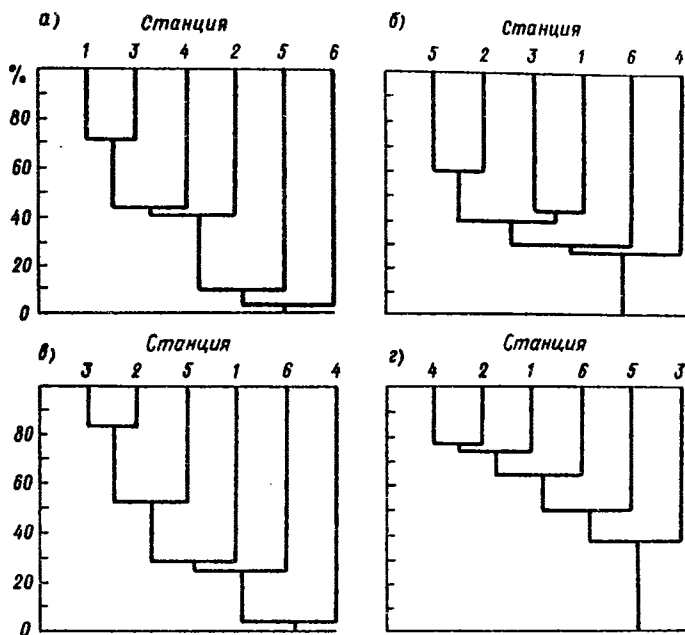


Рис. 6. Дендрограмма уровней биоценологического сходства (%) исследованных станций р. Латки.

*а* — май, *б* — июль, *в* — август, *г* — сентябрь.

разных участках в связи с загрязнением реки. На основе матриц мер биоценологического сходства построены дендрограммы (рис. 6). Наибольшей специфичностью отличалась ст. 6, расположенная в устье и испытывающая сильное влияние фауны водохранилища. Непохожей была ст. 4, так как именно на этот участок приходилось наиболее сильное влияние загрязнения в июле из-за почти полного отсутствия течения и в августе из-за очень слабой проточности. В сентябре процесс самоочищения ускорился благодаря увеличению расхода воды и сносу загрязнений к ст. 3, на которой отмечен и особенно своеобразный зоопланктонный комплекс. В целом ст. 2, 3, 4 и 5, находящиеся под влиянием сточных вод, обычно были сходны между собой.

Таким образом, сточные воды сыззавода отрицательно сказываются на развитии зоопланктонного сообщества. Гидрохимические параметры показывают, что восстановление качества вод

происходит весной и осенью в нижнем течении реки — через 3,5—4 км от места сброса при скорости течения от 0,1 до 0,4 м/с и через 7,5—8 км при уменьшении расхода воды в летнюю межень. Зоопланктонный комплекс не восстанавливается на всем протяжении реки до фоновых величин, а формируется в устьевой области в основном за счет фауны водохранилища.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абакумов В. А. К истории контроля качества вод по гидробиологическим показателям // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л., 1981.

2. Алекин О. А. Основы гидрохимии. Л., 1970.

3. Былинкина А. А., Петухова Л. А. Поступление соединений фосфора в Рыбинское водохранилище с местным стоком и сточными водами // Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971.

4. Былинкина А. А., Трифонова Н. А. Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования // Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987.

5. Воронков П. П. Основные черты режима биогенных соединений водохранилищ волжской системы в связи с их первичной продукцией // Тр. Гос. гидр. ин-та. Л., 1953. Вып. 37.

6. Зиминова Н. А., Курдин В. П. Сток взвешенных наносов притоков Рыбинского водохранилища // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969.

7. Киселев И. А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод. М.; Л., 1956. Т. 4, ч. 1.

8. Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1979.

9. Монченко В. Я. Фауна Украины. Киев, 1974.

10. Муравейский С. Д. Реки и озера. М., 1960.

11. Рохмистров В. Л., Наумов С. С. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья // Межвуз. сб. научн. тр. Ярославль, 1984. Вып. 206.

12. Рыбинское водохранилище. Л., 1972.



**А. Н. Георгиев***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ЦИКЛОМОРФОЗА  
*DAPHNIA LONGIREMIS* SARS В ОЗЕРЕ СИВЕРСКОМ**

Впервые для озер северо-западной части России отмечено наличие цикломорфозных изменений *Daphnia longiremis* Sars. Выявлена приуроченность дафний со шлемами к нижним менее прогретым слоям озера.

Явление цикломорфоza дафний широко известно. Сезонным изменениям особенно подвержены *Daphnia cucullata*, *D. cristata*. Долгое время не отмечалось наличие цикломорфоza у *D. longiremis* [3, 6, 11]. Брукс [9] впервые отметил небольшой шлем у североамериканских дафний. Позднее Э. А. Стрелецкой [9] и Н. В. Веховым [1] были рассмотрены сезонные изменения формы головы *D. longiremis* в водоемах бассейна р. Колымы. Отсутствие массового материала по сезонным изменениям формы головы *D. longiremis* связано, возможно, с ее относительной холодолюбивостью, интенсивностью развития подо льдом и в ранне-весенний период [8] и невысокой численностью в летнем планктоне.

Данная работа выполнена по материалам, собранным в июле 1987 г. на оз. Сиверском, входящем в Северо-Двинскую водную систему. Целью работы было уточнение диагностических признаков и некоторых особенностей биологии *D. longiremis* в этом озере.

Оз. Сиверское имеет термокарстовое происхождение; его максимальная глубина около 28 м, а площадь 6 км<sup>2</sup>; это мезотрофный водоем, пример типичного димиктического озера [4].

Материал собирали на 4 станциях с глубинами 7, 10, 15 и 23 м. Прозрачность воды составляла 360 см. Максимальные и минимальные значения температуры воды наблюдались на ст. 4 — самой глубоководной. Низкие температуры воды на поверхности (14,8 °С) и особенно в гипolimнионе (8 °С) способствовали сохранению в июле зимне-весеннего комплекса видов зоопланктона,

в том числе *D. longiremis* и *D. cristata*. Очертания раковины этих дафний, одновременно встречающихся в разных горизонтах озера, оказались сходными (рис. 1, 2). Слабые отличия в форме раковины этих видов были отмечены и Н. В. Веховым [1] в тундровых озерах.

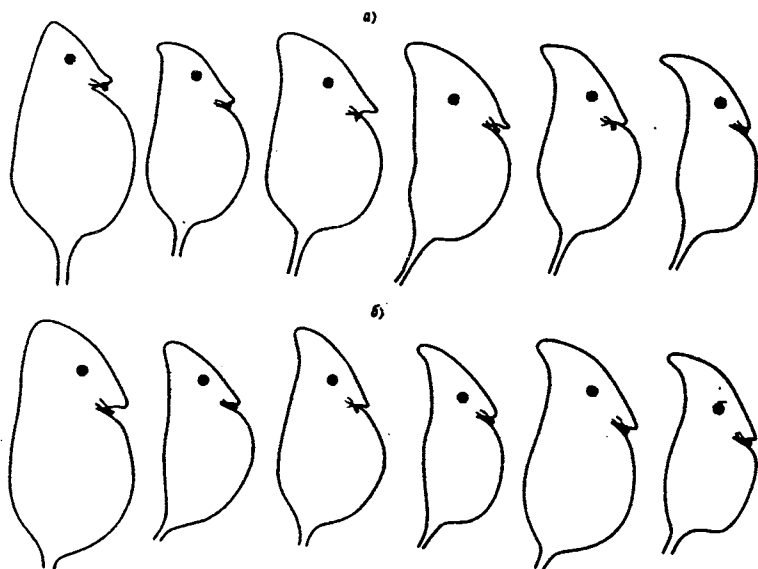


Рис. 1. Очертания раковины разноразмерных *Daphnia longiremis* (а) и *D. cristata* (б) из оз. Сиверского.

Устойчивым видовым признаком *D. longiremis* служит наличие пятой щетинки на проксимальном членике нижней ветви задних антенн. Эта щетинка часто трудно различима, особенно в тех случаях, когда она составляет менее половины длины следующего членика антенны. Встречены также особи без пятой щетинки на одной из антенн, что может привести к путанице при определении вида. В этом случае особенно трудно различить особей мельче 0,5 мм. Н. В. Вехов [1] отмечает, что шлем у *D. longiremis* проявляется в результате повышения температуры выше порогового значения для этого вида — 10–12 °С. Это подтверждается и результатами наблюдений за этим видом на оз. Сиверском. Особи с низкой округленной или треугольной головой — наибо-

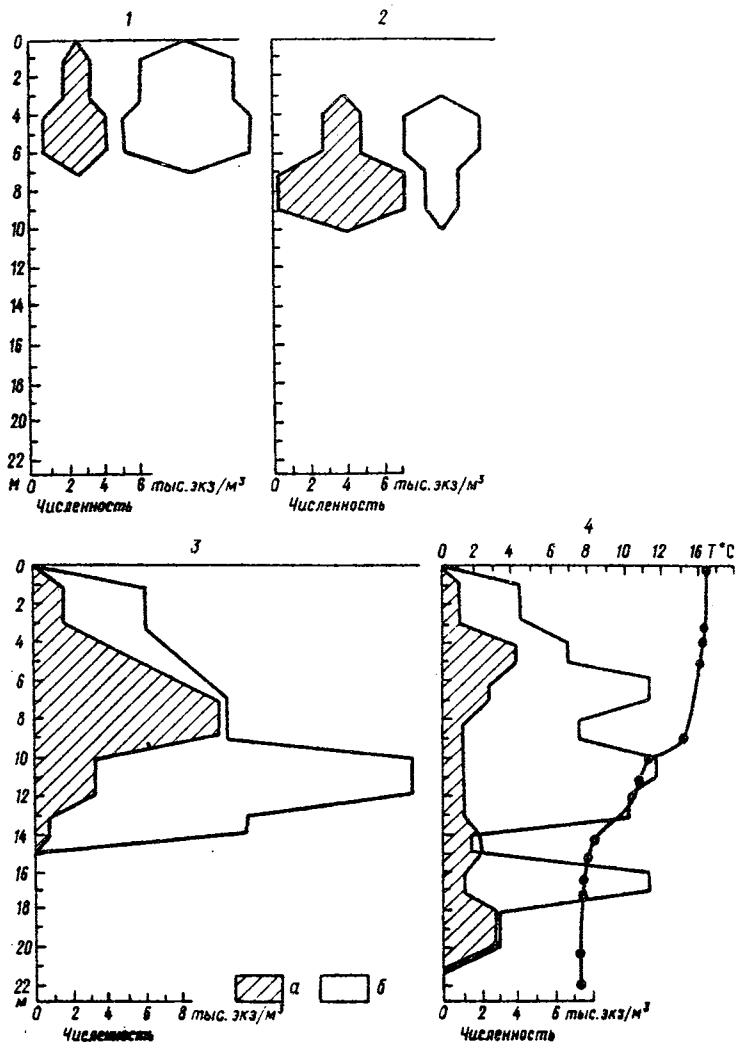


Рис. 2. Вертикальное распределение *Daphnia longiremis* (а) и *D. cristata* (б) в оз. Сиверском.  
1—4 — номера станций.

лее крупные в популяции. Они, по-видимому, росли в период еще слабого прогрева водоема. Появление шлема, увеличивающего общий объем тела, принято связывать с уменьшением плотности воды при повышении температуры. Дафниям с развитыми шлемами легче держаться в менее плотной воде. Это подтверждается соотношением особей *D. longiremis* и *D. cristata* с шлемом и без него на разных горизонтах (см. таблицу). Количество дафний обоих видов без шлема увеличивается с глубиной. Наблюдения за вертикальным распределением этих видов показало, что они встречаются совместно на всех 4 станциях от поверхности до дна. Изменения очертания головы *D. longiremis* и *D. cristata* оказались сходными; единственный устойчивый признак, различающий эти виды, — пятая щетинка — не всегда хорошо различима. Все это затрудняет определение *D. longiremis* и *D. cristata* в летние месяцы в водоемах, когда они встречаются совместно.

Таблица

Вертикальное распределение температуры и численности (%) дафний  
21 VII 1987 г., оз. Сиверское

Глубина, м	Температура, °С	<i>D. longiremis</i>		<i>D. cristata</i>	
		со шлемом	без шлема	со шлемом	без шлема
1—3	14,8	91	9	97	3
10—12	11,4—11	67	33	86	14
18—20	8,0	60	40	83	17

Лето 1987 г. отличалось низким прогревом, в среднем на 10 °С ниже, чем среднемноголетние величины для июля. Состояние зоопланктона в водоемах Вологодской обл. (Шекснинский плес Рыбинского водохранилища) было нетипичным для летнего периода. В планктоне преобладали весенние формы, биомасса была на порядок ниже, чем обычно для этого времени [5]. Такие погодные условия способствовали развитию холодолюбивых стенотермов, особенно в стратифицированных водоемах с хорошо выраженным холодным гипolimнионом, каким является оз. Сиверское.

Таким образом, в летний период в планктоне глубоководного стратифицированного оз. Сиверского при низком прогреве воды присутствовало до 19,8 тыс. экз/м<sup>3</sup> *D. longiremis*. Эта дафния заселяла более глубокие слои по сравнению с *D. cristata*, реже встречаясь у поверхности. В июле цикломорфоз у обоих видов был хорошо выражен. Однако в разных горизонтах толщи воды соотношение видов с хорошо развитым шлемом было различно.

С глубиной и понижением температуры воды у обоих видов увеличивалось относительное количество особей с округлой головой, без признаков цикломорфоза.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вехов Н. В. Цикломорфоз *Daphnia longiremis* в тундровых озерах // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 8.
2. Куренков И. И. Жизненный цикл *Daphnia longiremis* Sars в оз. Дальнем (Камчатка) // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 97.
3. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Л., 1964.
4. Маркевич Г. И. Суточная динамика вертикального распределения массовых форм зоопланктона оз. Сиверского // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
5. Ривьер И. К. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
6. (Рылов В. М.) Rylov W. M. Das Zooplankton der Binnengewässer // Die Binnengewässer. Stuttgart, 1935. Bd. 15.
7. Рылов В. М. К биологии и экологии *Daphnia cristata longiremis* Sars // Зоол. журн. 1941. Вып. 4—5.
8. Смирнова Т. С., Ривьер И. К., Пихтова Т. С. Зоопланктон // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. 2.
9. Стрелецкая Э. А. К вопросу о систематическом положении некоторых пресноводных ракообразных бассейна р. Колымы // Гидробиологические исследования внутренних водоемов Северо-Востока СССР. Владивосток, 1975.
10. Brooks J. L. The systematics of North American *Daphnia* // Memors of Connecticut Acad. of Arts and Sciences. New Haven, 1957. Vol. 8.
11. Floßner D. Krebsiere, Crustacea // Die Tierwelt Deutschlands gotell. Jena, 1972.

**В. А. Елизарова**

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

## **ВЛИЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА НА ИНТЕНСИВНОСТЬ РОСТА И ПРОДУКЦИЮ СЫРОЙ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

Экспериментами *in situ* с природной водой установлено, что зоопланктон существенно (в пределах 50 %) определяет скорость роста и эффективную продукцию фитопланктона, снижает его видовое богатство. Характер взаимодействия зависит от размера животных, групповой и видовой принадлежности водорослей.

Взаимоотношения фито- и зоопланктона многогранны. Это важнейшая гидробиологическая проблема. Нас зоопланктон интересовал как слабо изученный для природных условий (особенно в количественном отношении) фактор роста и формирования структуры фитопланктона. В настоящем исследовании мы попытались установить и оценить его действие на фитопланктон Рыбинского водохранилища.

Простой параллельный фито- и зоомониторинг для этого не годится. В мае—августе 1989 г. было выполнено 5 экспериментов *in situ* со свежесобранной водой с поверхности стандартной станции в Волжском плесе (русло Волги против с. Коприно).

Влияние зоопланктона оценивали по изменению исследуемых показателей: скорости роста и продукции сырой биомассы фитопланктона в отсутствие животных [48]. Макрозоопланктон удаляли фильтрацией пробы воды через капроновое сито № 38. Основную массу животных отфильтровывали ситом № 67. Естественная вода служила контролем. Опыты проводили в прозрачных плексигласовых цилиндрах объемом 1,4 л, в торцы которых вмонтированы мембранные фильтры с диаметром пор около 1 мкм. Цилиндры с контрольной водой и фильтрами (по 6 повторностей, 3 из которых — для анализа зоопланктона) в подвешенном состоянии экспонировали одни сутки на глубине 25 см в прибрежье с повышенной ветровой активностью.

Скорость роста альгоценоза, отдельных групп и популяций водорослей выражали в числе удвоений клеток в сутки (удв/сут), рассчитывая по приведенной ранее формуле [5].

Биомассу водорослей вычисляли общепринятым счетно-объемным способом, ее суточную продукцию — по приросту за время опыта. В расчет средней численности принимали повторности, различающиеся в пределах 25 %. Разницу между показателем в контроле и в фильтрате считали существенной, если она составляла не менее 30 %. В настоящей статье интерпретируются только такие результаты.

Альгологический анализ сопровождали определением растительных пигментов и учетом зоопланктона<sup>1</sup>. Растительные пигменты, анализирувавшиеся параллельно, определяли стандартным спектрофотометрическим методом с расчетом концентраций хлорофиллов по Джефри и Хамфри [34], „чистого” хлорофилла „а” и продуктов его распада — феопигментов — по Лоренцену [40], суммы растительных каротиноидов — по Парсонсу и Стрикленду [47]. Видовое разнообразие фитопланктона характеризовали показателем Маргалефа [45].

### Влияние зоопланктона на скорость роста водорослей

В середине мая в фитопланктоне почти безраздельно господствовали диатомовые (табл. 1) с единственным доминантом — *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (60 % общей численности). Облик зоопланктона определяли коловратки (более 90 % общей численности), среди которых ведущее положение занимала *Brachionus calyciflorus* Pall. (около 60 % общей численности). Крупные рачки встречались единично — это дафнии, босмины, диаптомусы.

Оказалось, что в контроле рачки погибли, возможно, из-за недостатка кислорода. Тем не менее сильное превышение исследуемого показателя над своими значениями в фильтрате № 38 (рис. 1) свидетельствует о стимулирующем эффекте макрозоопланктона на рост альгоценоза и группы диатомовых. Следовательно, в контроле присутствовали крупные организмы животного происхождения, которые не были учтены — в частности, представители протозойного планктона — инфузории *Stokesia vernalis* (Wang) Wenzich, *Bursella spumosa* Schmidt, *Paradileptus*

---

<sup>1</sup> Учет зоопланктона проведен И. К. Ривьер, которой я искренне благодарна.

Таблица 1

## Исходные показатели степени развития фитопланктона в опытной воде

Дата	Температура воды, °С	Общая численность биомасса						Диатомовые			Сине-зеленые			Зеленые			Хлорофилл "а", мкг/л		
		К		Ф38		Ф67		К	Ф38	Ф67	К	Ф38	Ф67	К	Ф38	Ф67			
		% общей																	
15 V	13,4	9,0	13,7	8,2	88	87	—	—	—	6	4	2	21,7	22,0	22,4				
		12,8	18,0	10,0	98	99	—	—	—	1	0,4	0,3							
12 VI	19,4	9,5	7,6	6,2	49	61	40	28	22	10	14	16	11,9	11,3	12,4				
		5,6	5,2	6,5	80	84	12	6	6	7	9	5							
10 VII	19,8	12,4	15,1	17,8	9	6	9	62	68	29	26	13	7,1	8,4	7,6				
		1,6	0,8	1,1	26	43	50	25	12	27	42	43	20						
24 VII	20,0	8,6	5,9	6,8	29	35	30	64	53	58	6	11	10,4	9,1	9,1				
		1,6	1,0	1,7	63	68	70	14	10	8	5	7	4						
14 VIII	19,8	6,9	7,8	4,0	70	65	86	18	26	7	12	9	9,6	8,4	6,6				
		4,3	6,1	3,0	94	98	99	0,4	0,4	0,01	6	2	1						

Примечание. Над чертой — численность (млн. кл./л), под чертой — биомасса (мг/л); прочерк — отсутствие водорослей в планктоне; К — контроль; Ф38, Ф67 — фильтраты.



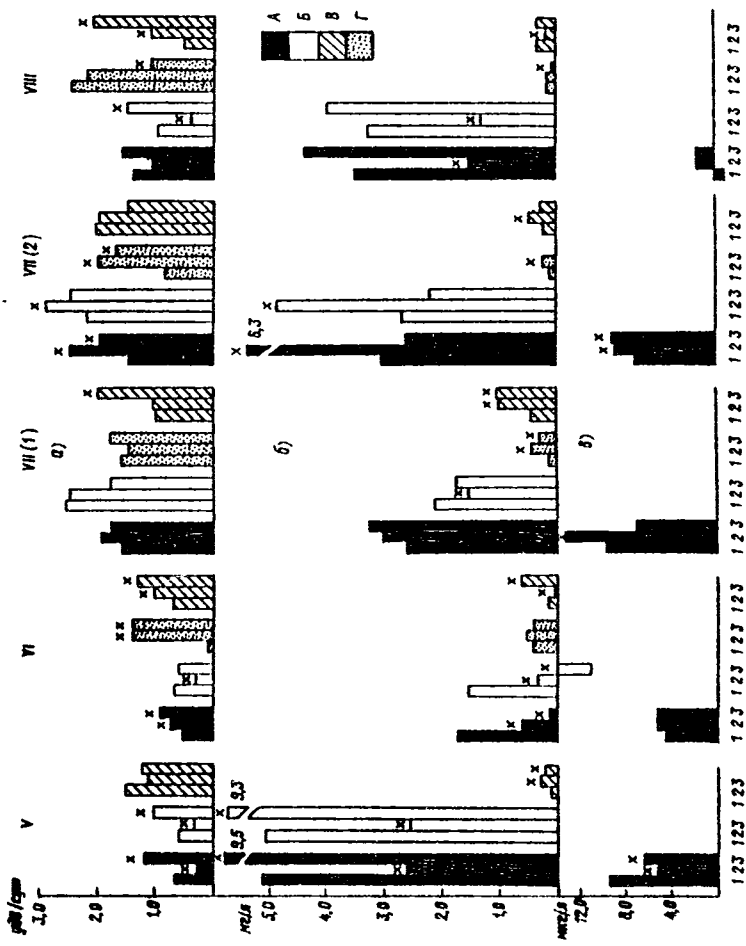


Рис. 1. Скорость роста (а), суточная продукция сырой биомассы фитопланктонного сообщества и отдельных групп водорослей (б) и суточный прирост хлорофилла "а" (в) в 1989 г.  
 А — фитопланктон, Б — диатомовые, В — зеленые, Г — сине-зеленые; крестик — достоверное различие с контролем, римские цифры — месяцы, арабские в скобках: 1 — начало, 2 — конец месяца; по оси абсцисс: 1 — контроль, 2 — фильтрат № 38, 3 — фильтрат № 67.

*elephantinus* Svec., достигающие 120—240 мкм и входящие в состав майского планктона Волжского плеса [11].

Сразу же отметим, что стимулирующий эффект крупного зоопланктона мы установили еще в начале лета, в июне, и в его конце, в августе. Примечательно, что он тоже касался группы диатомовых (рис. 1), которая, как и весной, резко преобладала по биомассе (см. табл. 1). Возможная активизация размножения водорослей в присутствии зоопланктона — факт известный [37, 49, 52], обусловленный наличием в метаболитах животных лимитирующих биогенов. Иногда возможно ускорение развития и обеспеченных питанием водорослей [57]. В Волжском плесе в мае, и особенно в июне, рост диатомовых лимитирует фосфор, а в августе — усвояемое железо [7, 8], животные же — дополнительный источник фосфора [12]. В экспериментах с культурой *Daphnia pulex* [39] вокруг отдельных особей возникали микромащтабные пятна и шлейфы с повышенной концентрацией фосфатов. Экскреция фосфора зоопланктоном в дополнение к действию фосфатазы рассматривается как главный механизм регенерации этого элемента. Животные увеличивают и доступность для водорослей железа [21, 28], растворяя его в процессе пищеварения, а также экстрагируя хелаты.

Считается [20, 37, 38], что зоопланктон стимулирует рост водорослей, превышающих 25 мкм, и снижает — мелких одноклеточных. Наши данные по *Stephanodiscus hantzschii* свидетельствуют об активизации развития и нанопланктонных видов.

Весной, как оказалось, стимулирующий эффект макрозоопланктона на рост диатомовых превалирует над производимым им еще и ингибирующим действием. Такие случаи упоминаются в литературе [19]. Торможение роста связывают с выеданием активно растущих мелких водорослей [50]. В майском планктоне это в основном *Stephanodiscus hantzschii* высотой клетки 6—9 мкм и наиболее часто встречаемым диаметром 16, 14, 13, 11 мкм. Интенсивность его роста определяет такую группу диатомовых и всего альгоценоза. В контроле стефанодискус рос быстрее, чем в фильтрате № 38: соответственно 0,44 и 0,27 удв/сут. Наличие же торможения явствует из повышенной, против контроля, доли наиболее крупных особей диаметром 16 и 14 мкм (рис. 2). Потребление их имеет принципиальное значение, так как в популяциях диатомовых крупные экземпляры, как самые молодые, характеризуются ускоренным темпом роста [5]. *Stephanodiscus hantzschii* активно потребляют все упомянутые инфузории [11]. В водоеме его могут использовать также рачки, например, *Bosmina coregoni* [15].

Рост *Stephanodiscus hantzschii* тормозят и мелкие зоопланктеры, к тому же сильнее крупных. В фильтрате № 67 доля клеток

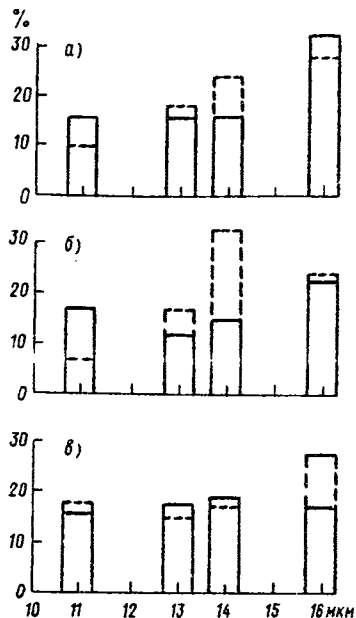


Рис. 2. Содержание клеток (%) разного диаметра (мкм) в весенней популяции *Stephanodiscus hantzschii* в контроле и фильтрах в начале (сплошная линия) и конце опыта (пунктир).

а — контроль, б — фильтр № 38, в — фильтр № 67.

диаметром 16 мкм увеличилась гораздо больше, чем в фильтрате № 38. Скорость роста вида сразу поднялась до 1,24 удв/сут. Реальная же величина еще выше, поскольку в фильтрат № 67 проникло 20 % брахионусов, которые там размножились. Увеличение скорости роста стефанодискуса повлекло за собой ее удвоение у группы диатомовых и всего состава фитопланктона (см. рис. 1). Только в отсутствие микрозоопланктона поднялась доля самых мелких, диаметром 11 мкм, стефанодискусов. Однако их выедание не будет отражаться на воспроизводстве популяции, поскольку в естественных условиях измельчавшие диатомеи практически перестают делиться [5]. Коловратки, потребляющие частицы размером от 2 до 50 мкм [51], используют в том числе и клетки *Stephanodiscus hantzschii* [43]. Поедается он и мелкой инфузорией *Tintinnidium fluviatile* Stein — обильным компонентом майского планктона Волжского плеса [11].

Выедание одноклеточных центрических диатомей установлено многими исследователями [18, 41, 42, 56].

Отсутствие существенной зависимости от зоопланктона скорости роста зеленых водорослей весной (см. рис. 1) можно объяснить их малочисленностью (см. табл. 1), обуславливающей низ-

кую вероятность встречи с потребителями. С другой стороны, разница между показателем в контроле и опыте, близка (28 %) к принятой нами за существенную, дает основание для констатации стимулирующего действия крупного зоопланктона и на зеленые, тем более что в мае эти водоросли еще острее, чем диатомовые, реагируют на добавку фосфора [8].

Косвенно, но убедительно, о выедании майского фитопланктона свидетельствуют пигментные данные. Доля феопигментов увеличилась именно в контроле (табл. 2), где они содержатся в

Таблица 2

Содержание феопигментов (фео, % суммы с чистым хлорофиллом „а“) и отношение хлорофилл „с“/хлорофилл „а“ (с/а) в контроле и фильтрах в начале (над чертой) и в конце (под чертой) опытов

Показатель	Дата				
	15—16 V	12—13 VI	10—11 VII	24—25 VII	14—15 VIII
Контроль					
Фео	$\frac{28}{47}$	$\frac{24}{33}$	$\frac{42}{27}$	$\frac{49}{55}$	$\frac{40}{45}$
с/а	$\frac{0,11}{0,10}$	$\frac{0,16}{0,16}$	$\frac{0,18}{0,17}$	$\frac{0,14}{0,16}$	$\frac{0,16}{0,21}$
Фильтрат № 38					
Фео	$\frac{38}{10}$	$\frac{38}{28}$	$\frac{30}{24}$	$\frac{52}{45}$	$\frac{52}{36}$
с/а	$\frac{0,11}{0,18}$	$\frac{0,15}{0,17}$	$\frac{0,19}{0,16}$	$\frac{0,18}{0,17}$	$\frac{0,22}{0,19}$
Фильтрат № 67					
Фео	$\frac{25}{18}$	$\frac{48}{23}$	$\frac{32}{31}$	$\frac{49}{52}$	$\frac{44}{43}$
с/а	$\frac{0,12}{0,22}$	$\frac{0,16}{0,11}$	$\frac{0,29}{0,16}$	$\frac{0,14}{0,24}$	$\frac{0,21}{0,22}$
Водоем					
Фео	$\frac{28}{32}$	$\frac{24}{41}$	$\frac{42}{30}$	$\frac{67}{48}$	$\frac{40}{36}$
с/а	$\frac{0,11}{0,06}$	$\frac{0,16}{0,16}$	$\frac{0,18}{0,17}$	$\frac{0,18}{0,16}$	$\frac{0,16}{0,12}$

фекалиях животных, образуясь в процессе пищеварения [25, 26]. В обоих фильтрах доля феопигментов даже снизилась, несмотря на появление еще одного их источника — отмерших клеток диатомей, судя по увеличению отношения хлорофилл „с”/хлорофилл „а”, особенно в фильтрате № 67 (табл. 2). Снижение содержания дериватов обусловлено их фотоокислением [40]. Последнее, естественно, происходило и в контроле, но маскировалось поступлением феопигментов от животных. Кстати, стабильность отношения хлорофилл „с”/хлорофилл „а” в контроле тоже свидетельствует о потреблении диатомовых, но только отмерших. В водоеме же это отношение снизилось вдвое, надо полагать, из-за частичного оседания мертвых экземпляров из фотического слоя.

В июне численность фитопланктона формировали почти с равной долей участия диатомовые и синезеленые. На долю зеленых приходилось до 10 % (см. табл. 1). Сообщество диатомовых состояло из крупных нитчатых и звездчатых форм — *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieg., *S. incognitus* Kuzmin et Genkal, *Aulacosira granulata* (Ralfs) Sim., *A. italica* subsp. *subarctica* (O. Müll.) Sim., *Asterionella formosa* Hass., *Diatoma elongatum* (Lyngb.) Ag. На долю одноклеточных *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller, *S. hantzschii*, *Nitzschia holsatica* Hust. приходилось всего 3 % численности группы и около 1 % ее биомассы. Крупными нитчатками были представлены и сине-зеленые — *Anabaena spiroides* Kleb., *A. scheremetievae* Elenk., *A. flos-aquae* (Lyngb.) Breb., *A. lemmermannii* P. Richt. Превалирующим среди зеленых хлорококковым с наиболее часто встречаемым *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. сопутствовали вольвоксовые, в основном виды из рода *Chlamydomonas*, и конъюгаты — представители рода *Mougeotia*. Основную массу зоопланктона составляли ветвистоусые рачки *Daphnia cucullata* G. Sars, *Bosmina longirostris* (Müll.), *Leptodora* sp. и личинки веслоногих рачков.

Судя по положительному отклику на устранение зоопланктона, он в этот период угнетает рост фитопланктонного сообщества (см. рис. 1). Такой характер отклика сформировали сине-зеленые и зеленые. Особенной остротой отличалась реакция сине-зеленых на удаление крупных зоопланктеров. Суть дела в том, что в фильтрах в ощутимом количестве (20—30 % численности группы) появились микроскопические колонии сине-зеленых — *Merismopedia tenuissima* Lemm., *Gomphosphaeria rosea* (Elenk.) Komarek et Hindak, мелкие, диаметром 2—3 мкм, одиночные клетки *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk., которые в контроле отсутствовали. Мелкоклеточные сине-зеленые растут в водохранилище очень быстро, давая до 4 удв/сут [6]. Поэтому изъятие даже небольшого их количества может сильно снизить ско-

рость роста группы и альгоценоза. Коловратки из рода *Keratella* потребляют мерисмопедию с той же интенсивностью, что и зеленую водоросль хламидомонас [53]. Рачки *Daphnia cucullata*, *D. obtusa*, *D. hyalina* и многие инфузории активно используют микроцистис на клеточной стадии вегетации [11, 27]. Правда, рост доминирующего анабенового комплекса увеличился всего в 1,5 раза — 1,29 удв/сут против 0,85 удв/сут в контроле, подтверждая результаты аналогичных опытов, поставленных нами еще в 1981 г. Но и это заслуживает внимания, поскольку анабены считаются непригодной пищей для большинства ракообразных. Они обладают эффективной защитой от выедания [2, 46]: крупные размеры, неподходящая форма, выделение токсичных экзометаболитов, отпугивающих зоопланктеров. Надо полагать, в нашем опыте использовались короткие обрывки трихомов. Ширина же их — 6—11 мкм вполне подходит для потребления. Известны и другие случаи потребления анабев зоопланктерами: рачками [14, 15, 33, 46], коловратками [54], некоторыми инфузориями, например, *Nassula aurea* Ehrb. [23]. Последняя (крупная форма до 250 мкм) входит в состав летнего планктона Волжского плеса [11]. Впрочем, зоопланктон способен снижать темп роста сине-зеленых не только их выедая, но и создавая неблагоприятные условия вегетации, например снижением освещенности [22] или экскрецией аммония, подавляющим азотфиксацию [19]. Последнее возможно и в нашем случае, учитывая обилие зоопланктона и принадлежность анабев к азотфиксаторам. Неожиданное отрицательное значение скорости роста анабенового комплекса в фильтрате № 67, скорее всего, связано не с отсутствием микрозоопланктона, а с высоким удельным содержанием зеленых — 20,5 % против 12 % в контроле. В фильтрате № 38 этот показатель равнялся 17 %. Отношения зеленых и сине-зеленых водорослей носят антагонистический характер [16] и основаны на действии экзогенных метаболитов.

Зеленые реагировали тем сильнее, чем полнее был удален зоопланктон. В фильтратах, в отличие от контроля, обнаружены мелкие клетки и колонии. Проиллюстрировать это можно изменением среднего объема клетки наиболее точно учтенного вида — *Scenedesmus quadricauda*:

Показатель	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
Объем клетки, мкм <sup>3</sup>	74,6	71,6	67,5
Скорость роста, удв/сут	0,32	0,73	1,44

В отсутствие макрозоопланктона интенсивнее росли даже зеленые нитчатки, в частности *Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr., о чем свидетельствует практически одинаковая численность (тыс. кл./л) этого вида через сутки в контроле и фильтрате № 38, хотя в последнем стартовое значение было на порядок ниже:

Дата	Контроль	Фильтрат № 38	Водоем
12 июня	64	5	64
13 июня	520	464	96

Из этих данных видно, что в водоеме через сутки плотность бинуклеарии в 5 раз уступала таковой в контроле. Скорее всего, в открытой воде оседают длинные нити. Действительно, в цилиндрах нити состояли из 9—28 клеток, а в водоеме — из 3—7.

Об эффекте зоопланктона в отношении группы диатомовых упомянуто выше. Слабое потребление крупных форм — аулякозиры, диатомы, астерионеллы — подтверждается их массовым отмиранием в водохранилище после весенней вспышки [4].

Пигментные характеристики в контроле и фильтратах менялись в том же направлении, что и в мае (см. табл. 2). Однако относительное содержание феопигментов в контроле выросло в июне на 9 %, а в мае — на 19 %. Следующая из этого большая интенсивность выедания фитопланктона весной обусловлена доминированием мелкого коловраточного зоопланктона, которому свойственна повышенная специфическая скорость образования феофорбида [24].

Июльский планктон (см. табл. 1) изобиловал сине-зелеными. Ведущие позиции занимали *Microcystis aeruginosa*, *M. pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. В начале месяца им сопутствовали в основном зеленые хлорококковые водоросли, в конце — диатомовые с доминантом (70 % численности группы) *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle. Необычным было преобладание по биомассе зеленых водорослей в начале июля, редкое для глубоководной зоны водохранилища. Зоопланктон состоял преимущественно из веслоногих и ветвистых рачков. В начале месяца это были *Chydorus sphaericus* (Müll.), *Limnospira frontosa* G. Sars., *Bosmina coregoni* (Baird.), науплии веслоногих, копеподиты р. *Cyclops*, *Mesocyclops leucarti* Claus, в конце месяца — *Daphnia longispina* Müll., *D. cucullata*, науплии веслоногих.

Следует заметить, что при массовом развитии мелкоклеточных синезеленых зоопланктон сам подвержен их негативному

воздействию: забивается фильтрационный аппарат и снижается рост [36], происходит гибель от эндотоксина, продуцируемого *Microcystis aeruginosa* [35]. В этих условиях в значительном количестве способны развиваться лишь некоторые формы зоопланктона [1].

Результаты наших июльских экспериментов также говорят о весьма ограниченном влиянии зоопланктона на рост фитопланктона. В начале месяца лишь мелкие животные угнетают развитие зеленых, судя по вспышке роста последних в фильтрате № 67. Правда, частично этому могло способствовать снижение численности *Microcystis aeruginosa* на 25 % при фильтрации воды через мелкое сито. Микроцистис — антагонист зеленых, в частности *Scenedesmus quadricauda*. В этом фильтрате резко (с 82,0 до 27,5 мкм<sup>3</sup>) уменьшился средний объем клетки сценедесмуса. В контроле уменьшение было незначительное — с 71,6 до 65,9 мкм<sup>3</sup>, указывающее на выедание молодых ценобиов. В водоеме через сутки этот показатель практически не отличался от своего значения в контроле. Это указывает, во-первых, на адекватность условий вегетации водоросли в опытной емкости, во-вторых, на отсутствие оседания из освещенного слоя в водоеме. Слабое выедание водорослей в начале июля доказывают данные по феопигментам, доля которых в контроле не увеличилась, а, как и в фильтратах, сократилась (см. табл. 2).

В конце месяца крупноразмерный зоопланктон угнетает рост альгоценоза, но исключительно за счет снижения роста группы сине-зеленых, причем не доминирующих видов, а малочисленных мелкоклеточных форм, таких, как *Aphanothece clathrata* W. et G. West (1 мкм<sup>3</sup>) и *Comphosphaeria rosea*. В фильтрате № 38 численность афанотеце выросла в 12 раз, а в контроле — всего в 1,5 раза. Для микроцистиса эти цифры составили соответственно 1,8 и 1,4 раза.

При различии, равном 28 %, можно констатировать позитивный эффект микрозоопланктона на рост зеленых, лимитируемых в это время фосфором [8]. Представители зеленых, защищенные от переваривания слизистыми чехлами, могут потреблять фосфор еще в пищеварительном тракте [49]. У них даже повышается фотосинтетическая активность [3].

В конце июля в ощутимом количестве (0,5 % общей численности и 11 % общей биомассы) в водоеме появились динофитовые водоросли — виды из рода *Glenodinium* с длиной клетки 13—30 мкм и шириной 16—27 мкм. Частицы такого размера потребляются зоопланктоном [10]. Это подтверждают и результаты нашего эксперимента: в фильтрате № 38 скорость роста сообщества гленодиниумов увеличилась до 0,85 удв/сут против 0,5 в контроле.



Существенное воздействие зоопланктона испытывают также некоторые члены группы диатомовых. Так, рост *Stephanodiscus hantzschii* и *Aulacosira granulata* тормозят крупные животные, а рост сообщества более мелких стефанодискусов<sup>1</sup> — микрозоопланктон. Это следует из нижеприведенных данных по скорости роста (удв/сут) указанных водорослей в контроле и в фильтра-тах:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	2,1	3,5	3,1
<i>S. triporus</i> , <i>S. minutulus</i> ,	2,1	2,0	2,9
<i>S. invisitatus</i>	1,5	2,3	0,2
<i>Aulacosira granulata</i>			

*Stephanodiscus hantzschii* потребляется дафниями [32]. Некоторые рачки, например *Daphnia pulicaria* и *Diaptomus ashlandi*, даже предпочитают эту диатомею зеленой *Ankistrodesmus* sp. и сине-зеленой *Oscillatoria limnetica* [30]. Из популяции *Aulacosira granulata* потребляются, надо полагать, куски нитей. Некоторые рачки способны разбивать нити *Aulacosira granulata*, *A. italica*, *Stephanodiscus binderanus* [17]. Более того, диатомовые нитчатки иногда потребляются с не меньшей скоростью, чем одиночные клетки, при этом *Aulacosira granulata* предпочитается сине-зеленым того же размера, в частности *Anabaena flosaquae* [29]. Отметим, что, по нашим данным, в конце июля микрозоопланктон стимулирует развитие *Aulacosira granulata*.

В августе главенствующее положение в фитопланктоне снова заняли диатомовые (см. табл. 1). Доминировали *Aulacosira islandica* (O. Müll.) Sim. (49 % общей численности) и *A. granulata* (12 % общей численности). Более половины численности сине-зеленых формировал *Aphanothece clathrata*, остальное — в равной мере *Microcystis aeruginosa*, *Phormidium* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*. Из зеленых численно выделялись *Scenedesmus quadricauda* и сообщество видов из рода *Pediastrum*. Облик зоопланктона определяли науплии, копеподитные стадии циклопов, *Mesocyclops leucarti*, *M. oithonoides* (G. Sars), *Eudiaptomus gracilis* (G. Sars), *Bosmina longispina*, *B. coregoni*, *Daphnia cucullata*, *D. longispina*.

Для этого периода характерно разнонаправленное влияние зоопланктона, главным образом мелкого, на рост всех основных групп фитопланктона и отсутствие такового на альгоценоз

<sup>1</sup> Мелкие стефанодискусы идентифицированы С. И. Генкалом, которому автор искренне благодарен.

(см. рис. 1). Мелкие животные угнетают развитие диатомовых, но за счет потребления лишь мелкоклеточных видов. Только в фильтрате № 67 появились *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin, *S. hantzschii*, *Cyclotella atomus* Hust. В отсутствие микрозоопланктона вчетверо быстрее росла мелкоклеточная короткочитчатая *Skeletonema subsalsum*, доля которой в обилии диатомовых была сравнительно весомой (11 %). Правда, она росла (удв/сут) интенсивнее, чем в контроле, и в фильтрате № 38:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
<i>Skeletonema subsalsum</i>	1,21	2,28	4,44
<i>Aulacosira islandica</i>	1,01	0,26	1,14
<i>A. granulata</i>	0,83	0,15	0,50

И наоборот, как видно из этих же данных, без макрозоопланктона медленно развивались крупные диатомеи, составляющие основу численности группы — *Aulacosira islandica* (70 %) и *A. granulata* (18 %).

Негативному воздействию зоопланктона, особенно мелкоразмерного, подвергается рост зеленых. В контроле скорость роста *Scenedesmus quadricauda* оказалась даже отрицательной, чего не наблюдалось в другие периоды. В фильтрате № 38 она составляла 0,38 удв/сут, а в фильтрате № 67 — 1,37.

На группу сине-зеленых животные влияют положительно. В отсутствие мелкого зоопланктона исчезла *Merismopedia minima* G. Beck, имевшая немалую (267 тыс. кл/л) стартовую численность. В контроле же численность мерисмопедии достигла внушительной величины — 5 млн. кл/л, хотя в исходном материале при заданной точности счета она даже не была обнаружена. В фильтрате № 38 *Microcystis aeruginosa* рос со скоростью 2,5 удв/сут, а в контроле — 4,2. Можно полагать, что и мерисмопедия, и микроцистис, не фиксирующие атмосферного азота, получали регенерированный азот от зоопланктонов. Действительно, способный усваивать этот элемент из атмосферы *Aphanizomenon flos-aquae* не реагировал на устранение зоопланктона. В Рыбинском водохранилище этот вид не нуждается в добавке азота и даже гибнет при этом [8]. Опыт *in situ* с водой из побережья Волжского плеса, поставленный нами в конце августа 1981 г., также показал, что в фильтрате № 38 замедляется рост (удв/сут) микроцистисов и ускоряется рост азотфиксирующей *Anabaenas spiroides*:

	<i>M. aeruginosa</i>	<i>M. pulverea</i>	<i>A. spiroides</i>
Контроль	1,99	3,32	0,98
Фильтрат № 38	0,39	1,22	1,77

### Влияние зоопланктона на суточную продукцию биомассы

Согласно результатам исследования, на продукцию сырой биомассы альгоценоза существенно влияют в основном крупные животные. В мае, июне и августе это влияние положительное, а в июле отрицательное, судя по снижению и повышению исследуемого показателя в фильтрате № 38 соответственно в эти месяцы (см. рис 1). Можно упомянуть, что продуктивность водоема считается низкой, если потребляется 60 % первичной продукции, и высокой — если около 30 % [31]. В наших случаях — 50—60 %.

Характерно, что в фильтрате № 38 продукция фитопланктона практически целиком снижалась за счет диатомовых. Уменьшение продукции еще и зеленых, отмеченное в июне и августе, было незначительным. В мае крупные зоопланктеры повышают продукцию (мг/л) доминанта (88 % биомассы группы) *Stephanodiscus hantzschii*, сопутствующих ему *Diatoma elongatum* и *Skeletonema subsalsum*; и снижают — *Nitzschia acicularis* W. Sm.:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	3,205	1,726	6,880
<i>Diatoma elongatum</i>	1,648	0,788	0,676
<i>Skeletonema subsalsum</i>	0,269	-0,190	0,238
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,014	0,039	0,034

Доля *Nitzschia acicularis* в продукции диатомовых небольшая — всего 1,5 %. Тем не менее реакция вида заслуживает внимания. Эта водоросль относится к числу прогрессирующих в водоемах умеренной зоны. В фильтрате № 38 ее продукция увеличилась за счет численности, а не объема клетки, средняя величина которого даже сократилась со 123 мкм<sup>3</sup> до 115. Следовательно, в контроле ницшия выедалась. Длина ее клетки, равная 53,4 мкм, несколько выше линейных размеров съедобных водорослей [9]. Однако известны случаи потребления пеннатных диатомей, превышающих 125 мкм [42]. К тому же *Nitzschia acicularis* имеет игловидный панцирь шириной 3 мкм, а именно поперечный размер водорослей лимитирует их потребление зоопланктерами [44]. Некоторые копеподы даже предпочитают вытянутые частицы пищи округлым [55].

В июне крупный зоопланктон способствует увеличению продукции доминирующей в группе диатомовых (60 % биомассы) *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Kieg. и другой крупной формы — *Aulacosira granulata*. Продукцию же *Stephanodiscus incognitus* он уменьшает. Это установлено по данным суточной продукции (мг/л) в контроле и в фильтрате № 38:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	0,908	-1,515	-2,359
<i>S. incognitus</i>	0,151	0,517	0,350
<i>Aulacosira granulata</i>	1,025	0,132	0,900

В начале июля крупные зоопланктеры положительно влияют на продукцию (мг/л) *Skeletonema potamos* и *Stephanodiscus hantzschii*, а в августе — доминанта (71 % биомассы диатомовых) *Aulacosira islandica* и сопутствующей ей *A. granulata*, судя по снижению показателя в фильтрате № 38:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
<i>Skeletonema potamos</i>	0,346	0,202	0,517
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	0,996	0,471	0,565
<i>Aulacosira islandica</i>	3,088	0,104	3,377
<i>A. granulata</i>	0,671	-0,009	0,395

В конце июля крупные животные снижают продукцию (мг/л) *Skeletonema potamos* и *Aulacosira granulata*, согласно ее увеличению в фильтрате № 38:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
<i>Skeletonema potamos</i>	1,461	2,140	1,773
<i>Aulacosira granulata</i>	0,428	1,024	0,134

Мелкий зоопланктон ощутимо изменяет продукцию диатомовых лишь весной, снижая ее, и ранним летом, повышая. В фильтрате № 67 она соответственно увеличивалась и уменьшалась. В мае продукция диатомей теряется целиком за счет *Stephanodiscus hantzschii*. На продукцию *Diatoma elongatum*, *Skeletonema subsalsum*, *Nitzschia acicularis* мелкие животные не влияют. В июне они, наряду с крупными, увеличивают продукцию *Stephanodiscus binderanus*, судя по снижению показателя в фильтрате № 67.

На продукцию сине-зеленых в июле негативно действует крупный зоопланктон. Он снижает продукцию (мг/л) доминанта (88 % биомассы группы) *Microcystis aeruginosa*, судя по ее увеличению в фильтрате № 38:

	Контроль	Фильтрат № 38
10—11 июля	—0,015	0,052
24—25 июля	0,013	0,044

Согласно ответу на устранение животных, продукцию зеленых изменяет макрозоопланктон. Весной и в разгар лета он ее снижает, а в начале и в конце лета повышает. В мае и июле сильно падает продукция (мг/л) *Scenedesmus quadricauda*:

	15—16 V	12—13 VI	10—11 VII	24—25 VII	14—15 VIII
Контроль	0,045	—0,021	0,155	0,024	0,014
Фильтрат № 38	0,182	—0,003	0,270	0,058	0,001

В июне более трети продукции зеленых приходилось на долю зеленой нитчатки *Maugeotia* sp. В фильтрате № 38 ее продукция упала до 0,03 мг/л против 0,054 в контроле. Продукция *Scenedesmus quadricauda* при этом стала даже отрицательной. Напомним, что в июне все группы фитопланктона остро нуждаются в фосфоре.

Картина влияния зоопланктона на продукцию получается иной, если содержание фитопланктона в 1 л воды выразить в микрограммах хлорофилла „а” (см. рис. 1). Весной в фильтрате № 67 прирост пигмента был ниже, а биомассы — выше, чем в контроле. Дело в том, что в этом фильтрате сильно (в 2,5 раза) снизилось количество пигмента в расчете на клетку (мкг  $10^{-6}$ ), а в контроле изменилось мало:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
15 мая	2,4	1,5	2,7
16 мая	2,1	1,6	1,1

Действительный урожай биомассы точнее отражает численность. Дело в том, что в фильтрате № 67, где животные отсутствовали, накопились отмирающие водорослевые клетки, симптомом чего является значительное повышение отношения хлорофилл „с”/хлорофилл „а” (см. табл. 2). В контроле этот по-

казатель не изменился совсем, а в фильтрате № 38 увеличился гораздо меньше, чем в фильтрате № 67. Отмирающие же экземпляры считаются вместе с живыми, поскольку они не отличимы без специальной обработки. Мертвые (совсем пустые или с остатками хлоропластов створки) узнаются легко и не учитываются во всех вариантах. В июне прирост хлорофилла был одинаковым в фильтратах и в контроле, а прирост биомассы — намного меньше в фильтратах. И в этом случае увеличение хлорофилла неадекватно урожаю, однако уже по другой причине. В отсутствие животных, особенно в фильтрате № 67, втрое повысилась доля (% общей биомассы) богатых пигментов [13] зеленых водорослей:

	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
12 июня	7,1	8,6	4,8
13 июня	8,0	12,2	16,0

По этой же причине получаются разные выводы на основе данных о приросте хлорофилла и приросте биомассы в фильтрате № 67 в конце июля и в фильтрате № 38 в августе. В июле удельное содержание зеленых в фильтрате выросло вдвое, а в контроле — в 1,3 раза. В августе в фильтрате оно увеличилось в 2,7 раза, а в контроле упало в 2,2 раза и повлекло за собой отрицательный прирост пигмента.

### **Влияние зоопланктона на видовое разнообразие фитопланктона**

По данным проведенных экспериментов, зоопланктон, главным образом мелкоразмерный, преобразует качественный состав фитопланктона, снижая его видовое разнообразие. Об этом свидетельствует заметное повышение индекса Маргалефа в отсутствие животных (табл. 3).

Это распространяется на весь летний период и касается преимущественно зеленых водорослей. Именно их видовое разнообразие становится заметно богаче в фильтрате № 67, особенно в июле:

	Зеленые	Диатомовые	Сине-зеленые
12 VI	14	7	5
13 VI	18	9	6
10 VII	11	11	7
11 VII	22	12	7
14 VIII	9	4	2
15 VIII	14	11	3

В августе значительно пополнился также состав диатомовых. Это одноклеточные *Stephanodiscus hantzschii*, *S. triporus*, *S. astraea* (Ehr.) Grün., *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. Характерно для этого месяца и то, что на видовое богатство водорослей влиял и макрозоопланктон (табл. 3).

Таблица 3

Исходная (над чертой) и конечная (под чертой) величина индекса Маргалефа в опытах

Дата	Контроль	Фильтрат № 38	Фильтрат № 67
15—16 V	4,07	4,51	4,61
	4,06	4,41	4,87
12—13 VI	5,08	4,43	4,54
	4,34	4,68	5,02
10—11 VII	5,12	4,98	4,03
	5,53	5,29	4,75
24—25 VII	4,73	4,28	4,00
	4,37	3,94	4,09
14—15 VIII	2,53	2,37	2,44
	2,83	3,32	3,57

Результаты проведенного исследования дают основание для следующего общего заключения.

На рост планктонного альгоценоза зоопланктон существенно влияет лишь весной и ранним летом, снижая его интенсивность вдвое. Весной, кроме того, крупноразмерные зоопланктеры стимулируют развитие фитопланктона. Зоопланктон — существенный фактор роста всех групп водорослей, определяющих облик растительного планктона в водохранилище. Кроме самого разгара лета, макрозоопланктон ускоряет рост крупных форм диатомовых, а микрозоопланктон тормозит развитие мелких диатомей.

Под прессом животных сильно замедляется развитие сине-зеленых, однако за счет преимущественного потребления малочисленных видов, а не возбудителей „цветения” воды.

Влияние зоопланктона на рост зеленых отчетливо проявляется летом. Практически оно однозначно отрицательное.

На суточную продукцию биомассы альгоценоза влияет главным образом крупный зоопланктон, вдвое повышая ее в мае, июне и августе и во столько же снижая в конце июля. Увеличивается при этом в основном продукция диатомовых, а снижа-

ются — сине-зеленых. Мелкие зоопланктеры способствуют росту продукции сине-зеленых и падению — зеленых.

Видовое разнообразие фитопланктона снижает микрозоопланктон. Воздействию подвергаются главным образом летние популяции зеленых водорослей, а в августе также мелкие одноклеточные диатомеи, как центрические, так и пеннатные.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гусынская С. Л. Зоопланктон в период массового развития синезеленых водорослей // Гидробиол. журн. Киев, 1988. 17 с. Деп. в ВИНТИ. 11.03.1988. № 1950—В88.
2. Гутельмахер Б. Л., Арбачяускас К. С., Крылов П. И., Анохина Л. Е., Павельева Е. Б. Влияние трофических условий на питание, плодовитость и количественное развитие планктонных ветвистоусых // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 206.
3. Гутельмахер Б. Л., Симонян А. А. Трофические взаимодействия в планктоне Малого Севана в июле 1984 года // ДАН СССР. 1986. Т. 287, № 2.
4. Елизарова В. А. О выживании летом весенних форм планктонных диатомей // Флора и растительность водоемов Верхней Волги. Рыбинск, 1979.
5. Елизарова В. А. Скорость роста планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М., 1984.
6. Елизарова В. А. Интенсивность роста и продукция массовых планктонных синезеленых водорослей в Рыбинском водохранилище // Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
7. Елизарова В. А. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками железа и кремния // ИБВВ АН СССР. 1989. 15 с. Деп. в ВИНТИ. 05.07.1989, № 4461—В89.
8. Елизарова В. А., Королева М. Б. Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990.
9. Зарипова Р. С., Ястремский В. В. Оценка трофических взаимоотношений фитопланктона и зоопланктона в Псковском озере // Тр. Гос. НИИ. оз. и реч. рыб. х-ва НПО по пром. и тепловод. рыбовод. 1988. № 282.
10. Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М., 1989.
11. Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги. Л., 1979.
12. Никулина В. Н., Гутельмахер Б. Л. Взаимоотношения фитопланктона // Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
13. Пырина И. Л., Елизарова В. А. Спектрофотометрические определения хлорофиллов в культурах некоторых водорослей // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971.
14. Садчиков А. П. Фито- и бактериопланктон мезотрофного озера и его потребление зоопланктоном: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1980.
15. Семенова Л. М. О питании *Bosmina coregoni* // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 3.
16. Царенко В. М. Особенности роста *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и *Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chod при совместном культивировании // Гидробиологические исследования водоемов в юго-западной части СССР. Киев, 1982.



17. Шербак В. И., Жданова Г. А. Влияние планктонных ракообразных на размеры колоний водорослей // Биология внутренних вод: Информ. бол. Л., 1985. № 67.
18. Anderson G., Berggren H., Cronberg G., Gelin C. Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes // Hydrobiologia. 1978. Vol. 59.
19. Bergquist A. M., Carpenter S. K. Limnetic herbivory: effects on phytoplankton populations and primary production // Ecology. 1989. Vol. 67, N 5.
20. Bergquist A. M., Carpenter S. K., Latino J. C. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages // Limnol., Oceanogr. 1985. Vol. 30.
21. Brabrandt A., Faafeng B., Nilssen J. P. Can iron defecation from fish influence phytoplankton production and biomass in eutrophic lakes // Limnol., Oceanogr. 1984. Vol. 29.
22. Burns C. W. Insights into zooplankton-cyanobacteria interactions derived from enclosure studies // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21, N 3.
23. Canter H. M., Heaney S. J., Lund J. W. G. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula* // New Phytol. 1990. Vol. 114, N 2.
24. Carpenter S. R., Bergquist A. M. Experimental tests of grazing indicator based on chlorophyll *a* degradation products // Arch. Hydrobiol. 1985. Vol. 102, N 3.
25. Currie R. L. Pigments in zooplankton faeces // Nature (Lond.) 1962, Vol. 193, N 4819.
26. Daley R. J. Experimental characterization of lacustrine chlorophyll diagenesis. II. Bacterial, viral and herbivore grazing effects // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd 72.
27. De Bernardi R., Gulssani G., Pedretti E. L. The significance of blue-green algae as food for filter feeding zooplankton: experimental studies on *Daphnia* spp. fed by *Microcystis aeruginosa* // Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol. 1981. Vol. 21, Pt. 1.
28. Frey B. E., Small L. F. Recycling of metabolized iron by the marine dinoflagellate *Amphibium carterae* // J. Phycol. 1979. Vol. 15.
29. Fulton R. S. Grazing on filamentous algae by herbivorous zooplankton // Freshwater Biol. 1988. Vol. 20, N 2.
30. Hartman H. J. Feeding of *Daphnia pulex* and *Diatomus ashlandi* on mixtures of unicellular and filamentous algae // Abstracts XXII Congress SIL. Lyon, 1983.
31. Hillbricht-Ilkowska A. Trophic relations and energy flow in pelagic plankton // Pol. Ecol. stud. 1977. Vol. 3, N 1.
32. Infante A., Lett A. H. A comparison of the nutritive value of some algae for *Daphnia* in lake Washington // Abstracts XXII SIL. Lyon, 1983.
33. James M. R., Forsyth D. J. Zooplankton-phytoplankton interactions in a eutrophic lake // J. Plankton Res. 1990. Vol. 12.
34. Jeffrey S. W., Humphrey G. F. New spectro-photometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1975. Vol. 167.
35. Lampert W. Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia* // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. 1981. Bd 66, N 3.
36. Lampert W. Laboratory studies on zooplankton-cyanobacteria interactions // N. Z. J. Mar. and Freshwater Res. 1987. Vol. 21, N 3.
37. Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. Phytoplankton control by grazing zooplankton. A study on the spring clear-water phase // Limnol., Oceanogr. 1986. Vol. 31, N 3.

38. Lehman J. F., Sandgren C. D. Species specific rates of growth and grazing loss among freshwater algae // *Limnol., Oceanogr.* 1985. Vol. 30, N 1.
39. Lehman J. F., Scavia D. Microscale nutrient patches produced by zooplankton // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1982. Vol. 79, N 16.
40. Lorenzen C. J. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations // *Limnol., Oceanogr.* 1967. Vol. 12, N 2.
41. Mccauley E., Briang F. Zooplankton grazing and phytoplankton species richness: field tests of the preolition hypothesis // *Limnol., Oceanogr.* 1979. Vol. 24, N 2.
42. Merrick C. J., Ganf G. G. Effects of zooplankton grazing on phytoplankton communities in Mt Bold reservoir, south Australia, using enclosures // *Austral. J. Mar. and Freshwater Res.* 1988. Vol. 39, N 4.
43. Moustaka-Gouni M., Tsekos I. The structure and dynamics of the phytoplankton assemblage in lake Volvi, Greece. II. Phytoplankton biomass and environmental factors // *Arch. Hydrobiol.* 1989. Bd 115, H. 4.
44. Nadin-Hurley C. M., Duncan A. A comparison of daphnid gut particles with the sestonic particles present in two Tham Valley reservoir throughout 1970 and 1971 // *Freshwater Biol.* 1976. Vol. 6, N 2.
45. (Odum Ju.) Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
46. Ostrofsky M. L., Jacobs H. G., Rowan J. Evidence for the production of extracellular herbivore deterrents by *Anabaena flos-aquae* // *Freshwater Biol.* 1983. Vol. 13, N 6.
47. Parsons T. R., Strickland J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // *J. Marine Res.* 1963. Vol. 21, N 3.
48. Porter K. G. A method for the in situ study of zooplankton grazing effects on algal species composition and standing crop // *Limnol., Oceanogr.* 1972. Vol. 17, N 6.
49. Porter K. G. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton // *Science.* 1976. Vol. 192, N 4246.
50. Porter K. G. The plant-animal interface in freshwater ecosystems // *Amer. Sci.* 1977. Vol. 65, N 2.
51. Pourriot R. Food and feeding habits of Rotiferes // *Arch. Hydrobiol. Beih.* 1977. Bd 8.
52. Redfield G. W. The effect of zooplankton on phytoplankton productivity in the epilimnion of a subalpine lake // *Hydrobiologia.* 1980. Vol. 70, N 3.
53. Siersen M. E. Variable selectivity and the role of nutritional quality in food selection by a planktonic rotifer // *Oikos.* 1990. Vol. 59, N 2.
54. Starkweather P. L. Trophic relationship between the rotifer *Brachionus calyciflorus* and the blue-green algae *Anabaena flos-aquae* // *Verh. Int. Ver. theor. und angew. Limnol.* 1981. Vol. 21, part 3.
55. Vanderploeg H. A., Paffenhöfer G. A., Liebig J. R. Diatomus vs. net phytoplankton: effects of algal size and morphology on selectivity of a behaviorally flexible, omnivorous copepod // *Bull. Mar. Sci.* 1988. Vol. 43, N 3.
56. Vyhnalek V. Effect of filter-feeding zooplankton on phytoplankton in fish ponds // *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.* 1983. Bd 68.
57. Wynne D., Gophen M. Phytoplankton—zooplankton feedback effects on the food-chain // *Arch. Hydrobiol.* 1986. Bd 106, H. 2.

**В. А. Гусаков***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЙОБЕНТОСА  
ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Изучен видовой состав и распределение мейобентоса на русловых и прибрежных станциях в устье малой реки и расширенной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища в холодное время года — с октября по май. Дан список видов и приведены количественные характеристики.

На фоне довольно многочисленных исследований макрозообентоса Рыбинского водохранилища имеется всего несколько работ по мейобентосу [1, 4—6, 11, 12]. В 50-е годы Ф. Д. Мордухай-Болтовской писал, что микробентос в водохранилище развит слабо и „главную часть его составляют молодые стадии тендипедид, олигохет и водяных клещей”, а нематоды, остракоды и придонные копеподы представлены „немногими видами с невысокой численностью [11, с. 40]. В донной фауне зарастающего защищенного прибрежья „главную роль играли придонные и фитофильные рачки, в основном остракоды и кладоцеры” [12, с. 152]. В последние десять лет появились результаты исследования мейобентоса и других участков и биотопов водохранилища. А. И. Баканов [1] отмечал богатство мейобентоса данного водоема при доминировании олигохет. В. Г. Гагарин [4, 5] привел списки видов нематод и низших ракообразных, найденных летом и осенью в устьях притоков водохранилища, его прибрежной и центральной частях. По его данным, основное количество по числу видов и особей в устьевых и прибрежных участках составляли нематоды, а в центральных — личиночные стадии циклопов. В Шекснинском плесе выявлено доминирование нематод и циклопов и значительное количество полисапробных форм [6].

Существует еще ряд работ [2, 14, 15 и др.], в которых рассматриваются отдельные группы мейобентоса, но эти сведения трудно сопоставимы друг с другом из-за различий методик, времени, места сбора материалов, когда вопрос касается качествен-

ных и количественных соотношений организмов мейофауны. Зимой мейобентос вообще не исследовался.

Целью настоящей работы было выяснение видового состава мейобентоса Волжского плеса, количественной представленности отдельных групп на разных биотопах, а также динамики в холодный период года, с октября по май.

Материал собирали микробентометром „С-1” [9]. На каждой станции производили по три подъема. Для исследования брали верхний 5-сантиметровый слой грунта и такой же слой придонной воды. Пробы промывали через сачок с мельничным газом № 40. Часть из них обрабатывали в живом виде, остальные фиксировали в 4 %-ном формалине. Перед разбором проб объем каждой доводили до 100 см<sup>3</sup>. Для учета массовых групп и видов шпатель-пипеткой брали четвертую часть или половину этого объема, для остальных — весь.

В составе мейобентоса мы исследовали следующие группы: Nematoda, Oligochaeta, Tardigrada, Hydrachnellae, Cladocera, Cyclopoida, Harpacticoida, Ostracoda, Gammaridae, Chironomidae, Mollusca. Большинство из них отнесены к собственно мейобентосу, а молодь тубифицид, энхитреид и крупных наидид (из олигохет), бокоплав, личинки хирономид (за исключением родов *Stempellinella* и *Stempellina*, предкуколки которых не превышают 3 мм) и молодь моллюсков — к псевдомейобентосу.

Организмы псевдомейобентоса длиной более 3 мм не включали в состав сообщества. Все свободноживущие нематоды отнесены к собственно мейобентосу, несмотря на размеры, так как при изучении макрозообентоса даже крупные (до 6—8 мм) нематоды, как правило, не учитываются, длина взрослых самок многих видов значительно превышает размер взрослых самцов и выходит за условно принятую для разделения фаун мейо- и макробентоса границу — 3 мм.

Все организмы определяли до вида, за исключением молоди тубифицид, энхитреид и сфериид, идентифицированных только до семейства<sup>1</sup>.

Индивидуальную массу организмов находили по уравнениям зависимости массы тела от его длины, по таблицам средних масс, а крупных представителей псевдомейобентоса — взвешиванием. Для отдельных видов или групп массу всегда определяли одним и тем же неизменным способом. У самок кладоцер и копепод учитывали также массу яиц и яйцевых мешков по номограммам

---

<sup>1</sup> За консультации при определении некоторых видов автор выражает благодарность сотрудникам лаборатории биологии и систематики водных организмов ИБВВ РАН.

Л. Л. Численко [16], которая приплюсовывалась к массе самого животного.

Для выяснения доминирующих видов и форм определяли индекс плотности ( $d$ , %) по формуле, подробно рассмотренной Г. Х. Щербиной [17].

Всего исследовано 26 проб, отобранных на 4 стандартных станциях.

Материал собирали в узкой части Волжского плеса в районе впадения р. Сутки — на открытом мелководье у о. Хохотка (ст. 1) и русле р. Сутки (ст. 2) и в расширенной части: левобережной пойме р. Волги с незащищенным побережьем, расположенной в 1 км к северо-западу от северной оконечности о. Хохотка — Мишкино болото (ст. 3), и самом русле Волги — буй № 74 (ст. 4). Ст. 1 и 2 отстоят одна от другой менее чем на 100 м, ст. 3 и 4 — более чем на 1 км. На первых двух станциях с октября по май собрано по 6 проб, на остальных — по 7. В период становления льда (ноябрь, иногда декабрь) материал собрать не удалось.

Мелководные ст. 1 и 3 в начале исследований имели глубину 2 м при отметке уровня в водохранилище 101,5 м. При зимнем понижении уровня слой воды между льдом и грунтом постепенно уменьшался. На ст. 1 в марте лед сел на дно и местами произошло вмержание верхнего слоя грунта, но в то же время свободная вода просачивалась в район станции, очевидно, из-за давления массы льда на более глубоких участках. На ст. 3 лед на дно не опускался и в марте там сохранилась 5-сантиметровая прослойка воды. Грунт на прибрежных станциях состоял из песка: на ст. 1 — крупного, с незначительным количеством детритного осадка, который практически не вымывался через мельничный газ № 40, на ст. 3 всегда можно было наблюдать наилок, состоящий в основном из растительного детрита (2—3 мм толщиной), а мелкий песок почти полностью проходил через газ. По этим косвенным данным можно судить, что ст. 1 не только подвержена ветровому воздействию подобно ст. 3, но и промывается течением во время половодья и паводков, что не способствует накоплению здесь детритных частиц и мелких фракций песка.

На ст. 2 и 4 глубина была в пределах 7,3—11,7 и 10,5—12,0 м соответственно. Условия обитания на русловых глубоководных станциях не претерпевали резких изменений и были более стабильными. Грунт здесь представлен серым песчанистым илом с большим содержанием растительного и животного детрита. На ст. 4 часто попадалась мелкая галька (до 1 см) и раковины дрейссены.

Таким образом, станции расположены на трех участках, отличающихся по глубине, донным отложениям и степени воздействия внешних факторов: прибрежная зона с крупным песком и почти полным отсутствием детритных отложений (ст. 1), прибрежная зона с мелкими фракциями песка и слоем органических осадков (ст. 3), глубоководная зона с серым песчаным илом и более стабильными условиями существования фауны (ст. 2 и 4).

В результате проведенных исследований выявлен видовой состав мейобентоса изучаемых станций. Всего обнаружено 139 (113)<sup>1</sup> видов и форм (табл. 1). Список этот неполный, так как охватывает данные изучения не всего года, и в дальнейшем будет пополнен.

Таблица 1

Видовой состав и встречаемость (%) мейобентоса

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Общая
Nematoda					
<i>Paramphidelus uniformis</i> (Thorne)	—	—	—	14	4
<i>Tobrilus</i> sp. Andrassy	—	33	—	43	19
<i>T. gracilis</i> (Bastian)	17	83	71	100	69
<i>T. helveticus</i> (Hofmänner)	17	83	29	29	19
<i>T. brevisetosus</i> (W. Schneider)	17	17	14	86	35
<i>Eutobrilus grandipapillatus</i> (Brakenhoff)	—	—	—	29	8
<i>E. medius</i> (G. Schneider)	50	17	100	—	42
<i>E. nothus</i> Gagarin	50	33	71	71	58
<i>Raritobrilus steineri</i> (Micoletzky)	17	33	—	—	12
<i>R. allophysis</i> (Steiner)	17	17	57	29	31
<i>Brevitobrilus stefanski</i> (Micoletzky)	50	100	43	29	54
<i>Neotobrilus longus</i> (Leidy)	17	67	43	14	35
<i>Semitobrilus pellucidus</i> (Bastian)	17	67	14	—	23
<i>Ironus tenuicaudatus</i> de Man	33	83	14	57	46
<i>Mononchus</i> sp. (Bastian)	—	—	14	—	4
<i>M. aquaticus</i> Coetzee	—	33	14	—	12
<i>M. truncatus</i> Bastian	33	—	—	—	8
<i>M. niddensis</i> Skwarra	100	33	29	—	38
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	67	100	100	86	88
<i>Idiodorylaimus robustus</i> Gagarin	17	17	14	—	12
<i>Paradorylaimus filiformis</i> (Bastian)	—	—	—	14	4
<i>Aporcelaimellus obscurus</i> (Thorne et Schwanger)	—	17	—	—	4
<i>Mesotheristus setosus</i> (Bütschli)	67	50	100	86	77

<sup>1</sup> Здесь и далее в скобках указано количество идентифицированных видов.

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Общая
<i>Monhystera stagnalis</i> Bastian	—	50	—	43	23
<i>M. paludicola</i> de Man	—	67	29	29	31
<i>M. unispiculata</i> Gagarin	—	17	—	43	15
<i>M. lemani</i> Juget	17	—	—	—	4
<i>Prodesmodora circulata</i> (Micoletzky)	—	17	14	—	8
<i>Achromadora terricola</i> (de Man)	17	17	—	—	8
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	50	33	71	29	46
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	33	—	14	—	12
<i>Paraphanolaimus</i> sp. Micoletzky	—	17	14	—	8
<i>P. behningi</i> Micoletzky	—	50	—	—	12
<i>P. anisitsi</i> (Daday)	17	50	14	29	27
<i>Aphanolaimus viviparus</i> Plotnikoff	—	17	—	—	4
<i>A. aquaticus</i> Daday	—	33	—	14	12
<i>Paraplectonema pedunculatum</i> (Hofmänner)	—	33	14	57	27
<i>Plectus cirratus</i> Bastian	17	17	86	14	35
Olygochaeta					
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovsky)	—	50	—	14	15
<i>V. intermedia</i> (Bretscher)	17	100	57	71	62
<i>Slavina appendiculata</i> (d'Udekem)	—	—	—	14	4
<i>Nais</i> sp. O. F. Müller	—	17	—	14	8
<i>N. pseudobtusa</i> Piguet	—	17	—	—	4
<i>N. communis</i> Piguet	—	17	14	14	12
<i>Uncinaiis uncinata</i> (Oersted)	—	—	14	—	4
<i>Chaetogaster setosus</i> Baer	33	50	—	—	19
<i>Pristina bilobata</i> (Bretscher)	17	67	—	43	31
<i>P. rosea</i> (Piguet)	—	—	—	14	4
<i>Tubificidae</i> gen. sp.	17	100	43	100	65
<i>Enchytraeidae</i> gen. sp.	17	67	14	—	23
Tardigrada					
<i>Dactylobiotus selenicus</i> Bertolani	17	67	14	43	35
<i>Isohypsibius granulifer</i> Thulin	—	83	—	43	31
<i>Pseudobiotus megalonyx</i> (Thulin)	—	67	14	—	19
Hydrachnellae					
<i>Limnesia</i> sp. C. L. Koch (Nympa)	—	17	—	—	4
<i>Hygrobates</i> sp. C. L. Koch (Nympa)	—	—	14	43	15
<i>Forelia</i> sp. Haller (Nympa)	—	33	—	—	8
<i>F. variegator</i> (Koch)	—	50	—	29	19
<i>Piona</i> sp. C. L. Koch (Nympa)	17	100	14	43	42
<i>P. coccinea</i> (C. L. Koch)	—	67	—	29	19
<i>Mideopsis orbicularis</i> (O. F. Müller)	—	50	—	71	31
Cladocera					
<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars	—	67	—	86	38
<i>I. sordidus</i> (Lievén)	—	100	—	86	46

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Общая
<i>I. agilis</i> Kurz	—	100	—	86	46
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine)	—	83	—	100	46
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O. F. Müller)	—	17	—	—	4
<i>P. uncinatus</i> Baird	17	—	—	14	8
<i>Alonella nana</i> (Baird)	—	17	14	—	8
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch)	17	—	14	—	8
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller)	—	—	14	—	4
<i>Ch. gibbus</i> Sars	—	—	14	—	4
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller)	17	83	—	14	27
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler)	—	83	—	43	31
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig)	17	—	14	—	8
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars)	17	—	—	—	4
<i>Monospilus dispar</i> Sars	33	50	29	14	31
Cyclopoida					
<i>Cyclopoidae</i> gen. sp. (copepodit I—III)					
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	—	17	—	—	4
<i>Paracyclops</i> sp. Claus	—	17	—	—	4
<i>P. fimbriatus</i> (Fischer)	33	100	43	100	69
<i>P. affinis</i> (Sars)	—	—	—	14	4
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch)	—	17	—	—	4
<i>Cyclops</i> sp. O. F. Müller (copepodit IV—V)					
<i>C. strenuus</i> Fischer	—	100	86	100	73
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg	—	—	14	14	8
<i>C. vicinus</i> Uljanine	17	—	—	14	8
<i>C. vicinus</i> Uljanine	—	33	—	—	8
<i>C. scutifer</i> Sars	—	17	14	—	8
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	17	17	14	—	12
<i>A. viridis</i> (Jurine)	17	17	—	71	27
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus)	50	100	43	100	73
<i>Mesocyclops</i> sp. Sars	—	17	—	—	4
<i>M. leuckarti</i> (Claus)	17	100	29	86	58
<i>M. oithonoides</i> Sars	—	—	—	14	4
<i>M. crassus</i> (Fischer)	17	67	—	57	35
Harpacticoida					
<i>Nitocrella hibernica</i> (Brady)	17	67	71	—	38
<i>Canthocamptidae</i> gen. sp. (copepodit II—V)					
<i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine)	—	67	—	57	31
<i>Canthocamptus staphylinus</i> (Jurine)	17	83	—	100	50
<i>Paracamptus schmeili</i> (Mrazek)	—	50	50	29	31
<i>Attheyella crassa</i> (Sars)	17	100	100	100	81
<i>Moraria schmeili</i> Van Douwe	17	83	100	14	54
Ostracoda					
<i>Ilyocypris gibba</i> (Ramdohr)	—	17	—	—	4
<i>Isocypris priomena</i> G. W. Müller	—	—	—	29	8
<i>Cypridopsis vidua</i> (O. F. Müller)	—	17	—	—	4



Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Общая
<i>Cyclocypris ovum</i> (Jurine)	—	—	—	14	4
<i>C. globosa</i> (Sars)	—	—	—	14	4
<i>Cypris ophthalmica</i> (Jurine)	17	100	—	100	54
<i>C. curvifurcata</i> (Klie)	—	33	—	14	12
<i>Physocypris fadeevi</i> Dubowsky	—	33	—	14	12
<i>Candona</i> sp. Baird (juv.)	—	67	—	71	35
<i>C. pratensis</i> Hartwig	—	17	—	—	4
<i>C. candida</i> (O. F. Müller)	—	67	—	86	38
<i>C. protzi</i> Hartwig	—	—	—	29	8
<i>C. caudata</i> Kaufmann	—	17	—	—	4
<i>Candona</i> gr. <i>fabaeformis</i> (Fischer) (juv.)	—	—	—	14	4
<i>Darwinula stevensoni</i> Brady et Robertson	—	100	—	86	46
<i>Cytherissa lacustris</i> Sars	33	83	14	100	58
<i>Limnocythere sancti-patricii</i> Brady et Robertson	—	17	—	—	4
Gammaridae					
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing)	17	—	14	—	8
Chironomidae					
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries)	—	—	—	14	4
<i>Procladius choreus</i> Meigen	—	17	—	—	4
<i>P. ferrugineus</i> Kieffer	—	83	—	43	31
<i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer)	—	17	—	—	4
<i>Eukiefferiella tshernovskii</i> Pankratova	—	—	—	14	4
<i>Orthocladius</i> gr. <i>saxicola</i> Kieffer	—	—	14	—	4
<i>Stempellinella minor</i> (Edwards)	—	17	—	—	4
<i>Stempellina almi</i> Brundin	—	17	—	29	12
<i>Tanytarsus</i> sp. Van der Wulp	17	—	—	—	4
<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> (Walker)	100	83	100	86	92
<i>Micropsectra</i> gr. <i>praecox</i> (Meigen)	—	50	—	71	31
<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> (Kieffer)	—	—	29	—	8
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (Fabricius)	—	67	14	—	19
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards)	—	33	—	—	8
<i>Leptochironomus tener</i> (Kieffer)	17	67	14	71	42
<i>Parachironomus</i> gr. <i>pararostratus</i> Harnisch	17	17	—	14	12
<i>Limnochironomus</i> gr. <i>nervosus</i> (Staeger)	—	17	—	—	4
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	—	100	100	86	73
<i>P. scalaenum</i> (Schränk)	17	33	57	—	27
Mollusca					
<i>Pisidiidae</i> gen. sp.	—	100	57	100	65
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	—	—	—	14	4
<i>Valvata</i> sp. O. F. Müller	—	17	—	29	12

**Nematoda** — наиболее богатая видами группа для всех станций (табл. 2). Многие виды редки и малочисленны, поэтому они

Видовая представленность групп мейобентоса

Группа	Количество выявленных форм (видов)				
	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Для группы
Nematoda	22(22)	30(28)	24(22)	22(21)	38(35)
Olygochaeta	4(2)	9(6)	5(3)	8(6)	12(9)
Tardigrada	1(1)	3(3)	2(2)	2(2)	3(3)
Hydrachnellae	1(0)	6(3)	2(0)	5(3)	7(3)
Cladocera	6(6)	9(9)	6(6)	8(8)	15(15)
Cyclopoida	8(7)	14(10)	8(6)	11(9)	18(14)
Harpacticoida	4(4)	6(5)	4(4)	5(4)	6(5)
Ostracoda	2(2)	12(11)	1(1)	11(9)	17(15)
Gammaridae	1(1)	—	1(1)	—	1(1)
Chironomidae	5(1)	14(10)	7(4)	9(6)	19(12)
Mollusca	—	2(0)	1(0)	3(1)	3(1)
Всего	54(46)	105(85)	61(49)	84(69)	139(113)

не вносили существенного вклада в общие количественные показатели. Из большого числа видов нематод только некоторые попадались почти во всех пробах (см. табл. 1). Это прежде всего космополитичные *Dorylaimus stagnalis* и *Mesotheristus setosus*, нередки *Tobrilus gracilis*, *Eutobrilus nothus* и *Brevitobrilus stefanski*. Многие представители группы обнаружены преимущественно только на той или иной станции, но говорить о приуроченности их к данным участкам пока рано.

По численности круглые черви, бесспорно, лидировали среди других групп на песчаных грунтах (ст. 1, 3) и уступали только циклопам и их копеподам на глубоководных станциях (2 и 4) (табл. 3). По средним абсолютным значениям численности и биомассы трудно судить о предпочтении нематодами тех или иных мест обитания, так как и минимумы (ст. 1, 4) и максимумы (ст. 2, 3) их количества приходились на совершенно различные биотопы. Отдельные представители группы могут оставаться жизнеспособными и в условиях подледного осушения. Об этом свидетельствует находка живых особей *Mononchus niddensis* и *Dorylaimus stagnalis* в марте на ст. 1.

В целом для группы на всех станциях к началу зимы было характерно снижение численности, а на прибрежных участках и значительное обеднение видового состава и возрастание этих показателей весной.

**Oligochaeta.** На мелководных станциях малочетинковые черви были малочисленны (табл. 1, 3). Основная масса их была приурочена к руслам, где ведущую роль играла молодь тубифицид.

Средняя за изученный период численность (над чертой, тыс. экз./м<sup>2</sup>)  
и биомасса (под чертой, г/м<sup>2</sup>) мейобентоса

Группа	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4
Nematoda	<u>22,7</u> 0,05	<u>50,0</u> 0,22	<u>55,4</u> 0,14	<u>20,1</u> 0,05
Olygochaeta	<u>0,4</u> 0	<u>13,1</u> 0,28	<u>1,0</u> 0,02	<u>1,0</u> 0,22
Tardigrada	<u>0,1</u> 0	<u>3,4</u> 0,01	<u>0,3</u> 0	<u>0,5</u> 0
Hydrachnellae	<u>0,1</u> 0,02	<u>2,6</u> 0,64	<u>0,2</u> 0,01	<u>1,4</u> 0,45
Cladocera	<u>1,1</u> 0,03	<u>31,4</u> 1,24	<u>0,9</u> 0,02	<u>9,7</u> 0,34
Cyclopoida	<u>1,8</u> 0,08	<u>143,2</u> 5,50	<u>2,3</u> 0,09	<u>44,4</u> 1,75
Haracticoida	<u>0,7</u> 0,01	<u>10,3</u> 0,15	<u>4,7</u> 0,05	<u>12,0</u> 0,15
Ostracoda	<u>0,3</u> 0	<u>42,6</u> 0,70	<u>0,1</u> 0	<u>15,9</u> 0,50
Gammaridae	<u>0,1</u> 0,02	—	<u>0,1</u> 0,02	—
Chironomidae	<u>4,1</u> 0,27	<u>10,4</u> 0,90	<u>16,3</u> 1,17	<u>3,1</u> 0,28
Mollusca	—	<u>2,2</u> 2,08	<u>0,3</u> 0,11	<u>3,5</u> 3,93
Всего	<u>31,4</u> 0,48	<u>309,2</u> 11,72	<u>81,6</u> 1,63	<u>111,6</u> 7,67

Из наидид часто встречался только один вид — *Vejdovskyella intermedia*. Данные по олигохетам несколько занижены в результате автотомии червей.

Tardigrada. Три обнаруженных вида тихоходок имели небольшую численность и малую биомассу, что в большинстве случаев ставит группу на последнее место в сообществах (табл. 1, 3). На прибрежных станциях встречены только единичные особи в нескольких пробах.

**Hydrachnellae.** Находки клещей, как и тихоходок, относятся в основном к русловым станциям, где группа составляла в некоторых весенних пробах 10—12 % (1,0—1,3 г/м<sup>2</sup>) общей биомассы при незначительной численности. Зимой этот показатель обычно в 2—3 раза ниже. Ведущее место в группе занимали нимфы *Piona* sp. и взрослые особи *Mideopsis orbicularis* (см. табл. 1).

**Cladocera.** Данная группа также была бедна на мелководных участках, а зимой вообще отсутствовала (см. табл. 1—3). Отдельные особи, встречавшиеся в прибрежье осенью, к зиме заканчивали свой жизненный цикл или мигрировали в более глубокие места. Обеднение фауны донных кладоцер в подледный период наблюдалось и на русловых станциях, но здесь четко выделялась группа пелобионтов (макротрициды, хидориды *Alona quadrangularis* и *Leydigia leydigi*), которая неизменно присутствовала в пробах в зимнее время. Только в октябре и на русловых участках кладоцеры являлись одним из ведущих компонентов мейобентоса.

**Cyclopoidea** — богатая видами и формами группа (см. табл. 1, 2). На прибрежных станциях количество циклопов было невелико. На русловых участках, особенно на ст. 2, они значительно превосходили по биомассе (когда невелико количество моллюсков) все другие группы (см. табл. 3). Основу численности рачков (нередко до 80 %) составляли диапаузирующие копеподиты IV—V стадий *Cyclops* sp., *Diacyclops bicuspidatus* и *Mesocyclops leuckarti*, с преобладанием первых. Копеподиты рода *Cyclops* до вида не определялись, но, исходя из данных по планктону водохранилища [10, 13 и др.], можно предположить, что они принадлежали к *C. kolensis* и *C. vicinus*. Постоянно на русловых станциях присутствовали немногочисленные взрослые особи *Paracyclops fimbriatus*.

**Harpacticoida.** На мелководье у о. Хохотка (ст. 1) эта группа была представлена бедно (табл. 1). На остальных станциях гарпактициды — постоянные участники сообщества (во многом благодаря виду *Attheyella crassa*), но доля их в общей численности редко превышала 10 %. На русловых станциях постоянно встречался крупный холодолюбивый вид *Canthocamptus staphylinus*.

**Ostracoda.** Почти все представители ракушковых рачков отмечались на глубоководных станциях (табл. 1, 2). Численность и биомасса этой богатой видами группы возрастала к весне. Ведущую роль по численности играл *Cypria ophthalmica*. Практически во всех пробах вместе со взрослыми находилась и молодь этого вида. Высока была также доля видов *Darwinula stevensoni*, *Cytherissa lacustris*, *Candona candida*, молоди рода *Candona* (см. табл. 3).

Gammaridae. На исследуемых прибрежных участках были малочисленны. Найдены отдельные особи *Gmelinoides fasciatus*.

Chironomidae. Только два вида хирономид *Cladotanytarsus gr. mancus* и *Polypedilum bicrenatum* встречались постоянно, причем первый — на всех станциях (табл. 1). На прибрежных участках он играл ведущую роль в показателях биомассы мейобентоса. На ст. 1 во время подледного осушения проба состояла почти исключительно из личинок *Cl. gr. mancus*.

Интересно отметить, что максимумы и минимумы показателей средней численности и биомассы хирономид, как и нематод, приходились на совершенно различные биотопы (табл. 3).

Mollusca. Группа была представлена в основном молодью пизидий, не определявшейся до вида. На ст. 1 за весь период не найдена ни одна особь (табл. 1). Благодаря наличию тяжелой раковины моллюски, несмотря на невысокую численность, часто превосходили по биомассе все другие доминирующие группы сообщества и определяли общую биомассу, что особенно хорошо видно на примере ст. 4 (см. табл. 3).

Итак, на всех станциях, представляющих собой своеобразные биотопы, состав и количественные показатели отдельных видов и групп мейобентоса различались, поэтому сообщество на каждой рассмотрено в отдельности.

Ст. 1. За весь период на данном участке обнаружено 54 (46) видов и форм мейофауны. Более широко представлены круглые черви — 22 вида, которые совместно с личинками хирономид преобладали здесь и по количественным показателям (см. табл. 2, 3). Причем, если нематоды бесспорно доминировали по численности, то хирономиды — по биомассе, так как средняя индивидуальная масса у последних гораздо выше (рис. 1 а, б). Ранжирование мейобентоса по величине индекса плотности показывает наличие на ст. 1 доминанта — хирономиды *Cladotanytarsus gr. mancus* и субдоминанта — хищной нематоды *Mononchus niddensis* (рис. 2 а). Личинки *Cladotanytarsus gr. mancus* составляли 95—100 % общей численности всех хирономид, которая в среднем превышала 4 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Детритофаг — собиратель *Cladotanytarsus gr. mancus* приспособлен к трофическим условиям ст. 1, к тому же он успешно переносит подледное осушение и частичное промерзание грунта [17]. Так, в марте после оттаивания в пробе были обнаружены живые личинки (2,5 тыс. экз/м<sup>2</sup>), что составило 70 % общей численности всех организмов и 77 % (0,1 г/м<sup>2</sup>) общей биомассы.

Относительно крупная нематода *Mononchus niddensis* может поедать не только других животных, но и мелких представителей своей группы [7], что при небольшой плотности фауны на ст. 1 вполне вероятно. Средняя численность вида за изученный период

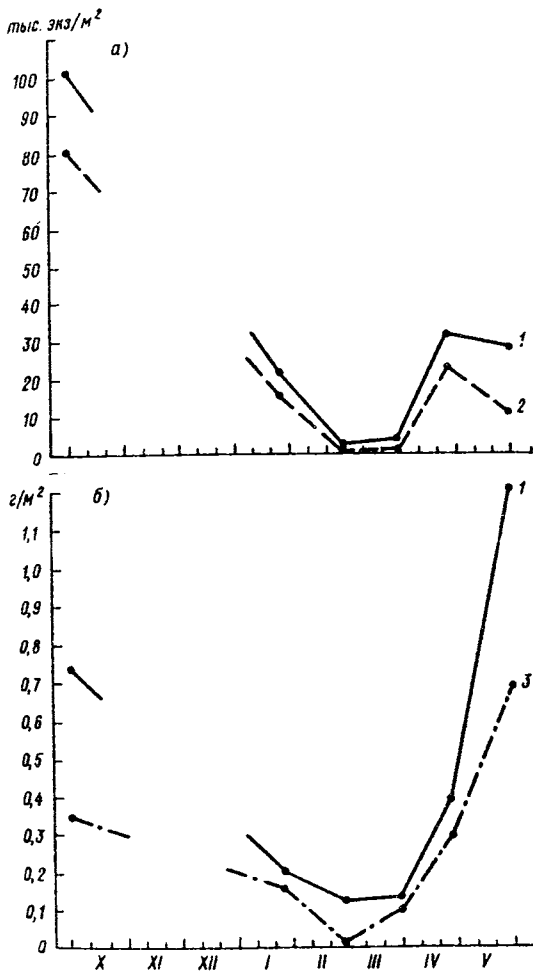


Рис. 1. Динамика численности (а) и биомассы (б) общего мейобентоса (1), нематод (2) и хирономид (3) на ст. 1.

была невысокой — чуть более 3 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Вид, очевидно, способен выживать и при отсутствии воды подо льдом: в марте найдена одна живая особь. Две другие нематоды — *Eutobrilus nothus* и *Mesotheristus setosus*, которые по величине индекса плотности занимали 3-е и 4-е места соответственно, по-видимому, не могут переносить осушения и промораживания и в феврале—марте при минимальных глубинах (0,1 и 0 м) в пробах отсутствовали. В эти месяцы обнаружено всего 6 видов и форм мейобентоса: *Cladotanytarsus gr. mancus* и *Mononchus niddensis*, взрослый са-

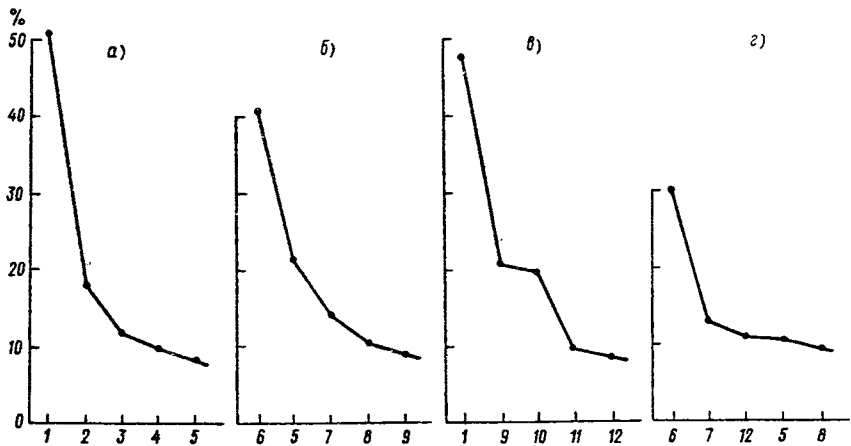


Рис. 2. Распределение фауны на станциях 1 (а), 2 (б), 3 (в), 4 (з) по величине индекса плотности (%).

По оси абсцисс — виды и формы: 1 — *Cladotanytarsus gr. mancus*, 2 — *Mononchus niddensis*, 3 — *Eutobrilus nothus*, 4 — *Mesotheristus setosus*, 5 — *Diacyclops bicuspidatus*, 6 — *Cyclops* sp. (copepodit IV—V), 7 — *Cypria ophthalmica*, 8 — *Mesocyclops leuckarti* (copepodit IV—V), 9 — *Dorylaimus stagnalis*, 10 — *Polypedilum bicrenatum*, 11 — *Eutobrilus medius*, 12 — *Attheyella crassa*.

мец *Acanthocyclops vernalis*, молодой бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, самка *Diacyclops bicuspidatus* с яйцевыми мешками (очевидно, занесена к месту сбора с просочившейся водой) и нематода *Dorylaimus stagnalis*. Остальные группы встречались на ст. 1 во время высокого уровня — в октябре, апреле, мае (глубина 2—2,3 м). Из них клadoцеры в октябре составили 6 % (6 тыс. экз/м<sup>2</sup>) общей численности и 22 % (0,2 г/м<sup>2</sup>) общей биомассы, а циклопы — в мае — 19 % (5,2 тыс. экз/м<sup>2</sup>) и 26 % (0,3 г/м<sup>2</sup>) соответственно. Доля других групп незначительна. Моллюски здесь отсутствовали. В целом для ст. 1 в связи с падением уровня воды от октября к февралю—марту характерно резкое снижение видового разнообразия (с 34(31) вида и формы до 4 (3)), а также численности и биомассы мейобентоса (рис. 1 а, б).

Ст. 2. Здесь отмечено 105 (85) видов и форм. Наиболее широко, подобно ст. 1, представлена группа круглых червей — 30 (28). Однако на ст. 2 выделены и такие группы как циклопы — 14 (10), хирономиды — 14 (10), ракушковые рачки — 12 (11) (см. табл. 2). Максимальное число (60 (50)) видов и форм зарегистрировано в январе, минимальное — (48 (42)) — в феврале.

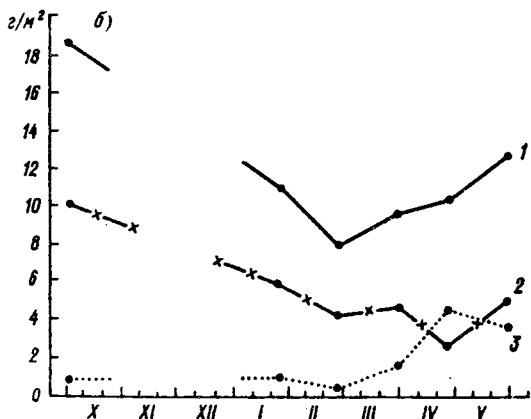
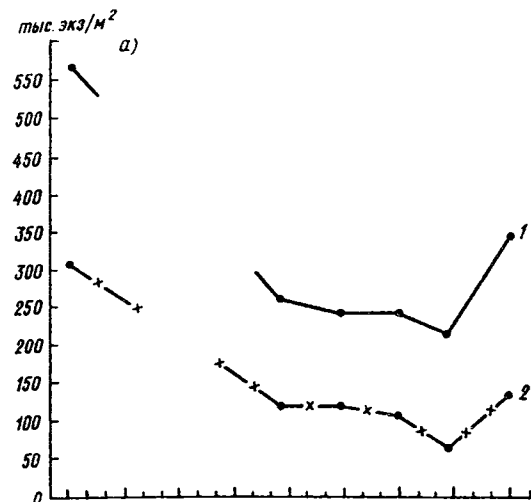


Рис. 3. Динамика численности (а) и биомассы (б) общего мейобентоса (1), циклопов (2) и моллюсков (3) на ст. 2.

Динамика общей численности и биомассы мейобентоса на данной станции определялась циклопами (рис. 3 а, б). На их долю в среднем приходилась почти половина количества всех организмов (см. табл. 3). Только в апреле они уступали по биомассе моллюскам (рис. 3 б). Построение кривой доминирования по величине индекса плотности показывает, что основная масса циклопов — это диапаузирующие копеподиты IV—V стадий *Cyclops* sp., *Diacyclops bicuspидatus* и *Mesocyclops leuckarti* (рис. 2 б). Пер-



вые в среднем составляли около 60 %, вторые — 20 %, а третьи — 10 % численности всей группы. Среди копеподитов *Diacyclops bicuspidatus* почти постоянно, кроме февраля, присутствовали отдельные половозрелые особи, в основном самки. Ранней весной численность копеподитов на станции снизилась более чем в 2 раза, но в мае — снова возросла до уровня зимнего периода, за исключением особей *Mesocyclops leuckarti*. Здесь нужны дальнейшие исследования, в том числе и точная видовая диагностика копеподитов рода *Cyclops*.

Из остальных групп мейофауны на ст. 2 значительную роль в сообществе играли моллюски, остракоды и ветвистоусые. Биомасса моллюсков, в основном — пизидиид, к весне возросла и в апреле во время максимума составила 4,6 г/м<sup>2</sup> при численности 5 тыс. экз/м<sup>2</sup> (рис. 3 б). К этому же времени увеличилось количество ракушковых рачков, в мае оно достигло 84 тыс. экз/м<sup>2</sup> (25 % всех организмов) и 1,1 г/м<sup>2</sup> (9 %). Самый массовый вид остракод — *Cypria ophthalmica* во всех случаях превосходил половину общей численности группы. Кладоцеры, как и на предыдущей станции, были наиболее обильны в октябре — 112 тыс. экз/м<sup>2</sup> (20 % общего мейобентоса) и 4,3 г/м<sup>2</sup> (23 %). Среди них преобладали виды рода *Ilyocryptus*, *Macrotrix laticornis*, *Alona quadrangularis*, *Leydigia leydigi* (см. табл. 1). Таким образом, мейофауна на ст. 2 была разнообразной и количественно богатой весь зимний период.

Ст. 3. Обнаружено 61 (49) видов и форм мейобентоса. Максимум (29 (27)) и минимум (15 (11)) видовой представленности приходился, подобно ст. 1, на октябрь и февраль соответственно. Наиболее разнообразными были нематоды (см. табл. 2).

Динамику общей численности здесь так же, как и на ст. 1, определяли круглые черви, а динамику биомассы — хирономиды (рис. 4 а, б). По величине индекса плотности доминировали личинки *Cladotanytarsus gr. mancus* (65 % численности хирономид) (рис. 2 в). Один из субдоминантов — представитель хирономид *Polypedilum bicrenatum* (10 % численности) с подобным лидирующему виду типом питания [17], второй — крупная нематода *Dorylaimus stagnalis* (45 % численности нематод), в отличие от хищной *Mononchus niddensis*, преобладающей на ст. 1, имеет более широкий спектр питания и является полифагом [3].

Общая структура сообщества мейобентоса, как следствие доминирования в обоих случаях круглых червей и хирономид, на ст. 3 и 1 сходны. Среди других групп только гарпактициды на ст. 3 имели значительно большую численность, чем на ст. 1 (см. табл. 3). Максимальное их количество отмечалось в первые 2 мес

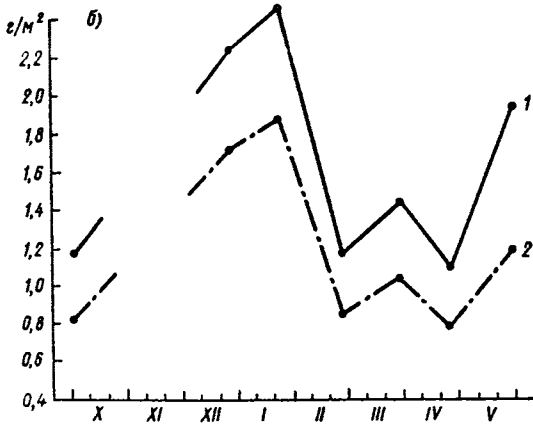
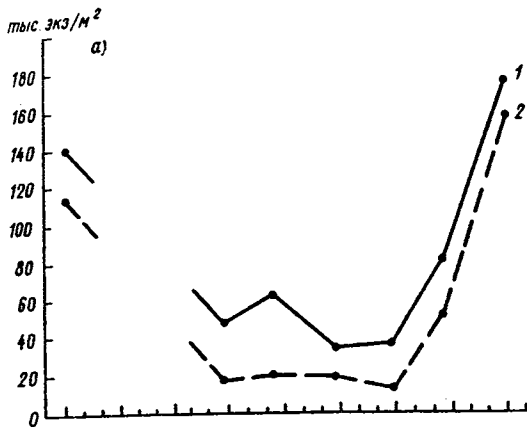


Рис. 4. Динамика численности и биомассы общего мейобентоса, нематод и хирономид на ст. 3.

Условные обозначения см. рис. 1.

зимы — 8—9,5 тыс. экз/м<sup>2</sup> (16—17 % общего) и около 0,1 г/м<sup>2</sup> (3—4 %). В большинстве случаев свыше 50 % численности всех гарпактицид приходилось на эвритермный вид *Attheyella crassa*, индекс плотности которого близок к 10 % (рис. 2 в). Почти постоянно (кроме февраля) присутствовали копеподиты IV—V стадий *Cyclops* sp. В общей численности мейобентоса они не играли существенной роли: их количество не превышало 2,5 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 5 % общего, но во многих пробах *Cyclops* sp. составляли более половины всех циклопов. Как и на ст. 1, здесь была одна находка бокоплава *Gmelinoides fasciatus*. В целом на ст. 3, по срав-

нению с первой, наблюдалась некоторая перегруппировка доминирующих видов и возрастание встречаемости и количественной представленности многих компонентов мейобентоса, что и определяло в конечном результате увеличение общей численности и биомассы здесь в 2,5—3,5 раза (см. табл. 3).

Ст. 4. За исследованный период отмечено 84(69) видов и форм мейобентоса с преобладанием нематод (22(21)), циклопов (11(9)) и остракод (11(9)) (табл. 2). Максимальное число видов и форм зарегистрировано в апреле (48 (40)), минимальное — в декабре (32(22)).

Условия обитания на ст. 4 (русло Волги) сходны с таковыми на ст. 2 (русло Сутки), однако имеются различия в состоянии фауны мейобентоса. Численность циклопов на ст. 4 в большинстве случаев, как и на ст. 2, являлась определяющей, но в общей биомассе основную роль играли не они, а моллюски—пизидиды, количество которых составляло в отдельные месяцы 4,4—5,5 тыс. экз/м<sup>2</sup> (рис. 5 а, б). На этом участке возросла доля олигохет, главным образом, за счет молодежи тубифицид, максимум которых отмечался в январе (20 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 0,6 г/м<sup>2</sup>), и гарпактицид.

Увеличение относительной роли отдельных групп в сообществе на ст. 4 отражается на характере кривой доминирования; она становится более пологой (рис. 2 г). Копеподиты IV—V стадий *Cyclops* sp. и здесь занимали ведущее место, но величина их индекса плотности значительно меньше, чем на ст. 2. Доминирование циклопов, среди которых в среднем половину составляли копеподиты *Cyclops* sp., 20 % — *Diacyclops bicuspi datus* и 15 % — *Mesocyclops leuckarti*, прослеживалось только до весны и уменьшалось с окончанием зимней диапаузы (рис. 5 а). Тогда возросла в сообществе доля остракод и гарпактицид (до 22 и 32 % соответственно). У ракушковых рачков, как и на ст. 2, доминировал *Cypria ophthalmica*. В мае численность вида была максимальной — 90 % (14,5 тыс. экз/м<sup>2</sup>), биомасса — 60 % (0,2 г/м<sup>2</sup>) от общего количества остракод, и он по величине индекса плотности занимал 2-е место (рис. 2 г). Среди гарпактицид, наибольшее количество которых наблюдалось также в мае, преобладал рачок *Attheyella crassa*. Его показатели в этом месяце были равны 70 % (16 тыс. экз/м<sup>2</sup>) по численности и почти 50 % (0,15 г/м<sup>2</sup>) по биомассе от всех представителей данной группы.

Таким образом, мейобентос на ст. 4 был значительно богаче, чем на прибрежных, и уступал им только в количественных показателях таких групп, как нематоды и хирономиды. Однако сообщество на русле р. Волги оказалось беднее, чем на русле

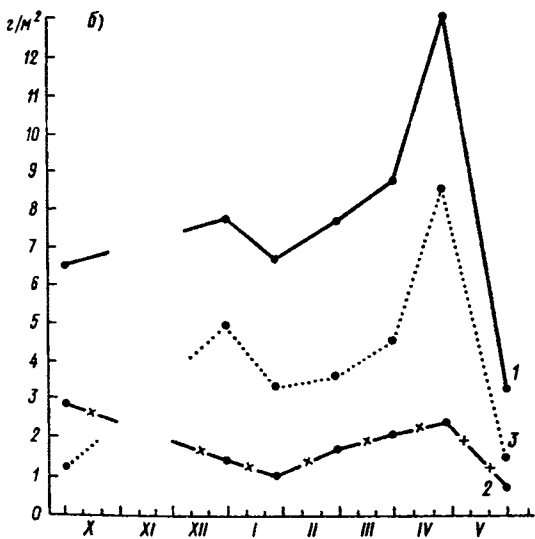
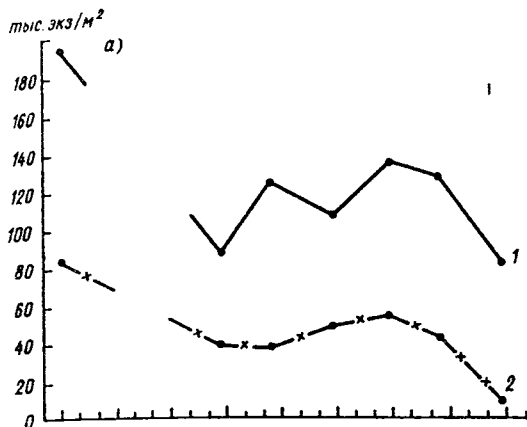


Рис. 5. Динамика численности и биомассы общего мейобентоса, циклопов и моллюсков на ст. 4. Условные обозначения см. рис. 3.

р. Сутки, по всем группам за исключением гарпактицид и моллюсков (табл. 3). На изучаемых участках соотношение молодых стадий макрозообентоса (псевдомейобентоса) и организмов собственно мейобентоса во многом зависело (по численности и по биомассе) от того, к какому из этих подразделений относились организмы лидирующей группы. По количеству особей собственно

мейобентос в подавляющем большинстве случаев преобладал и нередко превышал 80—90 % общей доли. По биомассе же он превосходил псевдомейобентос только на ст. 2 (кроме апреля) и в отдельных пробах на ст. 1, 4, уступая из-за доминирования хириноид и моллюсков в остальных случаях.

Резюмируя все вышесказанное, отметим, что наиболее богатой видами с самыми высокими показателями численности и биомассы подавляющего большинства групп мейофауны была ст. 2. Такое превосходство вряд ли можно объяснить только относительно стабильными условиями существования на русле. Возможно, причина богатства сообщества в более разнообразных условиях среды и высокой трофической обеспеченности. Ст. 2 находится на границе эстуария, образованного на месте затопленных русел рек Сутки, Шумаровки и Ильди (последние два впадают в первую выше станции), и обширной зоны затопления на месте русла Волги. Все три реки протекают в районе сельскохозяйственной деятельности человека. С поверхностным стоком в них поступают удобрения и органика с ферм. К сожалению, специального изучения наличия и содержания основных биогенных элементов и аллохтонного органического вещества на исследуемых станциях не проводилось, но, по данным Е. А. Курашова для Ладожского озера [8], в зонах повышенного антропогенного воздействия высокая доля диапаузирующих копеподитов планктонных *Cyclopoidea*. Вероятно, высокая численность копеподитов на ст. 2 служит косвенным подтверждением биогенного загрязнения этого участка. Ст. 4, расположенная на русле Волги гораздо дальше от мест возможного поступления в водохранилище биогенов, менее богата как копеподитами, так и мейобентосом в целом.

Что касается прибрежных ст. 1 и 3, то первая — самая бедная по сравнению с другими по всем показателям (см. табл. 2, 3). Очевидно, это является следствием самых неблагоприятных условий. Зимнее понижение уровня воды вплоть до полного осушения лишает возможности большинство видов нормально существовать на этом участке побережья и, если к этому времени у них не заканчивается жизненный цикл и не наступает период зимней диапаузы, они, по-видимому, перемещаются в более глубоководные участки. Кроме того, бедность промытого крупного песка органическим веществом не способствует массовому развитию гидробионтов, что упрощает пищевые цепи и ведет к общему обеднению фауны. На ст. 3 фауна в подледный период была разнообразнее, так как осушения здесь не происходило. Это в ком-

плексе с довольно хорошими трофическими условиями для детритофагов привело к увеличению количественной представленности как отдельных групп, так и мейобентоса в целом на этом прибрежном участке.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Баканов А. И. О мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 53.
2. Гагарин В. Г. К фауне нематод прибрежья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верховолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
3. Гагарин В. Г. Пресноводные нематоды европейской части СССР. Л., 1981.
4. Гагарин В. Г. Мейобентос Рыбинского водохранилища и его притоков // Фауна и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1986. с. 30—47. Деп. в ВИНИТИ. 14.01.86, № 306—В.
5. Гагарин В. Г. Некоторые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1986. № 71.
6. Гагарин В. Г. Мейобентос Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.
7. Кирьянса Е. С. Свободноживущие круглые черви (*Nematoda errantia*) // Жизнь пресных вод. М.; Л., 1949. Т. 2.
8. Курашов Е. А. Оценка современного состояния и роли мейобентоса в донных сообществах Ладожского озера: Автореф. дис...канд. биол. наук. Л., 1989.
9. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
10. Монаков А. В. Зоопланктон Волжского устьевого участка Рыбинского водохранилища за период 1947—1954 гг. // Тр. биол. ст. „Борок”. М.; Л., 1958. Вып. 3.
11. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. „Борок”. М.; Л., 1955. Вып. 2.
12. Мордухай-Болтовской Ф. Д., Мордухай-Болтовская Э. Д., Яновская Г. Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. „Борок”. М.; Л., 1958. Вып. 3.
13. Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
14. Семенова Л. М. Обзор фауны остракод (п/кл. *Ostracoda*) водохранилищ Верхней Волги // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989.
15. Тузовский П. В. Водяные клещи (*Hydrachnellae, Acariformes*) Рыбинского водохранилища: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1972.
16. Численко Л. Л. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела. Л., 1968.
17. Щербина Г. Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Наст. кн.

**И. А. Скальская**

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

## **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ЗООПЕРИФИТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Рассмотрено современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища в связи с влиянием аварийных стоков г. Череповца. Отрицательное воздействие стоков прослеживалось на биотопах северо-восточной части водоема и не распространялось на юго-запад, где структура зооперифитона сохраняла типичные естественные черты. Токсические стоки привели к снижению воспроизводства численности многих гидробионтов, в том числе и дрейссены. В настоящее время происходит восстановление биоты водоема.

Мейо- и макрозооперифитон Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища подробно изучался в последние годы в связи с влиянием на биоту городских стоков [2, 3].

В 1987 г. в период аварии на Череповецком металлургическом комбинате воздействию стоков подвергались не только участки, прилегающие к зоне выброса, но и обширная акватория ниже города. В последующий период благодаря проточности разрушенные биологические структуры восстанавливались, но последствия аварии для всего водоема пока не оценены. С этой целью в июле 1990 г. были проведены сборы зооперифитона по всему водохранилищу на 22 станциях как с естественных (с коряг, веток кустарников, затонувших деревьев, затопленных древен), так и с установленных в некоторых точках искусственных древесных субстратов. Всего собрано 11 качественных и 44 количественные пробы. При анализе полученных материалов учитывали длительность пребывания субстратов в воде.

Исследовали однолетние сообщества на свежезатопленных субстратах; двух-, трехлетние в зоне возможного осушения; многолетние, сформированные на субстратах, находившихся в зоне постоянного затопления. В наших сборах преобладали материалы первого и второго вариантов.

Раздельно рассматривали станции северо-восточной (Южок, Кабачино, Острова, Суда, Ваганиха, Любец, Ольхово, Хвощевик,

Согожа, Крестцы, Ухра) и юго-западной (Борок, реки — Сить, Себла, Лама, Сыроверка, Черная, Малиновские ручьи № 1, 2, 3, Кесьма, Молога) частей водохранилища. Станции восточной (Шекснинской) части находятся в зоне интенсивного антропогенного воздействия, западная (Моложская) часть менее подвержена такому влиянию и в целом сохраняет черты естественного режима.

Для характеристики сообществ использованы индекс видового разнообразия Кабэ [4] и процентное соотношение биомассы и численности доминантов разного ранга для каждой станции в отдельности. Исследована также структура популяций дрейссены на различных субстратах.

Северо-восточное побережье. Зооперифитон станции Южок — самой северной точки отбора проб, расположенной выше г. Череповца, представлен всеми основными группами беспозвоночных: личинками хирономид, наидидами, дрейссеной. Оценка видового разнообразия с помощью индекса Кабэ показала его высокое значение (см. таблицу). В целом зооперифитон характеризовался полидоминантностью по численности, но высоким уровнем монодоминантности по биомассе за счет дрейссены, что характерно для большинства природных биотопов водохранилища. Популяция моллюсков была представлена особями размером от 8,0 до 20 мм при среднем размере 15,4. Молодь моллюсков обнаружена лишь единичными экземплярами. Около 75 % численности беспозвоночных приходилось на долю личинок хирономид и наидид, в общую биомассу их вклад незначителен — всего лишь 0,2 %. Сюда входили виды, распространенные по всему водохранилищу, прежде всего личинки хирономид — *Glyptotendipes glaucus* Mg., *Endochironomus albipennis* Mg., *Parachironomus arcuatus* Goetgh, *Cricotopus gr. silvestris* E., *Cricotopus bicinctus* Mg., наидиды — *Nais barbata* Müll., *N. variabilis* Pig., *N. bretscheri* Mich.

Материалы по зооперифитону в черте г. Череповца (ст. Острова) собраны с искусственных субстратов, что позволяет сравнить их с аналогичными данными, полученными в период аварии на промузле в 1987 г. Здесь в июле и сентябре численность гидробионтов составляла 34,5—45,1 тыс. экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 3,2—4,4 г/м<sup>2</sup>, что в 4—5 раз ниже, чем в год аварии [3]. На долю олигохет приходилось 77,6—86,5 % численности, т. е. зооперифитон сохранял прежний структурно-таксономический тип — наидидный, но стали появляться мшанки. Этот участок все еще находился под влиянием стоков, содержащих органические вещества, но, вероятно, их количество уменьшилось, что свидетельствует об улучшении обстановки в этом районе.



Индекс видового разнообразия Кабэ и количественная

Станция	Индекс Кабэ	Общая численность, тыс. экз/м <sup>2</sup>	Общая биомасса, г/м <sup>2</sup>	Доминанты
<b>Северо-восточное</b>				
Южок	23,45	21,4	1617,2	<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.
Острова	23,16	45,1	4,4	<i>Nais barbata</i>
Р. Суда	20,13	77,7	10,6	<i>Sida crystallina</i> (O. F. Mull.)
Любец	12,65	4,4	6,2	Мшанки
Ольхово	18,17	79,9	12,4	Губки
Хвощевик	18,39	18,8	20,6	Мшанки
Р. Согожа	19,33	11,7	7,5	"
Крестцы	14,38	3,6	177,8	<i>Dreissena polymorpha</i>
Р. Ухра	24,29	11,9	9,8	<i>Heptagenia flava</i> (Rost.)
<b>Юго-западное</b>				
Р. Молога	15,45	7,9	2,2	Хирономиды
Р. Кесьма	19,26	48,4	14,9	<i>Dreissena polymorpha</i>
Р. Сыроверка	24,25	137,6	146,7	То же
Р. Черная	15,5	28,2	2903,1	Губки
Р. Лама	13,08	1373,2	4905,2	<i>Dreissena polymorpha</i>
<b>Малиновский ручей</b>				
№ 1	30,2	61,7	2731,0	То же
№ 2	23,32	81,8	368,8	Мшанки
№ 3	14,15	124,7	50,0	<i>Dreissena polymorpha</i>
Р. Сить	19,15	99,0	171,0	То же

Еще более значительные изменения в восстановлении разрушенных структур отмечены в районе ст. Ваганиха. В составе зооперифитона, кроме хирономид и наидид, появились, хотя и немногочисленные, личинки ручейников родов *Athripsodes*, *Mystacides*, *Orthotrichia* и поденок *Baetis vernus* (Curt.), *Ephemerella ignita* (Poda), байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* Stebbing; численность последнего составила 124 экз/м<sup>2</sup>,

характеристика зооперифитона Рыбинского водохранилища

Биомасса, % общей	Числен- ность, % общей	Субдоминанты	Биомасса, % общей	Числен- ность, % общей
прибрежье				
99,8	23,9	Хирономиды	0,2	40,0
		Наидиды	0,02	35,1
30,4	81,9	Мшанки	36,3	—
48,4	37,4	<i>Dreissena polymorpha</i>	3,1	52,2
		Хирономиды	45,8	5,5
89,2	—	"	10,2	73,7
37,1	—	Мшанки	25,1	—
		Гидры	10,8	66,4
79,2	—	Хирономиды	5,7	74,3
68,8	—	<i>Dreissena polymorpha</i>	18,0	58,3
98,7	30,8	Энхитреиды	0,03	35,1
33,6	0,8	Мшанки	35,0	—
		Хирономиды	10,0	55,2
		Губки	20,4	—
прибрежье				
81,0	54,9	<i>Sida crystallina</i>	15,3	19,5
84,5	73,4	Хирономиды	12,9	17,6
94,3	73,1	"	3,3	13,6
		Наидиды	0,5	13,0
99,8	—	Энхитреиды + наидиды	0,02	57,1
98,3	91,7	Хирономиды	1,6	3,6
		Наидиды	0,06	4,7
66,9	14,6	Губки	20,7	—
		Мшанки	12,0	12,0
		Наидиды	0,05	59,4
95,2	12,0	Хирономиды	4,1	29,6
		Наидиды	0,3	37,5
83,2	84,8	Хирономиды	16,5	13,6
81,5	73,1	Губки	14,0	—
		Хирономиды	4,2	13,9
		Наидиды	0,3	13,0

биомасса 0,22 г/м<sup>2</sup>. Дрейссены на этом участке все еще было мало, осенью численность не превышала 700 экз/м<sup>2</sup>, биомасса 0,4 г/м<sup>2</sup>, размеры особей от 0,3 до 6,0 мм (в среднем 1,9 мм).

Приустьевые участки р. Суды, по визуальным наблюдениям, в последние годы подвергались заметному эвтрофированию: снижалась прозрачность воды за счет усиления развития фитоплан-

ктона, богаче становился зооперифитон. На хорошо прогреваемых мелководьях отмечено довольно богатое сообщество с индексом разнообразия 20,13. В однолетнем сообществе по численности доминировали дрейссена и рачки *Sida crystallina*. Несмотря на высокую численность дрейссены, биомасса была равна всего лишь 0,3 г/м<sup>2</sup>, поскольку обнаружены только что осевшие поствелигеры размером 0,2—0,3 мм. Основную долю биомассы создавали рачки и личинки хирономид, главным образом *Glyptotendipes glaucus*.

На более глубоководных и менее прогреваемых биотопах зооперифитон становился беднее. В тех случаях, когда затопленная древесина соприкасалась с дном, на ней наблюдалось большое количество живородок *Viviparus viviparus* (L.), которые мигрировали со дна на твердые субстраты, где и образовывали скопления, связанные с размножением. Во второй половине лета они покидали древесину и уходили на дно.

В районе ст. Любец зооперифитон был значительно беднее. Индекс видового разнообразия оказался существенно ниже, чем на вышеупомянутых биотопах. По численности в сообществе преобладали личинки хирономид, в основном *Cricotopus intersectus* (Staeg.) и *Psectrocladius barbimanus* (Edw.), основную долю биомассы создавали мшанки *Plumatella emarginata* Allm., отступовавшие здесь ранее. Дрейссена не обнаружена.

На ст. Ольхово уровень развития зооперифитона был выше. Индекс видового разнообразия составил 18,17. По численности доминировали гидры, а по биомассе — губки *Ephydatia mülleri* Lieb. и мшанки *Paludicella articulata* (Ehr.). Обнаружен байкальский бокоплав, в небольшом количестве присутствовали личинки поденок и ручейников.

На ст. Хвощевик зооперифитон характеризовался преобладанием хирономид по численности (74,3 % общей), главным образом личинок *Cricotopus intersectus* и личинок I возраста. Основная доля биомассы приходилась на мшанок *Plumatella repens* (L.), *P. emarginata*. Заметным компонентом сообщества был байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, численность которого составила 4,4 тыс. экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 3 г/м<sup>2</sup>. Если учесть, что основная часть популяции рачков приходилась на молодых особей размером 1—2 мм, то можно полагать, что байкальский вселенец, естественным путем проникший в Рыбинское водохранилище из Горьковского, довольно быстро освоивший этот водоем и размножающийся в нем, может стать существенным компонентом как перифитонных, так и донных сообществ, что будет способствовать обогащению кормовой базы рыб. Обращает

внимание факт отсутствия дрейссены на довольно большой акватории водохранилища ниже г. Череповца, что, вероятно, служит результатом губительных последствий аварии для местных популяций моллюсков.

В р. Согоже однолетнее сообщество обрастателей при довольно высоком уровне видового разнообразия характеризовалось сравнительно невысокими величинами численности и биомассы беспозвоночных. Численно преобладала молодь дрейссены, а основную долю биомассы создавали мшанки *Plumatella repens* и *P. emarginata*.

В районе ст. Крестцы в многолетнем зооперифитоне доминировала дрейссена. Обнаружены особи размером от 6 до 28 мм и единичные экземпляры молоди — 0,2—0,4 мм. Средний размер моллюсков оказался равным 12,7 мм. Роль мшанок незначительна, хотя и присутствовали *P. emarginata*, *P. repens*, *Paludicella articulata*. На других субстратах этой станции встречены личинки поденок *Heptagenia flava*, *Baetis vernus*, *Caenis macrura* Steph; отмечена единственная находка для всего водохранилища водяных осликов *Asellus aquaticus* L., размеры рачков были равны 1,5—5 мм. На затонувших рыбацких сетях и корягах в большом количестве обнаружен байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*.

В р. Ухре за последние 10 лет заметно ухудшилась экологическая обстановка. Значительно увеличилась цветность воды. Из перифитона исчезли ранее встречавшиеся здесь мшанки *Cristatella mucedo*, меньше стало губок. Однако видовое разнообразие зооперифитона сохранилось на высоком уровне. В многолетнем сообществе по-прежнему господствовала дрейссена, хотя пополнение ее численности летом 1990 г. было незначительным. Из личинок хирономид численно преобладали *Cricotopus intersectus*, из олигохет — *Stylaria lacustris* (L.). Встречались личинки поденок *Heptagenia flava*, мшанки *Plumatella repens*.

Юго-западное побережье. В р. Мологе зооперифитон приустьевых участков по видовому разнообразию и количественному развитию был беден. Молодь дрейссены не найдена, но здесь зарегистрированы самые крупные для перифитона водохранилища немногочисленные особи дрейссены размером 33 мм. Среди доминантов выступали личинки хирономид *Limnochironomus nervosus* Staeg., *Cricotopus intersectus* и рачки *Sida crystallina*. На отдельных биотопах обнаружены немногочисленные личинки поденок *Ephemerella ignita*, *Heptagenia flava*, моллюски *Viviparus viviparus*, небольшие колонии губок *Ephydatia mülleri*.

Значительно богаче зооперифитон р. Кесьмы. Безраздельным доминантом в сообществе выступала дрейссена. Из личинок хирономид присутствовали все обычные представители доми-

нирующего комплекса, характерного для большинства биотопов водохранилища, с некоторым преобладанием личинок *Orthocladius consobrinus* Holm. — вида, редкого на других станциях. На корягах встречалось довольно много губок *Spongilla lacustris* и *Ephydatia mülleri*.

Особым богатством зооперифитона отличались Малиновские ручьи № 1, 2, 3, для которых отмечен высокий уровень сходства как по морфометрии, так и по уровню развития сообществ обрастателей. Во всех ручьях на топляках в массе поселялись мшанки *Cristatella mucedo* Cuv., занимавшие верхнюю центральную часть затопленного дерева, нижнюю сторону заселяла дрейссена, боковые ветви полностью покрывали губки *Spongilla lacustris*, среди которых попадались клубневидные наросты мшанок *Plumatella fungosa* Pall. Для количественной характеристики сообществ были выбраны разные варианты поселений. В Малиновском ручье № 1 анализировали участок в зоне контакта поселений губок, мшанок и дрейссены. Сообщество оказалось чрезвычайно богатым. Большая часть биомассы приходилась на дрейссену, хотя численность была невысокой. По размерам выделялись две группы моллюсков — сеголетки от 0,1 до 2 мм и разновозрастные особи от 7 до 22 мм. Средний размер моллюсков в первой группе составил 0,85 мм, во второй — 14,2 мм. В насыщенном сообществе биоценотические связи носили разнообразные оттенки — от конкуренции за жизненное пространство до тесного комменсализма. Наблюдения за живым материалом показали, что между колониями мшанок обитало очень много олигохет, которые использовали в пищу их фекальные пеллеты. В условиях хорошей обеспеченности пищей черви достигали высокой численности, в данном случае 36,56 тыс. экз/м<sup>2</sup> или 59,4 % общей, хотя на фоне крупных беспозвоночных (дрейссены, мшанок) доля их биомассы оказывалась незначительной, всего лишь 0,05 %. Массовым видом была олигохета *Nais barbata*. Среди личинок хирономид заметную роль играли виды, широко распространенные по водохранилищу — *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus gr. silvestris*, *Parachironomus arcuatus*.

В Малиновском ручье № 2 на ежегодно осушаемом субстрате многолетние поселения дрейссены отсутствовали, но в массе развивались мшанки. Всего найдено 6 видов мшанок в малоактивном состоянии и лишь *Cristatella mucedo* достигала численности 9,8 тыс. колоний/м<sup>2</sup> при биомассе 332,8 г/м<sup>2</sup>. Размеры червеобразных колоний были равны 6—13 мм. В плотных поселениях мшанок численность сеголетков дрейссены оказалась низкой — 3 тыс. экз/м<sup>2</sup>, их размеры составляли от 0,3 до 1,6 мм. Сплошные поселения мшанок препятствовали вторжению молодежи дрей-

ссены. Лофофоры мшанок с густой сетью щупалец представляли барьер для велигеров на пути к поверхности субстрата. Однако эта преграда, видимо, не ограничивала развитие ряда беспозвоночных (олигохеты, гидры), способных увеличивать численность за счет размножения первоначально осевших особей. В условиях высокой обеспеченности пищей в виде фекальных пеллет мшанок численность олигохет достигала высоких показателей при ярко выраженном доминировании червей *Nais barbata*. Здесь же обитали гидры.

В Малиновском ручье № 3 наряду со свежезатопленными субстратами, изобилующими мшанками, губками, попадались старые топляки с сильно разрушенной и источенной беспозвоночными-минерами поверхность, на которых мшанки попадались в виде отдельных колоний или небольших скоплений. На свободной от мшанок территории в массе поселялись поствелигеры дрейссены, где их численность достигала огромной величины. Размеры моллюсков были равны 0,3—2,1 мм при среднем значении 0,7 мм. Довольно много развивалось личинок хирономид *Glyptotendipes glaucus* и *Cricotopus intersectus*. В целом при высоком уровне количественного развития беспозвоночных индекс видовой разнообразия был велик. На субстратах зоны постоянного затопления с аналогичными условиями популяция моллюсков состояла из сеголетков размером от 0,3 до 2,3 мм и разновозрастных особей, размерный диапазон у которых был от 14,0 до 22,0 мм (в среднем 17,4 мм).

В р. Черной основные компоненты зооперифитона те же, что и в Малиновских ручьях. В данном случае акцентировано внимание на структуре сообщества при сплошном покрытии субстратов губкой *Spongilla lacustris*, на долю которой приходилось 99,8 % биомассы. Здесь численно преобладали олигохеты, среди которых доминировали энхитреиды — *Enchytraeus albidus* Henl., а из наидид — *Nais barbata*. Из личинок хирономид превалировали *Cricotopus gr. silvestris*. В данном случае сформировалось сообщество, значительно беднее по числу видов и численности, чем в биоценозе мшанок. Наличие у губок жестких кремниевых спикул и специфических ароматических выделений, отпугивающих беспозвоночных, по-видимому, служит их самосохранению и экспансии на субстрате.

В р. Сырверке наблюдалось довольно сильное развитие фитопланктона, на топляке обилел был и фитоперифитон. Мшанки и губки здесь не были найдены. Лишь в полосе чистой воды вдоль берегов на свежезатопленной наземной растительности, мелких сучьях и коряжках в большом количестве развивались мшанки *Cristatella mucedo*. На затопленной древесине обнаружен довольно богатый зооперифитон с доминированием дрейссены раз-

мером 0,2—2,9 мм. Обильны также были личинки хирономид и наидиды. Среди обычного комплекса личинок хирономид лидирующее положение занимали *Cricotopus intersectus*, а из наидид — *Nais barbata* и *N. bretscheri*.

В целом на рассмотренных биотопах ручьев преобладали сообщества дрейссеново-бриозойно-спонгиозного типа с богатым видовым разнообразием и высокими количественными характеристиками, обусловленными минимальным антропогенным прессом на среду. Берега этих рек и ручьев покрыты лесом, обеспечивающим защиту от разрушающего действия штормовых ветров и поступление естественных биогенов за счет листового опада.

Тип структуры сообществ резко меняется с изменением экологической обстановки. Это особенно контрастно проявилось в р. Ламе, на пологих берегах которой расположены пашни и сенокосные угодья и ощутимо сказывается влияние стоков с полей. Даже в период высокого уровня воды наблюдалось ее „цветение”, особенно сильное у берегов. Увеличение количества взвесей в воде приводило к выпадению тонких фильтраторов — губок, а также мшанок, к снижению видового разнообразия. Одновременно происходило необычайно сильное развитие дрейссены, личинок хирономид, наидид — гипертрофия основного комплекса беспозвоночных, характерного для природных биотопов водохранилища. В многослойных поселениях численность дрейссены достигала 1,3 млн. экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 4825,8 г/м<sup>2</sup>. На долю сеголетков приходилось 99,1 % численности популяции и 14,6 % биомассы. Накопление высокой численности моллюсков вполне реально, если учесть, что на локальных биотопах водохранилища численность велигеров моллюсков может достигать 3,5 млн. экз/м<sup>2</sup> — максимальной для волжских водохранилищ величины [1].

Численность личинок хирономид и наидид оказалась очень высокой и нетипичной для природных биотопов — 113,8 тыс. экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 79,4 г/м<sup>2</sup>, из них на долю личинок хирономид приходилось 43,5 % численности и 96,5 % биомассы без учета дрейссены. Среди личинок хирономид доминировали *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus intersectus*, *Parachironomus arcuatus* и их молодь, а из наидид — *Nais barbata*.

Сходная ситуация складывалась в р. Сить. На ее берегах расположены села и пашни, поэтому влияние антропогенных стоков неизбежно, но оно несколько сглаживается из-за больших объемов водной массы. В сообществе доминировала дрейссена, ее размеры были равны 0,4—21 мм. Из них 98,9 % численности моллюсков приходилось на сеголетков. В небольшом количестве попадались губки *Ephydatia mülleri*. Довольно велика роль личинок хирономид и наидид.

В р. Суножке отмечено обильное развитие мшанок *Cristatella mucedo*, но предыдущий год отличался необычайно сильным развитием другого вида мшанок — *Plumatella fungosa*. Эти два вида можно считать экологическими антиподами, поскольку в один и тот же сезон одновременно не получали массового развития. Вспышка численности мшанок *Cristatella mucedo* совпала с высоким уровнем воды и низким прогревом водоема. Массовое развитие мшанок *Plumatella fungosa* приходилось на годы с невысоким уровнем воды в водохранилище и теплым сухим вегетационным сезоном.

Сравнение зооперифитона северо-восточной и юго-западной частей водохранилища показало, что при общем сходстве видового состава обрастателей обнаруживались значительные отличия в доминирующих комплексах беспозвоночных. При сопоставлении полученных материалов обращают на себя внимание виды, повсеместно распространенные, и виды, приуроченные к отдельным участкам водохранилища или даже станциям.

Повсеместно встречались личинки хирономид, из которых доминантами были *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus intersectus*, *Cricotopus gr. silvestris*, *Endochironomus albipennis*, *Parachironomus arcuatus*.

Личинки *Glyptotendipes glaucus* доминировали на биотопах юго-западного побережья, где их средняя по станциям численность составляла 4,1 тыс. экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 10,8 г/м<sup>2</sup>, в то время как на северо-востоке они были малочисленны — всего лишь 400 экз/м<sup>2</sup> при биомассе 0,6 г/м<sup>2</sup>. Исключение составляют участки выше г. Череповца и р. Суда, где они входили в число доминантов.

Личинки *Endochironomus albipennis* и *Parachironomus arcuatus*, по-видимому, не переносят загрязнений, поскольку они преобладали только на биотопах юго-западного побережья и участках выше г. Череповца и отсутствовали в зоне наибольшего воздействия стоков.

Личинки *Cricotopus gr. silvestris*, *Orthocladius consobrinus*, *Limnochironomus nervosus* тяготели к юго-западному побережью, а личинки *Cricotopus bicinctus* — к северо-восточной части. Редким видом в водохранилище оказались личинки *Tanytarsus medius* Reis. et Fitt., найденные на ст. Крестцы. Наиболее эврибионтными были личинки *Cricotopus intersectus*, которые обнаруживались повсеместно. В двух сравниваемых участках их численность и биомасса имели близкие значения — 2,3 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 0,3 г/м<sup>2</sup> для северо-востока и 3,6 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 0,46 г/м<sup>2</sup> — для юго-запада.

Интересные результаты получены по личинкам хирономид первого возраста. Их численность в двух регионах от-



личалась незначительно: 3,1 тыс. экз/м<sup>2</sup> — для северо-востока и 4,1 тыс. экз/м<sup>2</sup> — для юго-запада. В то же время средняя численность и биомасса личинок хирономид в первом случае оказалась гораздо ниже (7,6 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 1,5 г/м<sup>2</sup>), чем во втором (17 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 13,9 г/м<sup>2</sup>). Следовательно, при почти равных потенциальных возможностях для заселения субстратов личинки хирономид все же избегали участки, принимающие стоки городов.

Среди олигохет наиболее распространенными были *Nais barbata*, *N. variabilis*, *Stylaria lacustris*, на отдельных станциях преобладали *Nais bretscheri*. Эта группа беспозвоночных чрезвычайно отзывчива на обеспеченность пищей в виде детрита, водорослей и органического вещества антропогенного происхождения. В целом на биотопах северо-восточной части средняя численность олигохет почти в 3 раза ниже, чем на юго-западе, хотя в зоне влияния бытовых стоков г. Череповца их численность достигала 172 тыс. экз/м<sup>2</sup> [3], чего не наблюдалось на природных биотопах.

Высокая численность наидид на юго-западном побережье создавалась на биотопах, подверженных антропогенному эвтрофированию. Так, в р. Ламе их численность составляла максимальную величину — 60,8 тыс. экз/м<sup>2</sup>, биомасса — 2,7 г/м<sup>2</sup>. В сообществах с доминированием мшанок *Cristatella mucedo* за счет обилия пищи для олигохет в виде фекальных пеллет тоже наблюдались довольно высокие численность червей — 30,7—36,7 тыс. экз/м<sup>2</sup> и биомасса — 1,2—1,6 г/м<sup>2</sup>. В качестве доминанта везде выступали черви *Nais barbata*.

Поселения дрейссены в водохранилище локализованы как на разного рода субстратах, приподнимающихся над дном, так и на песчаных мелководьях дна зоны постоянного затопления. В многолетних популяциях дрейссены без учета сеголетков средние размеры моллюсков составляли 12,7—15,4 мм, максимальные — 26—30 мм. Лишь в р. Мологе, как исключение, плотные поселения дрейссены на субстратах отсутствовали. Однако здесь отмечены немногочисленные, но самые крупные для перифитона особи.

Локализованное распределение популяций моллюсков в водохранилище обуславливает образование пятнистых скоплений велигеров на слабопроточных участках в период размножения моллюсков. Вследствие этого при оседании молоди на субстраты наблюдались весьма резкие отличия в численности поствелигеров на разных, даже близко расположенных, биотопах. Кроме того, популяции моллюсков на мелководных, хорошо прогреваемых участках начинали размножение несколько раньше, чем на более глубоководных, с замедленным прогревом. Так, в середине июля

на ст. Юговка дрейссена еще только приступала к размножению, поствелигеры встречались единично, в то время как на постоянно затопленных мелководьях устья Суды моллюски активно размножались, численность поствелигеров достигала 40,56 тыс. экз/м<sup>2</sup>.

На открытых мелководьях у станций Любец, Ольхово, Хвощевик моллюски отсутствовали, единично поствелигеры отмечались в районе ст. Крестцы и значительно больше в р. Согоже — 6,8 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Однако и в осенних сборах в районе ст. Ваганиха сеголетков дрейссены было мало. В целом для северо-восточного прибрежья средняя численность дрейссены оказалась в десятки раз ниже, чем для юго-западного.

Следовательно, наиболее плотные поселения дрейссены характерны для юго-западных участков водохранилища, о чем свидетельствуют и чрезвычайно высокие потенциальные возможности для увеличения численности генеральной популяции. На отдельных биотопах численность сеголетков здесь достигала колоссальной величины — более 1 млн. экз/м<sup>2</sup>.

В последние годы существенным компонентом зооперифитона водохранилища становились мшанки. Они распространены по всему водохранилищу, однако прослеживалась приуроченность некоторых видов к отдельным участкам водохранилища. На юго-западе водохранилища массовыми видами оказались мшанки *Cristatella mucedo* с максимальной численностью червеобразных колоний — 9,8 тыс. экз/м<sup>2</sup> и биомассой — 332,8 г/м<sup>2</sup>. Этот вид отсутствовал на биотопах северо-востока водохранилища, что, вероятно, в первую очередь связано с загрязнением, распространившимся на большую территорию Шекснинского и часть Главного плесов. Другие виды мшанок — *Plumatella emarginata*, *P. repens*, *P. fungosa*, *Paludicella articulata* встречались и на северо-востоке, но не образовывали густых поселений.

Другой группой беспозвоночных, приуроченной главным образом к юго-западной части водохранилища, оказались губки. На затопленной древесине в р. Черной, Малиновских ручьях обильны были колонии *Spongilla lacustris*. На биотопах северо-востока они были редки, в небольшом количестве встречались *Ephydatia mülleri*.

Таким образом, проведенные исследования показали, что городские стоки влияли на биотопы северо-восточной части водохранилища и не распространялись на юго-запад. Они губительно действовали на многих беспозвоночных, но наибольший урон нанесен гомотопным беспозвоночным, особенно дрейссене. Низкий уровень воспроизводства численности дрейссены в Шекснинском и отчасти Главном плесах свидетельствует о том, что ее донные

популяции, нарушенные в результате аварии, пока еще не восстановлены.

Улучшилась обстановка в зоне сброса бытовых стоков. При сохранении доминирования наидид — индикаторов обилия органических веществ в сообществе появлялись мшанки.

Довольно широкое распространение в водохранилище чувствительных к загрязнению тонких фильтраторов (губок) и мшанок дает основание полагать, что в настоящее время пелагиаль водоема находится в удовлетворительном состоянии, чего нельзя сказать о бентали.

Среди беспозвоночных перифитона наиболее устойчивыми к загрязнению оказались личинки хирономид *Cricotopus intersectus*, поденки *Baetis vernus*, ареал которых не сократился даже после аварии на промузле. Малочувствительным к загрязнению был байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, отличающийся высокой эврибионтностью.

На локальных участках юго-западной части водохранилища, испытывающих влияние сельскохозяйственных стоков, зарегистрировано исчезновение из сообщества зооперифитона тонких фильтраторов (губок), а также мшанок и усиление роли дрейссены, личинок хирономид, наидид, т. е. некоторое снижение видового разнообразия сопровождалось гипертрофией оставшихся видов.

В целом для природных биотопов характерен основной дрейссеново-хирономидно-бриозойно-спонгиевый тип структуры зооперифитона в различных вариантах. На биотопах, подверженных антропогенному воздействию, трансформация структуры шла по пути снижения видового разнообразия и в первую очередь за счет тонких фильтраторов. В зависимости от характера стоков параллельно этому наблюдалось либо снижение количественных характеристик (токсические стоки), либо их резкое увеличение (эвтрофированные бытовые стоки).

Отношение площади водоема, находящейся под влиянием антропогенных стоков, ко всей акватории еще не достигло той критической величины, при которой процессы естественного самоочищения сильно подавляются и начинаются необратимые изменения биоты, поэтому необходимо осуществлять периодические наблюдения за состоянием водохранилища.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волков А. Ф., Латыш Л. В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь—июль) 1981 г. // ИБВВ АН СССР. 1982. 28 с. Деп. в ВИНТИ. 24.08.1982, № 4665—82.

2. Скальская И. А., Мыльникова З. М. Изменение структуры зооперифитона Рыбинского водохранилища в условиях антропогенных нагрузок на

водоем // Экология и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. 1988. с. 33—53. Деп. в ВИНТИ. 17.09.1988, № 7151—В88.

3. Скальская И. А. Стрессовые состояния зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990.

4. Cuba T. R. Diversity: a two-level approach // Ecology. 1981. Vol. 62, N 1.

**Г. Х. Щербина***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***ГОДОВАЯ ДИНАМИКА МАКРОЗООБЕНТОСА  
ОТКРЫТОГО МЕЛКОВОДЬЯ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА  
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Анализируется годовая динамика макрозообентоса. Дается список обнаруженных 129 видов и форм. По числу видов, величинам коэффициентов видового сходства и разнообразия, трофическим группировкам, доминирующим видам и группам в открытом мелководье выделены две зоны. Приводятся механизмы приспособления наиболее массовых видов к неблагоприятным условиям обитания на прибрежных станциях.

В последнее время многие исследователи уделяют большое внимание изучению малых рек и прибрежной зоны различных водоемов как участков, наиболее подверженных антропогенному воздействию. Для водохранилищ, кроме различных видов загрязнений, прибавляется еще один существенный антропогенный фактор — сработка уровня воды. Еще в начале 70-х годов возник вопрос о значении прибрежных мелководий для продуктивности искусственных водоемов. В связи с этим в 1971—1974 гг. по инициативе Ф. Д. Мордухай-Болтовского в план Института биологии внутренних вод АН СССР была включена тема „Гидробиологический режим прибрежных мелководий волжских водохранилищ”. Как писал впоследствии Ф. Д. Мордухай-Болтовской [19, стр. 4]: „Очень скоро выяснилось, что для ее выполнения необходимо систематическое всестороннее исследование прибрежной зоны водохранилищ, ее режима, состава и динамики населяющих ее биоценозов”. Несмотря на такой вывод, в последующие годы в прибрежье Рыбинского водохранилища никаких исследований по зообентосу не проводилось.

Мелководная зона или область временного затопления в Рыбинском водохранилище занимает участки с глубинами до 4,5 м и составляет около 50 % площади дна [18]. Почти вся эта зона (95 % площади) в настоящее время представлена песчаными отмелями, подверженными действию прибойной волны и практиче-

ски лишеными зарослей. Хотя донная фауна водоема изучается более 40 лет, открытое мелководье исследовалось недостаточно. Подавляющее большинство работ посвящено изучению защищенного побережья и зоны зарослей, на долю которых приходится около 1 % общей площади водохранилища [3]. Неоднократно публиковались результаты исследований по отдельным видам и группам макрозообентоса [7, 8, 14—17, 22, 24—26], но они лишь частично позволяли судить о составе и динамике фауны этой зоны.

Наиболее подробно открытое мелководье изучалось в 1951—1952 гг. и в 1971—1972 гг. В начале 50-х годов бентос песчаных грунтов был представлен единичными особями хирономид, олигохет и пиявок, дающих в сумме очень низкую биомассу [18]. В этой же работе Ф. Д. Мордухай-Болтовской дает классификацию мелководной зоны водохранилища, в которой выделяет две зоны — прибрежную с глубинами от 0 до 3 м и зону временного затопления — от 3 до 4,5 м. В свою очередь прибрежная зона делится на верхний горизонт глубиной от 0 до 1,5 м и нижний — от 1,5 до 3 м. Анализ сработки уровня и длительность осушения мелководной зоны в Рыбинском водохранилище за период с 1947 по 1972 г. [2] показали, что область временного затопления осушается в году всего на 1—2 мес, а в некоторые годы, включая 1985—1986 гг., вообще не осушалась. Если же зона и осушается, то это происходит, как правило, в марте—апреле, когда промораживание грунта исключено, а следовательно, такое недлительное осушение не может существенно повлиять на обитающих здесь донных беспозвоночных. Исходя из этого, мы считаем целесообразным называть эту зону в дальнейшем зоной возможного осушения и расширить границы ее распространения до глубины 5 м. Аналогичная максимальная глубина мелководной зоны указывается и для Куйбышевского водохранилища [11].

В начале 70-х годов фауна песчаных грунтов Рыбинского водохранилища стала значительно разнообразнее (19 видов олигохет, 21 — хирономид и 9 — моллюсков) и обильнее — 3,45 г/м<sup>2</sup> [23]. К сожалению, авторы вышеперечисленных работ указывают только доминирующие виды и не приводят весь список обнаруженных организмов. Исследования велись спорадически, а не в течение всего года, что не позволило полностью выявить видовой состав. В настоящее время общепризнанно, что одним из обязательных основ изучения экосистемы служит установление ее видового состава. Как указывал Г. Г. Винберг [5, стр. 5], „ ... два соображения говорят в пользу тщательного описания видового состава населения изучаемых экосистем. Во-первых, детальное изучение видового состава сообществ поможет обнаружить характерные отличия водоемов разного характера или разного географиче-

ческого расположения. Во-вторых, при недостаточности наших знаний не всегда легко решить, какие виды должны быть отнесены к имеющим первостепенное значение для изучения продуктивности и какие к малозначительным”.

Поставленные перед нами задачи могли быть решены лишь при тщательном наблюдении в первую очередь за видовым составом макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища, которые были проведены с мая 1985 по май 1986 г. Результаты работ представлены ниже.

Район исследований расположен в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 3 км от северной оконечности о. Хохотка, в месте, подверженном значительному волновому воздействию при ветрах различного направления, за исключением западного. Материал собирали на 10 станциях с глубиной от 0,5 до 5 м с интервалом глубин 0,5 м. В процессе изменения уровня воды в водохранилище менялась и глубина на самих станциях. Отбор проб осуществляли только в водную фазу, поэтому по мере сработки уровня воды число станций постепенно сокращалось. Ст. 1 осушилась в конце августа, ст. 2 — в конце сентября, ст. 3 — в начале октября, ст. 4 — в декабре и ст. 5 — в первых числах марта. Первые три станции осушились до ледостава, а ст. 4 и 5 — в подледный период. Остальные 5 станций за исследуемый период не осушались. Во второй половине апреля 1986 г. все осушенные станции были вновь затоплены и отбор проб на них был возобновлен.

Таким образом, по классификации Ф. Д. Мордухай-Болтовского [18], ст. 1—5 расположены в прибрежной зоне (ПЗ), а ст. 6—10 — в зоне возможного осушения (ЗВО).

С апреля по август макрозообентос собирали 2 раза в месяц, в сентябре и октябре — 1 раз, а в течение всего подледного периода было проведено 3 сбора. В ПЗ пробы отбирали трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского (площадь сечения  $1/260 \text{ м}^2$ ), по 5 выемок на каждой станции, на станциях ЗВО — дночерпателем ДАК-100, с площадью захвата  $0,01 \text{ м}^2$  (по 3 выемки). Грунт промывали через сито из газа № 32. Организмы из остатков грунта выбирали живыми, моллюсков фиксировали в 70 %-ном спирте, а остальных беспозвоночных — в 8 %-ном формалине, и после их трехмесячной выдержки приступали к камеральной обработке.

Для выявления степени сходства видового состава между отдельными станциями был применен коэффициент видового сходства Чекановского-Серенсена. Порядок ранжирования видов и выделение доминантов определяли по индексу плотности ( $d$ ), пред-

доженному Л. В. Арнольди [1], —  $d = \sqrt[3]{BPN}$  в следующей модификации: численность ( $N$ ) и биомасса ( $B$ ), как и частота встречаемости ( $P$ ), выражались в процентах.

Видовой состав и структура макрозообентоса на отдельных станциях. За период исследований в составе макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса обнаружено 129 видов и форм, из которых наиболее широко представлены хирономиды — 53 вида, олигохеты — 36 и моллюски — 21 вид (табл. 1). Остальные группы донных беспозвоночных менее разнообразны (по 1—4 вида), а на некоторых станциях (2, 4) отмечены только представители трех вышеперечисленных групп. Подавляющее число видов (76) имели частоту встречаемости до 20 %, с увеличением частоты встречаемости число видов резко падало и достигало минимума при 60—80 %, затем снова возрастало (рис. 1).

Минимальное число видов (21) отмечено на ст. 2, максимальное (71) — на ст. 9 (табл. 2). Относительно богатое видовое разнообразие ст. 1 по сравнению со ст. 2 и 3 было вызвано присутствием здесь некоторых фитофильных форм (личинок двукрылых, наидид и т. д.), смываемых с частично затопленных кустарников, расположенных в 10 м от станции. В целом с увеличением глубины общее количество видов возрастало. Между глубиной и общим числом обнаруженных видов отмечена тесная положительная корреляционная зависимость с коэффициентом корреляции +0,93. Аналогичная положительная корреляционная зависимость наблюдалась у олигохет, моллюсков и хирономид (табл. 2). Резко возрастало число видов олигохет и моллюсков между ст. 5 и 6, т. е. между самой глубокой станцией ПЗ и наиболее мелкой ЗВО. На станциях ПЗ хирономиды составляли более 50 % от общего числа обнаруженных видов, на станциях ЗВО — менее половины (табл. 2). Доля моллюсков в последней равнялась более 20 %, в то время как в ПЗ она значительно меньше 20 %; в верхнем горизонте 3—5 %, в нижнем — 13—15 %. У олигохет никаких закономерностей по зонам не отмечено.

При сезонных наблюдениях большинство исследователей к постоянным относят виды с частотой встречаемости выше 50 %. В открытом мелководье Волжского плеса обнаружено 26 таких видов (табл. 3). Минимальное число постоянных видов отмечено на ст. 1 и 2, максимальное — на ст. 9. Между глубиной и числом постоянных видов существовала положительная корреляционная зависимость с коэффициентом корреляции +0,94. Это связано с тем, что с глубиной условия обитания для большинства видов значительно улучшаются (увеличивается количество пищи, сни-



## Видовой состав и частота встречаемости (%) макрозообентоса

Вид	Номер станции									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Mollusca</b>										
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	0	0	0	0	0	7	7	7	13	13
<i>Valvata ambigua</i> (West.)	0	0	0	0	0	7	7	7	0	13
<i>V. depressa</i> C. Pfeiffer	0	0	0	0	0	7	13	20	20	13
<i>V. piscinalis</i> (Müller)	0	0	0	0	0	47	60	53	80	67
<i>V. pulchella</i> Studer	0	0	0	0	0	0	7	0	7	0
<i>Unio tumidus</i> Philipsson	0	0	0	0	0	0	7	0	7	0
<i>Anadonta piscinalis</i> Nilss.	0	0	0	0	7	7	13	7	7	0
<i>Sphaerium nitidum</i> (Clessin in Westerlund)	0	0	0	0	0	0	7	7	7	7
<i>Amesoda solida</i> (Normand)	0	0	0	8	0	7	33	53	53	27
<i>Pisidium amnicum</i> (O. F. Müller)	0	0	0	0	0	0	7	7	7	7
<i>P. inflatum</i> (Muhlfeld in Porro)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Euglesa</i> sp.	20	0	0	15	29	27	40	87	93	80
<i>E. nitida</i> (Jenyns)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0
<i>E. henslowana</i> (Sheppard)	0	20	46	54	86	100	100	100	93	67
<i>Neopisidium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	20	13	13
<i>N. conventus</i> (Clessin)	0	0	0	0	7	7	0	13	7	7
<i>N. molitessierianum</i> (Paladilhe)	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>N. tenuilineatum</i> (Stelf.)	0	0	0	0	0	7	7	7	13	0
<i>N. trigonum</i> (Locard)	0	0	0	0	0	7	0	0	0	7
<i>N. torquatum</i> (Stelfox)	0	0	0	31	100	100	87	87	87	53
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	0	0	0	0	14	20	27	20	40	47
<b>Oligochaeta</b>										
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	20	10	0	0	0	7	0	0	7	7
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin)	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem)	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>Nais</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>N. communis</i> Piguet	10	0	9	0	0	13	0	20	20	0
<i>N. barbata</i> O. F. Müller	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>N. elinguis</i> O. F. Müller	10	10	18	23	7	0	0	0	0	0
<i>N. simplex</i> Piguet	20	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>N. variabilis</i> Piguet	0	0	0	0	0	0	0	7	7	7
<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguet)	0	0	0	8	0	0	0	13	0	0
<i>Haemonais waldvogeli</i> Bretscher	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0

Вид	Номер станции									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Uncinaiis unsinata</i> (Oersted)	50	20	46	7	21	40	27	40	20	7
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber	0	0	0	0	0	0	7	7	0	0
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruih.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Pristina aequiseta</i> Bourne	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>P. bilobata</i> (Bretscher)	0	0	0	0	0	0	0	7	7	0
<i>Aulodrilus pluriseta</i> (Piguet)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7
<i>Au. pigueti</i> Kovalevsky	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Isochaetides michaelseni</i> (Lastockin)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>I. newaensis</i> (Michaelsen)	0	0	9	15	7	47	87	100	100	67
<i>Limnodrilus</i> sp. (молодь)	0	0	18	31	43	7	40	40	7	20
<i>L. helveticus</i> Piguet	10	0	18	0	14	13	0	7	0	7
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparède	0	0	0	0	0	53	40	60	93	80
<i>L. claparedeanus</i> Ratzel	0	0	0	0	0	20	13	7	0	7
<i>L. udekemianus</i> Claparède	0	0	0	0	0	7	7	0	7	0
<i>Potamothrinx hammonien-</i> <i>sis</i> (Mich.)	0	0	0	0	0	13	13	7	0	27
<i>P. moldaviensis</i> (Vejdovsky et Mrazek)	0	0	9	0	0	7	7	27	27	33
<i>Psammorectides albicola</i> (Mich.)	0	0	9	0	21	47	20	73	67	87
<i>Ps. barbatus</i> (Grube)	0	0	0	8	7	20	47	80	100	80
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (South.)	0	0	0	7	7	0	0	0	7	0
<i>Tubifex tubifex</i> (O. F. Müller)	0	0	0	0	0	7	7	0	7	7
<i>T. smirnovi</i> Lastockin	0	10	0	0	0	0	0	0	7	0
<i>Pelosclex ferox</i> (Eisen)	0	10	9	8	50	13	47	20	40	40
<i>Enchytraeus</i> sp.	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O. F. Müller)	10	0	0	0	0	0	13	0	0	7
Hirudinea										
<i>Glossiphonia complanata</i> (Rathke)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>G. concolor</i> (Apathy)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	0
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	0	0	0	0	0	0	7	27	20	13
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein)	0	0	18	0	0	7	0	13	13	0
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	0	0	0	0	7	0	27	20	7	0
<i>P. fasciata</i> Kollar	0	0	0	0	0	0	0	7	7	7
<i>Erpobdella octoculata</i> (L.)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	20
<i>E. nigricollis</i> (Brandes)	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0

Вид	Номер станции									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<b>Trichoptera</b>										
<i>Cyrnus flavidus</i> Mclach.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Oecetis ochracea</i> Curt.	20	0	9	0	0	20	7	7	20	0
<i>Athripsodes cinereus</i> Curt.	0	0	0	0	0	7	0	7	0	0
<b>Lepidoptera</b>										
<i>Acentropus niveus</i> Oliv.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Diptera</b>										
<i>Sapedon</i> sp.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bezia bicolor</i> (Mg.)	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. nigrita</i> Clastrier	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>Culicoides</i> sp.	10	0	0	0	0	0	7	7	0	0
<i>Palpomyia rufipes</i> (Meigen)	0	0	0	0	0	7	0	0	0	0
<i>Mallochella inermis</i> Kieffer	0	0	0	0	7	0	0	40	7	0
<i>M. setigera</i> (Loew)	0	0	0	0	0	0	13	0	0	0
<b>Chironomidae</b>										
<i>Procladius ex. gr. choreus</i> (Mg.)	0	0	9	0	7	67	93	100	100	100
<i>Pilotanypus imicola</i> K.	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0
<i>Ps. ruffovittatus</i> (v. d. Wulp)	0	0	0	0	0	40	33	33	53	20
<i>Ablabesmyia monilis</i> (L.)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7
<i>Potthastia longimana</i> (K.)	0	0	0	15	7	13	27	20	13	13
<i>Cricotopus sylvestris</i> (Fabr.)	20	20	9	0	0	0	0	0	0	0
<i>Orthocladius consobrinus</i> (Holmgr.)	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0
<i>Psectrocladius fabricus</i> Zelentsow	10	20	18	0	7	0	7	7	0	0
<i>Ps. sordidellus</i> (Zett.)	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Limnophyes pusillus</i> Fat.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Corynoneura edwardsi</i> Br.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Chironomus plumosus</i> L.	0	0	0	0	0	20	20	20	47	67
<i>Ch. agilis</i> Shobanov et Djomin	0	0	0	0	0	7	27	13	13	0
<i>Ch. muratensis</i> Ruser et al.	10	20	36	46	71	60	53	53	40	40
<i>Ch. nudiventris</i> Ruser et al.	0	10	0	69	71	80	67	60	60	60
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i> K.	70	90	82	77	57	93	87	60	67	87
<i>Cr. psittacinus</i> (Mg.)	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0

Вид	Номер станции									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Cryptocladopelma viridula</i> (F.)	0	0	0	0	0	20	27	27	20	13
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edw.)	0	0	0	15	29	53	67	47	67	60
<i>Dicrotendipes tritonus</i> K.	0	0	0	7	0	0	0	0	7	0
<i>D. pulsus</i> Walk.	0	0	0	0	0	7	0	13	13	7
<i>D. nervosus</i> (Staeg.)	0	0	0	0	0	0	10	10	0	0
<i>Einfeldia</i> sp.	0	0	18	15	71	40	20	33	13	13
<i>Endochironomus impar</i> (Walk.)	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>E. tendens</i> Fabr.	0	0	0	8	0	7	0	0	0	0
<i>E. dispar</i> (Mg.)	0	0	0	0	0	0	0	7	0	0
<i>E. donatoris</i> Shilova	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7
<i>Glyptotendipes varipes</i> G.	10	10	0	0	0	0	7	0	0	7
<i>G. paripes</i> Edw.	0	10	0	23	29	40	20	0	0	7
<i>G. mancutianus</i> Edw.	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. barbipes</i> (Staeg.)	0	0	0	0	7	0	0	7	0	0
<i>G. glaucus</i> (Mg.)	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
<i>G. gripekoveni</i> K.	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Mall.)	0	0	9	15	21	53	33	20	27	13
<i>Leptochironomus tener</i> (K.)	0	0	0	0	0	0	0	0	7	7
<i>Lipiniella arenicola</i> Shilova	90	100	36	15	0	0	0	0	0	0
<i>Parachironomus parilis</i> (Walk.)	10	0	0	0	0	0	0	0	7	0
<i>Paratendipes albimanus</i> (Mg.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Mall.)	0	0	0	0	14	47	47	33	33	0
<i>Polypedilum amoenum</i> G.	0	0	0	0	0	0	7	0	0	0
<i>P. bicrenatum</i> K.	30	70	55	77	100	100	93	93	100	100
<i>P. scalaenum</i> Schrank	30	40	55	92	0	93	87	87	80	33
<i>P. nubeculosum</i> (Mg.)	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. tetracrenatum</i> Hirvenoja	0	0	0	0	7	0	0	0	0	0
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (K.)	40	40	91	77	79	80	73	80	73	47
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i> K.	70	90	64	85	93	100	100	93	73	67
<i>Cl. atridorsum</i> (K.)	0	0	18	7	7	0	7	7	7	0
<i>Cl. wexionensis</i> Br.	0	0	0	0	0	7	0	0	13	0
<i>Paratanytarsus austriacus</i> K.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>P. quintuplex</i> K.	10	0	0	0	0	0	7	0	0	0
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i> (K.)	0	0	0	0	21	67	73	67	60	47
<i>Stempellinella minor</i> Edw.	0	0	0	0	0	7	20	13	7	13
<i>Stempellina almi</i> Br.	0	0	0	8	0	20	13	13	20	7

жается волновое воздействие на дно, реже осушается дно и т. д.) и количество постоянных видов возрастает. Незначительное их снижение на ст. 10 по сравнению с предыдущей станцией было вызвано тем, что данная станция находилась на границе двух биоценозов — *Isochaetides newaensis* — *Chironomus f. l. plumosus* — *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Dreissena polymorpha*. В последнем биоценозе из постоянных исчезают в первую очередь фильтраторы, которые не могут конкурировать с таким мощным фильтратором, как дрейссена.

На всех станциях встречались семь видов и форм: олигохеты *Uncinaiis uncinata*, хирономиды — *Cladotanytarsus ex. gr. mancus*, *Polypedilum bicrenatum*, *P. scalaenum*, *Cryptochironomus ex. gr. defectus*, *Stictochironomus crassiforceps* и *Chironomus muratensis*. Личинки *Lipiniella arenicola* отмечены только на станциях ПЗ, а такие виды, как *Psilatanypus ruffovittatus*, *Chironomus plumosus*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Valvata piscinalis* обнаружены только в ЗВО.

Коэффициент видового сходства между всеми станциями открытого мелководья изменялся в больших пределах: наименее сходны между собой ст. 1 и 9 (коэф. 0,24), более сходны ст. 7 и 8 (коэф. 0,80). Если между пятью станциями зоны возможного осушения величина коэффициента изменялась незначительно (0,71—0,80), то между станциями прибрежной зоны эти колебания были существенны (0,25—0,62). Между станциями верхнего

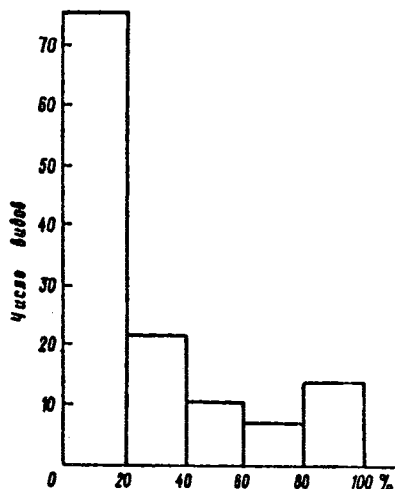


Рис. 1. Структура обнаруженных видов по частоте встречаемости (%).

Распределение числа обнаруженных видов по станциям

Номер станции	Хирономиды		Олигохеты		Моллюски		Прочие		Общее число видов
	ч	% общей	ч	% общей	ч	% общей	ч	% общей	
<b>Прибрежная зона</b>									
1	16	52	8	26	1	3	6	19	31
2	14	67	6	28	1	5	0	0	21
3	13	52	9	36	1	4	2	8	25
4	18	60	8	27	4	13	0	0	30
5	21	51	11	27	6	15	3	7	41
<b>Зона возможного осушения</b>									
6	24	41	17	29	14	24	4	6	59
7	28	45	14	23	15	24	5	8	62
8	26	39	16	24	15	23	9	14	66
9	28	39	18	25	17	24	8	12	71
10	26	39	21	31	16	24	4	6	67
Коэффициент корреляции	+0,91		+0,94		+0,94		+0,53		+0,93

Примечание. Ч — количество обнаруженных видов

горизонта ПЗ видовое сходство составляло 0,50—0,57, а нижнего — несколько выше (0,62).

На станциях прибрежной зоны высокие индексы плотности имели 2—3 вида, у остальных его величина редко достигала 10 %. В зоне возможного осушения число доминировавших видов осталось прежним, зато резко возросло количество субдоминантов (табл. 4). Это вызвано тем, что на более глубоких станциях видовой состав стал разнообразнее, и, как следствие, роль отдельных видов в суммарной численности и биомассе значительно снизилась.

Так, суммарная численность и биомасса (% общей) двух доминировавших видов на станциях открытого мелководья изменялась следующим образом:

Номер станции . . . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Биомасса . . . . .	90	81	57	64	54	37	43	49	34	39
Численность . . . . .	70	83	73	54	49	49	50	39	33	27

## Частота встречаемости (%) наиболее распространенных видов

Вид	Номер станции									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Cladotanytarsus ex. gr. mansus</i>	70	90	82	92	93	100	100	100	80	67
<i>Polypedilum bicrenatum</i>	30	70	55	77	100	100	93	93	100	100
<i>P. scalaenum</i>	30	40	55	92	100	93	87	87	80	33
<i>Cryptochironomus ex. gr. defectus</i>	70	90	82	77	57	93	87	60	67	87
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	40	40	91	77	79	80	73	80	73	47
<i>Lipiniella arenicola</i>	90	100	36	15						
<i>Procladius ex. gr. choreus</i>			9		7	67	93	100	100	100
<i>Psilotanytus ruffovittatus</i>						40	33	33	53	20
<i>Chironomus muratensis</i>	10	20	36	46	71	60	53	53	40	40
<i>Ch. agilis</i>		10		69	71	80	67	60	60	60
<i>Ch. plumosus</i>						20	20	20	47	67
<i>Einfeldia sp.</i>			18	15	71	40	20	33	13	13
<i>Harnischia curtilamellata</i>			9	15	21	53	33	20	27	13
<i>Criptotendipes nigronitens</i>				15	29	53	67	47	67	60
<i>Tanytarsus ex. gr. gregarius</i>					21	67	73	67	60	47
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>						53	40	60	93	80
<i>Pelosclex ferox</i>		10	9	8	50	13	47	20	40	40
<i>Psammoryctides albicola</i>			9		21	47	20	73	67	87
<i>Ps. barbatus</i>				8	7	20	47	80	100	80
<i>Isochaetides hewaensis</i>			9	15	7	47	87	100	100	67
<i>Uncinaiis uncinata</i>	50	20	46	8	21	40	27	40	20	7
<i>Euglesa sp.</i>	20			15	29	27	40	87	93	80
<i>E. henslowana</i>		20	46	54	86	100	100	100	93	67
<i>Neopisidium torquatum</i>				31	100	100	87	87	87	53
<i>Amesoda solida</i>				8		7	33	53	53	27
<i>Valvata piscinalis</i>						47	60	53	80	67
Количество видов с частотой встречаемости $\geq 50\%$	4	4	5	7	11	14	14	18	19	15

Таким образом, между глубиной и суммарными количественными показателями двух доминирующих видов существовала отрицательная корреляционная зависимость с довольно высокими значениями коэффициентов корреляции как по биомассе ( $-0,89$ ), так и по численности ( $-0,94$ ). Все виды, имевшие максимальные индексы плотности, доминировали на этих станциях и по биомассе, что косвенно подтверждает правомерность определения этого индекса как средней геометрической из численности, биомассы и частоты встречаемости, выраженных в процентах. По величине этого индекса в каждой из зон и горизонтов можно выделить следующие биоценозы: в верхнем горизонте ПЗ — *Lipiniella arenicola* + *Cladotanytarsus ex. gr. mancus*; в нижнем горизонте ПЗ — *Chironomus f. l. plumosus* + *Cladotanytarsus ex. gr. mancus* + *Stictochironomus crassiforceps* и в ЗВО — *Isochaetides newaensis* + *Chironomus f. l. plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri*. Как видно, в каждый из выделенных биоценозов входит компонент от предыдущего сообщества, что подчеркивает постепенную их смену по мере увеличения глубины и заиленности песчаного биотопа.

Одной из характеристик видовой структуры биоценозов является видовое разнообразие. В последнее время наиболее широко применяется индекс видового разнообразия Шеннона—Уивера. Для сравнения нами были рассчитаны и другие индексы разнообразия, из которых наиболее показателен индекс Маргалефа [27], характеризующий число видов, отнесенное к числу особей. Так как на каждой станции по численности и биомассе доминировали разные виды, расчет индекса Шеннона—Уивера проводили отдельно с использованием этих показателей. С увеличением глубины среднегодовое значение индексов Шеннона и Маргалефа закономерно увеличивалось (табл. 5), и между этими показателями и глубиной существовала положительная корреляционная зависимость с очень высокими значениями коэффициентов корреляции: Шеннона по численности  $+0,97$ ; Шеннона по биомассе и Маргалефа  $+0,92$ . В течение года величина индексов колебалась на каждой из станций: наиболее существенно в верхнем горизонте ПЗ, где относительный размах вариации индекса Маргалефа составил  $86-166\%$ , индекса Шеннона по численности —  $75-169\%$  и по биомассе —  $150-302\%$ . С увеличением глубины величина относительного размаха вариации уменьшалась, т. е. отрицательная корреляционная зависимость между его значением и глубиной была отрицательной: индекса Маргалефа ( $-0,94$ ), Шеннона по численности ( $-0,84$ ) и по биомассе ( $-0,83$ ). Такой большой размах годовых колебаний на станциях прибрежной зоны был вызван значительным преобладанием здесь одного вида, по биомассе это *Lipiniella arenicola*, а по численно-



Индекс плотности (%) у различных видов макрозообентоса

Номер станции	Вид, индекс
1	<i>Lipiniella arenicola</i> , 46,8; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 37,7
2	<i>Lipiniella arenicola</i> , 58,1; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 24,9; <i>Cryptochironomus ex. gr. defectus</i> , 14,1
3	<i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 46,4; <i>Stictochironomus crassiforceps</i> , 36,6; <i>Cryptochironomus ex. gr. defectus</i> , 14,0
4	<i>Chironomus f. l. plumosus</i> , 35,7; <i>Stictochironomus crassiforceps</i> , 26,9; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 21,7
5	<i>Chironomus f. l. plumosus</i> , 35,5; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 19,3; <i>Stictochironomus crassiforceps</i> , 17,8; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 16,5
6	<i>Chironomus f. l. plumosus</i> , 27,5; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 17,3; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 16,0; <i>Euglesa henslowana</i> , 15,9
7	<i>Isochaetides newaensis</i> , 23,6; <i>Chironomus f. l. plumosus</i> , 19,1; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 16,9; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 16,8; <i>Euglesa henslowana</i> , 14,8
8	<i>Isochaetides newaensis</i> , 32,4; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 15,1; <i>Chironomus f. l. plumosus</i> , 13,9; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , 12,9; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 12,7
9	<i>Isochaetides newaensis</i> , 31,9; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , 18,9; <i>Procladius ex. gr. choreus</i> , 13,7; <i>Cladotanytarsus ex. gr. mancus</i> , 13,7; <i>Polypedilum bicrenatum</i> , 11,9
10	<i>Chironomus f. l. plumosus</i> , 33,7; <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , 20,8; <i>Isochaetides newaensis</i> , 20,0; <i>Procladius ex. gr. choreus</i> , 16,9; <i>Potamothrix moldaviensis</i> , 11,4

сти — *Cladotanytarsus ex. gr. mancus*, на долю которых приходилось 70 и 57 % среднегодовой соответственно. Перед вылетом личинки и куколки *Lipiniella arenicola* составляли 90—98 % общей биомассы, что и дало такие малые значения индексов Шеннона по биомассе — 0,03—0,07 (см. табл. 5). В то же время в момент появления молоди личинок *Cladotanytarsus ex. gr. mancus* они составляли 72—92 % общей численности макрозообентоса и, как следствие, такие низкие значения индекса Шеннона по численности — 0,41—1,05. С увеличением глубины возрастало количество видов, роль отдельных видов в общей численности и биомассе существенно снижалась и индекс Шеннона не опускался ниже 2 даже перед вылетом доминировавших здесь личинок мотыля и откладкой коконов невским лимнодрилом. Полученные нами данные подтверждают биоценотический принцип Тинеманна, согласно которому при благоприятных условиях среды число видов велико, но каждый представлен небольшим числом особей. Это дает высокие индексы видового разнообразия, которые и наблюдались в зоне возможного осушения.

Индексы видового разнообразия Шеннона ( $\bar{H}$ ) и Маргалефа ( $d$ )

Но- мер стан- ции	$\bar{H}$ по численности			$\bar{H}$ по биомассе			$d$		
	$\bar{H}_{\text{ср.}}$	min-max	$R_r$ , %	$\bar{H}_{\text{ср.}}$	min-max	$R_r$ , %	$d_{\text{ср.}}$	min-max	$R_r$ , %
1	1,50	0,41—2,94	169	0,87	0,03—2,66	302	1,45	0,31—2,72	166
2	1,64	1,05—2,58	93	1,01	0,07—2,46	236	1,39	0,52—2,36	132
3	1,90	1,10—2,52	75	1,90	0,07—2,93	150	1,69	0,83—2,28	86
4	2,26	0,74—2,93	97	1,89	1,42—2,60	62	1,92	0,76—2,82	107
5	2,71	2,12—3,25	42	2,31	1,42—2,82	61	2,62	1,82—3,59	68
6	2,87	1,66—3,72	72	2,73	2,08—3,44	52	3,27	2,45—4,04	49
7	2,94	1,90—3,69	61	2,75	2,05—3,50	53	3,44	2,40—4,72	67
8	3,34	2,31—3,82	45	2,84	2,14—3,32	41	3,83	2,22—4,68	64
9	3,43	2,97—3,79	24	3,08	2,24—3,78	50	3,80	2,74—5,04	61
10	3,25	2,62—3,77	35	2,74	2,19—3,29	40	3,46	2,61—3,98	40

Примечание.  $\bar{H}_{\text{ср.}}$  — среднегодовое значение индекса Шеннона,  $d_{\text{ср.}}$  — то же, Маргалефа, min-max — минимальное и максимальное значение индексов в течение года,  $R_r$  — относительный размах вариации: отношение разности максимального и минимального значения к среднегодовому.

Исследованию трофической структуры макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса предшествовала разбивка видов сообществ на следующие пять групп: фитодетритофаги, фильтраторы + собиратели, детритофаги-глотатели и хищники активные хвататели, т. е. при разделении донных беспозвоночных на трофические группировки пользовались схемой, предложенной для хирономид И. И. Извековой [9]. Основные сведения о характере пищи и способе ее добычи взяты из литературных источников [4, 9, 10, 13, 14, 20, 25], а по некоторым видам использованы собственные материалы. Доля выделенных групп по численности и биомассе существенно различалась, поэтому расчет был произведен раздельно. По численности детритофаги-собиратели значительно преобладали на первых 9 станциях и только на ст. 10 они уступали первое место детритофагам-глотателям (рис. 2 а). Последние играли существенную роль на ст. 8, 9, 10, а остальные три трофические группировки ни на одной из станций не достигали по численности значительного развития. Распределение выделенных группировок по биомассе существенно отличалось от такового по численности. Детритофаги-собиратели преобладали только на первых трех станциях, на остальных они занимали третье место, уступая фильтраторам + собирателям и глотателям

(рис. 2 б). Наиболее сложно распределялась по станциям группа фильтраторов + собирателей. Сначала роль ее с глубиной резко возрастала и достигала максимума на ст. 4, затем шло постепенное снижение вплоть до ст. 9 и резкое увеличение на последней станции. Это вызвано тем, что основу биомассы данной группы

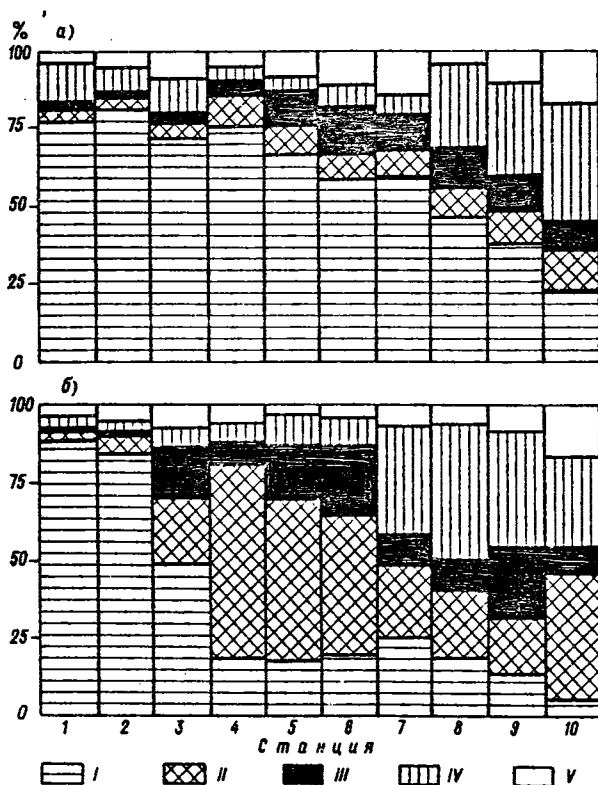


Рис. 2. Трофическая структура макрозообентоса по численности (а) и биомассе (б).

*I* — детритофаги-собиратели, *II* — фитодетритофаги фильтраторы + собиратели, *III* — фитодетритофаги-фильтраторы, *IV* — детритофаги-глодатели, *V* — хищники — активные хвататели.

составляли личинки из рода *Chironomus*. На станциях нижнего горизонта ПЗ (4, 5) максимального развития достигали личинки *Chironomus muratensis*, численность которых с глубиной резко падала, и на его смену приходил другой представитель данного рода — *Ch. plumosus* с максимальной плотностью в биоценозе дрейссены. На ст. 7—9 встречались оба вида, но в небольших количествах. По численности и биомассе детритофаги-собиратели преобладали на станциях верхнего горизонта ПЗ. Это вызвано суровыми условиями обитания здесь для других трофических групп. Отсутствие иловых отложений лимитировало здесь развитие глотателей, которым ил служил в качестве корма, и фильтраторов + собирателей, фильтраторов, которым он необходим для строительства трубок. Наличие в толще воды крупных минеральных частиц вследствие волнового перемешивания затрудняло питание многим фильтраторам, в том числе мелким формам пизидид. С увеличением глубины условия обитания для донных беспозвоночных улучшались, что и приводило к возрастанию роли других трофических групп (рис. 2 а; б). Между выделенными группами и глубиной существовали корреляционная зависимость: отрицательная у собирателей (—0,94 по численности, —0,84 по биомассе) и положительная у остальных групп — глотателей (0,83; 0,87), фильтраторов (0,75; 0,51), хищников (0,49, 0,71). У фильтраторов + собирателей по численности довольно высокая положительная корреляционная зависимость (0,84), а по биомассе очень слабая — 0,28, что вызвано, как указывалось ранее, смесью одного вида мотыля на другой.

Годовая динамика численности и биомассы. Годовая динамика основных групп макрозообентоса открытого мелководья во многом определяется доминирующими видами и на каждой станции имеет свои особенности, что и послужило поводом рассматривать их отдельно.

Ст. 1 расположена в 10 м от береговой линии. В конце августа она обсохла и отбор проб возобновили только в конце апреля следующего года, после затопления ее водой. Таким образом, безводный период на станции продолжался 8 мес. Максимальная глубина (0,95 м) отмечена 12 мая 1986 г. Всего на этой станции обнаружено 31 таксон донных беспозвоночных, из которых более 50 % (16 видов) составили хирономиды. Максимальное число видов (16) зарегистрировано 12 июня 1985 г., а минимальное (2 вида) — 9 августа. Годовой ход численности носил двувёршинный характер (рис. 3 в). Первый пик приходился на конец мая—начало июня и был вызван массовым появлением здесь личинок *Cladotanytarsus gr. mancus*, составлявших в этот период 82—84 % общей численности макрозообентоса, второй пик — в конце июля, в момент отрождения молоди другого доминирующего здесь вида — *Lipiniella arenicola*, на долю которого прихо-

дилось 62 % общей численности. Этот вид вызывал оба максимума биомассы — в конце июня 1985 г. и в конце мая 1986 г. (рис. 3 в), составляя 90—95 % всего макрозообентоса. Только в конце мая 1985 г. по численности существенную роль играли наидиды, а по биомассе — личинки ручейников (рис. 3 а, б), в остальной период их доля снижалась, возрастало значение хирономид, и уже в августе в составе макрозообентоса встречались только личинки хирономид. Аналогичное возрастание относительной роли хирономид от весны к осени отмечено Н. И. Зеленцовым [7] для прибрежной зоны закрытого мелководья Волжского плеса.

Ст. 2, расположенная в 60 м от береговой линии, в конце сентября обнажилась, и отбор проб на ней был возобновлен в конце апреля, т. е. безводный период продолжался 7 мес. Максимальная глубина (1,45 м) отмечена в те же сроки, что и на

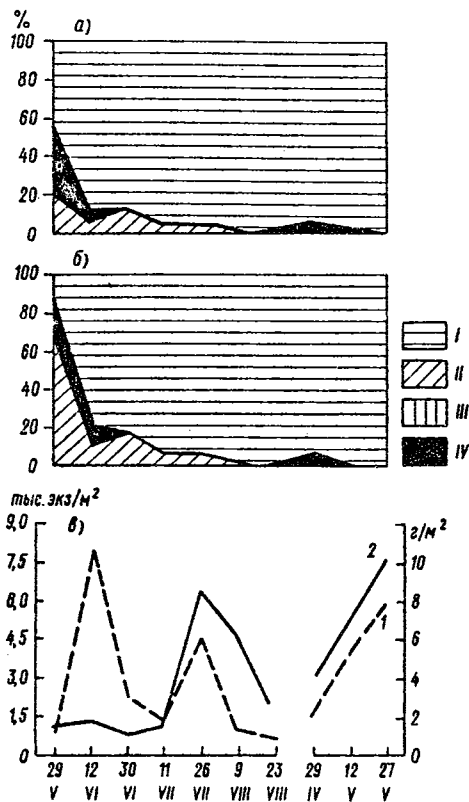


Рис. 3. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 1.

I — хирономиды, II — олигохеты, III — моллюски, IV — прочие; 1 — численность, 2 — биомасса.

предыдущей станции. Всего в макрозообентосе обнаружен 21 вид и форма, из которых 67 % (14 видов) составили хирономиды. Максимальное видовое разнообразие (11 видов) отмечено в конце июня, а минимальное (по 3 вида) — в мае и июле 1985 г. Годовая динамика численности до осушения повторяла таковую на ст. 1 и носила двугорбный характер (рис. 4 в). Оба пика численности вызваны теми же видами, что и на предыдущей станции, хотя второй пик наблюдался здесь на 2 недели позже, чем на ст. 1. В период с конца апреля по конец мая 1986 г. численность макрозообентоса на ст. 2 резко убывала, в то время как на ст. 1 она возрастала. Это вызвано миграцией доминирующих здесь по численности личинок *Cladotanytarsus* gr. *mancus* в сторону берега (табл. 6). Годовая динамика биомассы на ст. 2 почти совпадала с динамикой численности (рис. 4 в), но вызвана одним

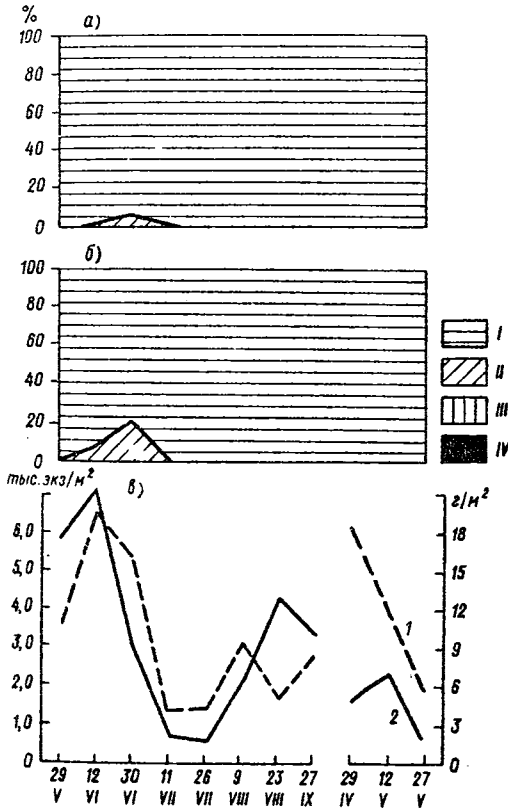


Рис. 4. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 2. Усл. обозначения см. рис. 3.

видом — *Lipiniella arenicola*, составляющим в оба пика 93—96 % всего макрозообентоса. Первый максимум биомассы наблюдался в середине июня, перед вылетом популяции, второй — в конце августа—сентябре, перед осушением станции, при достижении личинками IV возраста. Интересным, на наш взгляд, является механизм перенесения неблагоприятных условий популяцией *L. arenicola*. При высыхании станции личинки не отступали вместе с водой, а зарывались глубоко в песок, где и переносили безводный период, включая зимнее время. Такое длительное пребывание личинками в неблагоприятных условиях существенно сказывалось на их индивидуальной массе, которая за 7 мес на ст. 2 снизилась от 12,1 мг/особь (конец сентября) до 7,6 мг/особь (конец апреля), т. е. уменьшилась на 37 %, хотя за этот же период средняя длина личинок возросла от 11,5 до 12,3 мм, т. е. увеличилась на 7 %. Сразу после таяния льда на водохранилище личинки начали интенсивно расти, и к концу мая их первоначальная индивидуальная масса почти полностью восстановилась.

Таблица 6

Численность личинок *Cladotanytarsus gr. mancus* весной 1986 г.

Дата	Ст. 1				Ст. 2			
	II	III	IV	Общая	II	III	IV	Общая
29 IV	0	0	0	0	$\frac{2340}{58}$	$\frac{1690}{42}$	0	4030
12 V	$\frac{1625}{60}$	$\frac{780}{28}$	$\frac{325}{12}$	2730	$\frac{1820}{62}$	$\frac{715}{25}$	$\frac{390}{13}$	2925
27 V	0	$\frac{3510}{73}$	$\frac{1300}{27}$	4810	0	$\frac{585}{75}$	$\frac{195}{25}$	780

Примечание. II, III, IV — личинки 2-го, 3-го и 4-го возрастов; над чертой — экз/м<sup>2</sup>, под чертой — % общей.

Характерным для ст. 2 явилось значительное преобладание личинок хирономид как по численности, так и по биомассе на протяжении всего года (рис. 4 а, б). При максимальной численности олигохет в июне их количество не превышало 20 % всего

макрозообентоса. С середины июля в его составе встречались только личинки хируномид.

Ст. 3 расположена в 180 м от береговой линии. В начале октября она высохла и отбор проб возобновили в конце апреля, т. е. безводный период на ней составил более 6 мес. Наибольшая глубина (1,95 м) отмечена 12 мая 1986 г.

В составе макрозообентоса обнаружено 25 таксонов, из которых 52 % (13 видов) составили хируномиды. Наибольшее число видов (10) отмечено в конце июля, а наименьшее (3) — в конце апреля. Годовая динамика численности имела три пика — в конце мая, июля и сентября (рис. 5 в) и была вызвана одним видом — *Cladotanytarsus gr. mancus*, составлявшим 52—65 % всего макрозообентоса. Незначительное повышение численности в период с апреля по конец мая 1986 г., как и на ст. 1, связано с миграцией личинок *Cladotanytarsus gr. mancus* из более глубоких станций.

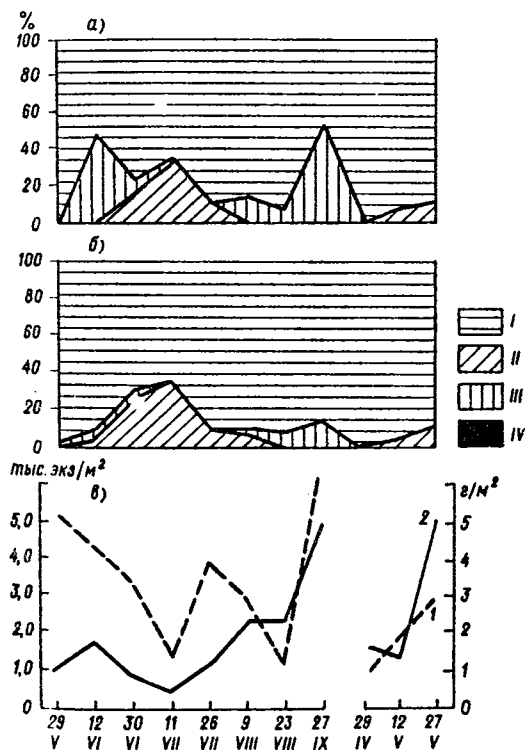


Рис. 5. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 3.



Биомасса возрастала от весны к осени (рис. 5 в) и достигала максимума перед осушением станции за счет моллюска *Euglesa henslowana*, составляющего 56 % общей. Второй, аналогичный по величине, максимум (в конце мая 1986 г.) был вызван миграцией из более глубоких станций личинок и куколок *Chironomus muratensis* перед вылетом; на их долю приходилось 62 % всего макрозообентоса.

По сравнению с предыдущими двумя станциями относительная роль олигохет и моллюсков на ст. 3 возрастала, последние по биомассе доминировали в сентябре. Однако по-прежнему почти на протяжении всего года личинки хирономид существенно преобладали как по численности, так и по биомассе над двумя другими группами (рис. 5 а, б).

Ст. 4 расположена в 520 м от береговой линии. В конце декабря при толщине льда 20 см станция обнажилась и снова покрылась водой только в конце апреля. Таким образом, безводный период на ней длился около 4 мес. Максимальная глубина (2,45 м) отмечена в те же сроки, что и на трех предыдущих станциях.

Всего в составе донных сообществ обнаружено 30 видов и форм, из которых 60 % (18 видов) приходилось на хирономид. Наибольшее число видов (по 13) зарегистрировано в конце июля, августа и апреля, а наименьшее (3) — в начале августа.

Годовая динамика численности носила сложный характер и в значительной степени совпадала с таковой на ст. 3 (рис. 5 в, б в). Первые два пика (начало июня и конец июля) вызывали личинки *Cladotanytarsus gr. mancus*, на долю которых приходилось 46—52 % всей численности, а третий (конец августа) связан с появлением отродившейся здесь молодежи других доминирующих видов — *Polypedilum bicrenatum* и *Stictochironomus crassiforceps*, составлявших более 50 % всего макрозообентоса. С апреля по май 1986 г. шла убыль численности, вызванная миграцией личинок *Cladotanytarsus gr. mancus* в верхний горизонт ПЗ.

Годовая динамика биомассы до осушения почти полностью совпадала с таковой на ст. 3, но ее максимум здесь вызывали личинки из рода *Chironomus*, составляющие с конца августа по декабрь 65—81 % всего макрозообентоса. Сразу после затопления ст. 4 личинки данного рода по-прежнему составляли более 70 % биомассы, хотя затем их доля уменьшалась вследствие миграции предкуколок перед вылетом в сторону берега.

Относительная роль хирономид по численности в течение всего периода наблюдений была значительно выше, чем других групп (рис. 6 б). По биомассе моллюски только в конце июля вышли на первое место (рис. 6 а). По сравнению с предыдущей станцией роль олигохет в составе макрозообентоса немного уменьшилась.

Ст. 5 расположена в 670 м от береговой линии. В начале марта при толщине льда 70 см станция высохла и снова покрывалась водой в конце апреля, т. е. безводный период на ней составил немногим более 50 сут. Максимальная глубина (2,95 м) отмечена 12 мая 1986 г.

В составе макрозообентоса обнаружен 41 таксон, из которых 51 % (21 вид) приходился на хирономид. Наибольшее число видов (18) отмечено в конце июля, а наименьшее (8) — в начале того же месяца.

Годовая динамика численности носила сложный характер (рис. 7 в) и во многом была связана с вылетом и появлением молоди двух доминирующих здесь видов — *Cladotanytarsus gr. mancus* и *Polypedilum bicrenatum*, суммарная доля которых составляла от 50 до 84 % общей численности макрозообентоса. Годовой ход биомассы был менее сложен. С мая биомасса постепенно возра-

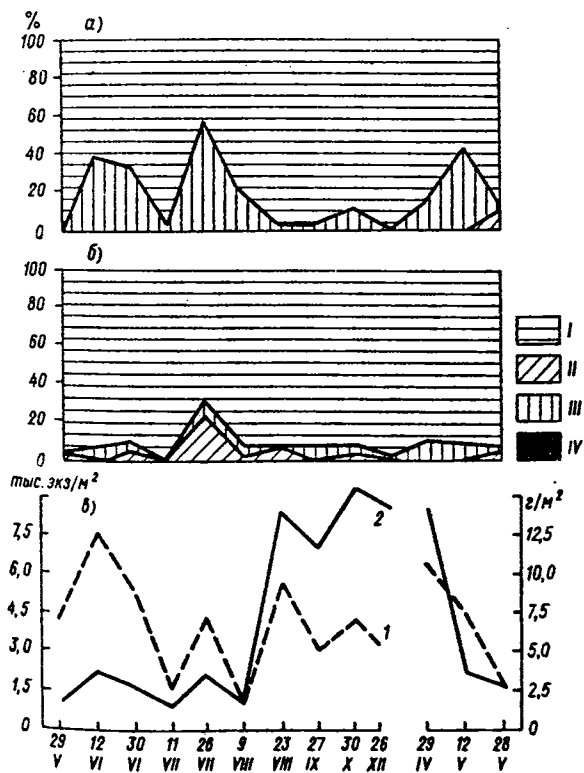


Рис. 6. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 4.

Усл. обозначения см. рис. 3.

стала и достигала первого пика в конце августа. В этот период 72 % общей биомассы приходилось на личинок IV возраста *Chironomus muratensis*. Второй пик был отмечен в середине февраля перед осушением станции и вызван олигохетой *Isochaetides newaensis*, на долю которой приходилось 52 % всего макрозообентоса.

Хотя относительная роль моллюсков и олигохет по численности была на ст. 5 выше, чем на предыдущей станции, суммарная доля их не превышала 30 % общей (рис. 7 б).

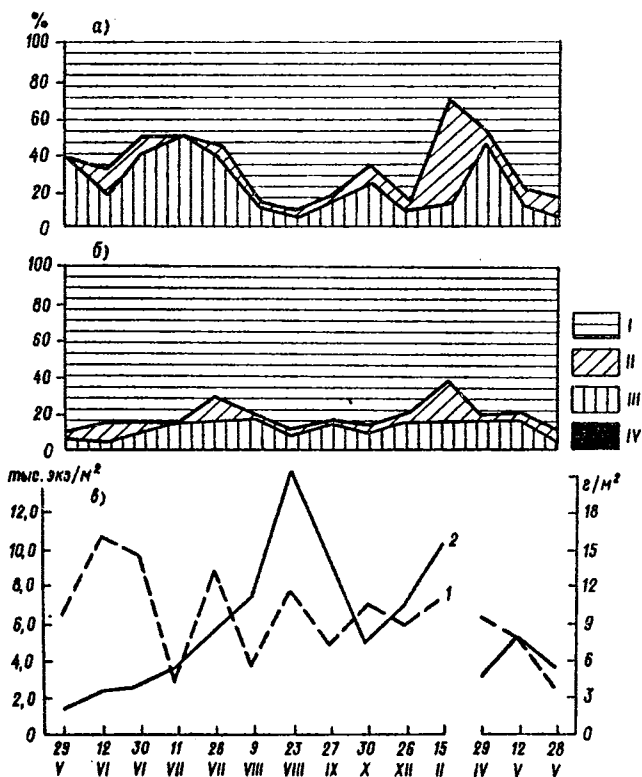


Рис. 7. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 5.

Усл. обозначения см. рис. 3.

Хирономиды по биомассе доминировали на протяжении всего года, за исключением февраля, когда на первое место вышли олигохеты (рис. 7 а).

Ст. 6 находилась в 800 м от береговой линии. В течение всего периода наблюдений она не обнажалась. Максимальная глубина (3,45 м) зарегистрирована в те же сроки, что и на предыдущих станциях, а минимальная (0,5 м) — в начале апреля 1986 г.

Всего в составе макрозообентоса отмечалось 59 видов и форм, из которых наиболее широко были представлены хирономиды — 41 % общего числа видов. По сравнению со ст. 5 произошло резкое увеличение числа обнаруженных видов. Наиболее разнообразным (24 вида) сообщество было в феврале, наименее (по 14 видов) — в начале июня и июля.

Годовая динамика численности носила сложный характер и практически не отличалась от таковой на предыдущей станции (рис. 8 в). В течение всего сезона доминировали личинки *Cladotanytarsus gr. mancus* и *Polypedilum bicrenatum*, составлявшие 50—70 % всего макрозообентоса. Единственной отличительной чертой явилось преобладание на ст. 6 личинок *P. bicrenatum*, а на ст. 5 — *Cladotanytarsus gr. mancus*.

В годовом ходе биомассы наблюдались три основных максимума. Пики в летний и осенний периоды были вызваны личинками *Chironomus f. l. plumosus*, составлявшими 68—90 % общей биомассы. Зимний максимум был связан с появлением здесь моллюды двух видов моллюсков — *Viviparus viviparus* и *Anodonta piscinalis*, на долю которых приходилось более 60 % всего макрозообентоса.

По численности хирономиды по-прежнему существенно превосходили две другие группы (рис. 8 б). По биомассе они преобладали в течение весенне-летнего периода, а начиная с конца октября и на протяжении всего подледного периода уступали первое место моллюскам (рис. 8 а). По сравнению с предыдущей станцией роль олигохет и моллюсков была здесь несколько выше, особенно в зимний период.

Ст. 7 была расположена в 860 м от береговой линии. Наибольшая глубина (3,95 м) зарегистрирована 12 мая 1986 г., а наименьшая (1 м) — в начале апреля того же года.

В составе макрозообентоса обнаружено 62 таксона, из которых наиболее широко представлены хирономиды — 28 видов (45 % общего числа). Максимальное видовое разнообразие (27 видов) отмечено в феврале, а минимальное (по 15) — в мае, июне и июле.

Годовая динамика численности имела два ярко выраженных пика: первый — в конце мая, когда 63 % всего макрозообентоса составляли личинки *Cladotanytarsus gr. mancus*; второй — в сен-

тябре—октябре, где 60 % приходилось на личинок младших возрастов *Polypedilum bicrenatum* (рис. 9 в). В начале июля сразу после вылета двух доминирующих здесь мелких представителей хирономид, указанных выше, наблюдался первый минимум. В этот период около 60 % общей численности составляли личинки II, III и IV возрастов *Chironomus f. l. plumosus*. Второй минимум был отмечен в начале мая 1986 г., т. е. сразу после миграции в прибрежную зону личинок *Cladotanytarsus gr. mancus*, ранее превалявавших здесь.

Динамика биомассы в течение года имела 4 пика (рис. 9 в). Первые два (в июле и августе) вызывали личинки *Chironomus*

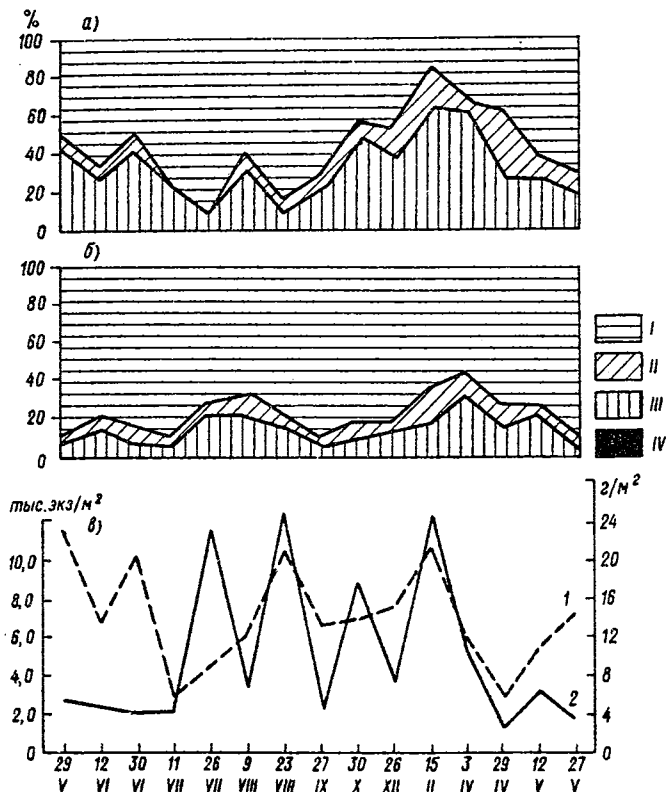


Рис. 8. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 6. Усл. обозначения см. рис. 3.

*f. l. plumosus*, составлявшие 51—63 % общей биомассы; февральский и апрельский максимум связаны с олигохетой *Isochaetides newaensis*, на долю которой приходилось 46—47 % всего макрозообентоса.

Как и на предыдущих станциях, личинки хирономид доминировали по численности на протяжении всего года. Даже в зимний период, когда их значение было минимальным, они составляли

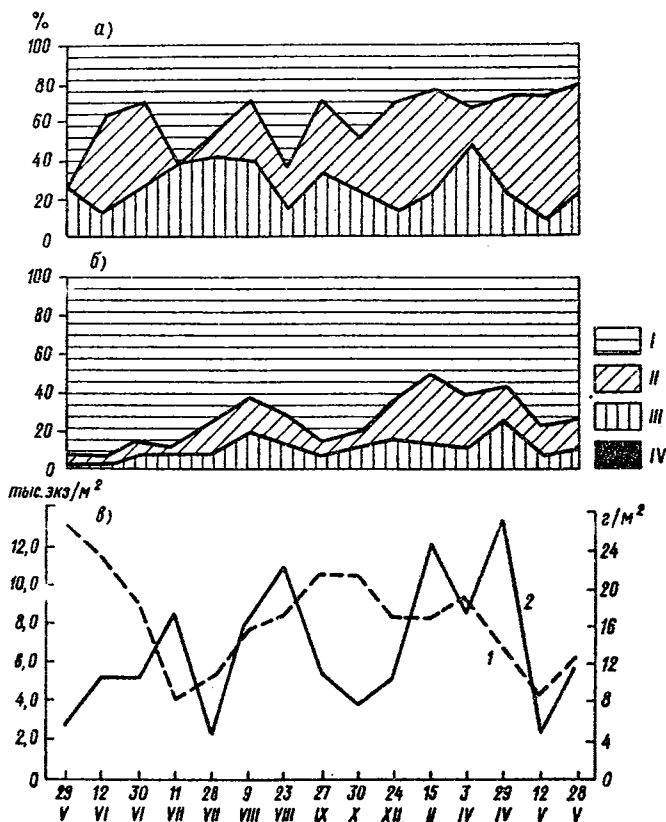


Рис. 9. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 7. Усл. обозначения см. рис. 3.

около 60 % общей численности (рис. 9 б). По биомассе личинки хирономид занимали первое место только в отдельные периоды, в остальное время преобладали олигохеты и в некоторые сроки моллюски (рис. 9 а). По сравнению со ст. 6 относительная роль моллюсков была здесь немного ниже, зато существенно выше — олигохет, особенно по биомассе, за счет появления их крупного представителя — *Isochaetides newaensis*.

Ст. 8 находилась в 900 м от береговой линии. Минимальная (1,5 м) и максимальная (4,45 м) глубины отмечены в те же сроки, что и на предыдущей станции.

Здесь зарегистрировано 66 видов и форм, из которых наиболее разнообразно были представлены личинки хирономид — 26 видов. Наибольшее число видов (по 27) обнаружено в октябре—декабре, а наименьшее (13) — в начале июня.

Годовая динамика численности имела вид ломаной линии с многочисленными пиками (рис. 10 в). В период с мая по июль пики вызывали личинки *Cladotanytarsus gr. mancus*, составлявшие 30—58 % общей, в остальное время преобладал другой мелкий представитель личинок хирономид — *Polypedilum bicrenatum*, на долю которого приходилось 26—43 % всего макрозообентоса.

Годовой ход биомассы имел три максимума (см. рис. 10 в). Первый наблюдался в конце мая, когда 47 % общей биомассы приходилось на личинок *Chironomus agilis*, второй и третий (в конце августа и апреля) обеспечивал один и тот же вид — *Isochaetides newaensis*, составлявший 43—58 % всего макрозообентоса.

Почти круглогодично хирономиды преобладали по численности над двумя другими группами и только в феврале—начале апреля олигохеты были численно соизмеримыми с ними (рис. 10 б). По биомассе начиная с августа и по май 1986 г. доминировали олигохеты и только в отдельные сроки на первое место выходили хирономиды или моллюски (рис. 10 а). По сравнению с предыдущей станцией роль личинок хирономид снизилась как по численности, так и по биомассе, и, наоборот, по обоим этим показателям возросла роль олигохет.

Ст. 9 была расположена в 940 м от береговой линии. Максимальная (4,95 м) и минимальная (2 м) глубины отмечены в те же сроки, что и на предыдущих станциях.

Разнообразие макрозообентоса еще более выросло, обнаружены 71 вид и форма, из которых наиболее богато были представлены хирономиды — 28 видов. Минимальное число видов (по 17) наблюдалось в мае—июне, а максимальное (27 видов) — в феврале.

Годовой ход численности макрозообентоса на ст. 9 носил менее сложный характер, чем на предыдущей станции. Единственный существенный пик в конце июня обеспечивали личинки

*Cladotanytarsus gr. mancus*, на которых приходилось 41 % общей численности макрозообентоса. В дальнейшем, хотя и происходили небольшие колебания, в целом численность имела тенденцию к убыванию (рис. 11 в).

Динамика биомассы на этой станции также не имела столь резких перепадов, как на предыдущих станциях. С мая по октябрь она колебалась в небольших пределах, и только в декабре был отмечен первый небольшой пик (рис. 11 в). В этот период 35 % всего макрозообентоса составляла олигохета *Isochaetides newaensis*. Второй пик, более значительный, зарегистрирован в

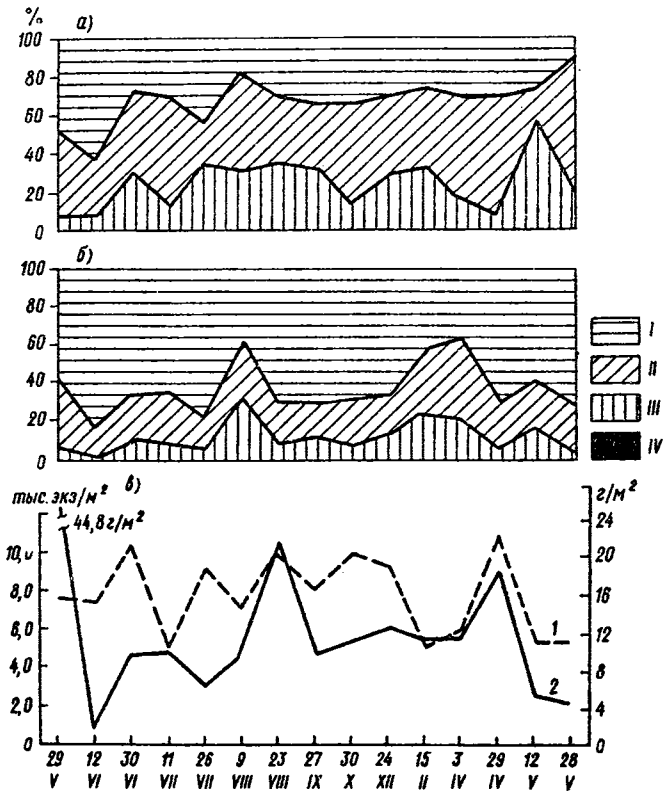


Рис. 10. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 8. Усл. обозначения см. рис. 3.



конце апреля и был вызван личинками *Chironomus f. l. plumosus*, составлявшими 32 % общей биомассы.

В течение значительного периода личинки хирономид преобладали по численности над олигохетами и моллюсками, за исключением середины августа и февраля—апреля, когда более многочисленными оказались олигохеты (рис. 11 б). По биомассе такого явного преобладания одной из групп не наблюдалось. На протяжении длительного периода доминировали олигохеты, а в

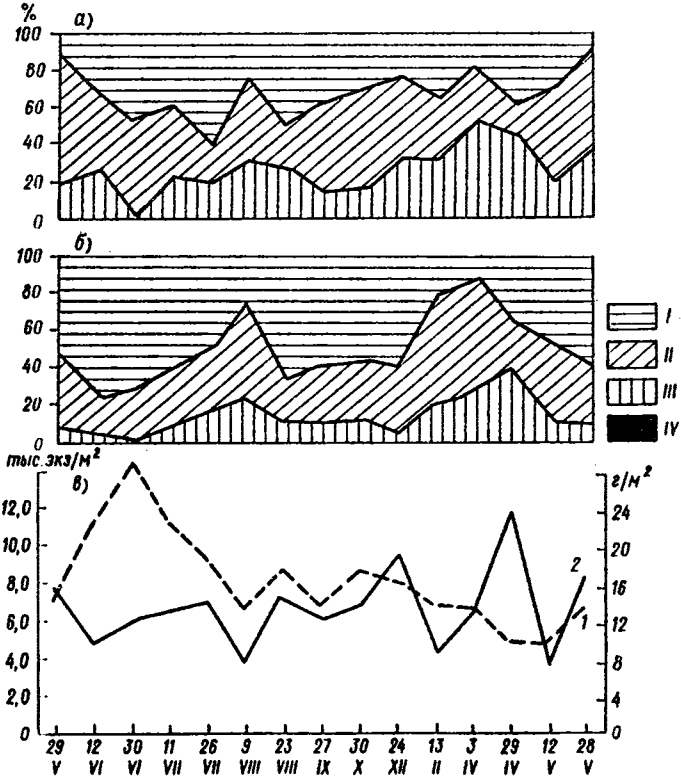


Рис. 11. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 9. Усл. обозначения см. рис. 3.

отдельные сроки — другие группы: летом — хирономиды, зимой — моллюски (рис. 11 а).

Ст. 10 находилась в 960 м от береговой линии. Минимальная (2,5 м) и максимальная (5,45 м) глубины отмечены в те же сроки, что и на предыдущих четырех станциях.

В фауне макрозообентоса обнаружено 67 видов и форм, из которых наиболее широко представлены хирономиды — 27 видов. Наименьшее видовое обилие (11 видов) зарегистрировано в мае 1985 г., а наибольшее (24) — в начале июля.

В течение года отмечалось несколько пиков численности (рис. 12 а): первый вызывали личинки *Cladotanytarsus gr. mancus*, составлявшие 32 % общей, второй и третий — личинки младших возрастов *Polypedilum bicrenatum* (20—25 %). В мае 1986 г. 46 % общей численности приходилось на олигохету *Potamothrix moldaviensis*.

Биомасса донных животных в течение года увеличивалась трижды — в июле, октябре и мае (рис. 12 в). Эти максимумы сопровождалась значительным преобладанием одного и того же вида — *Chironomus plumosus* (от 36 до 71 % общей биомассы макрозообентоса). С мая по октябрь личинки хирономид, составляя 60 % общей численности, превосходили олигохет и моллюсков (рис. 12 б). С декабря до середины мая, наоборот, олигохеты преобладали в сообществах, образуя более 70 % его численности. По биомассе обычно доминировали хирономиды и только в отдельные месяцы — олигохеты (рис. 12 а).

Таким образом, на всех станциях ПЗ (1—5) хирономиды преобладали в течение всего года как по численности, так и по биомассе. В зоне возможного осушения они круглогодично доминировали по численности, а на ст. 9 и 10 уступали олигохетам в подледный период. По биомассе в весенне-летний период, как правило, преобладали хирономиды, зимой — олигохеты, за исключением ст. 6, где в этот период было больше всего моллюсков.

Годовая динамика численности и биомассы макрозообентоса во многом определялась доминирующими видами. Максимумы численности связаны с массовым появлением молоди хирономид и олигохет, преобладающих на данной станции. Пики биомассы наблюдались перед вылетом популяции хирономид и перед началом откладки коконов или появлением большего числа поясковых особей олигохет. На станциях, где доминировал крупный их представитель — *Isochaetides newaensis*, минимальная биомасса олигохет наблюдалась в июле, когда отмечалась максимальная гибель половозрелых особей сразу после откладки коконов [6].

Количество макрозообентоса увеличивалось с глубиной. Анализ среднегодовых значений численности и биомассы по всем станциям показал наличие положительной корреляционной зави-

симости между глубиной и этими показателями: 0,72 — по численности и 0,86 — по биомассе. Аналогичная положительная корреляционная зависимость отмечена у моллюсков (0,79 и 0,72) и олигохет (0,89 и 0,84) соответственно (табл. 7).

У личинок хирономид какой-либо зависимости между глубиной и количественными показателями не наблюдалось, что подчеркивает их большую эвритопность по сравнению с другими группами. Повышенная эвритопность хирономид объясняется несколькими причинами: гетеротопностью хирономид, что особенно важно для осушаемых участков, способностью к совершению миграций по мере высыхания или затопления станций, возможно-

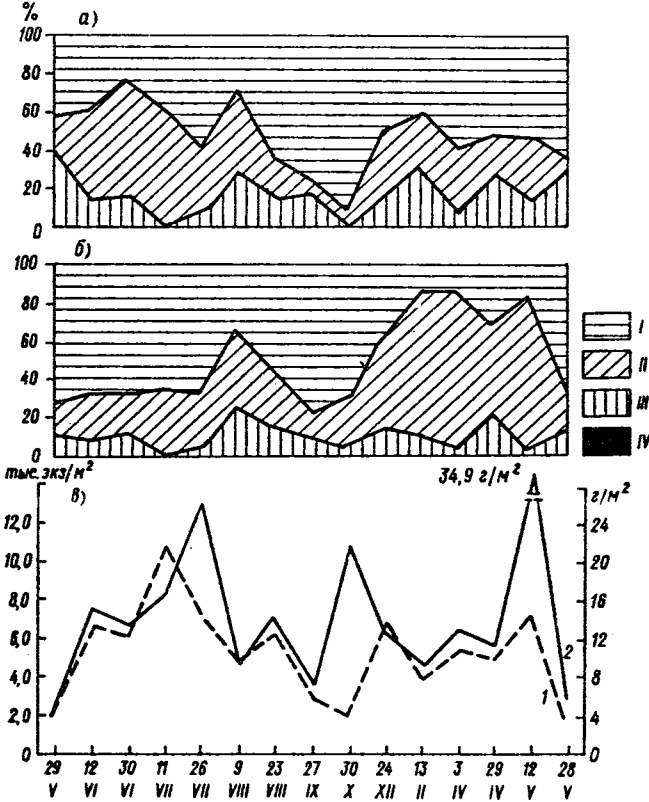


Рис. 12. Биомасса (а) и численность (б) основных групп макрозообентоса (% общей) и его годовая динамика (в) на ст. 10. Усл. обозначения см. рис. 3.

стью длительно переносить безводный период, зарываясь глубоко в грунт, наличием у личинок хирономид представителей всех 5 выделенных трофических группировок, в то время как олигохеты представлены в основном глотателями, а моллюски — фильтраторами и собирателями. Среднегодовая численность и биомасса макрозообентоса на станциях ПЗ колебалась в больших пределах; аналогичные показатели в ЗВО были стабильны. Следует обратить внимание на среднегодовую биомассу макрозообентоса на ст. 3, которая по сравнению с соседними станциями в 3,5—4 раза ниже. По-видимому, это в первую очередь связано с максимальной разрушительной деятельностью ветровых волн, основная потеря энергии которых, по данным В. П. Курдина [12], на Волжском плесе происходит на глубинах менее 2 м, где и расположена эта станция. Потеря энергии сопровождается максимальным воздействием на дно, что приводит к его размыву и транспортировке образующих здесь наносов и, конечно, негативно сказывается на развитии донных беспозвоночных. В целом средние количественные показатели в ЗВО были в 2 раза больше, чем в ПЗ. При этом, если численность и биомасса хирономид в обеих зонах достоверно не различалась, то аналогичные показатели у моллюсков и особенно у олигохет в ЗВО были значительно выше, чем в ПЗ.

Таблица 7

Среднегодовая численность (Ч, экз/м<sup>2</sup>) и биомасса (Б, г/м<sup>2</sup>) основных групп макрозообентоса

Номер станции	Моллюски		Олигохеты		Хирономиды		Общая	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
1	6	0,01	246	0,06	2642	4,28	2920	4,43
2	14	0,05	127	0,03	3362	8,71	3503	8,79
3	116	0,38	220	0,11	2737	1,60	3087	2,10
4	174	0,77	154	0,05	3798	6,26	4126	7,08
5	631	1,49	401	0,81	5232	6,20	6279	8,51
6	1034	5,22	608	1,22	5894	5,07	7549	11,52
7	896	3,34	1216	5,48	6500	4,61	8632	13,47
8	1031	2,83	1995	5,99	4818	4,71	8018	13,70
9	982	3,99	2981	5,76	3979	4,07	7987	14,01
10	522	2,13	2235	3,69	2105	6,99	4880	13,46
Коэффициент корреляции	+0,79	+0,72	+0,89	+0,84	+0,24	0,0	+0,72	+0,86
Средняя в ПЗ	188	0,54	230	0,21	3554	5,41	3983	6,18

На всех станциях мелководной зоны, за исключением ст. 10, в течение года личинки хирономид преобладали по численности, хотя с глубиной их доля постепенно снижалась (рис. 13). По биомассе их роль была существенной на станциях ПЗ, а в ЗВО к ним присоединялись многочисленные олигохеты и моллюски. Основу численности почти на всех станциях составляли мелкие хирономиды из родов *Cladotanytarsus* и *Polypedilum*, каждый из которых был представлен двумя массовыми видами: у первого рода это *Cladotanytarsus atridorsum* и *Cl. wexionensis*, у второго — *Polypedilum bicrenatum* и *P. scalaenum*. Если среднегодовая плотность личинок *Cladotanytarsus* с первой по девятую станцию ко-

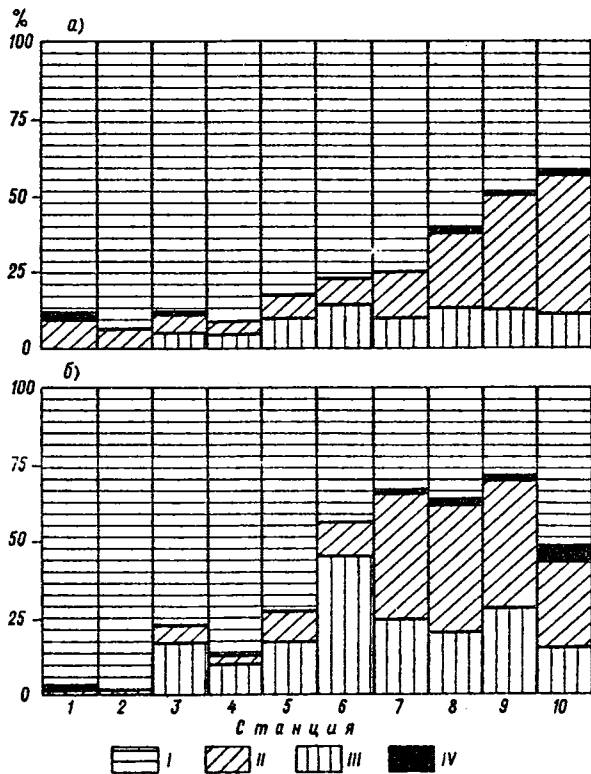


Рис. 13. Среднегодовая численность (а) и биомасса (б) основных групп макрозообентоса (% общей) на различных станциях.

Усл. обозначения см. рис. 3.

лебалась в небольших пределах (табл. 8) и никакой закономерности не прослеживалось, то у представителей рода *Polypedilum* численность с глубиной возрастала и достигала максимума (2,7 тыс. экз/м<sup>2</sup>) на ст. 6 и 7, а затем резко уменьшилась. Меньше всего представителей этих родов было на ст. 10 (22 % общей численности макрозообентоса), а больше всего (68 %) — на ст. 3.

Таблица 8.

Среднегодовая численность личинок хирономид двух доминирующих в составе макрозообентоса родов

Номер станции	<i>Cladotanytarsus</i>		<i>Polypedilum</i>	
	тыс. экз/м <sup>2</sup>	% общей	тыс. экз/м <sup>2</sup>	% общей
1	1,6	55	0,0	1
2	2,0	58	0,2	6
3	1,8	58	0,3	10
4	1,5	37	1,2	29
5	1,6	26	2,3	37
6	1,7	22	2,7	36
7	2,1	24	2,7	31
8	1,4	17	2,2	27
9	1,3	16	1,5	19
10	0,5	11	0,5	11

Основу биомассы (за исключением первых трех станций) в составе макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса составляли крупный представитель олигохет *Isochaetides newaensis* и личинки *Chironomus f. l. plumosus*, суммарная доля которых на различных станциях равнялась 42—64 % (табл. 9). На первых трех станциях по биомассе доминировали крупные личинки *Lipiniella arenicola*. Значительное понижение среднегодовой биомассы личинок *Chironomus f. l. plumosus* на ст. 7—9 сопровождалось существенным увеличением таковой у олигохеты *Isochaetides newaensis*, что, по-видимому, связано с наличием некоторой конкуренции в их питании, несмотря на то что способы добычи пищи у них различаются.

Таким образом, по числу обнаруженных видов, величинам коэффициентов видового сходства и разнообразия, трофическим группировкам, доминирующим видам и группам, выделенным биоценозам, среднегодовым значениям численности и биомассы макрозообентоса в открытом мелководье Волжского плеса четко различаются две зоны: зона возможного осушения и прибрежная зона. В свою очередь в последней можно выделить верхний горизонт, осушаемый до ледостава, и нижний горизонт, осушение ко-

Среднегодовая биомасса двух доминирующих  
в составе макрозообентоса видов

Номер станции	<i>Isochaetides newaensis</i>		<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	
	г/м <sup>2</sup>	% общей	г/м <sup>2</sup>	% общей
1	—	—	0,0	1
2	—	—	0,4	4
3	—	—	0,4	19
4	—	—	4,5	64
5	0,5	6	4,6	54
6	0,4	3	4,5	39
7	4,0	30	3,0	22
8	4,7	34	2,7	20
9	4,1	29	2,1	15
10	2,3	17	5,5	41

тогого происходит в подледный период. Для выделенных зон и горизонтов характерны свои биоценозы, которые по мере увеличения глубины и заиленности песчаного биотопа постепенно сменяют друг друга. Минимальные глубины открытого мелководья (верхний горизонт ПЗ), на которых наблюдались наиболее суровые условия существования для донных беспозвоночных [21], вызванные большой гидродинамикой вод и отсутствием иловых отложений, занимал биоценоз *Lipiniella arenicola*—*Cladotanytarsus gr. mancus*. Оба вида имели различные механизмы приспособления к таким условиям. Личинки *Lipiniella arenicola* по мере сработки уровня воды в водохранилище постепенно зарывались глубоко в песок, иногда глубже 1 м, где и переносили столь длительный период высыхания, включая зимнее время. С затоплением биотопа они снова выходили на поверхность и, несмотря на значительную потерю средней индивидуальной массы (около 40 %) за безводный период, быстро восстанавливали ее и успешно завершали жизненный цикл. Личинки *Cladotanytarsus gr. mancus* при осушении побережья отступали вместе с водой, а оставшиеся особи через 2—3 недели погибали. Сразу после затопления песчаного биотопа водой личинки мигрировали в ПЗ, откуда и происходил их наиболее интенсивный вылет. Минимальное число обнаруженных видов (21—25), наибольшая роль двух доминирующих видов (81—90 % по биомассе и 70—83 % по численности), низкое среднегодовое значение индекса разнообразия, а также максимальный относительный размах вариации (более 300 %) на станциях верхнего горизонта ПЗ связаны с неблагоприятными условиями обитания. Биоценоз *Chironomus f. l. plumosus*—*Stictochironomus crassiforceps*—*Cladotanytarsus gr.*

*manicus* являлся промежуточным по указанным показателям и занимаемой им площади. Наиболее стабилен по всем показателям биоценоз *Isochaetides newaensis*—*Chironomus f. l. plumosus* — *Limnodrilus hoffmeisteri*. Незначительное понижение видового разнообразия, числа обнаруженных видов и среднегодового значения численности на ст. 10 по сравнению со ст. 9 вызвано тем, что данная станция расположена недалеко от следующего биоценоза — *Dreissena polymorpha*, который существенно отличался от трех предыдущих как составом доминирующих видов, так и их ролью в донных сообществах.

Из 129 видов и форм, обнаруженных в составе макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища, в зоне возможного осушения отмечено 107 видов, а в прибрежной зоне — 73 вида и формы. Коэффициент видового сходства Чекановского-Серенсена между ними составил 0,57. В верхнем и нижнем горизонтах прибрежной зоны зарегистрировано по 48 видов и форм с коэффициентом видового сходства 0,48, т. е. меньше, чем в целом между двумя зонами, что косвенно подтверждает правильность выделения в данной зоне двух горизонтов.

По сравнению с началом 70-х годов [23] число видов, обнаруженных в составе макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища, увеличилось в 2,5, а биомасса — в 3 раза.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. П. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. станции. М.; Л., 1949. Т. 7.
2. Бакастов С. С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
3. Белавская А. П., Кутова Т. Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966.
4. Бентос Уччинского водохранилища. М., 1980.
5. Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. Ч. 1: Озера Кривое и Круглое.
6. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
7. Зеленцов Н. И. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1970 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
8. Зеленцов Н. И. Сезонная динамика хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг. // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.



9. Извекова И. И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис...канд. биол. наук. М., 1975.
10. Константинов А. С. Биология хирономид и их разведение. Саратов, 1958.
11. Куйбышевское водохранилище. Л., 1983.
12. Курдин В. П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
13. Луферов В. П. Некоторые данные о хищном питании личинок *Tendipedidae* // ДАН СССР. 1956. Т. 3, № 2.
14. Луферов В. П. О питании личинок *Pelopiinae* (Diptera, *Tendipedidae*) // Тр. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1961. Вып. 4(7).
15. Луферов В. П. О пагоне прибрежья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965.
16. Митропольский В. И. Наблюдения над жизненным циклом, темпом роста и способностью к перенесению высыхания у *Musculum lacustre* (Müller) // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л., 1965.
17. Митропольский В. И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
18. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974.
19. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976.
20. Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, *Chironomidae*). М., 1983.
21. Роль волнения в формировании биоценозов бентоса больших озер. М., 1990.
22. Семерной В. П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1974. № 21.
23. Семерной В. П., Митропольский В. И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск, 1978.
24. Шилова А. И. О сезонном изменении популяции *Tendipes plumosus* и *Tendipes tentans* в Рыбинском водохранилище // Тр. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1960. Вып. 3(6).
25. Шилова А. И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л., 1976.
26. Шилова А. И., Куражковская Т. Н. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л., 1980.
27. Margalef R. Diversidad de especies en Las comunidades naturale // P. Inst. Biol. Apl. 1951. Vol. 9.

**Г. Х. Щербина***Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН***РОЛЬ *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS В ДОННЫХ  
СООБЩЕСТВАХ ОЗ. ВИШТЫНЕЦКОГО**

Изучено распределение дрейссены на двух биотопах озера в зависимости от сезона года и трофности участков. Показана роль моллюсков в самоочищении оз. Виштынецкого и предохранении эвтрофирования профундали. Установлено положительное влияние дрейссены на экосистему озера в целом.

За пределами Понтокаспия дрейссена появилась в 1820-х годах [10]. В дальнейшем она широко расселилась по Европе, проникнув в пресные воды бассейнов Средиземного, Балтийского и Белого морей [15]. В настоящее время во многих водоемах дрейссена является наиболее массовым представителем малакофауны, и многие исследователи выделяют биоценоз дрейссены. Точное время проникновения дрейссены в оз. Виштынецкое (Калининградская обл.) установить не удалось, но оно, по-видимому, совпадает с моментом появления дрейссены в бассейне Балтийского моря в начале XIX века [4].

В процессе жизнедеятельности дрейссена пропускает через фильтрационный аппарат огромное количество воды, которая в значительной степени освобождается от органической и минеральной взвеси. Отфильтрованная часть усваивается моллюском на рост, а непригодные для пищи частички склеиваются слизью в комки и хлопья и выбрасываются из мантийной полости в виде агглютинатов или так называемых псевдофекалий. Принося некоторый ущерб народному хозяйству как обростатель гидротехнических сооружений, этот моллюск имеет огромное значение как компонент системы биологического самоочищения и как кормовой объект некоторых рыб-бентофагов.

Целью настоящей работы было изучение распределения дрейссены в озере, роль ее в сообществах и способность к формированию собственных биоценозов.

Согласно делению территории бывшего СССР на 18 озерных областей [5], оз. Виштынецкое находится в Балтийской озерной области. Оно расположено высоко над уровнем моря, на отметке около 172 м, и принадлежит бассейну р. Преголи. По данным Н. К. Алексеева [1], возраст озера около 13 тыс. лет, т. е. оно образовалось раньше Балтийского моря. Ни предшествующие Балтийскому морю водоемы, ни само море никогда не достигали подножья Виштынецких высот даже в периоды трансгрессий. В настоящее время оз. Виштынецкое — самый крупный (16,6 км<sup>2</sup>) и глубоководный (максимальная глубина 52 м) водоем в Калининградской обл. Озеро слабопроточное, в него впадают 12 ручьев и 2 небольшие реки, берущие начало в Польше; вытекает одна р. Писса. Объем озера составляет 258 млн. м<sup>3</sup>, прозрачность довольно высокая (от 2 до 8 м), водоем относится к маломинерализованным гидрокарбонатно-кальциевым II типа. По данным Н. К. Алексеева с соавторами [2], в целом озеро олиготрофное с некоторыми чертами мезотрофии, хотя зона мелководного Большого залива имеет ярко выраженные черты, свойственные водоемам эвтрофного типа. В летний период водная толща резко стратифицирована, вследствие чего наблюдается существенное различие в содержании газов и биогенных элементов в эпи- и гипolimнионе. В последние годы отмечается незначительная эвтрофикация, вызываемая стоком поверхностных вод с сельскохозяйственных угодий восточного побережья. На берегу озера расположен единственный населенный пункт — небольшой литовский пос. Виштитис. По рыбохозяйственной классификации озеро относится к ряпушко-сиговым [12]. В составе ихтиофауны обнаружено 22 вида, из которых 9 являются промысловыми — ряпушка, сиг, угорь, линь, налим, щука, окунь, плотва и лещ. На основании изучения донных отложений [14] и собственных наблюдений в озере было выделено 4 основных биотопа: песок с зарослями хары, составляющий 11 % общей площади водоема, серый ил — 3,6 %, заиленный ракушечник — 7,7 %, мелкоалевритовый ил — 77,7 % (см. рисунок). Дрейссена обитает на двух биотопах — песке с харой и заиленном ракушечнике.

Материалом для настоящего сообщения послужили сборы макрозообентоса в оз. Виштынецком в 1981—1982 гг. Отбор проб осуществляли дночерпателем Экмана—Берджа (площадью 0,025 м<sup>2</sup>) по 4 подъема на стандартных и по 2 подъема на общих станциях. Для определения средней за вегетационный сезон численности и биомассы дрейссены и остальных групп макрозообентоса на каждом биотопе проводили ежегодно по 3 сбора: весной, летом и осенью. На песке с зарослями хары было установлено 6 общих станций, а на заиленном ракушечнике — 10. Всего за два года

исследований на общих станциях собрано и обработано 96 проб макрозообентоса.

За дрейссеной регулярно наблюдали на стандартных станциях, где отбор проб осуществляли с мая по сентябрь через 7—10 сут, в октябре, ноябре — один раз в месяц и один раз за весь под-

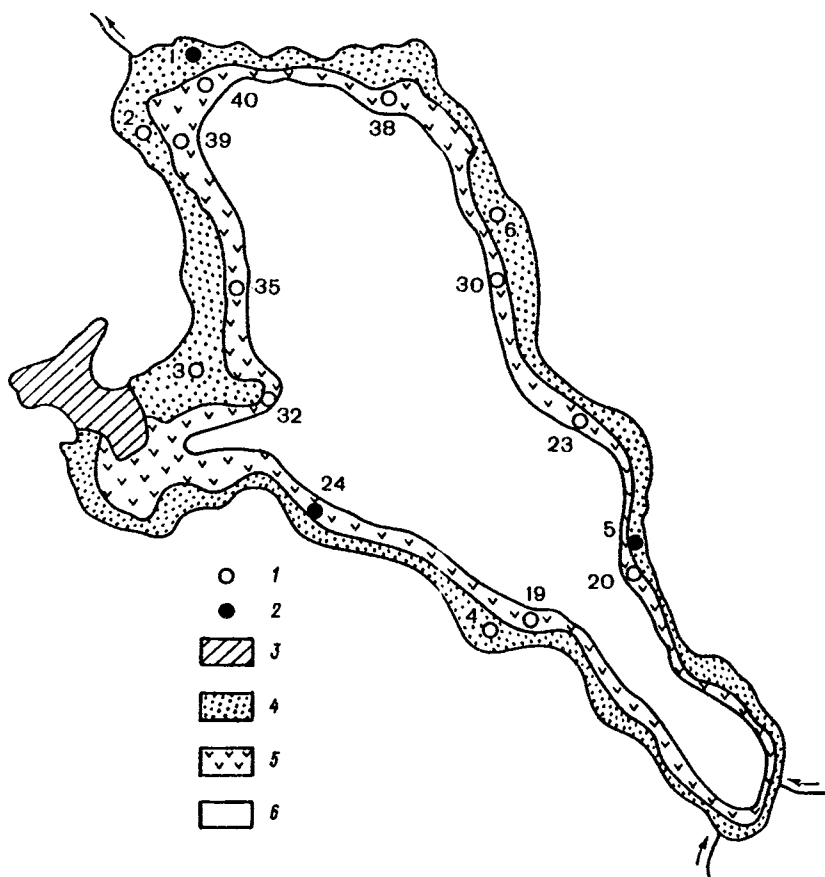


Схема расположения гидробиологических станций и границы основных биотопов в оз. Виштынецком.

1 — общие станции, 2 — стандартные станции, 3 — серый ил, 4 — песок с харой, 5 — заиленный ракушечник, 6 — мелкоалевритовый ил.

ледный период. На песке с харой были установлены 2 стандартные станции (1 и 5), на которых пробы отбирали с мая 1981 г. по май 1982 г., а на заиленном ракушечнике — одна станция (24), где отбор проб осуществляли с мая 1981 г. по ноябрь 1982 г. Всего на стандартных станциях собрано и обработано 92 пробы.

Роль дрейссены на каждом биотопе существенно различается, поэтому материалы в дальнейшем рассматриваются раздельно.

**Заиленный ракушечник.** Характерным для данного биотопа является наличие большого количества пустых раковин дрейссены, численность которых изменялась от 1,92 до 31,72 тыс. шт/м<sup>2</sup>. Пустые раковины дрейссены служат субстратом для прикрепления осевших личинок; по мере их роста к ним прикрепляются более молодые особи, образуя разновозрастные колонии-друзы. Образование колоний возможно только на незаиленных раковинах, возвышающихся над дном, вследствие этого друзы расположены по биотопу неравномерно. Хотя на отдельных станциях число пустых раковин составляло около 15 тыс. шт/м<sup>2</sup>, живые моллюски здесь отсутствовали (табл. 1). Максимальная численность (21720 экз/м<sup>2</sup>) и биомасса (5080,8 г/м<sup>2</sup>) отмечены на ст. 39, расположенной в северо-западной части озера недалеко от истока р. Писса (см. рисунок). На этой станции несколько выше проточность, течением выносятся взвесь, здесь же отмечены и наибольшие средние за сезон численность и биомасса дрейссены в оба года наблюдений. Минимум численности и биомассы зарегистрированы на станциях 30 и 35, т. е. на станциях, наиболее подверженных эвтрофированию: ст. 30 — смыв минеральных удобрений с сельскохозяйственных угодий восточного побережья, ст. 35 — влияние вод эвтрофного участка оз. Виштынецкого — Большого залива. О предпочтении дрейссеной мезотрофных водоемов и мезотрофных с признаками олиготрофии над эвтрофными отмечено при анализе распределения дрейссены в озерах Беларуси [8].

За два года исследований в фауне заиленного ракушечника обнаружено 62 вида и формы донных беспозвоночных, из которых наиболее широко представлены личинки хирономид — 24 вида и моллюски — 14. Несмотря на такое большое видовое разнообразие, только 8 видов можно отнести к постоянным, т. е. они имели частоту встречаемости более 50 %: *Procladius signatus* (Zett.) — 96,3 %, *Dreissena polymorpha* Pallas — 86,7 %, *Microtendipes pedellus* (De Geer.) — 77,8 %, *Euglesa henslowana* (Sheppard) — 74,8 %, *Tanytarsus batophilus* (K.) — 68,5 %, *Potamothrix hammoniensis* (Mich.), *Valvata piscinalis* (Müller) — 56,1 %, *Dicrotendipes tritonus* K. — 53,7 %. Тридцать два вида (более 50 % общего видового состава) были обнаружены в 1—4

Численность и биомасса дрейссены на заклённом ракушечнике озера

Номер станции	Весна			Лето			Осень			Средняя за сезон						
	Ч	Б	Средняя	Ч	Б	Средняя	Ч	Б	Средняя	Ч	Б	Средняя				
													Ч	Б	Средняя	
19	0	0	1560	1464,0	2440	1384,0	1333	949,3	4680	3408,0	1200	1140,0	480	568,0	2120	1705,3
20	1680	1396,5	80	1008,5	880	982,0	893	801,9	120	118,0	480	516,0	880	982,0	493	538,7
23	80	78,0	6280	3093,6	3000	1574,0	3120	1581,9	360	300,0	40	30,0	133	110,0	3307	2336,1
24	5400	2720,9	3000	3365,0	1520	923,2	1207	524,8	3460	1510,5	160	64,0	0	0	27	0,6
30	40	0,3	40	1,4	0	0	0	0	720	920,0	1880	1300,0	0	0	867	740,0
32	3040	1914,0	640	480,0	120	44,0	1267	812,7	520	23,2	1120	932,0	120	48,0	587	334,4
35	2120	913,6	1680	1099,7	360	13,3	1387	675,5	80	0,2	80	52,0	1160	46,0	440	32,7
38	0	0	1120	901,6	6040	1645,2	2387	848,9	720	420,0	3400	2744,0	0	0	1373	1054,7
39	3120	2914,0	4560	4153,4	12080	5080,8	6587	4049,5	21720	1594,0	7040	3408,0	160	126,0	9640	1709,3
40	1520	1095,2	440	150,0	0	0	653	415,1	760	499,2	720	584	0	0	493	361,1

Примечание. Здесь и в табл. 2—6 над чертой — данные по материалам 1981 г., под чертой — то же за 1982 г., Ч — численность (экз/м<sup>2</sup>), Б — биомасса (г/м<sup>2</sup>).

пробах, что говорит о их случайном нахождении в данной зоне. Остальные 20 видов являются обычными для макрозообентоса заиленного ракушечника и на отдельных станциях достигают существенного развития.

*Dreissena polymorpha* составляет от 7 до 56 % общей численности и 94—98 % биомассы макрозообентоса (табл. 2), и, таким образом, биотоп заиленного ракушечника представлен биоценозом этого моллюска. Кроме дрейссены, в данном биоценозе существенная роль по численности принадлежит личинкам хирономид (табл. 2). Олигохеты, пиявки, ракообразные и другие донные беспозвоночные не достигают здесь значительного развития, что дало повод свести их в одну группу — прочие. Все население заиленного ракушечника мы разделили на 4 основные группы: дрейссена, остальные моллюски, хирономиды и прочие (см. табл. 2). Хотя численность и биомасса всех четырех групп в разные годы неодинакова, средние за сезон величины различаются незначительно. Исключение составляет биомасса дрейссены и остальных моллюсков, которая в 1981 г. оказалась значительно выше, чем в 1982 г. (см. табл. 2). Характеризуя в целом макрозообентос заиленного ракушечника, можно отметить доминирование дрейссены, составляющей в среднем по численности 30—42 % и биомассе — 98 % всего макрозообентоса. Общая численность макрозообентоса в 1982 г. оказалась намного выше, чем в 1981 г., однако биомасса — в 1,7 раза ниже (см. табл. 2).

Сезонную динамику макрозообентоса заиленного ракушечника можно проследить на примере стандартной ст. 24 (табл. 3). Почти на протяжении всего периода, за исключением сентября, численность и биомасса дрейссены в 1981 г. были значительно выше, чем в 1982 г., а в среднем это превышение составило соответственно 6 и 5 раз. У остальных групп макрозообентоса эти средние за сезон показатели отличались по годам незначительно, хотя в отдельные месяцы различия были более существенными (табл. 3). Если относительная роль дрейссены в составе макрозообентоса по биомассе снизилась ненамного — от 99,3 % в 1981 г. до 94,5 % в 1982 г., то по численности произошло более значительное уменьшение — от 55 до 14 % соответственно. В то же время возрастает относительная роль по численности личинок хирономид — от 30 до 69 %. Около 90 % численности и биомассы хирономид составляли три вида — *Procladius signatus*, *Tanytarsus batophilus* и *Microtendipes pedellus*. Последние два вида по типу питания — собиратели-детритофаги и во многом зависят от дрейссены, которая служит их субстратом для строительства домиков и источников детрита [6, 7]. Свои домики эти личинки строят на пустых створках, живых моллюсках и между биссусными нитями. В период интенсивной фильтрационной деятельно-

Таблица 2

## Численность и биомасса основных групп макрозообентоса на заилленном ракушечнике озера

Группа животных	Весна		Лето		Осень		Средняя за сезон	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Дрейссена	1700	1103,2	2020	1571,7	2560	1066,5	2090	1247,1
	3130	879,3	1610	1074,0	280	180,0	1730	711,1
Остальные моллюски	260	12,6	160	1,7	660	21,7	360	12,0
	520	1,8	360	4,6	250	4,1	380	3,5
Хирономиды	790	2,8	1530	2,0	3160	9,0	1830	4,6
	2190	5,7	1570	2,6	3870	6,0	2540	4,8
Прочие	270	2,3	500	4,7	1160	7,1	640	4,7
	1690	8,9	950	5,2	560	1,7	1070	5,3
Общая	3020	1120,9	4210	1580,1	7540	1104,3	4920	1268,4
	7710	895,7	4490	1086,4	4970	191,8	5720	724,7



Таблица 3

Сезонная динамика численности и биомассы основных групп макрозообентоса на заиленном ракушечнике на стандартной станции

Месяц	Дрейссена		Остальные моллюски		Хирономиды		Прочие		Общая	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Май	3726	2137,8	27	1,1	410	2,0	430	2,9	4593	2143,7
	456	312,7	480	3,9	2320	2,3	184	1,9	3440	320,8
Июнь	1040	957,2	160	2,8	180	0,2	140	2,3	1520	962,5
	140	60,7	470	2,4	1560	2,3	170	4,2	2340	69,6
Июль	2620	2424,2	210	1,1	847	1,9	160	3,5	3837	2430,6
	67	34,3	387	0,6	1387	2,2	280	4,0	2121	41,1
Август	5707	591,5	333	1,1	1773	1,6	227	2,0	8040	596,3
	900	688,4	340	1,3	2700	2,1	260	4,1	4200	696,0
Сентябрь	27	23,0	297	2,7	2033	2,3	280	3,9	2637	31,9
	1280	643,3	120	57,9	1560	2,1	267	5,3	3227	708,6
Октябрь	3480	2344,0	380	4,8	2280	4,1	860	5,4	7000	2358,3
	240	164,0	120	1,3	1720	1,6	160	0,2	2240	167,1
Ноябрь	1520	923,2	760	8,3	2320	5,4	440	8,6	5040	945,5
	0	0	200	4,6	3360	4,2	120	2,2	3680	11,0
Средняя за сезон	2588	1343,0	310	3,1	1406	2,5	362	4,1	4666	1352,7
	440	271,9	302	10,3	2087	2,4	206	3,1	3035	287,7

сти дрейссены в оз. Виштынецком (июнь—август) отмечена небольшая численность этих видов, что, по-видимому, связано с неблагоприятными условиями существования — быстрым заилением их домиков агглютинатами. Количество третьего представителя хирономид — *Procladius signatus* на протяжении всего периода было стабильным — 520—1120 экз/м<sup>2</sup>. Этот хищный вид домиков не строит и ведет подвижный образ жизни, потребляя организмы мейобентоса, олигохет и мелких хирономид ранних возрастных стадий.

Песок с зарослями хары. По наблюдениям некоторых авторов [13] и нашим данным, дрейссена практически не встречается на чистых песках. В оз. Виштынецком с мая по октябрь пески почти на 100 % были покрыты зарослями хары, которая является отличным субстратом для оседания личинок дрейссены. Заросли хары покрывают пески озера равномерно, однако плотность осевших на различных станциях личинок существенно различается (табл. 4). В 1981 г. на ст. 4 численность и биомасса дрейссены были на 2 порядка выше, чем на остальных станциях и на одном уровне с таковыми на заиленном ракушечнике. В 1982 г. наибольшие количественные показатели были на ст. 5. Обе эти станции расположены в южной части озера, где впадают две небольшие речки, являющиеся одним из основных источников биогенных элементов.

За период исследований на песке с харой обнаружено 78 видов и форм донных беспозвоночных, из которых наиболее широко представлены хирономиды (35 видов) и моллюски (14). Частоту встречаемости более 50 % имели 18 видов, из которых доминировали *Stictochironomus crassiforceps* K. — 100 %, *Gammarus lacustris* Sars — 91,7 %, *Erpobdella octoculata* (L.) — 88,9 %, *M. pedellus* — 86,1 %, *Psammoryctides barbatus* (Grube), *Caenis horaria* L. — 83,3 %, *Dreissena polymorpha* — 80,5 %. В связи с разнообразным видовым составом населения биотопа песка с харой весь макрозообентос разбили на 7 групп: дрейссена, остальные моллюски, хирономиды, ракообразные, пиявки, олигохеты и прочие, куда отнесли всех беспозвоночных, не вошедших в предыдущие 6 групп.

Численность и биомасса отдельных групп неодинакова по годам, средние за сезон показатели у большинства групп различаются незначительно (табл. 5). Исключение составляет дрейссена, численность которой в 1981 г. была в 2,3 раза меньше, а биомасса — в 8,7 раза больше, чем в 1982 г. Если в 1982 г. популяция дрейссены на песке с харой была представлена исключительно сеголетками со средней индивидуальной массой 13 мг,

Таблица 4

## Численность и биомасса дрейссены на песке с харой

Номер станции	Весна		Лето		Осень		Средняя за сезон	
	ч	б	ч	б	ч	б	ч	б
1	$\frac{0}{20}$	$\frac{0}{0,61}$	$\frac{0}{680}$	$\frac{0}{2,80}$	$\frac{70}{720}$	$\frac{4,20}{32,56}$	$\frac{23}{473}$	$\frac{1,40}{11,99}$
2	$\frac{0}{720}$	$\frac{0}{17,44}$	$\frac{80}{1320}$	$\frac{0,40}{18,04}$	$\frac{80}{1440}$	$\frac{4,88}{4,52}$	$\frac{53}{1160}$	$\frac{1,76}{13,33}$
3	$\frac{0}{1160}$	$\frac{0}{21,54}$	$\frac{160}{1520}$	$\frac{4,16}{16,32}$	$\frac{2200}{640}$	$\frac{47,56}{28,80}$	$\frac{787}{1107}$	$\frac{17,24}{22,22}$
4	$\frac{360}{600}$	$\frac{38,20}{23,40}$	$\frac{5200}{2160}$	$\frac{2147,88}{14,56}$	$\frac{2480}{3840}$	$\frac{715,44}{26,88}$	$\frac{2680}{2200}$	$\frac{967,17}{21,61}$
5	$\frac{120}{1560}$	$\frac{7,12}{39,55}$	$\frac{480}{3320}$	$\frac{11,72}{10,56}$	$\frac{0}{5960}$	$\frac{0}{44,40}$	$\frac{200}{3613}$	$\frac{6,28}{31,50}$
6	$\frac{200}{800}$	$\frac{26,08}{34,40}$	$\frac{80}{360}$	$\frac{9,24}{0,96}$	$\frac{240}{400}$	$\frac{6,20}{6,56}$	$\frac{173}{520}$	$\frac{13,84}{13,97}$

то в 1981 г. встречались годовики и двухлетки, а средняя индивидуальная масса была почти в 20 раз выше — 257 мг. По численности роль дрейссены в оба года незначительна — 2—4 %, а по биомассе в 1981 г. она составляла 80 % всего макрозообентоса, а в 1982 г. — только 20 % (табл. 5). Несмотря на то что заросли хары являются отличным субстратом для оседания личинок дрейссены, плотность популяции здесь значительно ниже, чем на заиленном ракушечнике, где возможность к прикреплению личинок существенно ограничена. Основным лимитирующим фактором, на наш взгляд, является неустойчивость данного биотопа. Большая часть зарослей хары за октябрь—ноябрь разрушается от волнового воздействия, а оставшаяся ее часть в течение зимнего периода постепенно заиливается, что приводит к гибели уже осевших личинок моллюска.

Сезонную динамику дрейссены и других групп макрозообентоса на биотопе песка с харой с мая по октябрь 1981 г. можно проследить на примере двух стандартных станций 1 и 5, расположенных в северной и южной частях озера (см. рисунок).

При выборе расположения станций учитывалось, что на ст. 5 оказывает влияние сток двух рек. Ст. 1 наименее подвержена эвтрофированию, так как расположена на значительном удалении от впадающих рек, прилегающих сельскохозяйственных угодий восточного побережья и мелководного эвтрофного Большого залива. На протяжении всего периода наблюдений численность и биомасса дрейссены, остальных моллюсков и олигохет в основном значительно выше на ст. 5 (табл. 6). Здесь, кроме дрейссены, относительно многочисленны такие виды моллюсков, как *Lymnaea ovata* (Draparnand), *Physa fontinalis* (L.), *Valvata piscinalis* и олигохета *Psammoryctides barbatus*, которые характерны для  $\beta$ -мезосапробной зоны [9]. Численность и биомасса личинок хирономид и ракообразных выше на ст. 1. Более 90 % количества ракообразных приходилось на *Gammarus lacustris*, который относится к олигосапробным видам. Хотя условия для прикрепления личинок дрейссены на ст. 1 и 5 совершенно одинаковые, плотность дрейссены на ст. 5 во много раз превышает таковую на ст. 1. Следовательно, в оз. Виштынецком можно выделить как лимитирующий фактор — трофический, который в данном случае играет главенствующую роль.

В 1966—1968 гг. биомасса макрозообентоса на песчаном биотопе составляла  $19 \text{ г/м}^2$ , на заиленном ракушечнике —  $45 \text{ г/м}^2$  и мелкоалевритовом иле —  $3 \text{ г/м}^2$  [11]. Таким образом, за период между двумя исследованиями (13—15 лет) биомасса увеличилась в прибрежной зоне в 4 раза ( $77,7 \text{ г/м}^2$ ), в сублиторали в 22 раза ( $994,5 \text{ г/м}^2$ ) и в профундали в 1,5 раза ( $4,5 \text{ г/м}^2$ ). Следо-

Таблица 5

## Численность и биомасса основных групп макрозообентоса на песке с хайрой

Группа животных	Весна		Лето		Осень		Средняя за сезон	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Дрейссена	$\frac{0,11}{0,81}$	$\frac{11,9}{22,8}$	$\frac{1,0}{1,56}$	$\frac{362,2}{10,5}$	$\frac{0,85}{2,17}$	$\frac{129,7}{24,0}$	$\frac{0,65}{1,51}$	$\frac{167,9}{19,1}$
Остальные моллюски	$\frac{0,741}{1,37}$	$\frac{4,7}{12,4}$	$\frac{1,31}{0,87}$	$\frac{17,6}{7,9}$	$\frac{0,44}{1,43}$	$\frac{32,3}{57,9}$	$\frac{0,72}{1,22}$	$\frac{18,2}{26,1}$
Хирономиды	$\frac{6,17}{11,50}$	$\frac{12,7}{19,2}$	$\frac{48,26}{44,57}$	$\frac{11,9}{7,6}$	$\frac{11,98}{8,21}$	$\frac{15,0}{10,1}$	$\frac{22,14}{21,43}$	$\frac{13,2}{12,3}$
Ракообразные	$\frac{0,94}{2,45}$	$\frac{10,1}{26,1}$	$\frac{1,39}{1,20}$	$\frac{7,1}{9,2}$	$\frac{1,44}{1,03}$	$\frac{12,1}{15,5}$	$\frac{1,26}{1,56}$	$\frac{9,8}{16,9}$
Пиявки	$\frac{0,43}{0,40}$	$\frac{6,9}{8,6}$	$\frac{0,50}{0,43}$	$\frac{13,7}{7,1}$	$\frac{0,23}{0,28}$	$\frac{4,8}{3,9}$	$\frac{0,39}{0,37}$	$\frac{8,5}{6,5}$
Олигохеты	$\frac{5,68}{3,73}$	$\frac{9,5}{8,0}$	$\frac{3,61}{5,31}$	$\frac{7,8}{7,2}$	$\frac{2,53}{2,47}$	$\frac{4,9}{10,2}$	$\frac{3,94}{3,84}$	$\frac{7,4}{8,5}$
Прочие	$\frac{2,39}{6,29}$	$\frac{1,8}{6,2}$	$\frac{0,45}{0,88}$	$\frac{2,4}{2,5}$	$\frac{2,01}{3,15}$	$\frac{2,8}{4,6}$	$\frac{1,62}{3,44}$	$\frac{2,3}{4,4}$
Общая	$\frac{16,23}{26,55}$	$\frac{57,6}{103,3}$	$\frac{56,52}{54,82}$	$\frac{422,7}{52,0}$	$\frac{19,48}{18,74}$	$\frac{201,6}{126,2}$	$\frac{30,72}{33,37}$	$\frac{209,1}{93,4}$

Таблица 6

Сезонная динамика численности и биомассы основных групп макрозообентоса на песке с харой в вегетационный период 1981 г.

Группа животноных	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь		Средняя за сезон	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Дрейссена	32	12,3	50	27,9	40	0,5	287	7,1	53	3,3	40	1,5	84	8,8
	130	13,8	107	6,4	480	19,2	1770	135,0	1200	35,8	6760	158,0	1741	61,4
Остальные моллюски	358	5,5	458	1,8	434	9,6	440	10,0	3470	10,6	4280	25,2	1573	10,5
	870	6,7	4066	9,1	4144	63,5	1900	23,8	9160	40,0	15040	516,1	5863	109,9
Хирономиды	2192	4,4	52095	5,2	48412	10,9	31373	11,3	23827	9,7	16440	13,2	29056	9,1
	5370	7,9	21800	3,2	37176	7,5	20410	8,0	34040	9,4	17280	12,2	22679	8,0
Ракообразные	590	5,4	842	9,3	2502	8,7	4900	19,8	5967	26,5	2920	21,8	2954	15,3
	630	5,5	427	3,8	848	5,9	1390	5,0	2347	15,7	600	9,4	1040	7,5
Пиявки	105	3,7	248	3,8	416	7,1	457	3,2	410	3,6	90	1,1	288	3,7
	330	7,3	173	4,0	192	6,0	270	5,3	400	1,4	240	0,9	267	4,1
Олигохеты	1733	8,7	1570	6,3	2160	4,7	1425	3,7	1050	4,4	3460	9,2	1900	6,2
	6950	8,2	5733	6,5	4952	5,00	2790	1,9	3787	2,6	8200	11,2	5402	5,9
Прочие	925	1,6	3630	8,0	714	2,3	2990	1,3	4680	4,2	1390	3,1	2388	3,4
	670	2,0	1053	2,9	1040	5,7	1820	6,0	9840	9,1	3840	3,5	3044	4,9
Общая	5935	41,7	58893	62,3	54678	43,7	41872	56,4	39457	62,3	28620	75,1	38243	56,9
	14950	51,4	33360	35,8	48832	112,7	30350	184,8	60774	114,0	51960	711,3	40036	201,7

Примечание. Над чертой — ст. 1, под чертой — ст. 5.

вательно, профундаль озера менее всего подвергалась загрязнению. Основным сдерживающим фактором эвтрофирования профундали является существование в озере биоценоза дрейссены, расположенного в сублиторали на глубине от 4—5 до 11—13 м (см. рисунок). Располагаясь вокруг озера и обладая большой фильтрационной способностью, дрейссена выполняет роль естественного биологического фильтра. В настоящее время установлено, что скорость фильтрации ( $F$ ) дрейссены и других двустворчатых моллюсков находится в зависимости от массы ( $W$ ) моллюска и может быть выражена следующим уравнением:

$$F = 85,5 W^{0,605} \text{ [3]}.$$

Имея возрастную структуру дрейссены в 1981 и 1982 гг. по биотопам и зная их площадь, мы рассчитали период, за который весь объем воды в озере будет профильтрован популяцией дрейссены. Он составил в 1981 г. 116 сут и в 1982 г. — 283 сут.

Принимая участие в самоочищении озера, дрейссена является основным кормовым объектом старших возрастных групп плотвы — одного из главных промысловых видов оз. Виштынецкого. Этот моллюск встречается в рационе таких видов, как линь, сиг, угорь, младших возрастных групп окуня и других.

Таким образом, в оз. Виштынецком дрейссена играет значительную роль в макрозообентосе заиленного ракушечника, составляя 30—42 % по численности и 98 % по биомассе. Располагаясь вокруг озера, она образует естественный биологический фильтр, который препятствует поступлению органических веществ в профундаль, тем самым значительно снижая темпы эвтрофирования этой зоны. Существенна роль дрейссены и на биотопе песка с харой — 20—80 % по биомассе. Хотя условия для прикрепления осевших личинок дрейссены по всей прибрежной зоне одинаковые, плотность ее в южной части озера, более эвтрофированной, во много раз выше, чем в северной, что говорит о преимущественном значении трофического фактора при расселении дрейссены в озере. Отсутствие на песке с харой особей старших возрастных групп вызвано непостоянным существованием данного субстрата; хара к осени на 80—90 % разрушается, что приводит к гибели уже осевших сеголеток в подледный период. Принимая активное участие в самоочищении озера и являясь кормовым объектом некоторых рыб-бентофагов, дрейссена играет в экосистеме оз. Виштынецкого только положительную роль. Предохраняя от эвтрофирования профундаль водоема (77,7 % общей площади), она во многом способствует сохранению численности таких ценных видов рыб, как ряпушка, сиг и налим.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев Н. К. Биогеографический очерк озера Виштынецкого // Биология рыб и водных беспозвоночных морских и внутренних водоемов. Калининград, 1971.
2. Алексеев Н. К., Демидова А. Г., Берникова Т. А., Мордухай-Болтовская Э. Д., Мухордова Л. Л. Озеро Виштынецкое. Калининград, 1976.
3. Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л., 1981.
4. Гасюнас И. Кормовой зоомакробентос залива Куршо марес // Куршо марес. Вильнюс. 1959.
5. Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., 1961.
6. Извекова Э. И. Питание хирономид Учинского водохранилища // Бентос Учинского водохранилища. М., 1980.
7. (Извекова Э. И., Львова-Качалова А. А.) Izvekova E. I., Lvova-Katchalova A. A. Sedimentation of suspended matter by *Dreissena polymorpha* Pallas and its subsequent utilization by Chironomidae larvae // Pol. arch. Hydrobiol. 1972. Vol. 19, N 2.
8. Каратаев А. Ю. Современное состояние и перспективы распространения дрейссены в озерах Белоруссии // Динамика зооценозов, проблема охраны и рационального использования животного мира Белоруссии: Тез. докл. 6 зоол. конф. Минск, 1989.
9. Макрушин А. В. Библиографический указатель по теме „Биологический анализ качества вод” с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. Л., 1974.
10. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Происхождение и распространение полиморфной дрейссены // Совещ. по биологии дрейссены и защите гидротехнических сооружений от ее обрастаний: Тез. докл. Тольятти, 1965.
11. Мордухай-Болтовская Э. Д., Иванов П. И., Машинец И. П. Зоопланктон и зообентос оз. Виштынецкого // Биология рыб и водных беспозвоночных морских и внутренних водоемов. Калининград, 1971.
12. Мухордова Л. Л. Современное состояние и перспективы развития рыбного хозяйства на озере Виштынецком Калининградской области // Биология промысловых рыб внутренних водоемов Калининградской области. Калининград, 1972.
13. Спиридонов Ю. И. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в биологическом самоочищении Волгоградского водохранилища: Автореф. дис....канд. биол. наук. Саратов, 1971.
14. Шестакова Т. В. Характеристика современных донных отложений озера Виштынецкого // Изученность природных ресурсов Калининградской области. Л., 1972.
15. Limnofauna Europaea. Stuttgart; New-York; Amsterdam, 1978.



# Содержание

Лазарева В. И. Число видов и таксономическое разнообразие в сообществах зоопланктона малых озер, подверженных закислению . . . . .	3
Столбунова В. Н. Особенности зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ и условия его существования . . . . .	20
Крылов А. В. Зоопланктон и качество вод малой реки в условиях воздействия промышленных стоков . . . . .	39
Георгиев А. Н. О некоторых особенностях цикломорфоза <i>Daphnia longiremis</i> Sars в озере Сиверском . . . . .	48
Елизарова В. А. Влияние зоопланктона на интенсивность роста и продукцию сырой биомассы фитопланктона в Рыбинском водохранилище . . . . .	53
Гусаков В. А. Видовой состав и распределение мейобентоса Волжского плеса Рыбинского водохранилища . . . . .	74
Скальская И. А. Современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища . . . . .	94
Щербина Г. Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища . . . . .	108
Щербина Г. Х. Роль <i>Dreissena polymorpha</i> Pallas в донных сообществах оз. Виштынецкого . . . . .	145