

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМЕНИ И.Д. ПАПАНИНА РАН



Труды ИБВВ РАН, вып. 74 (77), 2016

60-летию ИБВВ РАН посвящается

ГЕТЕРОТРОФНОЕ ЗВЕНО ВНУТРЕННИХ И КОНТУРНЫХ СООБЩЕСТВ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Гетеротрофное звено внутренних и контурных сообществ пресноводных экосистем / [отв. ред. А. Н. Дзюбан]. – Ярославль : Филигрань, 2016. – 140 с. – (РАН, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина. Труды ; вып. 74 (77)).

Н. Р. Архипова, С. В. Горюнова, А. Н. Дзюбан, В. В. Жариков, А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов, Н. Г. Косолапова, С. П. Кузнецова, В. И. Лазарева, З. М. Мыльникова, С. Н. Перова, И. К. Ривьер, Е. П. Романова, И. В. Рыбакова, Е. А. Соколова, Н. Г. Шерышева

В выпуске представлены статьи, написанные на основе избранных докладов, подготовленных для Международной конференции “Актуальные проблемы изучения биологии внутренних вод”, посвященной 60-летию Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. В работах отражены результаты исследований по разнообразным вопросам гидробиологии, проводившихся на разнотипных водоемах, основная часть из которых – водохранилища бассейна Волги и Камы. Рассмотрены различные аспекты роли гетеротрофного звена внутренних и контурных сообществ в пресноводных экосистемах – численности гидробионтов, их видового разнообразия и функционирования. Значимость в водоемах внутренних сообществ рассматривается по материалам изучения бактериопланктона и зоопланктона, контурных сообществ – по данным исследований бактериобентоса глубоководных и мелководных зон, бактериального эпифитона, а также различных групп макрозообентоса.

Книга рассчитана на гидробиологов, экологов, микробиологов и специалистов в области охраны и использования водных ресурсов, а также студентов биологических и экологических факультетов.

Ответственный редактор тома
доктор биологических наук **А. Н. Дзюбан**

Рецензенты:
Доктор биологических наук, профессор **М. Б. Вайнштейн**
Доктор биологических наук, профессор **Г. В. Шурганова**

Редакционная коллегия Трудов ИБВВ РАН:

<i>С. А. Поддубный</i> (главный редактор)	<i>А. Н. Дзюбан</i>
<i>А. В. Крылов</i> (зам. главного редактора)	<i>В. Т. Комов</i>
<i>А. А. Бобров</i>	<i>В. И. Лазарева</i>
<i>В. К. Голованов</i>	<i>Н. М. Минеева</i>

Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

Издание осуществлено при поддержке гранта РФФИ 16-04-20126

Heterotrophic Link of Internal and Contour Communities in Freshwater Ecosystems / [Editor-in-chief A.N. Dzyuban]. – Yaroslavl : Filigran, 2016. – 140 p. Transactions of I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, issue 74 (77).

N. R. Arkhipova, S. V. Goryunova, A. N. Dzyuban, V. V. Zharikov, A. I. Kopylov, D. B. Kosolapov, N. G. Kosolapova, S. P. Kuznetsova, V. L. Lazareva, Z. M. Mylnikova, S. N. Perova, I. K. Rivier, E. P. Romanova, I. V. Rybakova, E. A. Sokolova, N. G. Sherysheva

The book presents the results of the studies on different aspects of hydrobiology which have been conducted in various waterbodies, mainly, in reservoirs of the Volga and Kama River basins. The book considers different aspects of the role of the heterotrophic link of internal and contour communities in freshwater ecosystems such as abundance of hydrobionts, their species diversity and functioning. The role of internal communities in waterbodies is considered based on the studies of bacterioplankton and zooplankton, the importance of contour communities is viewed using the results of the studies on bacteriobenthos in deep-water zones and the littoral part, and bacterial epiphyton is considered based on the results of the study on different zoobenthos groups.

The book is intended for hydrobiologists, ecologists, microbiologists and specialists in the area of protection and rational use of water resources and students of biological and ecological faculties.

Editor-in-chief of the volume
Doctor of biological sciences **A. N. Dzyuban**

Reviewers:
Doctor of biological sciences, professor **M. B. Vainshtein**
Doctor of biological sciences, professor **G. V. Shurganova**

Editorial board of IBIW RAS Transactions:

<i>S. A. Poddubny</i> (editor-in-chief)	<i>A. N. Dzyuban</i>
<i>A. V. Krylov</i> (deputy chief editor)	<i>V. T. Komov</i>
<i>A. A. Bobrov</i>	<i>V. I. Lazareva</i>
<i>V. K. Golovanov</i>	<i>N. M. Mineeva</i>

Published by the decision of IBIW RAS Academic council

The book is published by the grant RFBR 16-04-20126

СОДЕРЖАНИЕ

<i>Косолапов Д.Б., Копылов А.И., Мыльникова З.М., Косолапова Н.Г.</i> СТРУКТУРА МИКРОБНОГО ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	5
<i>Дзюбан А.Н.</i> ЦИКЛ МЕТАНА В ГРУНТАХ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КАСКАДА И ЕГО РОЛЬ В ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА	21
<i>Шерышева Н.Г., Дзюбан А.Н., Жариков В.В.</i> БАКТЕРИОБЕНТОС ПРИБРЕЖНЫХ УЧАСТКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ КАМСКОГО КАСКАДА	37
<i>Рыбакова И.В.</i> БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ОБРАСТАНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	50
<u><i>Ривьер И.К.</i></u> ОСОБЕННОСТИ ПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ОЗЕР В РАЗНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ (ПОДЛЕДНЫЙ И ОТКРЫТОЙ ВОДЫ)	59
<i>Лазарева В.И., Соколова Е.А.</i> ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ ПЛАНКТОФАГОВ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В УСЛОВИЯХ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА: ДИНАМИКА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА	77
<i>Романова Е.П., Горюнова С.В., Кузнецова С.П.</i> МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ИНВАЗИЙНЫХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	93
<i>Архипова Н.Р.</i> СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА ОЛИГОХЕТ (ANNELIDA: OLIGOSCHAETA) НА ПРОДУКТИВНЫХ СЕРЫХ ИЛАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	100
<i>Перова С.Н.</i> СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	113
ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ	125
<i>Ирина Константиновна Ривьер</i>	126
<i>Павел Павлович Уморин</i>	128
<i>Николай Иванович Зеленцов</i>	130
<i>Николай Александрович Шобанов</i>	135
<i>Геннадий Иванович Маркевич</i>	141

CONTENTS

<i>Kosolapov D.B., Kopylov A.I., Mylnikova Z.M., Kosolapova N.G.</i> STRUCTURE OF MICROBIAL PLANKTONIC COMMUNITY OF THE SHEKSNA RESERVOIR	5
<i>Dzyuban A.N.</i> THE METHANE CYCLE AND THEIR ROLE IN THE DESTRUCTION OF ORGANIC MATTER IN SEDIMENTS OF RESERVOIRS OF THE VOLGA-KAMA CASCADE	21
<i>Sherysheva N.G., Dzyuban A.N., Zharikov V.V.</i> BACTERIOBENTHOS OF COASTAL AREAS OF KAMA RESERVOIRS	37
<i>Rybakova I.V.</i> BACTERIAL FOULING OF MASS SPECIES OF HIGHER AQUATIC PLANTS IN THE RYBINSK RESERVOIR	50
<u><i>Rivier I.K.</i></u> SPECIFIC FEATURES OF LACUSTRINE PLANKTIC COMMUNITIES IN DIFFERING ECOLOGICAL PERIODS (THE "ICE-COVER" AND THE "OPEN-WATER" PERIODS)	59
<i>Lazareva V.I., Sokolova E.A.</i> FOOD SUPPLY OF PLANKTOPHAGOUS FISH IN THE RYBINSK RESERVOIR DURING GLOBAL WARMING: THE ZOOPLANKTON DYNAMICS AND PRODUCTIVITY	77
<i>Romanova E.P., Goryunova S.V., Kuznetsova S.P.</i> THE LONG-TERM DYNAMICS OF ZOOPLANKTON INVASIONS IN THE SARATOV RESERVOIR	93
<i>Arkhipova N.R.</i> STRUCTURAL ORGANISATION OF THE BENTHOS OLIGOCHAETE WORMS' COMMUNITY (ANNELIDA: OLIGOCHAETA) ON THE PRODUCTIVE SILTS IN THE RYBINSK RESERVOIR	100
<i>Perova S.N.</i> STRUCTURE OF MACROZOOBENTHOS IN THE MOUTH PART OF A TRIBUTARY THE RYBINSK RESERVOIR	113
THE MEMORY OF OUR COLLEAGUES	125
<i>Irina Konstantinovna Rivier</i>	126
<i>Pavel Pavlovich Umorin</i>	128
<i>Nikolay Ivanovich Zelentsov</i>	130
<i>Nikolay Alexandrovich Shobanov</i>	135
<i>Gennadiy Ivanovich Markevich</i>	141

СТРУКТУРА МИКРОБНОГО ПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Д. Б. Косолапов, А. И. Копылов, З. М. Мыльникова, Н. Г. Косолапова

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл., e-mail: dkos@ibiw.yaroslavl.ru*

Исследовали структуру и трофические взаимодействия в планктонном микробном сообществе Шекснинского водохранилища (Верхняя Волга). Для этого в августе 2007 г. определяли численность и биомассу основных компонентов микробной трофической сети: гетеротрофных бактерий, фототрофного пико- и нанопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят, инфузорий и вирусов, а также продукцию фито- и бактериопланктона, и выедание бактерий флагеллятами и их лизис вирусами. Биомасса микробного сообщества на разных участках водохранилища изменялась в пределах 170–282 (в среднем 221 мг С/м³) и составляла 26.2–64.3% (в среднем 45.5%) общей биомассы планктона. Гетеротрофные бактерии были главным компонентом микробного сообщества (занимали в среднем 63.9% его биомассы) и вторым по значимости компонентом планктонного сообщества (в среднем 28.6%). Основной вклад в формирование общей биомассы планктона вносил фитопланктон (в среднем 39.2%) однако на некоторых участках водохранилища биомасса бактериопланктона превышала таковую фитопланктона. Отношение интегральных значений продукции гетеротрофных бактерий и первичной продукции планктона было высоким и в среднем для водохранилища составило 0.9. Это свидетельствует о важной роли в планктонных трофических сетях водохранилища гетеротрофных бактерий, метаболизирующих аллохтонные органические вещества. В водной толще было зарегистрировано 34 вида гетеротрофных нанофлагеллят из 15 крупных таксонов и 15 видов инфузорий из 4 классов. В среднем флагелляты выедали 24.7%, а вирусы лизировали 11.7% суточной продукции бактериопланктона.

Ключевые слова: микробное планктонное сообщество, бактерии, вирусы, пикофитопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты, инфузории, Шекснинское водохранилище.

ВВЕДЕНИЕ

Анализ трофических сетей, т.е. изучение динамики и взаимодействий популяций водных организмов — важное направление современной гидроэкологии. Подобные исследования необходимы для понимания процессов круговорота вещества и энергии в водных экосистемах, в которых прокариотные и эукариотные микроорганизмы, а также вирусы, формирующие микробную трофическую сеть, играют важную роль (Azam et al., 1983, 1990; Jackson, Eldridge, 1992; Kato, 1996). В планктонных трофических сетях выделяют два основных размерных класса микроорганизмов: это пикопланктон (<2 мкм), включающий автотрофные цианобактерии, водоросли и гетеротрофные бактерии и мелкие флагелляты; и нанопланктон (2–20 мкм), к которому относятся цианобактерии, водоросли, флагелляты и мелкие инфузории. В еще одну размерную фракцию фемтопланктона (<0.2 мкм) входят вирусы и мельчайшие бактерии. В отдельные сезоны пико- и нанопланктон может доминировать в планктонном сообществе (Sherr, Sherr, 1988).

Гетеротрофные бактерии потребляют значительную часть растворимых органических веществ, образующихся в результате первичной продукции внутри водоема и поступающих с водосбора, и, тем самым, переводят их во взвешенную форму, доступную другим гидробионтам (Cole et al., 1988). Существенный вклад в формирование биомассы и продуктивности пресноводного фитопланктона вносят пико- и нанопланктон. Главными потребителями бактерий являются гетеротрофные жгутиконосцы, которые выедаются инфузориями, а те, в свою очередь, метазойным планктоном (Berninger et al., 1991; Sanders et al., 1992). Тем самым, протисты осуществляют взаимодействие микробной трофической сети и классической пастбищной линейной цепи (Cattick et al., 1991).

Структура и функции микробных сообществ бореальных континентальных водоемов изучены хуже по сравнению с таковыми в водных экосистемах, расположенных в более южных широтах (Копылов, Косолапов, 2008, 2011). К бореальным водоемам относится и Шекснинское водохранилище, бассейн которого находится в подзоне средней тайги, где преобладают хвойные леса с незначительной примесью широколиственных пород. Микробиологические исследования этого водоема проводились с первых лет его существования, но только эпизодически. Полученные в результате этих исследований данные о количестве и биомассе бактериопланктона, а также численности физиологических групп микроорганизмов свидетельствуют о важной роли микроорганизмов в деструкционных процессах и самоочищении водохранилища (Марголина, 1965; Дзюбан, 2002).

Цель работы — изучить структуру и трофические взаимодействия в микробной планктонной трофической сети Шекснинского водохранилища (Верхняя Волга) в летний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования микробной трофической сети Шекснинского водохранилища проводили 8–13 августа 2007 г. Это водохранилище образовано на р. Шексна в 1963 г. Водоем расположен между 59°30' и 60°50' с.ш. в пределах Вологодской обл., является частью Волго-Балтийского водного пути и используется для судоходства, гидроэнергетики и рыболовства. В водохранилище выделяют три участка: р. Ковжа Белозерская (Ковжинский), Белое озеро (Белозерский) и речной — затопленное русло и пойма р. Шексна (Шекснинский). При НПУ (113 м) его длина составляет 262 км, наибольшая ширина в районе Белого озера — 33 км, площадь водного зеркала — 1665 км², площадь водосбора — 19445 км², средняя глубина — 3.9 м, коэффициент условного водообмена — 0.96 год⁻¹ (Современное ..., 2002).

В период наших исследований станции отбора проб располагались на всех трех основных участках: Ковжинском (станции 1 и 2), Белозерском (станции 3–13) и Шекснинском (станции 14–21) (рис. 1). Поскольку на Ковжинском участке находилось всего две станции, а по объему водной массы и площади этот участок имеет незначительный вес, его относили к озерной части водохранилища. На станциях получали интегрированные пробы, смешивая воду, отобранную с помощью плексигласового батометра через каждый метр от поверхности до дна. Воду для определения численности микроорганизмов сразу после отбора фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2% и хранили не более месяца в темноте при температуре 4°C.

Температуру, электропроводность и концентрацию растворенного кислорода определяли при помощи портативного многопараметрического зонда “YSI Model 85” (“YSI, Inc.”, США). Значения pH воды анализировали с помощью портативного pH-метра 100 ISFET (Beckman Instruments, Inc., США). Цветность воды (WC) определяли методом сравнения с искусственными стандартами и выражали в градусах по хромокобальтовой шкале цветности. Концентрацию растворимых органических веществ (DOM) анализировали методом высокотемпературного каталитического сжигания с помощью автоматического анализатора углерода LiquiTOC II (Elementar, Германия) (Spyres et al., 2000).

Численность и размеры гетеротрофных бактерий и наноплазмен определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителей DAPI и примулин и черных ядерных фильтров “Nucleopore” с диаметром пор 0.2 и 0.5 мкм соответственно (Porter, Feig, 1980; Caron, 1983). Планктонные вирусные частицы учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с применением красителя SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc (“Wathman”) с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998). Количество и размеры пико- и нанопланктона определяли по автофлуоресценции их клеток на черных ядерных фильтрах “Nucleopore” с диаметром пор 0.2 мкм (MacIsaac, Stockner, 1993). Препараты просматривали при увеличении 1000 раз под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений. Сырую биомассу микроорганизмов вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток.

Инфузорий подсчитывали в свежееотобранных пробах воды в камере Богорова под световым микроскопом МБС-10 (Россия), мелкие формы — под микроскопом “Ergaval” (Германия). В ряде случаев учет инфузорий производили после предварительного сгущения пробы воды через мембранные фильтры. При расчете биомассы использовали индивидуальные массы цилиат, приводимые в литературе. Принимали, что углерод составляет 11% сырой биомассы инфузорий (Мамаева, 1979).

В вычислениях допускали, что содержание углерода в 1 вирусной частице составляет 0.1 фг С (Gonzalez, Suttle, 1993). Концентрацию углерода в сырой биомассе бактерий (С, фг С/кл) рассчитывали по аллометрическому уравнению: $C = 120V^{0.72}$, где V — объем бактериальной клетки, мкм³ (Norland, 1993). Биомассу пикофототрофов переводили в углерод, допуская, что углерод составляет 16.5% их сырой биомассы (Jochum, 1988). Для пересчета биомассы гетеротрофного и фототрофного нанопланктона на углерод использовали коэффициенты, равные 220 и 140 фг С/мкм³ соответственно (Rocha, Duncan, 1985; Borsheim, Bratbak, 1987). Биомассу фитопланктона, выраженную в единицах углерода, рассчитывали из концентрации хлорофилла *a* (Минеева, 2004). При переходе от сырой биомассы организмов многоклеточного зоопланктона к углероду принимали, что их сухая (беззольная) масса составляет 10% сырой, и в ней содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975).

Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев изучали с помощью фазово-контрастной микроскопии нефиксированных проб природной воды. Выявленных флагеллят диагностировали по морфологическим признакам (Жуков, 1993; Vors, 1992). Определение видовой принадлежности инфузорий проводили с использованием работ отечественных и зарубежных авторов (Мамаева, 1979; Foissner, Berger, 1996).

Первичную продукцию фитопланктона измеряли с помощью ^{14}C -метода в фотическом слое воды от поверхности до глубины тройной прозрачности. Концентрацию растворимых форм карбонатов определяли титрованием (Романенко, Кузнецов, 1974). Интегральную (под 1 м^2) первичную продукцию (ΣP_{PHY} , мг $\text{C}/(\text{м}^2 \times \text{сут})$) рассчитывали по уравнению, связывающему продукцию фитопланктона в фотическом слое (P_{PHY} , мг $\text{C}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$) и прозрачность воды по диску Секки (Z , м): $\Sigma P_{\text{PHY}} = P_{\text{PHY}} \times 3Z \times 0.7$ (Романенко, 1985).

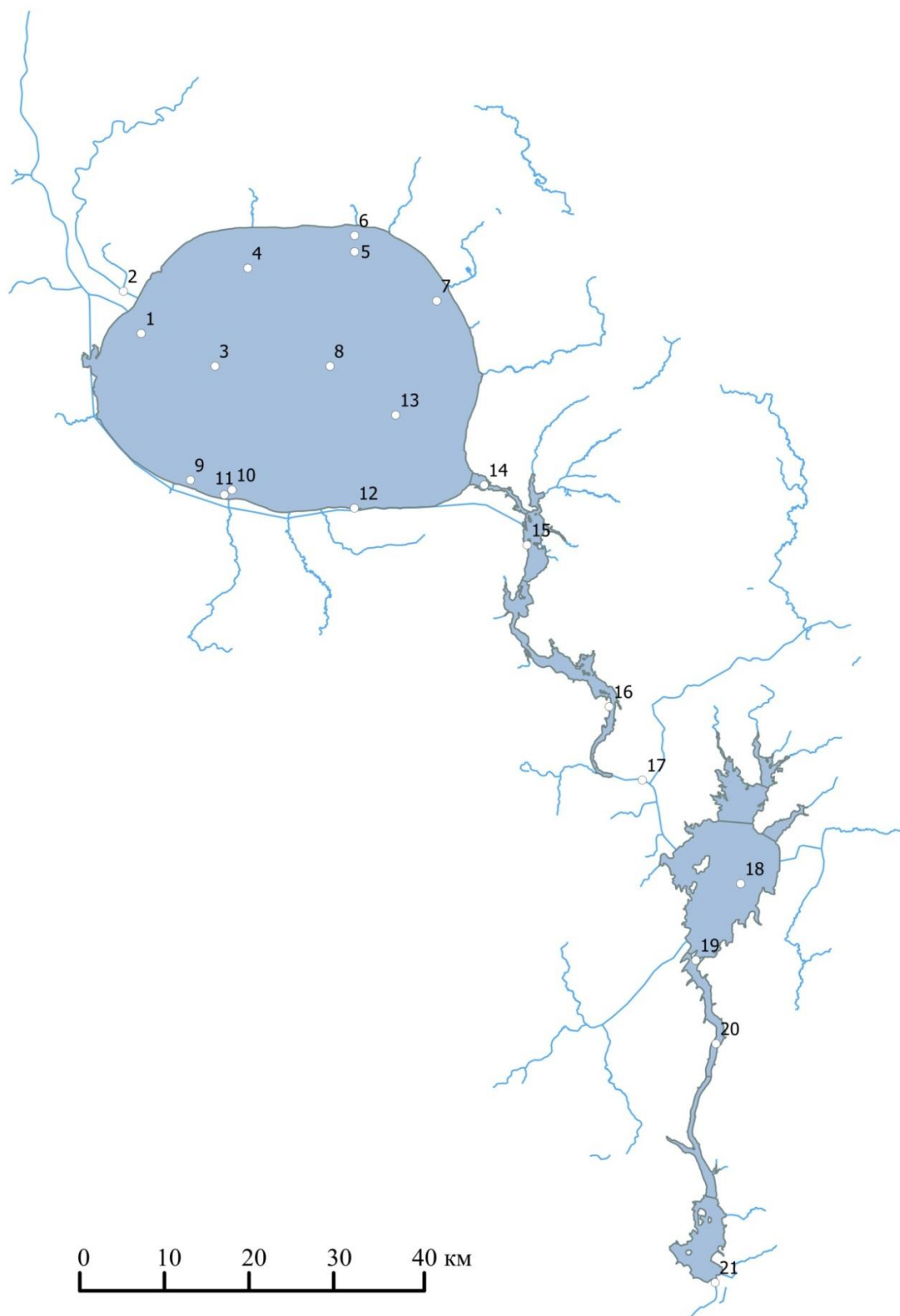


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб в Шекснинском водохранилище.

Удельную скорость роста бактериопланктона определяли методом «разбавления»: по изменению численности бактерий в изолированных пробах воды, экспонировавшихся в течение 14–22 ч при температуре и освещении, близким к естественным. Для устранения влияния бактериотрофных организмов пробы воды водохранилища десятикратно разбавляли водой, предварительно профильтрованной через мембранные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм (Tremaine, Mills, 1987). Продукцию бактерий рассчитывали как произведение их удельной скорости роста и биомассы.

Скорость потребления бактерий гетеротрофными нанопланктонами определяли методом флуоресцентно-меченых бактерий (Sherr, Sherr, 1993). Для этого бактериопланктон, сконцентрированный из природной воды, окрашивали флуорохромом DTAF. В опытные образцы воды добавляли окрашенные бактерии в количестве 5–15% численности бактериопланктона в водохранилище. Эксперименты проводили в течение 30 минут в двух повторностях. Скорость осветления воды рассчитывали как отношение количества бактерий к скорости их потребления одним жгутиконосцем. Методика определения доли бактериальной продукции, лизируемой вирусами, подробно описана в наших предыдущих работах (Korylov et al., 2007).

Вариабельность определяемых показателей оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v). При установлении корреляционных зависимостей между параметрами использовали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В период проведения исследований микробного сообщества Шекснинского водохранилища глубина воды (Н) на станциях отбора проб составляла 1.3–9 м (табл. 1). Прозрачность воды (Z) на различных участках водохранилищ находилась в пределах 50–180 см. Этот показатель в Белом озере в среднем был выше (111 см) и менее вариабелен (коэффициент вариации (C_v) равен 6.7%) по сравнению с речным участком (99 см и $C_v=35.7\%$). Наименьшей прозрачностью характеризовался участок Шексны от истока до Сизьменского разлива.

Таблица 1. Физико-химическая характеристика воды на станциях отбора проб в Шекснинском водохранилище 8–13 августа 2007 г.

№ ст.	Н, м	Z, см	WC, град	pH	DOM, мг С/л	ЕС, мкСм/см		Т, °С		О ₂ , мг/л	
						Пов.	Дно	Пов.	Дно	Пов.	Дно
Ковжинский											
1	4.7	120	63	7.81	9.15	142	153	21.2	20.2	9.31	8.09
2	2	180	64	8.02	9.19	156	163	22.5	22.4	8.90	8.08
Белозерский											
3	5.5	115	43	7.38	7.37	132	144	20.7	20.3	9.19	9.03
4	5.2	110	50	8.30	7.69	131	130	20.5	20.2	10.62	9.73
5	5	110	52	8.04	8.19	129	137	21.2	19.8	10.59	7.85
6	1.3	100	65	8.22	9.27	127	–	21.4	–	9.99	–
7	4	120	60	8.20	8.86	125	133	22.0	19.6	10.89	7.80
8	5.5	120	56	8.11	8.54	125	125	20.3	20.3	8.91	8.54
9	5	110	56	8.41	8.52	135	134	20.7	20.5	9.90	9.70
10	5	120	54	8.50	8.39	133	133	20.6	20.4	9.00	8.82
11	1.3	100	59	8.06	8.81	195	–	21.1	–	7.79	–
12	4.5	115	60	8.40	9.14	128	127	21.2	20.8	9.18	9.05
13	4.5	105	62	8.31	9.06	120	120	20.6	20.6	8.98	8.64
Шекснинский											
14	4	50	61	8.39	8.97	127	127	20.7	20.6	8.73	8.66
15	5.5	70	74	8.32	10.10	131	131	21.4	21.4	8.56	8.36
16	9	70	68	8.41	9.57	191	190	22.1	21.6	8.00	7.52
17	5	80	65	8.44	9.32	193	193	22.2	21.4	8.27	7.88
18	4.5	120	76	8.17	10.26	165	165	21.1	21.0	8.05	7.90
19	7	120	76	7.93	10.24	166	165	21.3	21.1	7.60	6.76
20	7	140	73	8.30	10.03	162	162	21.8	21.5	8.73	8.19
21	9	140	64	8.51	9.22	157	173	22.7	20.0	9.90	6.73

Примечание. Н – глубина, Z – прозрачность, WC – цветность, Т – температура, ЕС – электропроводность, О₂ – концентрация растворенного кислорода, DOM – растворимый органический углерод.

Пов. – поверхностный слой воды, дно – придонный слой.

Здесь и далее прочерки означают, что определения не проводились.

Значения pH воды были слабощелочными: 7.4–8.5 (в среднем 8.2). Цветность воды (WC) находилась в пределах значений (43–76 град), обычных для верхневолжских водохранилищ в летний пе-

риод, и была выше на речном участке по сравнению с озерным, составляя в среднем 70 и 56 град соответственно. Концентрация растворенных органических веществ (DOM) изменялась в пределах 7.4–10.3 мг С/л ($C_v=8.5\%$) и составляла в среднем на озерном и речном участках 8.5 и 9.7 мг С/л соответственно. Электропроводность воды (ЕС) изменялась в пределах 120–195 мкСм/см ($C_v=16.7\%$) и была выше на речном участке (в среднем 133 мкСм/см) по сравнению с озерным (в среднем 163 мкСм/см).

Существенной термической и кислородной стратификации водохранилища в период проведения исследований не наблюдалось. Температура (Т) поверхностного слоя воды находилась в пределах 20.3–22.7°C, и превышала температуру придонного слоя не более чем на 2.7°C. Концентрация растворенного кислорода (O_2) в поверхностном горизонте колебалась от 7.6 до 10.9 мг/л, в придонном — от 6.7 до 9.7 мг/л, что соответствовало от 74 до 124% насыщения (в среднем 102%). Заметное расслоение водной толщи отмечалось только в глубоководном приплотинном плесе водохранилища (ст. 21), где температура и содержание кислорода в поверхностном горизонте были выше на 2.7°C и 3.2 мг/л соответственно, а электропроводность — на 16 мкСм/см ниже, чем в придонном горизонте.

Значения первичной продукции фитопланктона как в единице объема воды (P_{PHY}), так и на единицу площади поверхности (ΣP_{PHY}) существенно варьировали по акватории водохранилища. Они находились в пределах 163–744 мг С/(м³×сут) (в среднем 351, $C_v=56.1\%$) и 403–1677 мг С/(м²×сут) (в среднем 759 мг С/(м²×сут), $C_v=43.3\%$) (табл. 2). Значения этого параметра существенно не различались между озерной и речной частями водоема, где они составляли в среднем 301 и 419 мг С/(м³×сут) и 698 и 759 мг С/(м²×сут) соответственно. Результаты определения первичной продукции планктона в Шекснинском водохранилище согласуются с данными других исследователей и позволяют охарактеризовать его воды как мезо- и эвтрофные (Минеева, 2009).

Таблица 2. Продукция фито- и бактериопланктона, и выедание бактерий гетеротрофными нанофлагеллятами и их лизис вирусами

№ ст.	Продукция фитопланктона		Продукция бактериопланктона			Выедание флагеллятами		Лизис вирусами	
	мг С/ (м ³ ×сут)	мг С/ (м ² ×сут)	мг С/ (м ³ ×сут)	мг С/ (м ² ×сут)	$\Sigma P_{BAC}/$ ΣP_{PHY}	10 ⁶ кл/ (мл×сут)	% P_{BAC}	10 ⁶ кл/ (мл×сут)	% P_{BAC}
Ковжинский									
1	370	932	135	635	0.68	—	—	—	—
2	333	1259	148	296	0.24	1.13	14.38	0.29	3.69
Белозерский									
3	266	642	170	935	1.46	1.42	10.06	1.21	8.57
4	726	1677	233	1165	0.69	1.2	12.22	1.03	10.49
5	287	663	245	1225	1.85	2.76	22.01	1.08	8.61
6	228	479	132	172	0.36	2.83	32.95	0.97	11.29
7	215	542	149	596	1.10	1.49	15.39	0.36	3.72
8	232	585	89	490	0.84	2.51	55.29	0.68	14.98
9	471	1088	102	510	0.47	2.69	42.36	0.95	14.96
10	172	433	97	485	1.12	1.88	32.98	0.35	6.14
11	288	605	83	108	0.18	1.04	19.73	0.45	8.54
12	167	403	73	329	0.81	1.54	31.95	0.18	3.73
13	256	564	119	536	0.95	1.2	16.51	0.39	5.36
Шекснинский									
14	689	723	88	352	0.49	.31	20.34	0.55	8.54
15	744	1094	109	600	0.55	1.17	23.35	0.27	5.39
16	425	625	102	918	1.47	2.46	34.45	0.61	8.54
17	489	822	107	535	0.65	1.85	22.02	1.26	15.00
18	163	411	70	315	0.77	2.58	50.79	1.13	22.24
19	208	524	127	889	1.70	1.07	14.54	2.15	29.21
20	248	729	150	1050	1.44	1.38	9.12	—	—
21	388	1141	97	873	0.77	1.08	13.88	2.65	34.06

Численность и биомасса бактериопланктона составляли в среднем для водохранилища соответственно 7.81×10^6 кл/мл ($C_v=21.8\%$) и 142 мг С/м³ ($C_v=21.7\%$) (табл. 3). Наибольшие значения численности ($>10^7$ кл/мл) регистрировались как в озерной (ст. 3), так и в речной (станции 14 и 16) частях водоема. Минимальная численность и биомасса бактерий были обнаружены в Сизьменском расширении (ст. 18). Эти параметры почти не различались в озерной (в среднем 8.07×10^6 кл/мл и 140 мг С/м³ соответственно) и речной частях (7.91×10^6 кл/мл и 140 мг С/м³ соответственно) водохранилища.

Таблица 3. Средние для столба воды значения численности (N) и биомассы (B) гетеротрофного бактериопланктона, пикофитопланктона и вириопланктона

№ ст.	Бактериопланктон		Пикофитопланктон		Вириопланктон	
	N, 10 ⁶ кл/мл	B, мг С/м ³	N, 10 ³ кл/мл	B, мг С/м ³	N, 10 ⁶ частиц/мл	B, мг С/м ³
			Ковжинский			
1	5.27	128	132.9	32.9	16.9	1.69
2	6.80	128	260.4	64.4	17.7	1.77
			Белозерский			
3	10.01	129	140.0	32.3	12.7	1.27
4	7.92	188	74.1	17.1	19.2	1.92
5	8.34	173	129.9	30.0	12.4	1.24
6	10.83	169	218.9	50.6	17.6	1.76
7	7.78	143	137.6	31.8	19.2	1.92
8	6.61	137	135.9	31.4	16.6	1.66
9	7.85	126	136.1	31.4	18.8	1.88
10	6.58	112	123.8	28.6	16.0	1.60
11	6.54	124	232.8	53.8	28.9	2.89
12	8.87	184	149.3	34.5	25.1	2.51
13	7.39	121	225.3	52.0	30.5	3.05
			Шекснинский			
14	10.18	185	95.9	22.1	30.3	3.03
15	7.36	160	140.3	32.4	28.7	2.87
16	10.27	151	97.9	22.6	39.3	3.93
17	9.13	176	123.7	28.6	33.1	3.31
18	4.94	70	222.8	51.5	42.1	4.21
19	7.36	127	121.9	28.2	53.3	5.33
20	8.90	150	102.2	23.6	—	—
21	5.17	97	80.2	18.5	55.7	5.57

Удельная скорость роста бактерий колебалась от 0.0165 до 0.0590 ч⁻¹ (в среднем 0.0373 ч⁻¹, C_v=30.2%). Продукция бактериопланктона была высокой, составляя в среднем для водохранилища 125±47 мг С/(м³×сут) или 620±320 мг С/(м²×сут) (табл. 2). Средняя продукция бактериопланктона в единице объема воды была выше в Белом озере, чем на Шекснинском участке: 136±58 и 106±24 мг С/(м³×сут) соответственно, а под 1 м², наоборот, ниже: 600±376 и 691±278 мг С/(м²×сут) соответственно.

Высокие значения удельной скорости роста и продукции гетеротрофного бактериопланктона свидетельствуют о том, что в водохранилище интенсивно происходят процессы деструкции органических веществ. Используя среднее значение эффективности роста бактериопланктона, определенное в августе для соседнего с Шекснинским Рыбинского водохранилища и равное 30.1% (Kosolapov et al., 2014), можно рассчитать, что суточные потребности гетеротрофного бактериопланктона Шекснинского водохранилища в субстратах составляли 233–817 (в среднем 417±155) мг С/(м³×сут), т.е. бактерии в процессах продукции и дыхания потребляли за сутки 2.3–10.1% (в среднем 4.7±2.12%) растворенных органических веществ. Между продукцией гетеротрофных бактерий и первичной продукцией фитопланктона, рассчитанными под 1 м², выявлена умеренная положительная корреляция (r=0.381).

Количество планктонных вирусных частиц (N_{VIR}) изменялось от 12.4×10⁶ частиц/мл в оз. Белом (ст. 5) до 55.7×10⁶ частиц/мл на приплотинном участке водохранилища (ст. 21) и составляло в среднем 26.7×10⁶ частиц/мл (C_v=47.6%) (табл. 3). Численность вириопланктона превышала численность бактериопланктона (N_{VIR}/N_{BAC}) в 1.9–11.0 раз (в среднем в 4.3 раза). N_{VIR} и N_{VIR}/N_{BAC} были значительно выше на речном участке водохранилища (40.3×10⁶ частиц/мл и 6.31 соответственно) по сравнению с Белым озером (в среднем 19.7×10⁶ частиц/мл и 3.31 соответственно). Между численностью вириопланктона и численностью, размерами и биомассой бактериопланктона наблюдались слабые отрицательные корреляции, а с бактериальной продукцией — умеренная отрицательная корреляция (r=-0.319). Слабые взаимосвязи между бактериями и вирусами могут быть следствием того, что в состав вириопланктона водохранилища входят не только бактериофаги, но и вирусы других гидробионтов. Количество вириопланктона значимо отрицательно коррелировало с такими абиотическими параметрами как концентрация растворенного кислорода (r=-0.559, p<0.05), положительно — с содержанием растворенных органических веществ (r=0.718), цветностью (r=0.728) и электропроводностью воды (r=0.475).

Численность и биомасса пикофитопланктона изменялась по акватории водохранилища в пределах (74–260)×10³ кл/мл (в среднем 147×10³ кл/мл, C_v=36.2%) и 17.1–64.4 мг С/м³ (в среднем

34.2 мг С/м³, C_v=37.3%) соответственно (табл. 3). Численность и биомасса пикофитопланктона были выше в Белом озере (в среднем $(155 \pm 50) \times 10^3$ кл/мл 35.8 ± 11.4 мг С/м³ соответственно) по сравнению с Шекснинским участком (в среднем $(123 \pm 45) \times 10^3$ кл/мл 28.4 ± 10.3 мг С/м³ соответственно). Основным компонентом пикопланктона были гетеротрофные бактерии. Вклад фототрофов в формирование общей биомассы пикопланктона составлял в среднем 19.9%, а достигал максимума (42.4%) в Сизьменском расширении (ст. 18) при минимальной численности и биомассе гетеротрофных бактерий. Корреляционные взаимосвязи между структурно-функциональными показателями фототрофного и гетеротрофного компонентов пикопланктона были слабыми отрицательными. Биомасса пикофитопланктона на большей части акватории водохранилища превышала биомассу другого автотрофного компонента микробного сообщества — нанопланктона (табл. 4). Пикопланктон составлял также значительную часть общей биомассы фитопланктона: от 3.1 до 61.4 (в среднем 20.9%).

Таблица 4. Средние для столба воды значения численности (N) и биомассы (B) гетеротрофных нанопланктона и инфузорий

№ ст	Гетеротрофные нанопланктоны		Нанопланктон		Инфузории	
	N, кл/мл	B, мг С/м ³	N, кл/мл	B, мг С/м ³	N, экз./л	B, мг С/м ³
Ковжинский						
1	—	—	—	—	1950	7.9
2	1068	14.3	534	7.1	1550	13.3
Белозерский						
3	854	9	1068	15.4	2100	10.1
4	1068	6.7	641	9.1	2700	17.2
5	1495	23.4	961	23.3	2850	11.7
6	1709	19.2	854	20.3	1650	8.3
7	1068	12.8	1495	38	2400	12.7
8	1068	34.7	641	13.4	1150	9.9
9	1495	31.4	534	6.1	3050	15.8
10	1282	8.7	641	9.8	1900	9.7
11	1175	9.6	748	20.5	2750	16.5
12	214	2.8	854	19.3	4150	38.7
13	1282	11.9	748	14.3	1250	6.8
Шекснинский						
14	748	6.8	641	30.3	1600	8.8
15	748	6.3	641	11.4	1600	10.2
16	1282	16.4	320	6.1	1400	14.6
17	961	12.4	534	9.7	1900	17.4
18	1602	38.4	1495	19.9	1500	20.6
19	1175	13.5	961	14	700	3.9
20	897	14.1	128	1.6	1050	15.2
21	2243	18.7	534	8.4	1050	22.6

Как правило, более низкое количество пикофитопланктона регистрировалось в более продуктивных районах водохранилища. Между численностью и биомассой пикофитопланктона и первичной продукцией планктона обнаружены умеренные отрицательные зависимости ($r=-0.364$ и -0.348 соответственно). В результате исследований различных пресноводных экосистем был установлен, что наибольший вклад в формирование биомассы и продукции фитопланктона организмы размером до 2 мкм вносят в олиготрофных озерах (Callieri, Stockner, 2002). Однако и в мезотрофных водоемах вклад фотосинтезирующих организмов в общую биомассу пикопланктона может быть значительным, например, в самом крупном озере Японии — оз. Бива он составлял 40% (Nagata, 1990). Важно отметить также, что в отличие от гетеротрофных бактерий количество пикофитопланктона испытывает значительные сезонные вариации: его количество в течение года может отличаться на три порядка величины (Nagata, 1990). Это свидетельствует о том, что пикофитопланктон — это сравнительно нестабильный компонент планктона, который в определенные сезоны может составлять значительную часть рациона протистов, таких как гетеротрофные и миксотрофные флгелляты, а также инфузории. В водохранилищах Верхней Волги пикофитопланктон достигает максимального количественного развития во второй половине лета, когда он является существенным компонентом фитопланктона (Копылов, Косолапов, 2008).

Численность нанопланктона изменялась в пределах 128–1495 кл/мл (в среднем 749 кл/мл, C_v=44.8%), его биомасса — в пределах 1.6–38.0 мг С/м³ (в среднем 14.9 мг С/м³, C_v=59.3%) (табл. 4). Максимальные значения этих параметров были зарегистрированы в восточной части Белого озера

(ст. 7). Высокая численность фотосинтезирующих организмов размером 2–20 мкм была обнаружена также в Сизьменском расширении (ст. 18), но их биомасса здесь оказалась почти в два раза меньше (19.9 мг С/м³). Минимальное количество фототрофного нанопланктона отмечалось на Шекснинском участке у д. Аристово (ст. 20). Его численность и биомасса были в среднем в 1.3–1.4 раза выше на озерном участке по сравнению с речным. Между количественными показателями нано- и пикофитопланктона наблюдались умеренные положительные корреляции.

В водной толще водохранилища идентифицировано 34 вида гетеротрофных нанофлагеллят из 15 крупных таксонов (табл. 5). Наибольшим видовым разнообразием характеризовались отряды Kinetoplastida (7 видов) и Chrysomonadida (6 видов). Чаще всего встречались следующие виды: *Bodo designis* Skuja, 1948 (обнаружен в 90.5% проб), *Paraphysomonas imperforata* Lucas, 1967 (85.7%), *Spumella* sp. 1 (57.1%), *Codosiga botritis* Kent, 1880 (52.4%) и *Salpingoeca minor* Dangeard, 1910 (47.6%). Больше всего видов нанофлагеллят (13) было зарегистрировано в юго-западной части Белого озера на станциях 10 и 11 и на Шекснинском участке (станции 15 и 19). В Белом озере у истока р. Шексны (ст. 13) был обнаружен только один вид жгутиконосцев.

Большая часть гетеротрофных флагеллят относилась к бактериотрофам. Число хищных видов, использующих в пищу других флагеллят, в планктоне водохранилища было невелико (всего 5 видов) — это *Phyllomitus apiculatus* Skuja, 1948, *Colpodella angusta* (Dujardin, 1841) Simpson et Patterson, 1996, *Kathablepharis ovalis* Skuja, 1948, *Aulocomonas hyalina* Skuja, 1956 и *Colponema loxodex* Stein, 1878.

Гетеротрофные нанофлагелляты были распределены по акватории водохранилища неравномерно: максимальное и минимальное значения их численности и биомассы различались в 10.5 и 13.7 раз соответственно (табл. 4). Максимальные значения этих параметров были зарегистрированы в центре Белого озера (ст. 8) и Сизьменского разливе (ст. 18), минимальные — в южной части озера напротив г. Белозерска (ст. 12). Средняя численность и биомасса жгутиконосцев составили 1172 ± 423 кл/мл и 38.4 ± 15.6 мг С/м³ соответственно. Отношение количества бактериопланктона к количеству жгутиконосцев находилось в пределах 2305–41449 (в среднем 8830 ± 8148), что указывает на благоприятные трофические условия для существования этих протистов в водохранилище. Максимальное значение этого параметра было зарегистрировано в южной части Белого озера вблизи г. Белозерска (ст. 12). В среднем это отношение также было выше на Белозерском участке по сравнению с Шекснинским: 9790 и 7817 соответственно.

Между численностью бактериопланктона и численностью гетеротрофных нанофлагеллят наблюдалась слабая отрицательная корреляция, между их биомассами — умеренная отрицательная корреляция, а между численностью бактериопланктона и объемом клеток и биомассой нанофлагеллят — значимая отрицательная корреляция ($r = -0.457$ и -0.484 соответственно, $p < 0.05$). Отрицательные взаимосвязи между количественными показателями бактерий и жгутиконосцев подразумевают контроль бактерий “сверху” со стороны этих протистов.

Нанофлагелляты кроме гетеротрофных бактерий способны использовать также другие источники пищи, такие как фототрофный пикопланктон и растворенные органические субстраты, но между этими параметрами и количественными показателями развития флагеллят наблюдались в основном слабые положительные связи.

Численность инфузорий изменялась в пределах 700–4150 экз./л (в среднем 1917 экз./л, $C_v = 43.0\%$), их биомасса — в пределах 3.9–38.7 мг С/м³ (в среднем 13.9 мг С/м³, $C_v = 53.0\%$) (табл. 4). Максимальные значения этих параметров были зарегистрированы в озере у г. Белозерска (ст. 12), минимальные — в Сизьменском расширении вблизи впадения р. Ковжи Шекснинской (ст. 19). Если количество инфузорий в Белом озере оказалось в среднем в 1.7 раз выше, чем на Шекснинском участке, то их биомасса на этих двух участках водохранилища была примерно одинаковой: 14.3 и 14.2 мг С/м³ соответственно.

Видовой состав инфузорий в летний период был довольно однообразен. Было зарегистрировано 15 видов, относящихся к четырём классам: Spirotrichea (6 видов), Litostomatea (4 вида), Prostomatea (4 вида) и Oligohymenophorea (1 вид) (табл. 6). На разных участках водохранилища обнаруживалось от 3 до 7 видов инфузорий. Больше всего видов было зарегистрировано в Белом озере (станции 7 и 10) и в приплотинном плесе (ст. 21), меньше всего — у истока р. Шексна (ст. 14) и в Сизьменском разливе (станции 18 и 19). Наиболее часто встречались представители кл. Spirotrichea: *Tintinnidium fluvatile*, *Codonella cratera*, *Strombidium viride*, *St. pelagica* и *Strombidium velox*.

Таблица 5. Видовой состав и распределение планктонных гетеротрофных нанофлагеллят

Виды	№ станции																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Choanomonada Kent, 1880																					
<i>Codosiga botritis</i> Kent, 1880	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Monostiga ovata</i> Kent, 1880	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Salpingoeca minor</i> Dangeard, 1910	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Salpingoeca minuta</i> Kent, 1880	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Bicosoecida Grasse 1926, emend. Karpov, 1998																					
<i>Bicosoeca lacustris</i> Skuja, 1948	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Chrysomonadida Engler, 1898																					
<i>Anthophysa vegetans</i> (O.F.M.) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paraphysomonas imperforata</i> Lucas, 1967	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Paraphysomonas vestita</i> (Stokes) De Saedeleer, 1929	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spumella dinobryonis</i> Skuja, 1948	+	+	-	+	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Spumella neglecta</i> Skuja, 1956	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Spumella</i> sp. 1	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+	-	+	-	-
Pedinellales Zimmermann, Møestrup and Hållfors, 1984																					
<i>Actinomonas mirabilis</i> Kent, 1880	-	+	+	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-
Kinetoplastida Honigberg, 1963																					
<i>Bodo angustatus</i> (Dujardin, 1841) Bütschli, 1883	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bodo curvifilis</i> Griessmann, 1913	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bodo designis</i> Skuja, 1948	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bodo saliens</i> Larsen et Patterson, 1990	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bodo saltans</i> Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>Bodo rostratus</i> (Kent) Klebs. 1893	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>Phyllomitus apiculatus</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+	-
Euglenida Bütschli, 1884, emend. Simpson, 2003																					
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Duj.) Stein, 1878	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Petalomonas minuta</i> Hollande, 1942	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Petalomonas pusilla</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Cryptophyceae Pascher, 1913, emend. Schoenichen, 1927																					
<i>Goniomonas truncata</i> (Fresenius) Stein, 1887	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Goniomonas</i> sp. 1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cercomonadida (Poche) Mylnikov, 1986 Cercomonadida (Poche, 1913), emend. Vickerman, 1983, emend. Mylnikov, 1986																					
<i>Cercomonas crassicauda</i> Dujardin, 1841	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Glissomonadida Howe & Cavalier-Smith 2009, emend. Hess et al. 2013																					
<i>Bodonomorpha minima</i> (Hollande, 1942) Mylnikov, 2000	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bodonomorpha reniformis</i> (Zhukov, 1978) Mylnikov et Karpov, 2004	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+

Таблица 5. (окончание)

Виды	№ станции																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Cryomonadida Cavalier-Smith, 2003																					
<i>Protaspis gemmifera</i> Larsen et Patterson, 1990	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Protaspis simplex</i> Vors, 1992	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-
Ancyromonadida Cavalier-Smith, 1997																					
<i>Ancyromonas sigmoides</i> Kent, 1880	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Kathablepharida Okamoto et Ibouye, 2005																					
<i>Kathablepharis ovalis</i> Skuja, 1948	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Colpodellida Cavalier-Smith, 1993, emend. Adl et al., 2005																					
<i>Colpodella angusta</i> (Dujardin, 1841) Simpson et Patterson, 1996	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	+
Collodictyonidae Brugerolle, Bricheux, Philippe et Coffe, 2002																					
<i>Aulocomonas hyalina</i> Skuja, 1956	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Colponemida Cavalier-Smith, 1993																					
<i>Colponema loxodex</i> Stein, 1878	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Всего видов	8	3	4	3	5	12	3	4	8	13	13	11	1	10	13	6	6	5	13	10	10

Примечание. Здесь и в табл. 6 “+” означает присутствие вида, “-” – отсутствие вида.

Таблица 6. Видовой состав и распределение планктонных инфузорий

Виды	№ станции																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein, 1833	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>T.fluviatile f. cylindrica</i> Gajew., 1933	-	-	-	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Strombidium viride</i> Stein, 1859	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>St. viride f. pelagica</i> Kahl, 1932	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Codonella cratera</i> Leidy, 1887	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Strobilidium velox</i> Faure-Fr., 1924	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+
Кл. Spirotrichea																					
<i>Paradileptus conicus</i> Wenzich, 1929	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	+	+
<i>Mesodinium pulex</i> Clap. et L., 1858	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Monodinium balbiani</i> Fabre-Dom., 1888	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Enchelys pupa</i> O.F. Müller, 1776	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Кл. Prostomatea																					
<i>Coleps hirtus</i> Nitzsch, 1817	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Prorodon ovum</i> (Ehrenberg) Kahl, 1927	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Holophrya nigricans</i> Lauteborn, 1908	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bursellopsis truncata</i> Kahl, 1927	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Кл. Oligohymenophorea																					
<i>Stokesia vernalis</i> Wenzich, 1929	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Всего видов	5	5	4	5	5	6	7	5	6	7	6	5	5	3	6	6	5	3	3	6	7

Отношение интегральных значений продукции гетеротрофного бактериопланктона и первичной продукции планктона ($\Sigma P_{\text{ВАС}}/\Sigma P_{\text{ПНУ}}$) в водохранилище было высоким. На некоторых участках оно превышало 1, а в среднем для водохранилища оказалось равным 0.88 (0.46 — на Ковжинском участке, 0.9 — в Белом озере и 0.98 — на Шекснинском участке). Это свидетельствует о том, что в водохранилище для гетеротрофных бактерий кроме фотосинтеза фитопланктона важны другие источники субстратов, прежде всего, аллохтонные, что характерно и для других волжских водохранилищ (Романенко, 1985; Минеева, 2009). Превышение первичной продукции над гетеротрофной бактериальной продукцией наблюдалось на мелководных участках, которые занимают значительную часть водохранилища, тогда как в глубоководных районах выше была бактериальная продукция. Между глубиной водоема и отношением интегральных значений продукции бактерио- и фитопланктона была установлена положительная корреляция ($r=0.587$, $p<0.05$).

По данным Н.М. Минеевой (2008, 2009) в вегетационный период деструкция органического вещества, которая происходит, главным образом, за счет деятельности гетеротрофных бактерий, под 1 м² площади поверхности Шекснинского водохранилища превышает первичную продукцию планктона в 1.3–2.3 раза. Эти и наши данные свидетельствуют о том, что в целом Шекснинское водохранилище — это гетеротрофная система, в которой важную роль играют бактерии, утилизирующие аллохтонные субстраты и поставляющие углерод этих субстратов на более высокие уровни планктонной трофической сети. Тем самым, гетеротрофный бактериопланктон выполняет функции, схожие с функциями фитопланктона, и поддерживает функционирование экосистемы водохранилища. Отрицательная направленность баланса органического вещества, т.е. преобладание деструкции над продукцией, характерна для всего каскада волжских водохранилищ (Минеева, 2009).

В Шекснинском водохранилище потребление бактерий сообществом гетеротрофных нанофлагеллят происходило со скоростью $(1.04\text{--}2.83)\times 10^6$ кл/(мл×сут) (в среднем 1.75×10^6 кл/(мл×сут)), что составляло 9.1–55.3% (в среднем 24.7%) суточной продукции гетеротрофного бактериопланктона (табл. 2). В период проведения исследований на всей акватории водохранилища выедание бактерий флагеллятами не превышало их продукцию, а более половины бактериальной продукции потреблялось ими только на двух участках: в центре Белого озера (ст. 8) и Сизьменском расширении (ст. 18).

Вирусы лизировали за сутки $(0.18\text{--}2.65)\times 10^6$ кл/мл (в среднем 0.87 ± 0.15) или 3.7–34.1% (в среднем $11.7\pm 8.5\%$) продукции бактериопланктона (табл. 2). Количество бактерий, отмирающих в результате вирусного лизиса, существенно различалось между участками водохранилища ($C_v=74.3\%$). Вирусный лизис гетеротрофного бактериопланктона на Шекснинском участке был в два раза выше по сравнению с Белозерским, где они лизировали соответственно 17.6 и 8.8% его суточной продукции. Как было установлено нами ранее, вирусы-цианофаги являются также важным фактором смертности пикоцианобактерий в Шекснинском водохранилище. Они лизировали 4.1–24.8% ($15.5\pm 6.3\%$) суточной продукции пикоцианобактерий (Kopylov et al., 2010).

В период проведения исследований в Шекснинском водохранилище отмирание гетеротрофного бактериопланктона в результате деятельности гетеротрофных жгутиконосцев и бактериофагов составляло 18.1–73.0% (в среднем 37.3%) суточной бактериальной продукции. По-видимому, остальную часть гетеротрофной бактериальной продукции в водохранилище потребляли ветвистоусые ракообразные, коловратки, инфузории, миксотрофные флагелляты и др. На большей части (90%) исследованной акватории водохранилища потребление бактерий флагеллятами превышало их вирусиндуцированную смертность, т.е. на высшие трофические уровни поступало больше бактериального углерода, чем его оставалось в пределах вирусной «петли». Также в процессе потребления бактерий флагеллятами и их лизиса фагами происходит реминерализация биогенных элементов, прежде всего фосфора, по которому обычно лимитирован пресноводный фитопланктон (Sherr, Sherr, 2002). Тем самым, протисты и вирусы ускоряют круговорот фосфора и стимулируют фотосинтез фитопланктона. Ранее отмечалось, что среди основных факторов, лимитирующих скорость фотосинтеза в Шекснинском водохранилище, находятся дефицит биогенных элементов и неблагоприятные световые условия при интенсивном развитии фитопланктона (Современное ..., 2002).

Исследования, проведенные в разнотипных водных экосистемах в разные сезоны, показали, что гетеротрофные нанофлагелляты и вирусы совместно утилизируют от 22 до 129% суточной продукции бактериопланктона, причем, как и в Шекснинском водохранилище, смертность бактерий в результате выедания флагеллятами обычно превышает их лизис вирусами (Weinbauer, Hofle, 1998; Simek et al., 2001; Bettarel et al., 2003; Kopylov et al., 2007; Personnic et al., 2009).

Биомасса микробного сообщества на различных участках Шекснинского водохранилища варьировала от 170 до 282 (в среднем 221) мг С/м³. Она достигала максимального значения в Белом озере у г. Белозерска (ст. 12) и в среднем на Белозерском участке была немного выше, чем на Шекснин-

ском: 231 и 214 мг С/м³ соответственно. Основным компонентом микробного сообщества были гетеротрофные бактерии, занимавшие 34.2–78.3% (в среднем 63.9%) его биомассы. Вторым по значимости компонентом был фототрофный пикопланктон, чей вклад в формирование общей микробной биомассы находился в пределах 7.1–28.1% (в среднем 15.6%).

Используя опубликованные данные по содержанию хлорофилла и биомассе зоопланктона в Шекснинском водохранилище (Lazareva et al., 2013), нами была рассчитана общая биомасса планктонного сообщества и оценен вклад в ее формирование различных групп гидробионтов. Средняя биомасса планктона составила в Белом озере 537 мг С/м³, на Шекснинском участке — 479 мг С/м³. Структура планктонных сообществ озерного и речного участков водохранилища различались незначительно. Автотрофные и гетеротрофные микроорганизмы занимали 26.2–64.3% (в среднем 45.5%) общей биомассы планктона водохранилища. Их доля превышала половину биомассы планктонного сообщества почти на трети исследованной акватории. Основной вклад в формирование общей биомассы планктонного сообщества вносил фитопланктон (в среднем 39.2%) (рис. 2).

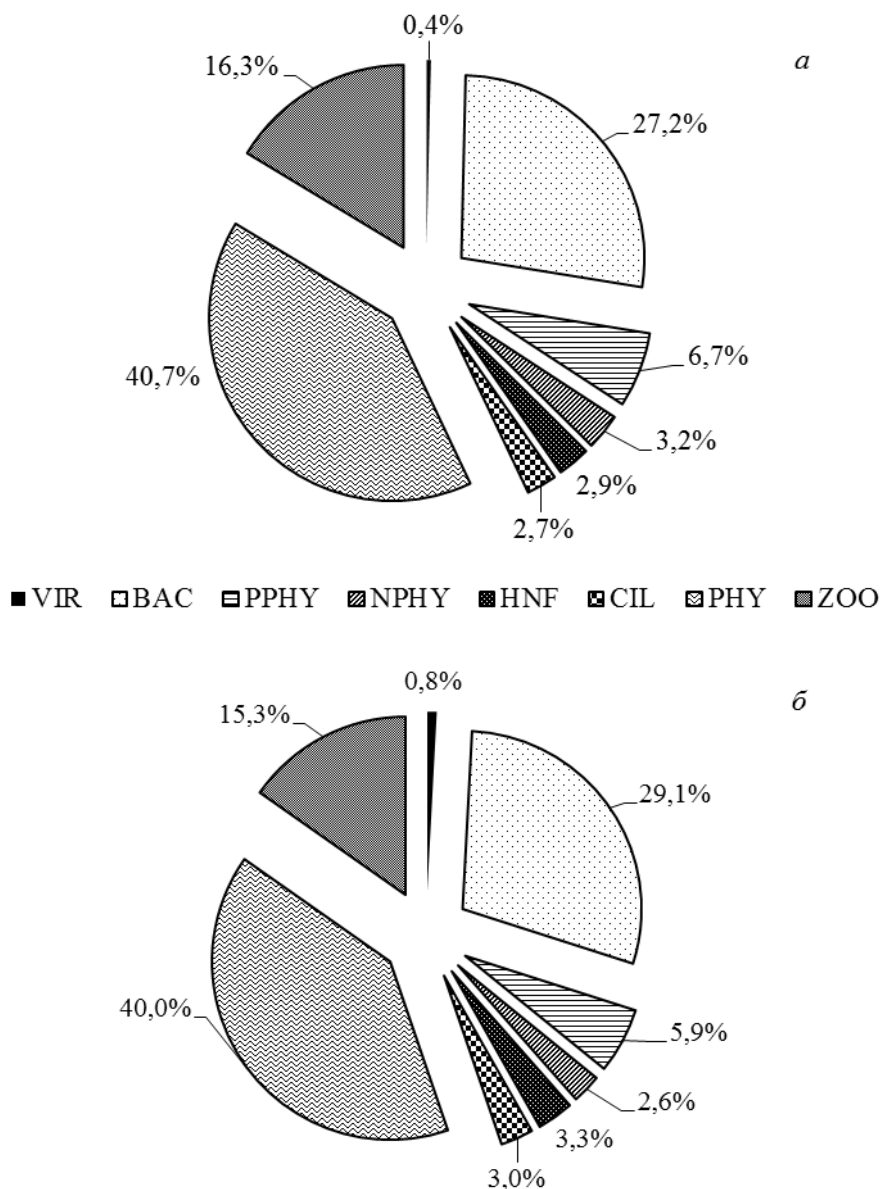


Рис. 2. Средняя доля различных групп гидробионтов в общей биомассе планктона в Белом озере (а) и р. Шексна (б): VIR – вириопланктон, BAC – гетеротрофный бактериопланктон, PPHY – пикофитопланктон, NPHY – нанофитопланктон, HNF – гетеротрофные нанофлагелляты, CIL – инфузории, PHU – фитопланктон, ZOO – многоклеточный зоопланктон.

Здесь необходимо напомнить, что наши исследования проводились в первой половине августа — в период летнего максимума в развитии фитопланктона, когда в его составе доминировали колоннальные цианобактерии. Вклад гетеротрофного бактериопланктона составил в среднем 28.6%, одна-

ко на некоторых участках (станции 11, 12 и 16) биомасса бактериопланктона и соответственно ее доля в общей биомассе планктона превышали таковые фитопланктона.

Гетеротрофные протисты (жгутиконосцы и инфузории) вносили небольшой и примерно одинаковый вклад в формирование биомассы планктонного сообщества: в среднем $3.32 \pm 2.54\%$ и $2.93 \pm 1.73\%$ соответственно. Биомасса протистов на большинстве участков водохранилища была ниже таковой многоклеточного зоопланктона. Только в воде двух участков (ст. 2 около впадения р. Кемы и ст. 18 в Сизьменском расширении) биомасса протозойного планктона примерно в 2 раза превышала биомассу метазойного планктона. В среднем протисты и зоопланктон занимали соответственно 6.3 и 15.2% общей биомассы планктонного сообщества.

Структура летнего планктонного сообщества в Шекснинском водохранилище была схожей с таковой в других расположенных южнее водохранилищах Волги, в большинстве из которых основным компонентом планктона является фитопланктон, а вклад бактериопланктона в формирование общей биомассы планктона обычно превышает таковой зоопланктона (Копылов, Косолапов, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основной вклад в формирование биомассы летнего планктона Шекснинского водохранилища вносил фитопланктон. Вторым по значимости компонентом были гетеротрофные бактерии. Абсолютная и относительная биомасса многоклеточного планктона, как правило, превышала биомассу гетеротрофных протистов. Рассчитанная под 1 м^2 продукция гетеротрофного бактериопланктона оказалась лишь немного ниже первичной продукции фитопланктона. Это свидетельствует о том, что Шекснинское водохранилище представляет собой гетеротрофную систему, в функционировании которой важную роль играют гетеротрофные бактерии, использующие аллохтонные органические вещества. Гетеротрофные жгутиконосцы и вирусы совместно утилизируют от 18.1 до 73.0% (в среднем 37.3%) суточной бактериальной продукции, причем на большей части акватории водоема потребление бактерий флагоеллами превышало их вирус-индуцированную смертность, по-видимому, остальная часть продукции бактериопланктона выедалась ветвистоусыми ракообразными, коловратками, инфузориями, миксотрофными флагоеллами и поступала в донные отложения. Значительная часть углерода бактериальных клеток поступала на высшие уровни планктонных трофических сетей. Полученные результаты свидетельствуют о важной роли микроорганизмов в структурно-функциональной организации, продукционно-деструкционных процессах и самоочищении Шекснинского водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дзюбан А.Н. Бактериопланктон // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 76–89. Dzyuban A.N. Bakterioplankton // Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilisha. Yaroslavl: Izd-vo YaGTU, 2002. S. 76–89. [Dzyuban A.N. Bakterioplankton // Current status of an ecosystem of the Sheksna reservoir. Yaroslavl: YaGTU, 2002. P. 76–89.] In Russian
- Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология, систематика). Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 1993. 160 с. Zhukov B.F. Atlas presnovodnykh geterotrofnykh zhgutikonostsev (biologia, ekologiya, sistematika). Rybinsk: Rybinskiy Dom Pechati, 1993. 160 s. [Zhukov B.F. Atlas of freshwater heterotrophic flagellates (biology, ecology and systematics). Rybinsk: Rybinskiy Dom Pechati, 1993. 160 p.] In Russian
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Bakterioplankton vodokhranilish Verkhney i Nizhney Volgi. M.: Izd-vo SGU, 2008. 377 s. [Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Bakterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs. Moscow: Izd-vo SGU, 2008. 377 p.] In Russian
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Mikrobnaya petlya v planktonnykh soobshchestvakh morskikh i presnovodnykh ekosistem. Izhevsk: Knigograd, 2011. 332 s. [Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Microbial loop in the planktonic communities of marine and freshwater ecosystems. Izhevsk: Knigograd, 2011. 332 p.]
- Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. Л.: Наука, 1979. 149 с. Mamayeva N.V. Infusorii basseyna Volgi. L.: Nauka, 1979. 149 s. [Mamayeva N.V. Ciliates of Volga basin. Leningrad: Nauka, 1979. 149 p.] In Russian
- Марголина Г.Л. Микробиологическая характеристика Череповецкого водохранилища // Микробиология. 1965. Т. 34. № 4. С. 720–726. Margolina G.L. Mikrobiologicheskaya kharakteristika Cherepovetskogo vodokhranilisha // Mikrobiologiya. T. 34. № 4. С. 720–726. [Margolina G.L. Microbiological description of the Cherepovets reservoir // Mikrobiologiya. T. 34. № 4. С. 720–726.] In Russian
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с. Mineeva N.M. Rastitelnye pigmenty v vode volzhskikh vodokhranilish. M.: Nauka, 2004. 156 s. [Mineeva N.M. Planktonic pigments of the Volga reservoirs. Moscow: Nauka, 2004. 156 p.] In Russian
- Минеева Н.М. Исследования первичной продукции планктона в связи с оценкой современного состояния экосистемы Шекснинского водохранилища // Мат. Всерос. конф. «Водные и наземные экосистемы: проблемы и перспективы исследований». Вологда, 2008. С. 81–84. Mineeva N.M. Issledovaniya pervichnoy produktsii

- planktona v svyazi s otsenkoy sovremennogo sostoyaniya ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilisha // Mat. Vse-ros. Konf. "Vodnye i nazemnye ekosistem: problem i perspektivy issledovaniya". Vologda, 2008. S. 81–84. [Mineeva N.M. Studies of primary production of plankton in connection with an evaluation of current status of an ecosystem of the Sheksna reservoir // Proceedings of All-Russian scientific conference "Aquatic and terrestrial ecosystems: problems and perspectives of researches". Vologda, 2008. P. 81–84. In Russian]
- Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с. Mineeva N.M. Pervichnaya produktsiya planktona v vodokhranilishakh Volgi. Yaroslavl: Print House, 2009. 279 s. [Mineeva N.M. Planktonic primary production in the Volga River reservoirs. Yaroslavl: Print House, 2009. 279 p.]
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с. Romanenko V.I. Microbiologicheskie protsessy produktsii i destruktсии organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh. L.: Nauka, 1985. 295 s. [Romanenko V.I. Microbial processes of production and destruction of organic matter in inland aquatic environments. Leningrad: Nauka, 1985. 295 p.] In Russian
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 194 с. Romanenko V.I., Kuznetsov S.I. Ekologiya mikroorganizmov presnykh vodoemov. Laboratornoe rukovodstvo. L.: Nauka, 1974. 194 s. [Romanenko V.I., Kuznetsov S.I. Microbial ecology of freshwater environments. Leningrad: Nauka, 1974. 194 p.] In Russian
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 2002. 368 с. Sovremennoe sostoyanie ekosistemy Sheksninskogo vodokhranilisha. Yaroslavl: Izd-vo YaGTU, 2002. 368 s. [Current status of an ecosystem of the Sheksna reservoir. Yaroslavl: YaGTU, 2002. 368 p.] In Russian
- Azam F., Fenchel T., Field J.G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. V. 10. P. 257–263.
- Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Tilzer M.M., Serruya C. (eds). Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 477–488.
- Berninger U.G., Finlay B.J., Kuuppo-Leinikki P. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. P. 139–147.
- Bettarel Y., Amblard C., Sime-Ngando T. et al. Viral lysis, flagellate grazing potential, and bacterial production in Lake Pavin // Microb. Ecol. 2003. V. 45. P. 119–127.
- Borsheim K.Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. V. 36. P. 171–175.
- Callieri C., Stockner J.G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review // J. Limnol. 2002. V. 61. N 1. P. 1–14.
- Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. 1983. V. 46. № 34. P. 491–498.
- Carrick H.J., Fahnenstiel G.L., Stoermer E.F., Wetzel R.G. The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. P. 1335–1345.
- Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. V. 43. P. 1–10.
- Dumont H.J., Vassn de Velde I., Dumont S. The dry weight estimate of biomass in selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // Oecologia. 1975. V. 19. No. 1. P. 75–97.
- Foissner W., Berger H. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes and waste waters, with notes on their ecology // Freshwat Biol. 1996. V. 35. P. 375–482.
- Gonzalez J.M., Suttle C.A. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-sized particles: ingestion and digestion // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 94. P. 1–10.
- Jackson G.A., Eldridge P.M. Food web analysis of a planktonic system off southern California // Prog. Oceanogr. 1992. V. 30. P. 223–251.
- Jochem F. On the distribution and importance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic) // J. Plankton Res. 1988. V. 10. P. 1009–1022.
- Kato K. Bacteria – a link among ecosystem constituents // Res. Popul. Ecol. 1996. V. 38. P. 185–190.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zabolotkina E.A. Viruses in the plankton of the Rybinsk reservoir // Microbiology. 2007. V. 76. No. 6. P. 782–790.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zabolotkina E.A. Distribution of picocyanobacteria and viroplankton in mesotrophic and eutrophic reservoirs: The role of viruses in mortality of picocyanobacteria // Biol. Bull. 2010. V. 37. P. 565–573.
- Kosolapov D.B., Kosolapova N.G., Rumyantseva E.V. Activity and growth efficiency of heterotrophic bacteria in the Rybinsk reservoir // Biol. Bull. 2014. V. 41. No. 4. P. 324–332.
- Lazareva V.I., Stolbunova V.N., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. Feature of the structure and spatial distribution of plankton in the Sheksna reservoir // Inland Water Biol. 2013. V. 6. No. 3. P. 211–219.
- MacIsaac E.A., Stockner J.G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // Handbook of methods in aquatic microbial ecology / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. P. 187–197.
- Nagata T. Contribution of picoplankton to grazer food chain in Lake Biwa. In: Tilzer M, Serruya C (eds) Large lakes – ecological structure and function. Berlin: Springer Verlag, 1990. P. 526–539.
- Noble R.T., Fuhrman J.A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 14. P. 113–118.

- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. P. 303–308.
- Personnic S., Domaizon I., Sime-Ngando T., Jacquet S. Seasonal variations of microbial abundances and of virus- vs. flagellate-induced mortality of picoplankton in some peri-alpine lakes // *J. Plank. Res.* 2009. V. 31. P. 1161–1177.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. P. 943–948.
- Rocha O., Duncan A. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplankton studies // *J. Plankton Res.* 1985. V. 7. P. 219–294.
- Sanders R.W., Caron D.A., Berninger U.G. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: An inter-ecosystem comparison // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 86. P. 1–14.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 1225–1227.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Protistan grazing rates via uptake of fluorescently labeled prey // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Kemp P.F. et al. (eds). Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 695–702.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs // *Anton. Leeuw. Int. J. Gen. Mol. Microbiol.* 2002. V. 81. P. 293–308.
- Simek K., Pernthaler J., Weinbauer M.G. et al. Changes in bacterial community composition and dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in a mesotrophic reservoir // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. V. 67. No. 6. P. 2723–2733.
- Spyres G., Nimmo M., Worsfold P.J. et al. Determination of dissolved organic carbon in seawater using high temperature catalytic oxidation techniques // *Trends Anal. Chem.* 2000. V. 19. No. 8. P. 498–506.
- Tremaine S.C., Mills A.L. Tests of the critical assumptions of the dilution method for estimating bacterivory by microeucaryotes // *Appl. Environ. Microbiol.* 1987. V. 53. No. 12. P. 2914–2921.
- Vors N. Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvärminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // *Ophelia.* 1992. V. 36. No. 1. P. 1–109.
- Weinbauer M.G., Hofle M.G. Significance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton production in a eutrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. V. 64. No. 2. P. 431–438.

STRUCTURE OF MICROBIAL PLANKTONIC COMMUNITY OF THE SHEKSNA RESERVOIR

D. B. Kosolapov, A. I. Kopylov, Z. M. Mylnikova, N. G. Kosolapova

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

Structure and trophic interactions in the planktonic microbial community of the Sheksna reservoir (Upper Volga) were studied in August 2007. For this purpose abundance and biomass of main components of the microbial food web: heterotrophic bacteria, phototrophic pico- and nanoplankton, heterotrophic nanoflagellates, ciliates and viruses, as well as the phytoplankton and bacterial production and bacterivory by nanoflagellates and bacterial lysis by viruses were determined. In the different parts of the reservoir the biomass of microbial community was varied from 170 to 282 (mean 221 mg C/m³), which was from 26.2 to 64.3% (mean 45.5%) of the total plankton biomass. Heterotrophic bacteria were the main component of the microbial community (mean 63.9% of the biomass) and the second most important component of plankton (mean 28.6%). Phytoplankton made the main contribution to the total plankton biomass (mean 39.2%), but the bacterial biomass exceeded the phytoplankton biomass in some parts of the reservoir. The ratio of areal heterotrophic bacterial and primary phytoplankton production was high and averaged 0.9. It suggests an importance of heterotrophic bacteria actively using allochthonous organic substances in the planktonic food webs of the reservoir. 34 species of heterotrophic nanoflagellates from 15 taxa and 15 species of ciliates from 4 classes were identified in the water column. On average, flagellates consumed 24.7% and viruses lysed 11.7% of the daily bacterial production.

Keywords: microbial food web, bacteria, viruses, picophytoplankton, heterotrophic flagellates, ciliates, Sheksna reservoir.

ЦИКЛ МЕТАНА В ГРУНТАХ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКО-КАМСКОГО КАСКАДА И ЕГО РОЛЬ В ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

А. Н. Дзюбан

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

152742. пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н. E-mail: microb@ibiw.yaroslavl.ru

Изучение протекающих в грунтах водохранилищ Волжско-Камского каскада микробных процессов цикла метана и их роли в деструкции органического вещества (ОВ) выявило эколого-географическую зональность как в интенсивности изучаемых процессов, так и в роли метаногенеза (МГ) при распаде ОВ илов.

Количественные оценки МГ в грунтах, выполненные для водоемов всего каскада, свидетельствуют о повсеместной экологической значимости микробных процессов МГ, особенно на участках сильного антропогенного давления, где их вклад в суммарную деструкцию ОВ колеблется в пределах 15–30%, а доля в величине полного анаэробного распада достигает 60–95%.

Более полные данные о масштабах отдельных звеньев илового распада ОВ, полученные по усовершенствованной методике с учетом процессов цикла метана и реассимиляции метаболической CO_2 , позволили выявить следующие закономерности: 1 – общее количество разрушаемого в осадках ОВ (в среднем на водоем) уменьшается в каскаде с севера на юг; 2 – в водохранилищах Верхней Волге и Камы анаэробные процессы преобладают над аэробными, на Средней Волге они сбалансированы, в водоемах Нижней Волги преобладает аэробная минерализация ОВ, 3 – микробные процессы деструкции и цикла CH_4 в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы являются не только важнейшим звеном круговорота углерода, но также мощным средообразующим фактором в их экосистемах.

Ключевые слова: цикл метана, деструкция органического вещества, донные отложения.

ВВЕДЕНИЕ

Важная роль бактериального населения водоемов в процессах круговорота органического вещества (ОВ) и “самоочищения воды” общеизвестна, причем особое место в них принадлежит микробным сообществам донных отложений (ДО). Последние подвергают деструкции не успевшие разложиться в водной толще автохтонные и аллохтонные ОВ, среди которых преобладают трудноминерализуемые, а нередко и токсичные соединения. Функциональная активность отдельных групп бактериобентоса и, как следствие, интенсивность и направленность идущих в илах микробных деструкционных процессов зависит от типа водоемов, их продуктивности, а также от физико-химических условий в грунтах.

При поступлении в отложения растворенного O_2 , там преобладает аэробная минерализация ОВ с образованием нейтральных веществ. Однако на загрязненных участках водохранилищ, где накапливаются различные бытовые и хозяйственные отходы, даже в условиях проточности в осадках происходят изменения естественных окислительно-восстановительных (Red/Ox) условий, а также структуры и функционирования микробных сообществ. Последнее ведет к активизации анаэробных процессов деструкции, при этом восстановленные продукты анаэробного распада, токсичные для большинства гидробионтов, выделяются в воду — то есть идет “вторичное загрязнение” водоема.

Известно, что в пресноводных экосистемах процессы метаногенеза (МГ) играют основную роль на конечных этапах анаэробного распада органического вещества (Carpenberg, 1984), и в ходе антропогенного загрязнения водоемов значимость МГ в деструкции ОВ значительно возрастает (Дзюбан, 2010). При этом, образующийся в анаэробных слоях отложений метан, проникая в аэрируемую зону, активно окисляется, что ведет к падению Red/Ox и снижению активности аэробных микробных ценозов. Последнее уменьшает потенциальную способность экосистемы к «самоочищению» и приводит к усилению потока вторичного загрязнения (Дзюбан, 2014). Обозначенные проблемы обуславливают повышенный интерес гидроэкологов к изучению процессов цикла метана, роль которых в общем распаде ОВ, идущего в донных отложениях пресноводных систем, изучена пока недостаточно.

Цель работы — обобщение результатов многолетних исследований, проведенных на водохранилищах Волжско-Камского каскада и прилегающих к ним Шекснинском и Цимлянском, по изучению микробных процессов цикла метана, как звена деструкции органического вещества; выявление основных экологических факторов, влияющих на их направленность и интенсивность; анализ значимости микробного метаногенеза при общей оценке деструкции ОВ в донных отложениях водоемов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования по обозначенной тематике проводились на 13-ти крупных водохранилищах Волжско-Камского каскада, а также на Шекснинском и Цимлянском, расположенных в различных

географических и климатических зонах — от южной границы европейской тайги, до полупустынных степей (рис 1).



Рис. 1. Карта-схема расположения водохранилищ Волжско-Камского каскада с примыкающим к ним Шекснинским и Цимлянским.

Обследованные водоемы существенно различаются по протяженности, площади водного зеркала и другим морфометрическим характеристикам, по гидрологическому режиму и гидрохимическим условиям (Водоохранилища мира, 1979), а также по трофическому статусу (табл. 1).

Таблица 1. Общая характеристика обследованных водохранилищ

Водохранилище	L, км	S, км ²	H, м		К _{вод} , в год	Цветность вод, °	Уровень трофии
			максимальная	средняя			
Волжский каскад							
Иваньковское	145	327	19	3.9	10.6	50–70	Эвтрофный
Угличское	136	249	23	5.0	10.1	55–65	Мезотрофный
Рыбинское	250	4550	30	5.6	1.9	55–75	«»
Горьковское	448	1591	21	5.5	6.1	45–60	Мезо-эвтрофный
Чебоксарское	341	1270	21	4.7	20.9	40–55	«»
Куйбышевское	510	6150	41	9.3	4.2	30–35	«»
Саратовское	312	1831	31	7.0	19.1	25–30	Мезотрофный
Волгоградское	540	3117	41	10	8.0	20–25	Эвтрофный
Камский Каскад							
Камское	300	1915	30	6.4	4.2	40–50	*Антропогенно- дистрофный
Воткинское	360	1065	28	8.8	5.8	40–50	«»
Нижнекамское	270	1000	14	2.8	6.6	–	Мезотрофный
Бассейны Шексны и Дона							
Шекснинское (без оз. Белое)	120	381	20	3.3	2.5	50–65	Мезотрофный
Цимлянское	360	2700	28	8.0	0.9	20–25	Гипертрофный

Примечание. K_{вод} — коэффициент водообмена, прочерк (–) — отсутствие данных. * (по Романенко, 1985; Дзюбан, 2010).

Материалы, представленные в настоящей статье, являются результатом анализа полевых наблюдений и экспериментов, а также лабораторных исследований, проводившихся на водохранилищах в период 1987–2007 гг., когда современная схема изучения в водоемах процессов цикла метана как звена микробной деструкции органического вещества уже полностью сформировалась (Дзюбан, 1999). Основная часть исследований велась в летне-осеннее время при максимальном прогреве водной толщи; некоторые работы по упомянутой схеме были выполнены также в период январь–март до вскрытия ледового покрова водоемов.

Общая часть микробиологических исследований на водоемах — отбор проб воды и донных отложений с определением их физико-химических свойств, постановка полевых экспериментов по оценке активности отдельных групп бактериопланктона и бактериобентоса — проводилась стандартными методами, описанными в руководстве (Кузнецов, Дубинина, 1989). Помимо традиционного экспедиционного оборудования в работе использовались такие приборы как: термистер “Т-2м”, кислородомер “КЛ-115”, иономер “Radelkis” для оценки Red/Ox (Eh), а в лабораторных условиях — газовый хроматограф “CHROM-5”, сцинтилляционный счетчик “Mark-2” и газохроматографический анализатор грунтов “СНН-1”.

Для получения более адекватных данных о происходящих в илах микробных процессах цикла метана и их роли в деструкции органического вещества в стандартную методику исследований было внесено ряд изменений и усовершенствований. Так при определении аэробной деструкции ОБ в схему опытов были добавлены эксперименты с использованием дыхательного яда сулемы для разделения бактериального и химического потребления кислорода (Dzyuban, 1999). Для оценки полной иловой деструкции оказалось необходимым учитывать потери выделяемой в ходе распада ОБ углекислоты (CO_2) при ее реассимиляции (РА). Последняя происходит как за счет общевариальной темновой ассимиляции CO_2 (ТА), так и при автохтонном МГ при синтезе метана из CO_2 и H_2 . Обнаружение и количественная оценка микробного МГ, идущего в присутствии O_2 , а также адекватная оценка метаноокисления (МО), особенно в микроаэробных условиях, стали возможными лишь с применением ингибиторов МО (Dzyuban, 1999), для чего использовался раствор аллилтиомочевины (Bange, et al., 1998). Для полевых экспериментов были сконструированы: стратометрический флакон, позволяющий проводить опыты с иловой колонкой естественной структуры и поплавковая камера для оценки эмиссии CH_4 с поверхности водоемов (Дзюбан, 2010).

Интенсивность процессов цикла метана определяли газохроматографическим способом (Sorrell, Boop, 1992), оценивая содержание CH_4 в анализируемых пробах методом фазового равновесия (Naguib, 1978) на хроматографе “Chrom-5” с пламенно-ионизационным детектором и сорбентом “Porapac-N” в токе гелия. Постановка полевых экспериментов и ход лабораторной обработки описаны ранее (Dzyuban, 1999). Расчеты интенсивности образования метана, его окисления и выделения из грунтов в воду (ВМ) делали по разности содержания CH_4 между контролем (К) и различными вариантами опытов (ОП), учитывая объемы ила, воды, газовой фазы (Naguib, 1978; Кузнецов, Дубинина, 1989; Dzyuban, 1999), а также площадь поверхности грунтовой колонки-монолита при оценке ВМ (Дзюбан, 2002). Общая схема такова:

$$\begin{aligned} \text{МГ (анаэробные условия)} &= \text{ОП (без добавок)} - \text{К} \\ \text{МГ (аэробные условия)} &= \text{ОП (с ингибитором МО)} - \text{К} \\ \text{МО} &= \text{ОП (с ингибитором МО)} - \text{ОП (без добавок)} \\ \text{ВМ} &= \text{ОП (с монолитом без добавок)} - \text{К (с монолитом)} \end{aligned}$$

При оценке валового распада ОБ в осадках основным методом до сих пор является измерение выделяемой илами в придонную воду метаболической CO_2 ($D_{\text{общ}}$), а аэробной деструкции ($D_{\text{а}}$) — поглощение из придонной воды растворенного O_2 . Анаэробная же составляющая ($D_{\text{ан}}$) определяется по разности $D_{\text{общ}} - D_{\text{а}}$. Однако углубленные исследования показали, что отсутствие данных по реассимиляции CO_2 , идущей в опытах при автохтонном МГ, а также при бактериальной ТА, ведет к пониженной оценке $D_{\text{общ}}$ и $D_{\text{ан}}$, вплоть до появления в расчетах “отрицательных” результатов анаэробного распада (Dzyuban, 1999).

С получением новых данных илового МГ (учитывая, что на долю синтеза CH_4 из H_2 и CO_2 приходится в среднем 50% (Беляев и др., 1979)), а также бактериобентосной ТА, определяемой радионуклидным способом (Кузнецов, Дубинина, 1989), удалось восполнить отмеченные ранее недостатки метода. Автором была предложена новая схема полного расчета распада органического вещества в донных отложениях — суммарной деструкции ($D_{\text{сум}}$), а также полной анаэробной деструкции ($D_{\text{ан-п}}$) (Дзюбан, 2010; Dzyuban, 1999):

$$\begin{aligned} D_{\text{сум}} &= D_{\text{общ}} + \text{РА (расход C/CO}_2 \text{ при ТА и } \frac{1}{2} \text{ C от МГ)}, \text{ откуда} \\ D_{\text{ан-п}} &= (D_{\text{общ}} + \text{РА}) - D_{\text{аэр}} \text{ или } D_{\text{сум}} - D_{\text{аэр}} \end{aligned}$$

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На формирование донных отложений в водохранилищах влияют не только особенности климатических условий и окружающего природного ландшафта, но также уровень их продуктивности, гидрологический режим на отдельных участках, степень и характер антропогенного воздействия. Этим обусловлено чрезвычайное разнообразие грунтов в водоемах каскада по физико-химическим свойствам (табл. 2), особенно важными из которых для функционирования бактериобентоса, являются Red-Ox условия, а также содержание и состав ОВ.

Таблица 2. Общая характеристика типичных грунтов на различных участках водохранилищ (слой 0–3 см)

Тип грунтов	Eh, mB		C _{орг} , мг/см ³		N _{общ} , мг/дм ³	CH ₄ , мл/дм ³
	0–1 см	1–3 см	общий	C _{лг}		
Речные пески	180–100	75–40	0.5–3.7	0.1–0.2	0.1–0.2	<0.1
Илистые пески	105–30	40–(–65)	3.2–7.2	0.3–0.6	0.2–0.9	0.01–0.1
Песчанистые илы	85–40	–10–(–85)	5.3–16.6	0.1–1.4	0.2–0.9	0.9–5.7
Глинистые илы	60–10	–10–(–105)	8.5–16.8	0.6–1.6	0.2–0.9	0.9–7.7
Детритные илы	85–10	–10–(–80)	9.2–26.4	1.3–3.1	0.9–2.1	2.1–10.5
Техногенные илы	25–(–85)	–45–(–135)	7.9–30.1	0.8–3.8	1.1–3.2	8.2–50.6

Деструкция органического вещества. Многолетние работы (1979–1987 гг.) по изучению валовых процессов деструкции ОВ в грунтах водохранилищ, несмотря на ряд методических недочетов в оценках, показали, что, они вполне отражают экологические особенности водоемов и отдельных участков. Полученные данные, характеризую активность микробного сообщества в целом, дают представление не только об интенсивности процессов распада, но также об их направленности.

В волжских водохранилищах масштабы аэробных процессов деструкции на основной части донного ложа были близки (табл. 3) и варьировали летом (с учетом ХПК) от 0.01–0.06 г С в песках до 0.25–0.3 г С/(м² · сут) в илах, достигая на загрязненных участках 0.36–0.46 г С/(м² · сут). Колебания интенсивности анаэробных процессов оказались значительно резче. В зависимости от типа отложений и Red/Ox величина D_{ан} варьировала летом от отрицательных значений (следствие неучета реассимиляции CO₂) до 0.8 г С/(м² · сут). В целом отмечалось ее снижение от Верхней Волги к Нижней.

Таблица 3. Деструкция ОВ в грунтах водоемов Волжско-Камского каскада и прилегающих водохранилищ (пределы колебаний за летние периоды 1979–1987 гг.)

Водохранилище	Участок	Деструкция, г С/(м ² · сут)		
		общая	аэробная	анаэробная
Иваньковское	Реч	0.08 – 0.22	0.08 – 0.2	0 – 0.02
«»	Оз	0.27 – 1.1	0.13 – 0.24	0.11 – 0.8
Угличское	Реч	0.07 – 0.28	0.06 – 0.18	0.01 – 0.1
Рыбинское	Реч	0.12 – 0.22	0.08 – 0.12	0.04 – 0.1
«»	Оз	0.15 – 0.62	0.07 – 0.32	0.09 – 0.4
Горьковское	Реч	0.03 – 0.23	0.02 – 0.13	0.01 – 0.1
«»	Оз	0.2 – 0.8	0.08 – 0.4	0.11 – 0.4
Чебоксарское	Реч	0.08 – 0.34	0.08 – 0.14	0 – 0.2
«»	Оз	0.15 – 0.64	0.1 – 0.34	0.05 – 0.32
Куйбышевское	Реч	0.08 – 0.38	0.07 – 0.15	0 – 0.23
«»	Оз	0.15 – 0.53	0.1 – 0.22	0.05 – 0.31
Саратовское	Реч	0.03 – 0.11	0.03 – 0.07	0 – 0.04
«»	Оз	0.28 – 0.31	0.2 – 0.22	0.06 – 0.1
Волгоградское	Реч	0.02 – 0.06	0.02 – 0.06	0
«»	Оз	0.25 – 0.34	0.18 – 0.27	0.02 – 0.08
Камское	Реч	0.08 – 0.3	0.02 – 0.08	0.06 – 0.22
«»	Оз	0.06 – 0.56	0.07 – 0.16	–0.01– 0.08
Воткинское	Реч	0.02 – 0.21	0.01 – 0.11	0.01 – 0.10
«»	Оз	0.10 – 0.17	0.16 – 0.19	–0.04
Нижнекамское	Реч	0.02 – 0.09	0.02 – 0.08	0–0.05
«»	Оз	0.01 – 0.6	0.02 – 0.3	0 (–0.01) – 0.3
Шекснинское	Реч	0.09	0.13	–0.04
«»	Оз	0.22 – 0.28	0.2 – 0.29	–0.07–0.05
Цимлянское	Реч	0.1–0.4	0.1–0.32	0–0.08
«»	Оз	0.56–0.7	0.3 – 0.4	0.3 – 0.34

Примечание. Реч — речной участок, Оз — озерный.

Общая оценка скорости распада органического вещества (по выделяемой CO_2) колебалась в волжских водохранилищах от 0.01–0.03 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в песках речных участков, бедных $\text{C}_{\text{орг}}$, до 0.7–1.1 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в мелкодетритных илах озеровидных плесов и черных антропогенных осадках, насыщенных легкогидролизуемыми соединениями (табл. 3).

Водоемы Камы, испытывающие мощное техногенное воздействие, по ряду функциональных микробиологических и продукционных характеристик приближаются к оценкам дистрофных озер (Романенко, 1985; Dzyuban, 1999). Что послужило причиной условно отнести их к разряду “антропогенно дистрофируемых” (Дзюбан, 2010).

Интенсивность аэробной деструкции в грунтах камских водохранилищ, с учетом ХПК (5–53%), в целом была низкой (табл. 3). В песчаных грунтах она составляла 0.02–0.11 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, в илах основной площади донного ложа — 0.01–0.19 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Лишь в наименее загрязненных отложениях Нижнекамского водохранилища $D_{\text{аэр}}$ достигала 0.3 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Величина анаэробной деструкции ОВ в отложениях Камы, рассчитанная по традиционному методу, также оказалась повсеместно низкой, несмотря на вполне благоприятные для анаэробных бактериальных сообществ Red/Ox условия. В зависимости от типа отложений $D_{\text{ан}}$ по этим расчетам варьировала от отрицательных значений в глубоко восстановленных илах до 0.3 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в ДО Нижнекамского водохранилища. Лишь в черных илах особо загрязняемого участка Камского водоема оценка анаэробного распада по этому методу достигала 0.6 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (табл. 3).

В осадках Шекснинского водохранилища подавляющая часть ОВ окислялась летом аэробным сообществом с интенсивностью 0.13–0.29 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Расчет $D_{\text{ан}}$ нередко оказывался отрицательным, а величина общей деструкции (по CO_2) низкой (табл. 3).

В грунтах гипертрофного Цимлянского водохранилища деструкционные потоки летом были сбалансированы и масштабны. Аэробная деструкция ОВ преобладала лишь в песках речного участка, а в целом процессы распада в илах шли настолько энергично — $D_{\text{общ}}$ достигала 0.7 г $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, что эффект неучета реассимиляции CO_2 оказался незаметен (табл. 3).

Цикл метана. Концентрация метана в поверхностных слоях грунтов (0–5 см) водохранилищ варьировала очень широко, отражая особенности их географического расположения, физико-химических характеристик грунтов и уровня антропогенного воздействия (табл. 4).

Таблица 4. Концентрация растворенного метана в поверхностных слоях донных отложениях различных участков водохранилищ

Типичные участки водохранилищ	Основные грунты	CH_4 , мл/л	
		0-2 см	2-5 см
Открытые плесы, глубоководные зоны	Разнообразные илы	0.2–1.2	0.4–10.2
Там же, мелководья	Песчанистые илы, заиленные пески и глины	0.08–0.4	0.2–5.7
Малозаселенные участки речных зон	Пески, глины, слабозаиленные грунты	0.1–3.2	–
Прибрежные зоны с зарослями высшей водной астительности	Заиленные грубодетритные пески и глинистые грунты	0.3–1.2	0.6–22
Судоходные трассы вблизи городов	Темные заиленные пески и глины	0.8–6.6	3.4–24
Акватории портов и промышленных зон	Черные грунты с пятнами нефтепродуктов	1.8–8.7	–
Вблизи поступления бытовых сточных вод	Темные газифирующие грунты	2.8–50	9–110

В летне-осенний период минимальное содержание CH_4 регистрировалось в промытых песках речных участков, варьируя от 0.08 мл $\text{CH}_4/\text{дм}^3$ до 0.4 мл $\text{CH}_4/\text{дм}^3$. Максимальная концентрация газа обнаруживалась в черных, нередко газифирующих, илах загрязняемых зон вблизи городов и хозяйственных предприятий, достигая там 50–100 мл $\text{CH}_4/\text{дм}^3$ (табл. 4). Для волжских водохранилищ характерна географическая особенность распределения метана в ДО, которая заключается в снижении его концентрации с севера на юг даже при сопоставлении сходных по физико-химическим свойствам отложений (Dzyuban, 1999). В подповерхностных слоях осадков содержание растворенного CH_4 , как правило, повсюду возрастает, особенно на загрязняемых участках водоемов (табл. 4).

В водоемах Волжского каскада наиболее полные исследования цикла метана в донных отложениях как звена деструкционного процесса проводились летом 1987 г. и в летне-осенние периоды 1992 и 1995 гг. (Дзюбан, 2010; Dzyuban, 1999).

Интенсивность микробных процессов цикла CH_4 , в соответствии с различием физико-химических условий в грунтах, варьировала по отдельным участкам водоемов очень широко. Максимальная скорость метанобразования в ДО отмечалась на ряде точек Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, где в восстановленных (слой 2–5 см) и богатых $\text{C}_{\text{орг}}$ илах она достигала уровня МГ высокотрофных озер (Дзюбан, 2010) — 5–22 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$. В песках проточных зон интенсивность метаногенеза не превышала 0.001–0.2 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$, а в остальных грунтах составляла в среднем 0.5 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$ с максимумом в верховолжских водоемах и минимумом на Нижней Волге (табл. 5).

Таблица 5. Интенсивность метаногенеза, окисления метана, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$ в отложениях волжских водохранилищ и скорость выделения метана в воду, мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, июль–август 1987 г.

Водохранилище и участок	Eh, мВ	$\text{C}_{\text{орг}}$, г/дм ³	$\text{C}_{\text{лг}}$, % $\text{C}_{\text{орг}}$	CH_4 , мл/дм ³	*МГ	ОМ (0–1 см)	ВМ
Рыбинское, речной	56 / –	2.8	11	0.01	<0.01 / 0.01	0.01	0.1
«», озеровидный-1	110 / 25	4.2	10	0.42	0.01 / 1.6	0.48	6
«», озеровидный-2	80 / –	16.1	7	0.6	0.16 / 3.2	0.3	35
«», загрязненный	–10 / –85	32.6	10	14.2	0.12 / 6.0	0.9	46
Горьковское, речной-1	105 / –20	8.2	12	5.7	<0.01 / 0.3	0.1	8
«», речной-2	85 / 0	7.8	9	0.57	0.1 / 0.25	0.33	3
«», загрязненный	40 / –80	14.1	16	23.2	0.1 / 12.6	8.8	160
«», озеровидный	90 / –10	26.4	20	3.3	0.01 / 2.4	0.95	6
«», приплотинный	85 / –45	12.1	10	6.8	0.01 / 1.2	0.9	18
Чебоксарское, речной	80 / 65	3.1	19	0.05	<0.01 / 0.01	0.03	1.2
«», загрязненный	–55 / –135	7.6	15	24.2	1.6 / 12.5	8.2	150
«», центральный	60 / –10	5.1	–	0.4	0.1 / 0.2	0.1	2
«», приплотинный	30 / –65	5.3	15	1.1	0.1 / 0.52	0.5	0.1
Куйбышевское, речной	45 / –80	5.9	7	0.08	0.01 / 0.18	0.2	4
«», загрязненный	65 / –80	10.2	15	4.2	0.01 / 6.2	2.7	35
«», Волжский	55 / –70	11.2	19	2.1	0.01 / 0.4	0.82	0.05
«», Камский	80 / –15	10.9	17	10.5	0.01 / 1.1	1.1	19
«», приплотинный	45 / –80	8.9	18	1.8	0.02 / 1.2	0.2	10
Саратовское, речной	180 / 50	2.2	–	0.01	<0.01 / 0.01	0.02	0
«», загрязненный	25 / –85	17.3	8	9.9	0.45 / 4.1	1.9	20
«», центральный	20 / 5	9.2	9	1.2	0.01 / 0.32	–	2
«», приплотинный	60 / –	8.5	8	1.3	0.01 / 0.05	0.01	0
Волгоградское, речной-1	110 / 70	0.9	–	< 0.01	<0.01 / 0.01	< 0.01	0
«», речной-2	110 / 75	3.1	6	0.01	<0.01 / 0.01	0.01	0
«», центральный-1	10 / –105	10.9	8	7.7	0.1 / 0.95	0.68	77
«», центральный-2	60 / –10	7.9	10	3.8	<0.01 / 0.71	1.2	–
«», приплотинный	40 / –65	7.9	12	0.9	0.01 / 1.1	1.5	13

Примечание. $\text{C}_{\text{лг}}$ — легкогидролизуемые фракции $\text{C}_{\text{орг}}$. *МГ — числитель в слое 0–2 см, знаменатель — 2–5 см. Так же и в других таблицах.

Окисление образовавшегося метана, в условиях постоянного притока к поверхности донного ложа растворенного в воде O_2 , осуществляется уже бентосным бактериальным сообществом. Измерения показали, что процессы потребления CH_4 в грунтах регистрировались повсеместно. Их скорость составляла в большинстве проб 0.01–0.9 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$. На отдельных же участках каскада со специфической экологической обстановкой, которая отмечалась обычно в зонах максимального антропогенного воздействия, метаноокисление достигало в илах 7–9 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$. Главной особенностью подобных участков являлось сочетание энергичного метаногенеза в толще отложений (при низких значениях Eh) с активной аэрацией придонных слоев воды благодаря проточности или ветровому перемешиванию (табл. 5).

Скорость выделения метана из грунтов в водную толщу (без учета окисления CH_4 в пограничном слое вода–отложения) варьировала в зависимости от соотношений скоростей процессов метаногенеза и метаноокисления в донных отложениях разного типа от 0.05 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ до 310 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. В песчаных и глинистых окисленных грунтах проточных зон Саратовского и Волгоградского водохранилищ поступление газа в воду не регистрировалось вовсе (табл. 5).

В водохранилищах Камского каскада, исследования цикла метана проводились летом 1987 и 1988 гг. (Dzyuban, 1999). Донные отложения этих водоемов перегружены аллохтонными восстано-

ленными органическими соединениями (Романенко, 1985), снижающими Red/Ox. В результате особенностей физико-химической структуры и состава ОВ камских грунтов в них сформировались условия достаточно благоприятные для анаэробного бактериального сообщества.

Интенсивность процессов метанобразования в восстановленных и богатых $C_{орг}$ отложениях камских водохранилищ оказалась максимальной для всего Волжско-Камского каскада (табл. 6) и соответствовала уровню высокотрофных озер (Дзюбан, 2010), достигая в подповерхностных слоях 15–22 мл $CH_4/(дм^3 \cdot сут)$. Микробное окисление CH_4 регистрировалось во всех типах отложений этих водохранилищ, однако его интенсивность колебалась по отдельным участкам весьма широко и составляла 0.01–8.2 мл/(дм³ · сут). Выделение CH_4 из осадков в водную толщу также происходило повсеместно — даже в песках проточных участков (Dzyuban, 1999). Последнее свидетельствует об особой роли микробных процессов цикла метана в экосистемах водоемов, испытывающих повышенное технико-бытовое загрязнение.

Таблица 6. Интенсивность метаногенеза, окисления метана, мл $CH_4/(дм^3 \cdot сут)$ в отложениях камских водохранилищ и скорость выделения метана в воду, $CH_4/(м^2 \cdot сут)$, июль–август 1987 г.

Водохранилище и участок	Eh, мВ	$C_{орг}$, г/дм ³	$C_{лг}$, % $C_{орг}$	CH_4 , мл/дм ³	МГ	ОМ (0–1 см)	ВМ
Камское, речной	110 / 40	3.2	8	0.01	< 0.01 / 0.1	0.1	0
«», озеровидный-1	25 / –80	18.2	8	14.1	0.12 / 9.6	0.9	150
«», озеровидный-2	25 / –80	18.2	10	16.6	0.25 / 14.4	1.6	240
«», озеровидный-3	30 / –40	17.4	–	16.1	0.18 / 14.2	–	–
«», загрязненный	–85 / –125	28	9	18.4	1.1 / 20.2	2.1	320
Воткинское, речной-1	180 / 40	9.2	–	0.01	< 0.01 / 0.1	0.01	11
«», речной-2	60 / –	16.8	9	0.85	0.05 / 1.3	1.9	13
«», центральный	10 / –60	17.5	9	7.8	0.12 / 9.6	0.4	145
«», загрязненный	25 / –80	18.2	10	16.6	0.25 / 13.4	1.6	220
«», приплотинный	10 / –120	16.1	9	4.7	0.15 / 5.7	2.2	85
Нижнекамское, речной	150 / 90	3.2	8	0.01	< 0.01 / 0.08	0.1	0
«», центральный	–15 / –105	22.1	9	14.3	0.25 / 14.9	7.1	130
«», загрязненный	–10 / –110	21.5	9	4.5	0.01 / 21.8	8.2	310
«», приплотинный	80 / 45	6.5	7	0.01	< 0.01 / 5.5	4.2	15

В Шекснинском водохранилище, самом северном из обследованных водоемов, интенсивность процессов цикла CH_4 в донных отложениях оказалась в период наблюдений (лето 1994 г.) по сравнению с волжскими водохранилищами в целом невысокой (Dzyuban, 2005). Скорость метаногенеза в это время не превышала 0.005–0.98 мл $CH_4/(дм^3 \cdot сут)$, а метаноокисления — 0.005–1.28 мл $CH_4/(дм^3 \cdot сут)$. Представленные показатели отражают характерную для грунтов водохранилища экологическую обстановку — слабоокисленные условия в поверхностных слоях ДО и низкая обеспеченность лабильными ОВ (табл. 7).

Таблица 7. Интенсивность метаногенеза и окисления метана, мл $CH_4/(дм^3 \cdot сут)$ в отложениях Шекснинского и Цимлянского водохранилищ

Участок	Внешний вид грунтов	Eh, мВ	$C_{орг}$, г/дм ³	$C_{лг}$, % $C_{орг}$	CH_4 , мл/дм ³	МГ (0–2 см)	ОМ (0–1 см)
Шекснинское (июль 1994 г.)							
Речной, слабо загрязненный	Слабозаиленный песок	140 / 40	11.6	9	1.45	0.11	0.38
«», загрязненный	Темный вязкий ил	60 / –10	14.3	14	5.26	0.33	0.24
Озеровидный, 1	Серый ил	40 / –20	12.2	11	1.65	0.51	1.28
Озеровидный, зона загрязнений	Черный ил	20 / –40	14.1	13	7.78	0.43	0.26
Сизьменский разлив	Серый ил	80 / –	12.8	12	2.81	0.22	0.79
Приплотинный	Серый ил	90 / 10	16.2	12	1.89	0.10	0.11
Цимлянское (август 1988 г.)							
Речной	Глинистый песок	60 / –5	4.8	18	0.74	0.18	0.19
Озеровидный 1	Глинистый ил	60 / –20	7.7	20	4.28	0.24	0.31
Озеровидный 2	Мекодетритный ил	40 / –80	9.2	24	6.80	1.15	1.11

В высокопродуктивном Цимлянском водохранилище, работы на котором велись в конце лета 1988 г., грунты весьма богаты легкодоступными органическими соединениями, что создает в глубо-

ких слоях осадков с низким Eh благоприятные условия для анаэробного сообщества (Дзюбан, 2010). Поэтому интенсивность метанобразования в летний период была в них довольно высокой, достигая в детритных илах при $Eh = -80$, $1.2 \text{ мл } \text{CH}_4/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$. Причем, благодаря постоянному ветровому перемешиванию водной толщи и аэрации осадков, весь образующийся CH_4 окислялся уже в самых поверхностных слоях грунтов (табл. 7).

Сезонная динамика процессов цикла метана и экологические факторы, обуславливающие их интенсивность. Сезонные исследования проводились на Рыбинском водохранилище в 1997 г. в зоне закрытого побережья, зарастающего высшей водной растительностью. На примере отдельного экотопа были показаны особенности сезонной динамики микробного цикла метана в грунтах и влияние на отдельные процессы ряда экологических факторов (рис. 2, 3).

Сезонный ход метаногенеза в грунтах зарастающей литорали имел один, но ярко выраженный пик в конце лета, когда шло массовое отмирание высшей водной растительности. В этих грунтах, где запас органического вещества в целом невелик (Дзюбан, 2010), колебания общего $C_{\text{орг}}$ не оказывали заметного влияния на динамику МГ. Активность метаногенов, судя по графику, находилась в тесной зависимости от обеспеченности бактериобентоса лабильным ОВ (рис. 2), на что указывает высокий коэффициент корреляции $= 0.78$.

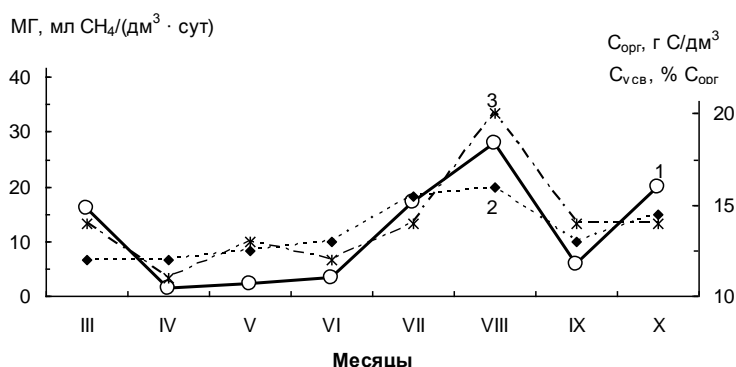


Рис. 2. Сезонные изменения метаногенеза (1), концентрации $C_{\text{орг}}$ (2) и $C_{\text{уств}}$, % (3) в грунтах литоральной зоны Рыбинского водохранилища

Динамика интенсивности окисления метана в аэрируемых грунтах зарастающей литорали Рыбинского водохранилища совпадала с сезонной кривой, отражающей колебания концентрации CH_4 (рис. 3). Подобная зависимость отмечалась исследователями и ранее (Devol, 1983). В условиях постоянного перемешивания водной массы, изменения концентраций растворенного O_2 в придонных слоях не оказывали какого-либо воздействия на процессы МО.

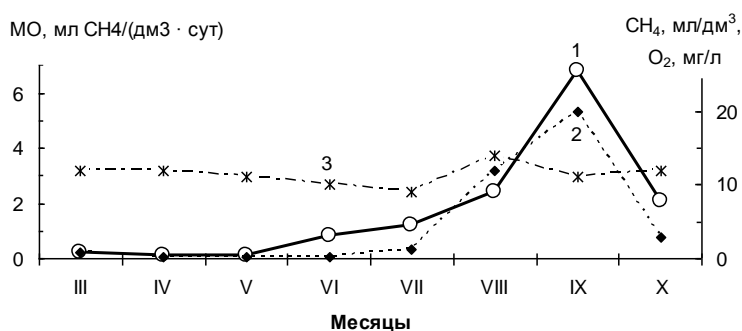


Рис. 3. Сезонные изменения интенсивности окисления метана (МО, 1) и концентрации CH_4 (2) в донных отложениях зарастающей литорали, а также содержания в придонной воде растворенного кислорода (O_2 , 3).

Для более глубокого понимания экологических особенностей микробных процессов образования CH_4 было выполнено сопоставление всего полученного в результате многолетних исследований массива данных по метаногенезу с рядом важнейших характеристик грунтового комплекса. На графики были нанесены результаты определений интенсивности МГ в различных образцах ДО в сочетании с содержанием в них легкодоступных органических соединений. ($C_{\text{уств}}$). Аналогичное сопоставление было сделано для метаногенеза и Eh в тех же пробах и слоях ДО.

Графический анализ зависимости илового МГ в водохранилищах от пула лабильных органических соединений показал прямую зависимость интенсивности процессов микробного образования CH_4 от содержания в отложениях $\text{C}_{\text{усв}}$ (рис. 4).

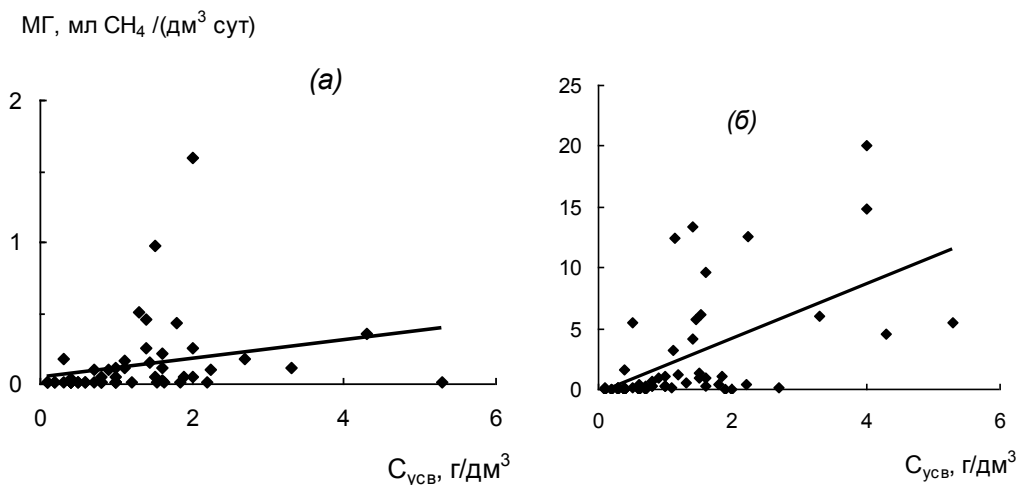


Рис. 4. Зависимость между интенсивностью метаногенеза в различных слоях грунтов водохранилищ и содержанием в них лабильного ОВ ($\text{C}_{\text{усв}}$). *а* — в слое 0–2 см, *б* — в слое 2–3 см.

Подобная же зависимость была обнаружена при анализе скорости илового МГ и окислительно-восстановительных условий в отложениях. Причем наиболее четко фактор влияния Red/Ox на активность метаногенного сообщества проявляется при сопоставлении данных, полученных из самых поверхностных (0–1 см) проб отложений (рис. 5а).

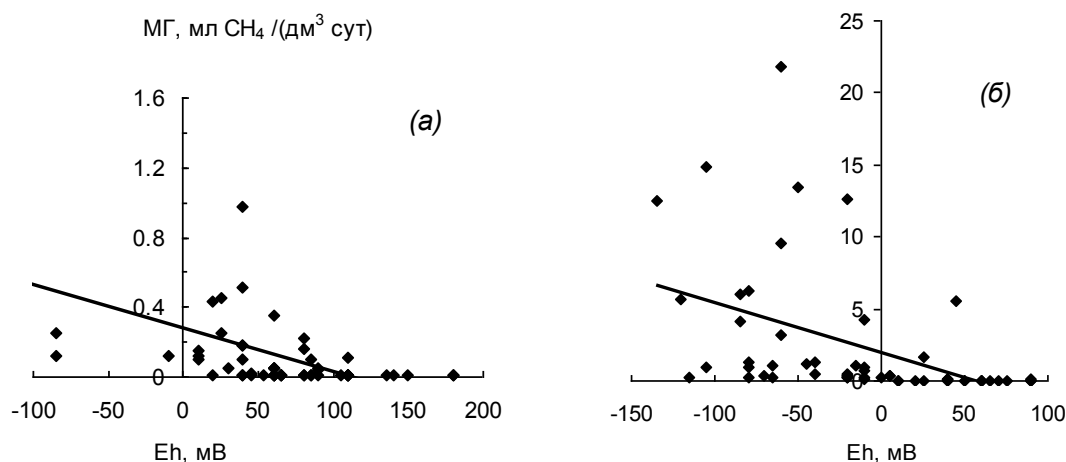


Рис. 5. Зависимость между интенсивностью метаногенеза в различных слоях грунтов водохранилищ и Red/Ox условиями в них (Eh). *а* — в слое 0–1 см, *б* — в слое 1–3 см.

Вклад процессов цикла метана в суммарную иловую деструкцию; роль в функционировании экосистем водохранилищ. По результатам измерений метаногенеза на отдельных горизонтах отложений была рассчитана продукция метана (ПМ) на 1 м² дна участков и водоемов в целом. Оценка ПМ в грунтах водохранилищ каскада показала, что минимальной она была в песках и глинистых грунтах речных участков, а максимальной — в осадках загрязняемых зон (Дзюбан, 2002, 2010; Dzyuban, 1999). В волжских водоемах ПМ колебалась от 0.1 до 380 мл CH_4 / (м² · сут), уменьшаясь в среднем с севера на юг. Особенно высокой она оказалась в грунтах водохранилищ Камы, перегруженных аллохтонными ОВ, где колебалась от 0.5 до 436 мл CH_4 / (м² · сут) и по усредненным расчетам была в несколько раз выше, чем в волжских ДО (табл. 8).

При площадной оценке валового метаноокисления ($\text{OM}_{\text{вал}}$) толщина слоя донных осадков, где могли протекать подобные окислительные процессы (по значениям Eh), была принята равной 1 см (Dzyuban, 1999). Результаты расчетов показали, что величина $\text{OM}_{\text{вал}}$ варьировала в зависимости от

экологических особенностей грунтов в пределах 0.1–88 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, а в среднем на водоем составляла 4.2–23 мл/ $(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в волжских водохранилищах и 13–39 мл/ $(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в камских (табл. 8).

Таблица 8. Валовые оценки процессов превращения метана в поверхностных слоях донных отложений водохранилищ, мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ и расход в этих процессах $\text{C}_{\text{орг}}$ и O_2 (летне-осенний период)

Водохранилище	ПМ	ОМ _{вал}	ВМ	$\text{C}_{\text{орг}}$ на ПМ	O_2 на ОМ
	мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$			мг $\text{C}(\text{O}_2)/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$	
Иваньковское	<u>0.5–380</u> 69	<u>0.4–180</u> 23	<u>0–205</u> 48	1–710	1.2–540
Рыбинское	<u>0.2–300</u> 69	<u>0.1–95</u> 23	<u>0–205</u> 48	0.4–560	0.3–270
Горьковское	<u>2.1–255</u> 68	<u>1.0–88</u> 21	<u>3.2–162</u> 39	4–470	3–250
Чебоксарское	<u>0.4–280</u> 52	<u>0.3–80</u> 21	<u>0–150</u> 32	0.8–520	1–230
Куйбышевское	<u>0.2–124</u> 27	<u>0.1–27</u> 11	<u>0–31</u> 15	0.4–250	0.3–90
Саратовское	<u>0.2–88</u> 18	<u>0.2–19</u> 7.6	<u>0–10.1</u> 5.3	0.4–170	0.6–54
Волгоградское	<u>0.1–31</u> 10	<u>0.1–15</u> 4.2	<u>0.1–9.2</u> 4.2	0.2–59	0.3–44
Камское	<u>1.4–410</u> 145	<u>0.2–55</u> 31	<u>2.2–300</u> 140	2.6–760	0.6–170
Воткинское	<u>2.2–275</u> 138	<u>0.2–44</u> 13	<u>6.8–186</u> 91	71–410	0.6–126
Нижнекамское	<u>1.0–436</u> 169	<u>0.2–80</u> 39	<u>0–310</u> 110	1.9–830	0.6–229

Примечание. Над чертой — крайние значения, под чертой — средняя величина. То же в табл. 9.

Скорость потока метана из различных отложений в водную толщу варьировала в летне-осенний период от 0 до 310 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, составляя в среднем на водоем 4.2–110 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. При этом наблюдалась та же, характерная для каскада, тенденция в соотношениях различных показателей цикла метана: минимальное ВМ регистрировалось в южных Волгоградском и Саратовском водохранилищах, максимальная величина этого процесса — в северных Воткинском и Нижнекамском (табл. 8).

Экспериментальные данные по круговороту метана, полученные в результате многолетних исследований на водоемах Волжско-Камского каскада, позволили, используя стехиометрические уравнения (Беляев и др., 1981; Adams, van Eck, 1988), провести расчеты расхода $\text{C}_{\text{орг}}$ и O_2 на отдельных этапах цикла. Оказалось, что траты $\text{C}_{\text{орг}}$ в процессах метаногенеза, идущего в поверхностных слоях грунтов водохранилищ, варьируют в летне-осенний период от 0.2 мг $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ до 810 мг $\text{C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. Траты кислорода на окисление CH_4 в отложениях составили в тот же период наблюдений от 0.1 мг $\text{O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ до 310 мг $\text{O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (табл. 8).

По мере накопления экспериментальных данных по ПМ в донных отложениях и понимания весомого участия метаногенов в распаде $\text{C}_{\text{орг}}$ возникла естественная необходимость внесения поправок в расчеты деструкции. При суммировании данных общей деструкции ($\text{D}_{\text{общ}}$), рассчитанной по выделению CO_2 , и величины реассимиляции CO_2 (50% ПМ) получается более полная оценка общего распада $\text{C}_{\text{орг}}$ в илах или — суммарная деструкция ОВ ($\text{D}_{\text{сум}}$). Кроме того, с учетом расходов $\text{C}_{\text{орг}}$ на продукцию CH_4 увеличились не только оценки валового распада ОВ, но также значительно возросли характеристики полной анаэробной деструкции ($\text{D}_{\text{ан-п}}$).

Применение полученных данных для более полного расчета деструкции органического вещества в донных отложениях водохранилищ выявило весомую роль микробных процессов цикла метана в распаде ОВ. Особенно велика значимость этих процессов в деструкционных потоках, протекающих в восстановленных и богатых $\text{C}_{\text{орг}}$ грунтах эвтрофируемых или загрязняемых участков (Дзюбан, 2010; Dzyuban, 1999).

Вклад продукции метана в суммарную деструкцию ОВ, рассчитанную с учетом реассимиляции метаболической углекислоты, варьировал от 1–13% в грунтах волжских водохранилищ до 28% — в Камских. Причем на ряде участков он превышал величину $\text{D}_{\text{ан}}$, полученную традиционным методом (табл. 3). Доля же илового метаноокисления в тратах кислорода на аэробную деструкцию достигала в водохранилищах 50–85% (табл. 9).

Таблица 9. Роль иловых процессов цикла метана в распаде ОВ в донных отложениях водохранилищ Волго-Камского каскада в летне-осенний период

Водохранилище	Деструкция с учетом ЦМ, г С/(м ² · сут)		ПМ, % от Д _{сум}	ОМ, % от Д _а
	Д _{сум}	Д _{ан-п}		
Иваньковское	0.4–1.5 0.31	0.35–0.51 0.21	1–8	0.2–54
Рыбинское	0.04–0.8 0.25	0.02–0.45 0.16	2–10	0.2–49
Горьковское	0.09–0.85 0.33	0.02–0.44 0.21	1–4	0.5–59
Чебоксарское	0.1–0.79 0.28	0.04–0.7 0.14	1–5	0.1–36
Куйбышевское	0.1–0.76 0.3	0.02–0.39 0.17	1–13	0.3–31
Саратовское	0.02–0.39 0.18	0.01–0.14 0.08	1–5	0.1–7
Волгоградское	0.01–0.59 0.24	0.01–0.58 0.08	1–7	0.1–3
Камское	0.02–0.58 0.26	0.01–0.44 0.18	2–28	1–61
Воткинское	0.02–0.35 0.24	0.01–0.24 0.16	1–26	2–65
Нижнекамское	0.02–0.82 0.26	0.01–0.51 0.18	2–24	3–85

Исследования, проведенные на различных участках Рыбинского водохранилища в январе–марте, показали, что общеводоемный распад ОВ происходил в это время в основном за счет деструкции в донных отложениях (Дзюбан, 2010). Кроме того, в суммарной иловой деструкции значительно возрастала роль процессов цикла метана. Так вклад метаноокисления в аэробную деструкцию достигал 70–87%, а доля метаногенеза при расчете полного анаэробного распада ОВ достигала в подледный период 85–95% (табл. 10).

Таблица 10. Процессы распада органического вещества в донных отложениях Рыбинского водохранилища в подледный период

Участок водохранилища	Время работ	Грунты	Еh, мВ 0–1/1–3 см	Д _{аэр}	Д _{ан-п}	МО, % Д _{аэр}	МГ, % Д _{ан-п}
				мг С/(м ² · сут)			
Главный плес	03.1991	Торфянистый ил	60 / 15	10	10	70	85
Волжский плес	«»	Черный песчаный ил	30 / –5	10	30	85	75
Прибрежье	01.2007	Илистый песок	65 / 15	5	7	70	85
«»	«»	Черный илистый песок	20 / –5	10	80	87	95

Известно, что концентрация метана в атмосфере Земли постоянно растет, что в значительной степени происходит за счет поступлений биогенного газа (Rodhe, 1990). Однако сведения о масштабах выноса СН₄ из внутренних водоемов до настоящего времени весьма скудны (Zavarzin, 1997; Gal'chenko et al., 2001).

Таблица 11. Интенсивность процессов цикла метана в грунтах (слой 0–5 см) и воде, а также скорость его эмиссии (ЭМ) на различных экотопах Рыбинского водохранилища в летний период 1995 г.

Участок	Глубина, м	Характер грунта	МГ	МО	ЭМ
			мл СН ₄ /(м ² · сут)		
Центральный плес	5–6	Песчаный ил	1.8 / 0	1.4 / 0.2	< 0.1
Русло р. Молога	14	Темный детритный ил	18.6 / 0	4.8 / 3.6	0.6
Зарастающая литораль	1–1.5	Грубодетритный песок	12.4 / 0.1	1.6 / 0.8	10.1
Открытая литораль	0.7	Песок	0.2 / 0	0.2 / < 0.01	< 0.1
Череповецкая зона	1–2	Черный грунт с резким запахом	90–300 / –	10–120 /	150–800
Устье загрязняемой р. Ладогора	1	Серый вязкий газифицирующийся ил	80 / 1.1	0 / 4.7	160–480

Примечание. Числитель — данные по грунтам, знаменатель — по воде.

Исследования цикла метана с измерением его эмиссии (ЭМ), проведенные на ряде характерных экотопах бассейна Рыбинского водохранилища, показали, что ее величина колеблется очень широко (табл. 11) — от практически нулевых значений до 480–800 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ (Дзюбан, 2010). Низкая ЭМ характерна для открытых участков водоема и литоральных пляжей, где процессы цикла метана низки. Максимальный вынос газа регистрируется в загрязняемых зонах, где при мощном иловом метаногенезе образующийся газ не успевает окислиться ни в грунтах, ни в воде (табл. 11).

Анализ всех полученных за последние годы данных о протекающих в илах водохранилищ процессах распада органических веществ и цикла метана, а также результаты сезонных исследований и экспериментов, позволили подойти к пониманию экологической роли этих процессов для водоемов в целом и на отдельных специфических участках.

Оценки суммарной деструкции органического вещества в отложениях, выполненные на основе новых методических подходов, и расчет доли в ней отдельных значимых микробных процессов, включая метаногенез, позволили выявить характерные особенности функционирования бактериальных сообществ-деструкторов в илах различных групп внутренних водоемов.

В водохранилищах, где водная толща благодаря проточности и ветровому перемешиванию постоянно аэрируется, интенсивность и направленность деструкционных процессов в грунтах зависит в первую очередь от обеспеченности и состава ОВ, а также от географического расположения водоемов и в меньшей степени — от их продуктивности. В результате глубокого изучения всех звеньев деструкции ОВ в донных отложениях, особенно цикла CH_4 , удалось выявить их зональные особенности и большую роль анаэробной составляющей. Было показано, что процесс метаногенеза является геохимически значимым во всех водоемах каскада и траты $\text{C}_{\text{орг}}$ при образовании CH_4 составляют весомую часть не только полной анаэробной деструкции, но и суммарной (рис. 6).

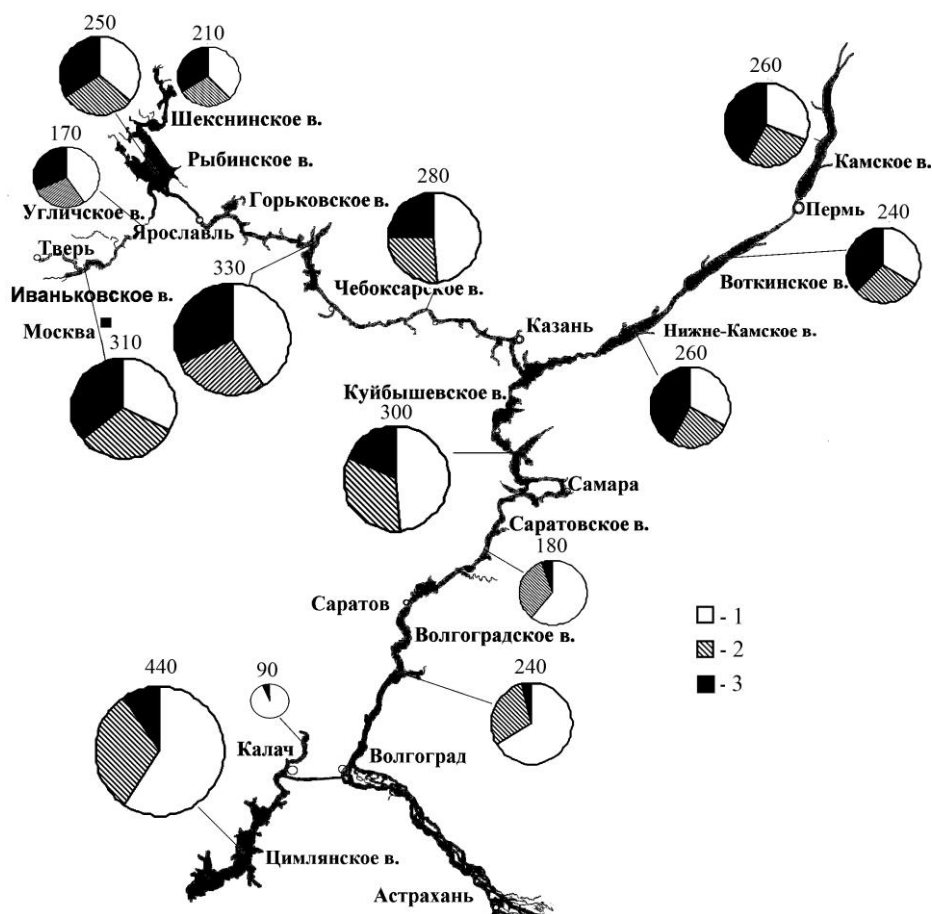


Рис. 6. Зональные особенности баланса основных звеньев деструкции ОВ в отложениях водохранилищ и роль процессов метаногенеза (по усредненным данным на все донное ложе). 1 — аэробная деструкция, 2 — анаэробная деструкция (по выделению из илов CO_2), 3 — вклад метаногенеза в суммарную деструкцию (по новой схеме расчета). Цифры над кружками — суммарная деструкция ОВ, мг С/(м² · сут).

В целом оказалось, что в грунтах северных водохранилищ (Верхней Волги и Камы) доминируют процессы анаэробного распада органического вещества, на Нижней Волге и в Цимлянском водохранилище преобладает аэробная минерализация ОВ, а на Средней Волге потоки иловой деструкции

сбалансированы. При этом в грунтах камских водоемов, перегруженных аллохтонными и, в том числе, техногенными органическими соединениями, значимость процессов метаногенеза в суммарной деструкции особенно велика, а в отложениях южных водохранилищ доля метаногенеза в $D_{\text{сум}}$ минимальна (рис. 6).

Одной из главных угроз для естественного экологического состояния водных систем является все возрастающее антропогенное загрязнение. Наибольшую опасность представляет техногенное загрязнение (ТГЗ), когда в водоемы поступают отходы промышленных предприятий, содержащие химические реагенты, нефтепродукты и различные трудноминерализуемые соединения, часто токсичные для большинства гидробионтов. Подобные седименты, длительно накапливаясь в грунтах, полностью изменяют природные физико-химические свойства грунтов, оказывают сильное влияние на всю донную биоту (Leppakoski, Linstrom, 1987), в том числе, на состав и функционирование иловых микробных сообществ (Дзюбан, 2014).

Влияние ТГЗ на процессы деструкции ОВ и цикла метана наиболее глубоко изучали на Рыбинском водохранилище, где за годы работы Череповецкого промышленного комплекса в Шекснинском заливе сформировалась зона повышенного загрязнения. Накопление в грунтах разнообразных отходов, привносимых со стоками производств и с городскими коллекторными сбросами, привело к глубоким изменениям в составе и свойствах донных отложений. По сравнению с грунтами открытой части водоема здесь резко возросло содержание ОВ и метана, Red/Ox даже у самой поверхности ДО упал до значений Eh, указывающих на восстановленность среды (рис. 7).

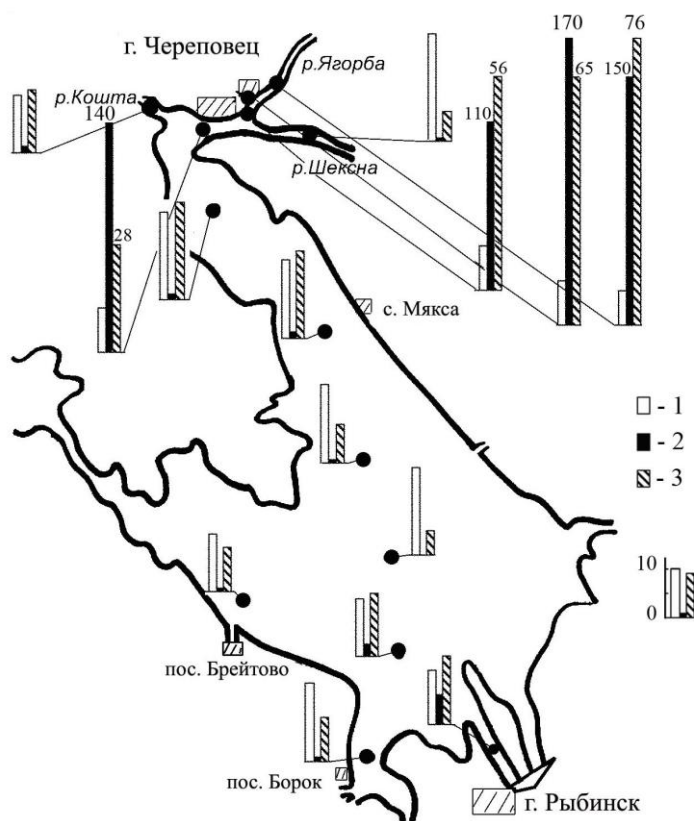


Рис. 7. Изменения физико-химических условий в поверхностных грунтах (слой 0–1 см) череповецкой зоны Рыбинского водохранилища. 1 — E_h , $\times 10$ mV, 2 — CH_4 , мл/дм³, 3 — $C_{\text{орг}}$, г/дм³. Цифры над столбцами — данные по череповецкой зоне. Справа от схемы — шкала измерений.

На отдельных участках череповецкой зоны состав поступающих в осадки загрязняющих веществ различен и зависит от источника загрязнений. Вблизи коммунальных коллекторов отложения обогащаются лабильными ОВ, а в грунты, принимающие техногенные сбросы, поступает большое количество таких соединений как нефтепродукты, фенолы, кислоты, соли тяжелых металлов и другие токсичные соединения. Накопление техногенных отходов приводит к значительным изменениям в составе и активности илового микробного населения (Dzyuban et al., 1996).

Углубленные исследования, проведенные в летний период на различных участках Рыбинского водохранилища, включая подробное изучение грунтов череповецкой зоны, показали, что роль метаногенеза в иловом распаде ОВ во всех биотопах и отложениях заметно весомей, чем считалось ранее

(Романенко, 1985). Оказалось, что анаэробная деструкция $C_{орг}$, благодаря учету (по новой схеме) вклада в них процессов МГ, регистрируется практически повсеместно и ее значимость для экосистемы весьма высока (рис. 8).

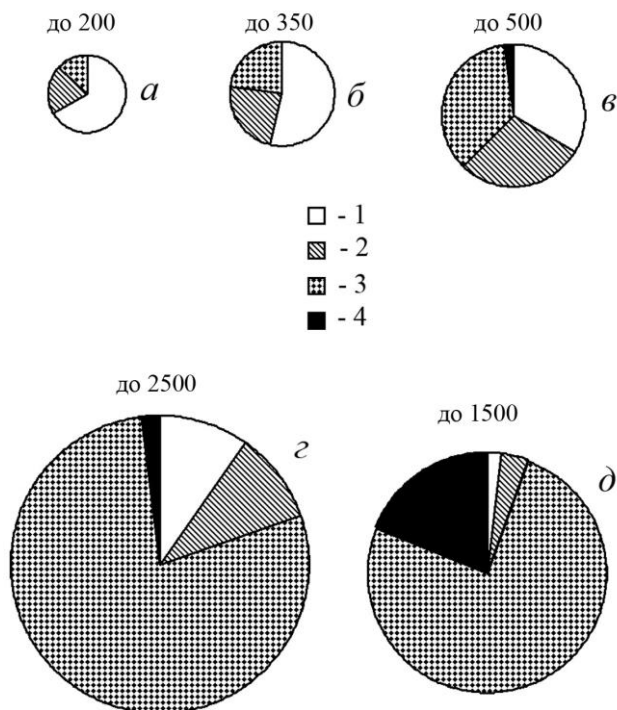


Рис. 8. Соотношение процессов распада ОВ в грунтах и вклад метаногенеза в суммарную иловую деструкцию на основной части Рыбинского водохранилища (а — побережье, б — центр, в — глубоководные участки) и в череповецкой зоне (г — хозяйственно-бытовые загрязнения, д — ТГЗ). 1 — аэробная деструкция, 2 — анаэробная деструкция (по выделению из илов CO_2), 3 — метаногенез, 4 — сульфатредукция. Цифры над кружками — суммарная деструкция ОВ, мг $C/(m^2 \cdot \text{сут})$.

Величина суммарной деструкции в ДО акватории г. Череповец по сравнению с остальными участками оказалась намного масштабней (рис. 8) и основная часть $C_{орг}$ разрушалась здесь анаэробным путем с доминированием МГ. При этом в зонах преимущественно бытового загрязнения $D_{сум}$ максимальна и аэробная деструкция в поверхностных слоях ДО играет заметную роль (рис. 8г). В грунтах, перегруженных техногенными отходами, величина $D_{сум}$ тоже велика, хотя гораздо меньше, чем на предыдущих участках, а процессы аэробной минерализации ОВ идут чрезвычайно слабо (рис. 8д) или даже не регистрируются. В техногенных осадках отмечается также значительное возрастание интенсивности сульфатредукции, при которой в придонную воду поступает токсичный для гидробионтов сероводород. Активность этого экологически важного процесса, свидетельствует о глубоком и устойчивом анаэробии даже в поверхностных слоях подобных осадков.

В результате в районах, испытывающих хроническое загрязнение хозяйственно-бытовыми и в особенности промышленными сточными водами в донных отложениях, несмотря на постоянную аэрацию придонных слоев воды при ветровом перемешивании, происходит разрушение естественных аэробных микробных сообществ и доминирование анаэробных. Последние интенсивно разлагают поступающие аллохтонные ОВ с образованием различных восстановленных соединений — конечных и промежуточных продуктов анаэробного микробного распада — метана, сероводорода, меркаптана, аммиака и других токсичных для гидробионтов веществ с выносом их в водную толщу.

Таким образом, в акватории Череповецкой зоны и на других подобных участках иловая микробиота под воздействием массивированных и разнообразных поллютантов теряет одну из своих важнейших функций — минерализация поступающих в водоем органических и минеральных веществ, а грунты превращаются в мощный источник вторичного загрязнения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования интенсивности микробных процессов цикла CH_4 в грунтах водохранилищ с оценкой их роли в деструкции органического вещества выявили важное место отдельных звеньев биологического круговорота метана в функционировании водных экосистем. Оказалось, что процес-

сы образования CH_4 регистрируются повсеместно, а в высокотрофных водоемах и на загрязняемых участках интенсивность метаногенеза достигает геохимически значимых масштабов. Показано, что ведущими экологическими факторами, определяющими уровень МГ, являются обеспеченность грунтового комплекса лабильными органическими соединениями и окислительно-восстановительные условия среды.

Определение продукции CH_4 в разнотипных отложениях позволило внести важное дополнение в схему расчетов иловой деструкции органического вещества и получить более адекватные оценки как общего распада ОВ, так и полной анаэробной деструкции. Полученные данные показали, что в грунтах водохранилищ Волжско-Камского каскада процессы образования метана играют весомую роль в распаде органического вещества, при этом была выявлена эколого-географическая зональность отмеченных характеристик. Оказалось, что в отложениях волжских водоемов вклад продукции метана в суммарную деструкцию составляет 1–13% и снижается с севера на юг, в грунтах камских водохранилищ вклад ПМ заметно выше — 4–28%, а в зонах сильного антропогенного воздействия — достигает 40% в $D_{\text{сум}}$ и 60–90 % в анаэробном распаде ОВ.

Результаты проведенных на водохранилищах Волги, Камы, Шексны и Дона многолетних исследований свидетельствуют, что микробные процессы деструкции органического вещества и цикла метана в донных отложениях являются не только важнейшим звеном круговорота углерода, но также — мощным средообразующим фактором при функционировании экосистем этих водоемов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляев С.С., Лебедев В.С., Лауринавичус К.С. Современное микробиологическое образование метана в пресных озерах Марийской АССР // Геохимия. 1979. № 6. С. 933–940. Belyaev S.S., Lebedev V.S., Laurinavichus K.S. Sovremennoe mikrobiologicheskoe obrazovanie metana v presnykh ozerakh Mariyskoy ASSR // Geokhimiya. 1979. No. 6. S. 933–940. [Belyaev S.S., Lebedev V.S., Laurinavichus K.S. The modern microbiological formation of methane in freshwater lakes of Mari ASSR/ Geokhimiya. 1979. No. 6. P. 933–940.] In Russian
- Беляев С.С., Леин А.Ю., Иванов М.В. Роль метанообразующих и сульфатредуцирующих бактерий в процессах деструкции органического вещества // Геохимия. 1981. № 3. С. 437–445. Belyaev S.S., Lein A.Yu., Ivanov M.V. Rol' metanobrazuyuschikh i sulfatredutsiruyuschikh bakteriy v protsessakh destruktсии organicheskogo veshchestva // Geokhimiya. 1981. No. 3. S. 437–445. [Belyaev S.S., Lein A.Yu., Ivanov M.V. The role of methanogenic and sulfate-reducing bacteria in processes of destruction of organic matter // Geokhimiya. 1981. No. 3. P. 437–445.] In Russian
- Водохранилища мира. М.: Наука, 1979. 287 с. Vodokhranilischa mira. M.: Nauka, 1979. 287 s. [Reservoirs of the World. Moscow: Nauka, 1979. 287 p.] In Russian
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества и процессы превращения метана в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2002. № 1. С. 35–42. Dzyuban A.N. Destruktsiya organicheskogo veshchestva i protsessy prevrascheniya metana v donnykh otlozheniyakh Rybinskogo vodokhranilischa // Biologiya vnutr. Vod. 2002. No. 1. S. 35–42. [Dzyuban A.N. Destruction of organic matter and processes of methane transformation in bottom sediments of the Rybinsk reservoir // Biol. Vnutr. Vod. 2002. No. 3. P. 29–33.] In Russian
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус, 2010. 192 с. Dzyuban A.N. Destruktsiya organicheskogo veshchestva i tsikl metana v donnykh otlozheniyakh vnutrennikh vodoyomov. Yaroslavl: Printkhaus, 2010. 192 s. [Dzyuban A.N. Destruction of organic matter and the methane cycle in bottom sediments of inland waterbodies. Yaroslavl: Printkhaus, 2010. 174 p.] In Russian
- Кузнецов С.И., Г.А. Дубинина. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 286 с. Kuznetsov S.I., G.A. Dubimina. Metody izucheniya vodnykh mikroorganizmov. M.: Nauka, 1989. 286 s. [Kuznetsov S.I., G.A. Dubimina. Methods of investigations of aqueous microorganisms / Moscow: Nauka, 1989. 286 p.] In Russian
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с. Romanenko V.I. Mikrobiologicheskie protsessy produktсии i destruktсии organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoyomakh. L.: Nauka, 1989. 295 s. [Romanenko V.I. Microbiological processes of production and destruction organic matter in inland reservoirs. Leningrad: Nauka, 1989. 295 p.] In Russian
- Adams D.D., van Eck G.Th. Biogeochemical cycling of organic carbon in the sediments of the Grote Rug reservoir // Arch. F. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1988. V. 31. P. 319–330.
- Bange H., Dahlke S., Ramesh R. et al. Seasonal study of methane and nitrous oxide in the coastal waters of the southern Baltic Sea // Estuarine, Coast. and Shelf Sci. 1998. V. 47. No. 6. P. 807–817.
- Cappenberg Th.E., Hordijk C.A., Hagenaars C.P.M. A comparison of bacterial sulfate reduction and methanogenesis in the anaerobic sediments of a stratified lake-ecosystem // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., 1984. V. 19. P. 191–199.
- Devol A.H. Methane oxidation rates in anaerobic sediments of Spanish Inlet // Limnol. Oceanogr. 1983. V. 28. No. 4. P. 738–742.
- Dzyuban A.N. Microbiological processes of organic matter turnover in deposits of the Volga–Kama Chain of reservoirs // Water Resour. V. 26. No. 4. 1999. P. 411–420.

- Dzyuban A.N. The Environmental conditions of the Sheksna reservoir: assessment based on microbiological investigations // *Water Resour.* V. 32. No. 1. 2005. P. 65–72.
- Dzyuban A.N. Methanogenesis and organic matter destruction in bottom sediments of technogenic water bodies // *Water Resour.* 2014. V. 41. No. 3. P. 344–351.
- Dzyuban A., Kopylov A., Kosolapov D., Krylova J., Kozlovskaya V., La-Point T. Effect of industrial-sanitary sewage on benthic microbial communities in the Upper Volga (Russia) // *Partnerships for the Environment: Sci. Education and Policy. SETAC 17-th Ann. Meeting.* Wash.DC. SETAC, 1996. P. 303–305.
- Gal'chenko V.F., Dulov L.E., Cramer B., Konova N.I., Barysheva S.V. Biogeochemical processes of methane cycle in the soils, bogs, and lakes of western Siberia // *Microbiology.* 2001. V. 70. No. 2. P. 175–185.
- Rodhe H. A. comparison of the contribution of various gases to the greenhouse effect // *Science.* 1990. V. 248. P. 1217–1219.
- Leppakoski E.J., Linstrom L.S. Recovery of benthic macrofauna from chronic pollution in the area off a refinery plant, South-west Finland // *J. Fish. Res. Board. Can.* 1987. V. 35. P. 766–770.
- Naguib M. A rapid method for the quantitative estimation of dissolved methane and its application in ecological research // *Arch. Hydrobiol.* 1978. No. 82. P. 66–73.
- Sorrell B.K., Boon P.J. Biogeochemistry of billabong sediments. 2. Seasonal variations in methane production // *Freshwater Biol.* 1992. V. 27. No. 3. P. 435–445.
- Zavarzin G.A. Methane emission from the territory of Russia // *Microbiology.* 1997. V. 66. No. 5. P. 558–561.

THE METHANE CYCLE AND THEIR ROLE IN THE DESTRUCTION OF ORGANIC MATTER IN SEDIMENTS OF RESERVOIRS OF THE VOLGA-KAMA CASCADE

A. N. Dzyuban

*I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia,
e-mail: microb@ibiw.yaroslavl.ru*

The study of microbial processes of the methane cycle and their role in the destruction of organic matter (OM) in sediments of reservoirs of the Volga-Kama cascade has revealed the ecologo-geographical zonality of the intensity of the studied processes and the role of methanogenesis in the OM destruction in silts.

Quantitative estimates of MG in sediments obtained for the waterbodies of the cascade demonstrate the all-round ecological importance of microbial processes of MG, especially in parts subjected to strong anthropogenic pressure where their contribution to the total destruction of OM varies within 15–30% and the portion in the value of the complete anaerobic destruction reaches 60–95%.

More complete data on scales of some component of the OM destruction in silts obtained according to the improved method with due regard for processes of the methane cycle and reassimilation of metabolic CO₂ make it possible to determine the following regularities: (1) the total amount of destructed OM in sediments (on average for a waterbody) decreases from north to south in the cascade; (2) anaerobic processes prevail over aerobic ones in reservoirs of the Upper Volga and Kama rivers, they are balanced in the Middle Volga, and aerobic mineralization of OM prevails in waterbodies of the Lower Volga; (3) microbial processes of destruction and the CH₄ cycle in bottom sediments of reservoirs of the Volga and Kama rivers are not only important components of the carbon cycle but powerful environment-forming factors in their ecosystems.

Keywords: methane cycle, destruction of organic matter, bottom sediments.

БАКТЕРИОБЕНТОС ПРИБРЕЖНЫХ УЧАСТКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ КАМСКОГО КАСКАДА

Н. Г. Шерышева*, А. Н. Дзюбан**, В. В. Жариков*

* Институт экологии Волжского бассейна РАН
450003 г. Тольятти, ул. Комзина, 10 e-mail: sappir-sherry@yandex.ru

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

Исследована количественная и размерно-морфологическая структура бактериобентоса в гетерогенных донных отложениях прибрежий водохранилищ Камского каскада. Пространственное распределение бактериобентоса имеет волнообразный характер и тенденцию снижения общей численности и биомассы вдоль меридионального градиента водохранилищ в направлении с севера на юг. Высоких численностей бактерии достигают в тонкоструктурных илах, минимальных — в приплотинных бьефах водохранилищ. Численность сапрофитного бактериобентоса увеличивается в грунтах, загрязненных нефтепродуктами. Выявлено влияние на количественное развитие бактериобентоса содержания органического и гумусового вещества, минерального фосфора, глинистой фракции механического состава илов. Особенностью размерно-морфологической структуры является тенденция увеличения доли кокковых форм и снижения доли палочек в составе бактериобентоса от незарегулированного верховья р. Камы до Камской ветви Куйбышевского водохранилища. Выявлена положительная корреляция между количеством кокковых клеток и концентрацией карбонатов в илах.

Ключевые слова: бактериобентос, общая численность, биомасса, размерно-морфологическая структура, сапрофиты, тип донных отложений, абиотические факторы.

ВВЕДЕНИЕ

Камский каскад как часть Волжско-Камской водохозяйственной системы имеет большое промышленное и общехозяйственное значение, однако сведения о бактериальном населении донных отложений (бактериобентосе) его водохранилищ крайне ограничены. Известны микробиологические исследования грунтов Камского водохранилища Е.А. Коняевой (1993), а также многолетние исследования микрофлоры донных отложений водоемов Волжско-Камской каскада, обобщенные в монографии А.Н. Дзюбана (2010).

Большую значимость в познании функционирования водохранилищ приобретают исследования литоральных зон. Последние благодаря интенсивным микробным процессам деструкции, идущим в воде и грунтах (Дзюбан, 2010), выполняют важную экологическую роль “барьера” между основной акваторией водоема и прибрежным ландшафтом. Изучение литоральных биотопов важно еще и потому, что они являются дополнительными площадями нерестилищ и местом обитания молоди рыб (Дгебуадзе, 2012). В Камском, Воткинском и Нижнекамском водохранилищах мелководные участки занимают существенную территорию, составляя 19.4–49.8% от общей площади (Краснова и др., 2011). Однако бактериальное деструкционное звено в этих водохранилищах остается малоизученным до сих пор. Отсутствуют сведения о количественных характеристиках и морфологической структуре бактериобентоса прибрежий Камского каскада, о зональном изменении этих показателей вдоль меридионального градиента в региональном масштабе.

Цель настоящей работы — исследование в прибрежье водохранилищ Камского каскада численности, биомассы, размерно-морфологической структуры бактериобентоса, а также численности гетеротрофного бактериобентоса; выявление особенностей пространственно-зонального распределения бактериобентоса и определение влияния региональных факторов среды обитания на количественное развитие бактериобентосной популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран во время проведения маршрутной съемки в июне 2012 г. на 27-ми станциях от верховья до устья р. Камы. Исследованы речная часть Камы у с. Кольчуг, участок слияния ее с притоком р. Вишера и далее — прибрежья Камского, Воткинского, Нижнекамского, водохранилищ, камской ветви Куйбышевского водохранилища (рис. 1). Глубина на станциях составляла 1–4 м, в отдельных случаях — 6.8 м и 8.9 м. Пробы грунта отбирали с поверхностных горизонтов (0–5 см) лотом с площадью захвата 50 см² и глубиной захвата 5 см. Одновременно с отбором проб грунта проводили измерения температуры, активной реакции среды (рН), окислительно-восстановительного (Red/Ox) потенциала в виде Eh. Для полной оценки Red/Ox условий в илах применяли показатель rH_2 , объединяющий в себе Eh и рН. Согласно В. И. Романенко (1985), диапазону $0 < rH_2 < 12$ –13 соответствуют анаэробные условия, 12 –13 $< rH_2 < 18$ –20 — микроаэробные, $rH_2 > 20$ — аэробные.

В лабораторных условиях в грунтах определяли отдельные параметры, имеющие важное значение для жизнедеятельности микробного населения: влажность (W), содержание органического вещества по потерям веса при прокаливании (ППП) (Аринушкина, 1970) и гумусового вещества (ГВ) (Колешко, 1981), суммарное содержание карбонатов ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$) (Романенко и др., 1990), содержание общего и минерального фосфора ($P_{\text{общ}}$, $P_{\text{мин}}$) (Руководство ..., 1977). Известно (Кузяхметов и др., 2004), что тонкодисперсные фракции грунтов, сорбируя органические вещества и биогены, оказывают существенное влияние на количественное развитие микроорганизмов. Поэтому в механическом составе грунтов исследовалась глинистая фракция (частицы размером менее 0.005 мм) (Кузяхметов и др., 2004). Микроскопический состав детрита в грунтах изучали под микроскопом BIO-LAR PI при увеличении $\times 150$. Статистическую обработку данных проводили на персональном компьютере с использованием пакета программ MS Excel 2007.



Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб донных отложений на водохранилищах Камского каскада в июне 2012 г.: 1 — Кольчуг, 2 — Усть Язъя, 3 — Рябинино, 4 — Тюлькино, 5 — Березники, 6 — Висим, 7 — Добрянка, 8 — Полазна, 9 — Городище, 10 — Талица, 11 — Ляды, 12 — Голованово, 13 — верхний бьеф, Камское водохранилище, 14 — нижний бьеф, Воткинское водохранилище, 15 — Берег Камы, 16 — Усть-Пиизя, 17 — Оса, 18 — Елово, 19 — Паньково, 20 — верхний бьеф, Воткинское водохранилище, 21 — нижний бьеф, Нижнекамское водохранилище, 22 — Усть-Сарапулка, 23 — Вятское, 24 — Тихие Горы, 25 — нижний бьеф Куйбышевского водохранилища по камской ветви, 26 — Камские поляны, 27 — Алексеевское.

Общую численность, биомассу, размерную и морфологическую структуру бактериобентоса определяли эпифлуоресцентным методом с использованием флуоресцеинизотиоционата — FITC (Гальченко, 2001). Пробы грунта фиксировали 25%-ным раствором глутарового альдегида до конечной концентрации 2.5%. Фиксированную пробу ила суспензировали на шейкере в 0.01 М растворе пирофосфата натрия. Аликвоту суспензии из разведения 1000–2000 фильтровали через мембранные ядерные фильтры с диаметром пор 0.17 мкм (производства г. Дубна), предварительно окрашенные

судановым черным. Для учета общей численности бактерий на фильтре просчитывали не менее 500 кл. в пробе (обычно 1500 кл/). Для определения размерной структуры, общей биомассы и среднего объема бактерий измеряли линейные размеры более 300 клеток. Объемы организмов определяли по формулам объема геометрических фигур. Учитывали морфологические группы бактерий: кокки, коккобациллы, палочки, нити. Численности аэробных неспецифических гетеротрофных бактерий определяли на среде R2A (Reasoner, Geldreich, 1985), сапрофитных — на среде РПА глубинным посевом с последующей инкубацией в течение 10 суток (Кузнецов, Дубинина, 1989). Посев проводили непосредственно после отбора проб. Численность бактерий выражали в количестве колониеобразующих единиц на 1 мл сырого грунта (КОЕ/мл).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Донные отложения. По внешнему виду (типу) и комплексу полученных нами физико-химических характеристик, важных для оценки среды обитания микробного сообщества, донные отложения прибрежных участков обследованных водохранилищ были весьма различны. Для прибрежных зон водохранилищ Камского каскада характерны следующие основные типы донных отложений: пески, илистые пески, песчанистые осадки разной степени заиления, серые и черные илы, глины, глинистые пески. В ряде случаев грунты содержали щебень, разноцветную гальку, ракушечник, щепу, растительные остатки, друзы дрейссены (табл. 1).

Таблица 1. Типы грунтов и физико-химические параметры донных отложений прибрежий водохранилищ р. Камы

Станция	Внешний вид (тип) донных отложений	h, м	T, °C	pH	Eh	rH ₂	W, %
Незарегулированный участок р. Камы							
Кольчуг	Крупный песок с галькой	3.5	17.0	6.20	420	27	23.7
Усть-Язьва	Черный жирный тонкодисперсный ил	4.0	8.5	6.25	-70	10	77.0
Рябинино	Средний песок	2.2	18.6	6.80	390	27	21.4
Камское водохранилище							
Тюлькино	Глинистый мелкий песок	3.1	15.9	6.40	10	13	34.4
Березники	Глина с песком	3.2	16.0	6.70	-50	12	62.2
Висим	Средний и крупный песок	2.5	13.1	7.90	380	29	17.6
Добрянка	Белесо-серый жирный пелитовый ил	8.9	14.0	7.00	-20	13	65.7
Полазна	Песчанистый ил с мелкой галькой	1.0	19.0	7.15	340	26	33.3
Городище	Мелкий песок	2.9	17.0	7.20	270	24	24.5
Талица	Глина с песком	1.6	18.5	6.40	50	15	21.4
Ляды	Мелкоалевритовый черный ил с дрейссеной	6.8	19.0	7.40	-100	11	58.0
Голованово	Песок с галечником	1.5	17.5	7.00	370	27	12.0
КВ верхний бьеф	Мелкий песок со шлаком	3.0	18.8	6.95	140	18	26.7
Воткинское водохранилище							
ВВ нижний бьеф	Средний песок	2.8	15.5	7.30	110	18	19.7
Берег Камы	Мелкий глинистый песок	3.0	18.0	7.00	35	15	33.9
Усть-Пиля	Средний техногенный песок	2.5	19.0	6.80	300	24	24.5
Оса	Средний песок	1.6	20.0	7.65	320	26	10.8
Елово	Мелкий глинистый техногенный песок	1.3	12.5	7.40	140	20	24.0
Паньково	Средний и мелкий техногенный песок	1.5	19.0	6.90	290	24	22.5
ВВ верхний бьеф	Средний и мелкий песок	2.4	19.3	7.25	310	25	22.5
Нижнекамское водохранилище							
НКВ нижний бьеф	Глина с песком	2.8	18.2	6.90	115	18	30.5
Усть-Сарапулка	Алевритовая глина	1.2	18.5	7.60	390	29	13.1
Вятское	Глина с песком	0.5	19.5	7.80	410	30	36.2
Тихие Горы	Серый глинистый ил с дрейссеной	3.1	20.0	7.70	-60	12	54.8
Камская ветвь Куйбышевского водохранилища							
КБВ нижний бьеф	Средний и мелкий песок	0.7	21.0	7.90	380	29	18.4
Камские поляны	Глина с песком и дрейссеной	3.1	20.2	7.40	290	25	33.8
Алексеевское	Средний и мелкий песок	2.0	21.0	7.80	310	26	21.2

Примечание. Здесь и далее в табл. 2 и рис. 2, 3. название водохранилищ: КВ — Камское, ВВ — Воткинское, НКВ — Нижнекамское, КБВ — Куйбышевское.

В целом в литоральных зонах водоемов каскада преобладают разнообразные песчанистые отложения. В Воткинском водохранилище были обнаружены также илы с резким запахом нефтепродуктов, условно обозначенные в статье как “техногенные”.

При микробиологических исследованиях грунтов особое внимание было уделено тонкодисперсным пелитовым илам, которые формируются на более глубоководных станциях — Вишера, Добрянка, Ляды, Тихие Горы, Камские поляны. Они отличаются максимальным количеством глинистых частиц (13.6–27.7% механического состава) (табл. 2). При микроскопическом анализе в пелитовых илах обнаружено обилие тонкоструктурного детрита растительного и животного происхождения, являющегося источником питательных веществ для микроорганизмов. В песках, содержащих гальку и щебень (станции Кольчуг, Голованово, нижние бьефы Камского и Воткинского водохранилищ, Алексеевское), глинистая фракция практически отсутствовала. В микроструктуре таких грунтов были обнаружены только следы детрита.

Таблица 2. Содержание глинистой фракции и химических веществ в донных отложениях прибрежных участков водохранилищ р. Камы

Станция	ГФ, %*	ППП, %*	ГВ, %*	С _к мг/г**	Р _{мин} , мкг/г**	Р _{общ} , мкг/г**
Незарегулированный участок р. Камы						
Кольчуг	следы	0.3	3.2	6.6	1.38	84.2
Усть-Язьва	23.6	15.6	4.9	6.0	9.83	365
Рябинино	н.д.	0.5	3.4	8.4	2.95	79.8
Камское водохранилище						
Тюлькино	5.6	3.6	3.5	5.4	2.06	183
Березняки	7.8	9.5	5.9	8.4	3.44	197
Висим	3.2	0.8	3.1	6.0	3.64	105
Добрянка	27.7	8.4	3.7	0.6	5.31	308
Полазна	1.9	1.5	3.2	14.4	2.85	195
Городище	4.8	8.1	3.6	15.0	4.92	188
Талица	4.5	2.4	3.4	7.8	5.21	156
Ляды	18.1	7.1	3.8	11.4	5.60	235
Голованово	0.9	1.3	3.4	2.4	3.54	157
КВ верхний бьеф	1.9	1.7	3.6	н.д.	3.64	156
Воткинское водохранилище						
ВВ нижний бьеф	1.4	0.7	3.7	20.4	1.08	135
Берег Камы	4.5	4.9	3.6	15.6	3.64	183
Усть-Пиизя	3.5	0.8	3.3	5.4	2.36	139
Оса	4.5	1.7	3.3	12.6	5.41	168
Елово	4.9	1.4	3.6	4.2	2.46	179
Паньково	3.5	0.7	3.9	1.2	4.42	99.1
ВВ верхний бьеф	3.0	0.9	3.3	9.6	2.16	102
Нижнекамское водохранилище						
НКВ нижний бьеф	4.5	2.3	3.2	1.8	2.95	345
Усть-Сарапулка	н.д.	2.8	3.1	15.0	3.15	240
Вятское	4.7	4.9	3.3	8.4	2.66	221
Тихие Горы	20.7	14.9	3.4	29.5	5.23	237
Камская ветвь Куйбышевского водохранилища						
КБВ нижний бьеф	3.3	1.2	3.4	4.2	1.77	123
Камские поляны	13.6	4.8	3.3	26.4	2.65	249
Алексеевское	2.5	1.0	3.0	12.6	1.47	173

Примечание. н.д. — нет данных; ГФ — глинистая фракция механического состава (размер частиц менее 0.005 мм), PPP — потери при прокаливании, ГВ — гумусовое вещество (* % сухой навески), С_к — карбонаты, Р_{мин}, Р_{общ}, — минеральный и общий фосфор (** в 1 г сухого грунта).

В связи с большой меридиональной протяженностью района исследования с севера на юг температура в грунтах повышалась от 8.5°C в верховьях р. Камы до 21.0°C в камской ветви Куйбышевского водохранилища.

Активная реакция среды в грунтах во время проведения работ имела выраженную тенденцию увеличения значений pH от верховий р. Кама к ее устью. В речной части Камы и верхнем участке Камского водохранилища слабокислая реакция грунтов (pH = 6.2–6.8) обусловлена влиянием стоков гуминовых вод с болот. В Камском (начиная от ст. Висим) и в Воткинском водохранилищах преобладают нейтральные грунты, в Нижнекамском и Куйбышевском — слабощелочные. Изменение вниз по каскаду слабокислой реакции среды донных отложений до нейтральных и слабощелочных вызвано влиянием береговых выходов гипса, месторождений калийно-магниевых солей, а также уменьшением влияния кислых болотных вод.

Наши исследования показали, что Red/Ox характеристики в разнотипных прибрежных грунтах сильно различаются. Аэробные условия ($rH_2 = 20-29$) преобладали на протяжении всего каскада в окисленных песчаных отложениях мелководий с глубинами 0.7–3.5 м. В глинистых песках регистрировались умеренно восстановленные условия ($rH_2 = 15$). Анаэробные зоны были выявлены на участках с глубиной 3.1–8.9 м ($rH_2 = 10-13$) в тонкодисперсных черных, серых и глинистых илах (ст. Усть-Язвва, Тюлькино, Березняки, Добрянка, Ляды, Тихие горы).

Естественная влажность грунтов водохранилищ Камского каскада варьировала от 10.8 до 77%, увеличиваясь от песков к илам и изменяясь в зависимости от особенностей илов. Наименьшей влажностью характеризуются крупно- и среднезернистые пески, галечник и плотные песчаные глины. Максимальное количество влаги содержат тонкие серые и черные илы (станции Усть-Язвва и Добрянка). Наиболее влажные грунты расположены в верховьях р. Камы и в Камском водохранилище.

Хемотропная составляющая донных осадков в данной статье представлена потерями веса при прокаливании (ППП), гумусовым веществом (ГВ), карбонатами, минеральным и общим фосфором (табл. 2). Данные ППП, характеризующие общее органическое вещество (ОВ), варьировали в пределах от 0.3% до 15.6% сухой навески. Количество ОВ по ППП в прибрежье положительно коррелирует с содержанием глинистой фракции ($r = 0.64$ при уровне значимости $p < 0.05$) и определяется типом донных отложений: в песках ППП составляли 0.3–2.3%, в илистых песках — 3.6–9.5%, в глинистых илах — 14.9 и 15.9%. Обнаружена также положительная корреляция данных по ППП с количеством гумусовых веществ ($r = 0.54$ при $p < 0.05$).

Во время наших исследований содержание ГВ в грунтах изменялось от 2.9 до 6%. Минимум их отмечался в песках Куйбышевского водохранилища (ст. Алексеевское), максимум — в черном иле (ст. Усть-Язвва) и глине (ст. Березняки). В целом по Камскому каскаду обеспеченность осадков водохранилищ гуминовыми соединениями снижалась по направлению с севера на юг, что связано с уменьшением влияния насыщенных гуминами вод из болот, которые сосредоточены в основном в верховьях Камского бассейна.

Концентрации общего фосфора в донных осадках колебались в широких пределах — от 79.8 мкг/г (ст. Рябино) до 365 мкг/г сухого грунта (ст. Усть-Язвва). Выявлена положительная корреляция между $P_{\text{общ}}$ и содержанием глинистой фракции ($r = 0.65$ при $p < 0.05$). Концентрации растворимых форм минерального фосфора, имеющих большое значение для развития бактерий, изменялись от 1.1 мкг/г в песках нижнего бьефа Воткинского водохранилища до 9.8 мкг/г в черных илах р. Вишера (ст. Усть-Язвва). Минимум минерального фосфора (1.1–3.2 мкг/г) отмечался обычно в песках. Лишь в песчаных отложениях на ст. Оса его концентрация была значительно выше и составляла 5.4 мкг/г. Средние значения $P_{\text{мин}}$ характерны для заиленных песков и песчаных илов (3.4–4.9 мкг/г), максимальные — для серых и черных илов, а также для глины (5.2–9.8 мкг/г).

Суммарное содержание карбонатов (C_k) изменялось в пределах от 0.6 до 29.4 мг/г сухого грунта, причем особенностей в их распределении по типам грунтов, отмеченных для других химических компонентов отложений, не выявлено. Максимальные концентрации C_k были обнаружены в глинистом иле на ст. Тихие горы (29.5 мг/г) и глинистом песке на ст. Камские поляны (26.4 мг/г), а также в песках нижнего бьефа Воткинского водохранилища (20.4 мг/г). В тонкодисперсном сером иле на ст. Добрянка отмечено минимальное содержание карбонатов (0.6 мг/г), а в черном иле на ст. Усть-Язвва концентрация C_k составляла 6.0 мг/г. По-видимому, основными причинами накопления карбонатов в донных отложениях р. Кама являются локальные условия ландшафта и химический состав пород в районах исследований. Для всего Камского каскада выявлена тенденция увеличения содержания карбонатов от верхнего речного участка р. Кама до Куйбышевского водохранилища.

В зонально-меридиональном градиенте в системе водохранилищ Камского бассейна выявлены устойчивые тенденции увеличения активной реакции среды, содержания карбонатов, снижения концентрации гуминовых веществ и менее выраженная тенденция снижения концентрации минерального фосфора. Обнаруженные особенности изменений химического состава грунтов можно объяснить уменьшением влияния стока болотных вод, сосредоточенных в верховьях р. Кама, зональной особенностью ландшафтов и влиянием местных осадочных пород.

Бактериобентос. Общая численность бактериобентоса (ОЧБ) на протяжении от незарегулированной части р. Кама до Куйбышевского водохранилища изменялась от 0.41×10^9 до 37.88×10^9 кл/мл натурального грунта (рис. 2). Оказалось, что плотность бактериального населения донных осадков соотносится с размером частиц грунтового комплекса и в целом, отражая известную закономерность (Кузяхметов и др., 2004), увеличивалась от крупнозернистых песков к тонкодисперсным илам. Так минимальная ОЧБ — $0.41-2.93 \times 10^9$ кл/мл была зарегистрирована в галечниках, песках и глинах (станции Кольчуг, Голованово, Паньково, Усть-Сарапулка, Вятское, Алексеевское, припло-

тинные бьефы водохранилищ). Максимальная — в черных и серых илах на ст. Усть-Язвья и ст. Добрянка — 37.88×10^9 кл/мл и 21.95×10^9 кл/мл соответственно. Высокая плотность бактериобентоса была обнаружена также в разнообразных песчанистых илах — $15.30\text{--}19.08 \times 10^9$ кл/мл ила (станции Тюлькино, Березняки, Ляды, Тихие горы). В песках различной степени заиленности ОЧБ варьировала от 3.76×10^9 кл/мл до 7.93×10^9 кл/мл грунта.

Характеристики биомассы бактериобентоса варьировали по всему каскаду от 0.03 мкг/мл до 4.38 мкг/мл грунта (рис. 2). Отмеченные изменения бактериальной биомассы в разных условиях обитания повторяли особенности распределения численности бактериобентоса, то есть — увеличение значений от песков к заиленным пескам (песчанистым илам) и тонкодисперсным серым и черным илам. Обычно максимальным численностям соответствовали максимальные биомассы. Исключение составляла бактериальная популяция в глинистом иле с дрейссеной на ст. Тихие горы в Нижнекамском водохранилище, где резкий рост ОЧБ сопровождался значительным снижением биомассы. Это обусловлено особенностью морфоструктуры бактериобентосного сообщества в указанном иле, заключающейся в высокой однородности форм и размеров бактериальных клеток (рис. 2). В бактериобентосной популяции такого гомогенного типа абсолютно доминировали мелкие кокки, которые даже при высокой численности клеток не дают высокой биомассы. Возможно, это объясняется также и тем, что илы данного биотопа в ряду всех других участков каскада содержат максимальное количество карбонатов и органического вещества (ППП), а также обогащены глинистыми частицами (табл. 2). Нами получены положительные корреляции численности кокков с концентрацией карбонатов ($r = 0.47$ при $p < 0.05$) и с содержанием ОВ ($r = 0.33$ при $p < 0.05$). По-видимому, эти факторы в сочетании другими особенностями грунта (высокая влажность и температура) явились причиной создания локальной зоны с благоприятными экологическими условиями для развития специфической кокковой бактериальной популяции.

В пространственном распределении бактериобентоса были выражены волнообразный характер и тенденция снижения его численности и биомассы в направлении с севера на юг, обусловленные (из учтенных факторов) типом грунтов и их хемотропной составляющей (табл. 1, 2). Другой причиной отмеченных особенностей могут быть специфические условия, свойственные водохранилищам в целом: гидродинамическая активность водных масс, сложный гидрологический режим мелководий, гетерогенность и микрозональность отложений, антропогенное воздействие (Бреховских и др., 2006; Законов и др., 2011). Обнаружено также значительное снижение численности бактерий в грунтах приплотинных участков (нижние бьефы Воткинского, Нижнекамского и Куйбышевского водохранилищ и верхний бьеф Воткинского водохранилища), что обусловлено повышенной гидродинамической активностью водных масс в подобных зонах.

Для Камского каскада характерно чередование аэробных, умеренно-восстановленных и анаэробных грунтов. Отмечено (Кузнецов, 1970; Копылов, Косолапов, 2008), что в анаэробных зонах водоемов бактерии являются основными или единственными потребителями накопившихся органических веществ, поэтому они достигают здесь больших численностей. Это наблюдение оказалось справедливым и для донных отложений р. Кама. В анаэробных зонах сосредоточены тонкоструктурные илы с наибольшей численностью бактериобентоса $15.3\text{--}37.9 \times 10^9$ кл/мл. Такие локальные участки обнаружены в иле Усть-Язвья с Red/Ox потенциалом $E_h = -70$ (верховье р. Камы), Березняки с $E_h = -50$, Добрянка с $E_h = -20$, Ляды с $E_h = -100$ (Камское водохранилище), Тихие горы с $E_h = -60$ (Нижнекамское водохранилище). Другим фактором пятнистости количественного развития бактериобентоса является антропогенное воздействие. Это — крупные производства различных удобрений в районе ст. Березняки, другие отрасли промышленности, а также прогрессирующий процесс урбанизации вдоль всего каскада.

Гетеротрофный бактериобентос. На мелководьях водохранилищ гетеротрофные бактерии используют в качестве пищи продукты фотосинтеза, детрит разлагающихся фитопланктона, перифитона и высшей водной растительности, а также соединения, поступающие с водосбора и с бытовыми и промышленными сточными водами. Среди всего разнообразия микроорганизмов выделяются лишь несколько массовых функциональных групп, имеющих наибольшую геохимическую значимость для водных экосистем как деструкторов органического вещества. Из аэробов к ним, в первую очередь, относятся сапрофитные бактерии, разрушающие легкоусвояемые соединения белковой и углеводной природы. В литоральной зоне водохранилищ сапрофиты имеют особо большое значение в пищевых отношениях (Кузнецов, 1970).

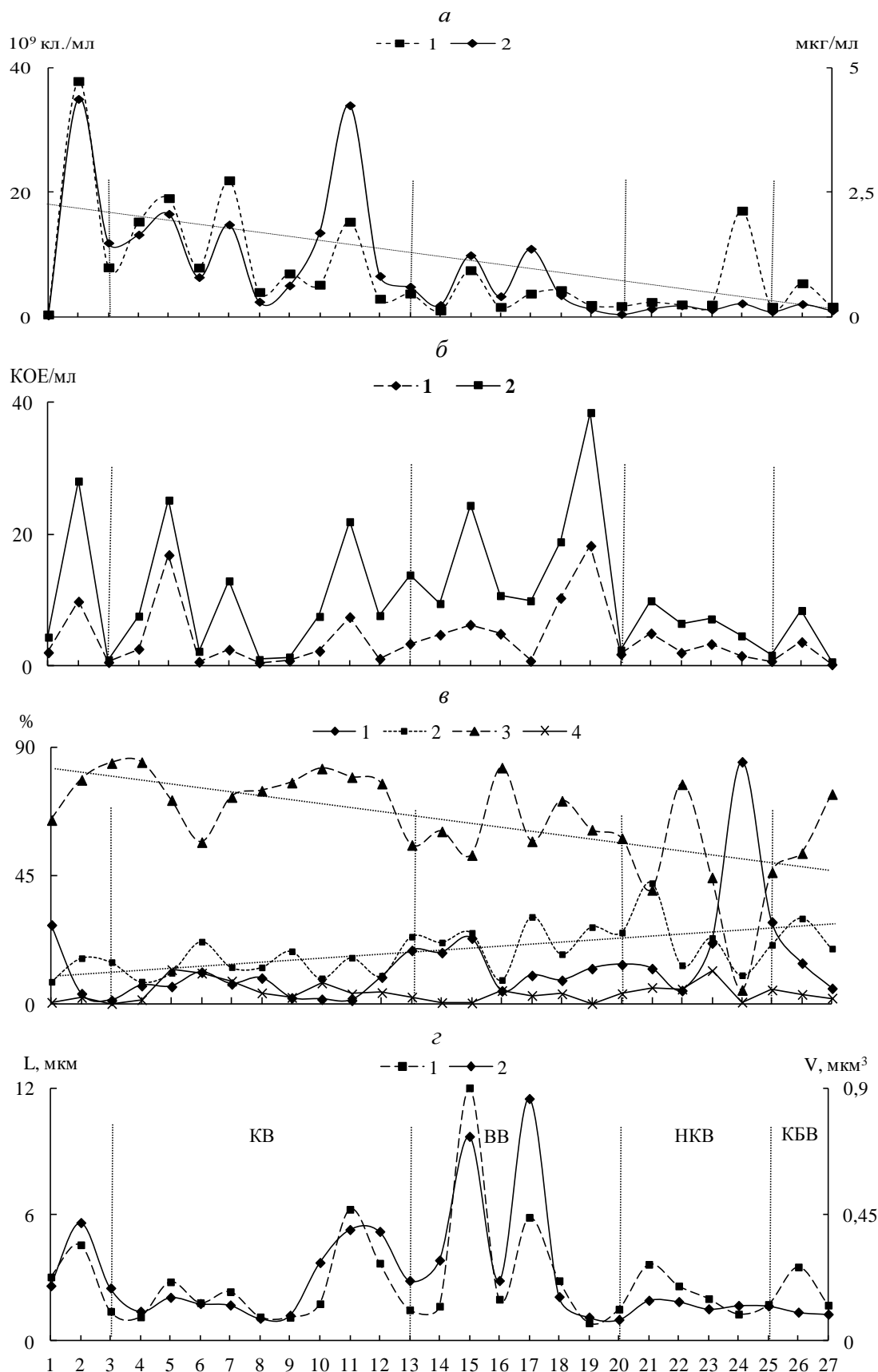


Рис. 2. Общая численность и биомасса бактериобентоса (а), численность сапрофитных и гетеротрофных бактерий (б); морфологическая структура бактериобентоса (в), размерная структура бактериобентоса на прибрежных участках водохранилищ Камского каскада в июне 2012 г. Обозначения: а) 1 — общая численность; 2 — биомасса; б) 1 — сапрофиты, 2 — гетеротрофы; в) 1 — кокки, 2 — коккобациллы, 3 — палочки, 4 — нити; г) 1 — средняя длина и 2 — средние объемы бактериальных клеток. Водохранилища: KB — Камское, BB — Воткинское, НКВ — Нижнекамское, КБВ — Камская ветвь Куйбышевского водохранилища. Цифрами на оси ординат обозначены станции, как на рис. 1.

Наряду с сапрофитными бактериями аэробную деструкцию активно осуществляют также гетеротрофные бактерии, учитываемые на R2A (далее по тексту гетеротрофы-R2A), которые развиваются при низких концентрациях легкоокисляемого ОВ. В качестве питательных веществ они используют очень широкий спектр органических соединений.

Численность сапрофитных бактерий в разных типах донных отложений на основной части Камских водохранилищ варьировала в пределах от 1×10^6 до 6×10^6 КОЕ/мл сырого грунта (рис. 2). Минимальное их количество — $0.2\text{--}0.6 \times 10^6$ КОЕ/мл регистрировалась в песках на участках станций Алексеевское в Куйбышевском водохранилище, Рябинино в верховьях р. Камы, Висим и Полазна в Камском водохранилище. Особенно высокой численностью сапрофитных бактерий отличались техногенные илы, загрязненные нефтепродуктами, достигая 10.3×10^6 КОЕ/мл (ст. Елово), 18.4×10^6 КОЕ/мл (ст. Паньково, Воткинское водохранилище), 16.9×10^6 КОЕ/мл в Березняках (Камское водохранилище). В подобных грунтах углеводородные фракции служат дополнительным пищевым субстратом для сапрофитов. В Березняках высокая численность этих бактерий может быть обусловлена также влиянием отходов при разработке калийно-натриевых солей.

Численность гетеротрофов R2A, обладающих универсальными трофическими возможностями, оказалась по сравнению с сапрофитами выше и составляла в прибрежьях каскада $0.6 \times 10^6\text{--}38.5 \times 10^6$ КОЕ/мл сырого грунта (рис. 2). Анализ ряда данных позволяет предполагать, что для гетеротрофов R2A, в отличие от сапрофитов, отмеченные компоненты антропогенного воздействия не являются значимыми. Основным фактором, опосредованно влияющим на развитии гетеротрофов-R2A, оказывается, по нашим данным, тип донных отложений. Об этом свидетельствуют высокие численности этой группы бактерий в илах, содержащих в механическом составе тонкодисперсные фракции. Так в черном пластичном иле (ст. Усть-Язья) численность гетеротрофов-R2A составила 28.1×10^6 КОЕ/мл, в тонкоструктурной глине (ст. Березняки) — 25.2×10^6 КОЕ/мл, в сером пелитовом иле (ст. Добрянка) — 12.9×10^6 КОЕ/мл, в алевритовом черном иле (ст. Ляды) — 21.9×10^6 КОЕ/мл, в глине с мелким песком (ст. Берег Камы) — 24.4×10^6 КОЕ/мл.

Полученные данные позволяют получить общую сравнительную характеристику количественного развития гетеротрофного бактериобентоса по водоемам. Наибольшей численности сапрофиты (6.7×10^6 КОЕ/мл) и гетеротрофы-R2A (16.3×10^6 КОЕ/мл) достигали в Воткинском водохранилище. Камская ветвь Куйбышевского водохранилища характеризуется минимальным содержанием сапрофитов (1.5×10^6 КОЕ/мл) и гетеротрофов-R2A (5×10^6 КОЕ/мл). Промежуточное положение по численности этих групп бактерий занимают Камское (3.7×10^6 и 10×10^6 КОЕ/мл, соответственно) и Нижнекамское (2.9×10^6 и 7×10^6 КОЕ/мл) водохранилища.

Пространственное распределение сапрофитной и гетеротрофной групп бактерий имело, как и для общей численности бактериобентоса, волнообразный характер в направлении от верховий р. Камы до Куйбышевского водохранилища. Но каких-либо тенденций в динамике численности сапрофитов и гетеротрофов-R2A вдоль меридионального профиля водохранилищ Камского каскада, как свойственно для всего бактериобентоса, отмечено не было.

Размерно-морфологическая структура. Бактериобентос Камских водохранилищ представлен различными по форме группами — кокками, коккобациллами, палочками, нитевидными клетками. Палочки также были разнообразны по форме: прямые, изогнутые, со спорами. Нередко встречались короткие палочки в цепочках, в цепочках, обрамленных чехлом, а также в виде колоний на частицах детрита и створках диатомовых водорослей. Постоянно встречались скопления кокковых форм с палочками и нитями, но они не были преобладающей формой в бактериобентосе Камских водохранилищ. Кокки и мелкие палочки могут образовывать микроколонии, которые сосредоточены в основном на аморфных образованиях органического вещества. Изредка попадались стебельковые формы микроорганизмов. Постоянно встречались тонкие нити различной длины и конфигурации, хотя они были немногочисленны.

Основным компонентом бактериобентоса во время наших исследований были палочки, которые составляли 40–85% общей численности, а в суммарной биомассе их доля достигала 94%. Самый малочисленный компонент бактериобентоса — нитевидные бактерии. Доля таких бактерий в грунтах водохранилищ не превышала 1–12% в общей численности и 1–35% в общей биомассе. В песчанистых отложениях речного участка р. Кама нити вообще отсутствовали, зато в глинистых — их было достаточно много. При среднем содержании нитей в составе бактериобентоса около 10%, во всех глинистых илах с песком вклад нитей оказался максимальным: на ст. Березняки — 25%, ст. Талица — 17%, в нижнем бьефе Нижнекамского водохранилища — 26%, на ст. Вятское — 35%, ст. Камские поляны — 15%, в Висимском заливе — 29%.

Вклад кокков в общую численность бактериобентоса составлял 1–29%, в биомассу — 36%. Лишь в карбонатном глинистом иле на ст. Тихие Горы отмечено абсолютное доминирование кокков, достигавших 85% от общей численности. Однако из-за малого объема они не давали здесь высокой биомассы, составлявшей всего 36% от общей.

Коккобациллы могут занимать значительную долю в составе бактериальных ценозов грунтов. По нашим данным в экосистемах изученных водохранилищ они составляли 8–42%. Эта группа бактерий предпочитает для своего обитания пески. В песчанистых отложениях были обнаружены максимальные численности коккобацилл с высокой долей в бактериальном ценозе. К таким биотопам относятся мелко- и среднезернистые пески, распространенные в нижних и верхних бьефах Камской, Воткинской и Нижнекамской ГЭС (21–42%), разные по механическому составу пески на станциях Висим, Городище, Оса, Берег Камы, Паньково (18–30%). В грунтах низовья каскада, представляющих собой глину с песком (станции Вятское и Камские поляны), доля коккобацилл в общей численности бактериобентоса составляла 23–30%.

При анализе пространственного соотношения кокковых и палочковидных форм бактерий в зональном меридиональном градиенте выявлены две устойчивые, но противоположно направленные тенденции. Во время наших исследований доля кокковых форм в ОЧБ увеличивалась от верховий р. Камы и Камского водохранилища до Камской ветви Куйбышевского водохранилища, а палочковидных, напротив — снижалась. По-видимому, это обусловлено большей устойчивостью кокковых формы к антропогенному загрязнению илов, которое проявляется наиболее сильно в Воткинском водохранилище. Другими факторами могут служить снижение с севера на юг влияния гумусовых кислых болотных вод, распространенных в верховьях Камы, и береговые выходы гипсовых пород в ее средних и нижних течениях. Положительная корреляция численности кокков с содержанием в грунтах карбонатов подтверждает их благоприятное влияние на развитие этой морфологической группы бактерий.

Известно, что соотношение численности и биомассы бактерий зависит от размеров их клеток. На рис. 2 представлены средние линейные размеры и средние объемы бактериальных клеток прибрежных биотопов вдоль Камского каскада. Линейные размеры кокковых форм изменялись от 0.17 до 1.2 мкм. В верховьях р. Камы и в Камском водохранилище по численности преобладали кокки размерного класса 0.2–0.4 мкм, в Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах — 0.4–0.8 мкм, в Воткинском водохранилище — 0.8–1 мкм. Линейные размеры коккобацилл варьировали от 0.17 до 1.59 мкм. В незарегулированных участках Камы преобладающее большинство составляли коккобациллы минимального размерного класса — 0.2–0.4 мкм, а в Воткинском водохранилище — максимальных размерных классов — 0.8–1 мкм и 1–1.5 мкм. Среди палочковидных бактерий по всему каскаду преобладали палочки размером < 2 мкм, численность которых составляла 64.5–99.5% от общего количества. Максимальное их численность отмечалась в сером глинистом иле ст. Тихие Горы, причем основную долю (74%) составляли палочки размером < 1 мкм. Минимальное количество клеток < 2 мкм было в песке с галечником (ст. Голованово). Здесь же регистрировался максимум палочек размером > 2 мкм, составлявших 35.5% от общей численности бактерий. Содержание крупных палочек (> 2 мкм) увеличивалось также в донных отложениях Воткинского водохранилища, отличающегося наибольшей трофностью. Среди нитевидных форм преобладали бактерии размерного класса 5–30 мкм. Локально, например, в глинистых техногенных песках, встречались нитевидные клетки размерных классов 30–60 мкм и 60–90 мкм. В тонкодисперсных илах станций Устья-Язьва, Добрянка и в глинистом иле на ст. Талица встречались единичные нити длиной > 100 мкм.

Объемы кокковых и палочковидных клеток находились в пределах от 0.002 до 0.6 мкм³. В объемной структуре наиболее распространенными были бактериальные клетки размеров 0.01–0.4 мкм³. Объемы нитевидных клеток значительно варьировали — от 0.2 мкм³ и более, достигая 3 мкм³.

Анализируя изменения средних размеров бактерий в системе Камских водохранилищ (рис. 2) необходимо отметить, что на размеры бактериальных клеток влияет в большей степени не тип ила, а трофический статус водоема. Так максимальные средние размеры и объемы клеток регистрировались в прибрежьях Воткинского водохранилища, характеризующегося наибольшей степенью трофности в ряду Камских водохранилищ.

Влияние условий обитания на количественное развитие бактериобентоса. К настоящему времени сведения о влиянии отдельных физических и химических факторов на формирование количественной структуры бактериального сообщества в региональном масштабе совершенно недостаточны. Для восполнения отмеченных пробелов в экологической характеристике водоемов нами изучались следующие физико-химические параметры, важные для жизнедеятельности бактериобентоса:

температура, активная реакция среды, Red/Ox потенциал, влажность, содержание органического вещества по ППП, доля глинистой фракции в механическом составе грунтов, содержание общего и минерального фосфора, карбонатов, гуминовых веществ.

По усредненным результатам измерений температуры, активной реакции среды и суммы карбонатов выявлены устойчивые тенденции увеличения их значений с севера на юг в ряду водохранилищ: Камское, Воткинское, Нижнекамское, Куйбышевское (рис. 3). Для гуминовых веществ и минерального фосфора, напротив, прослеживается снижение их концентраций вдоль меридионального градиента. Показатели общей численности и биомассы бактерий также снижались вдоль продольной оси Камского каскада. Представленные результаты измерений и оценок свидетельствуют о значимости отмеченных физико-химических факторов в развитии бактериобентоса на уровне макромасштаба.

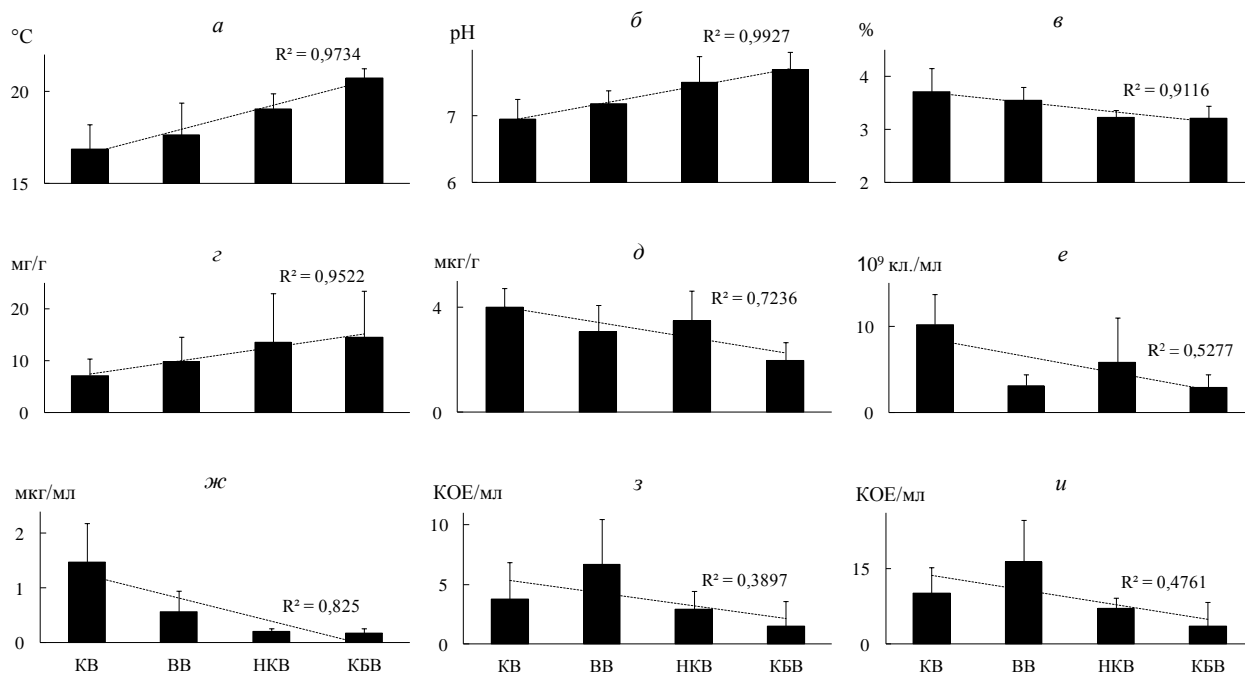


Рис. 3. Средние значения (\pm доверительный интервал) содержания физико-химических показателей и количественных показателей бактериобентоса в донных отложениях водохранилищ Камского каскада: а) температура, б) активная реакция среды pH, в) гумусовые вещества, г) суммарные карбонаты, д) минеральный фосфор, е) общая численность бактерий, ж) биомасса бактерий, з) количество сапрофитных бактерий, и) количество гетеротрофных бактерий, развивающихся на среде R2A. Водохранилища: KB — Камское, BV — Воткинское, NKB — Нижнекамское, KBB — Камская ветвь Куйбышевского водохранилища.

Полученные данные по численности сапрофитов и гетеротрофов-R2A показывают, что их развитие зависит от трофности водоемов. Считается (Краснова и др., 2011), что трофический статус обследованных водохранилищ оценивается по содержанию хлорофиллу “а” таким образом: Камское — мезоэвтрофный-эвтрофный, Воткинское — эвтрофный-высокоэвтрофный, Нижнекамское — мезо-эвтрофный, Куйбышевское (Камские поляны) — мезотрофный. В донных отложениях Воткинского водохранилища, характеризующегося наибольшим трофическим уровнем, доля сапрофитов в общей численности бактериобентоса оказалась максимальной. Высокие численности сапрофитных бактерий обнаружены также, в техногенных грунтах, с запахом нефтепродуктов (станции Усть-Пизя, Елово, Паньково, Камские поляны).

Выявлена также зависимость количественного развития бактериобентоса от ряда физико-химических составляющих грунтового комплекса. Корреляционный анализ (при уровне значимости $p < 0.05$) показал высокий уровень связи между общей численностью бактериобентоса и содержанием органического вещества (ППП) ($r = 0.84$ при $p < 0.05$), минерального фосфора ($r = 0.74$ при $p < 0.05$), общего фосфора ($r = 0.60$ при $p < 0.05$), а также глинистой фракции размером менее 0.005 мм ($r = 0.67$ при $p < 0.05$). Для гетеротрофного бактериобентоса получена только одна положительная достоверная корреляция концентрации гумусового вещества с численностью сапрофитов ($r = 0.79$ при $p < 0.05$) и с численностью гетеротрофов-R2A ($r = 0.69$ при $p < 0.05$). Следует отметить, что при определении гумусового вещества нами применялась кислотная вытяжка, определяющая содержание фульвокислотной фракции. Совместно с гуминовыми кислотами фульвокислоты представляют наиболее

реакционноспособную компоненту гумусовых веществ, активно участвующую в химических и биологических процессах. Поэтому, отмеченные положительные корреляции показывают, что фульвокислотные фракции гумусового вещества положительно влияют на развитие гетеротрофного бактериобентоса, и особенно его сапрофитной группы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования, проведенные по всему Камскому каскаду водохранилищ, включая участки незарегулированной р. Камы на севере и камский отрог Куйбышевского водохранилища на юге, позволили обнаружить ряд особенностей количественного развития бактериального населения грунтов, а также выделить экологические факторы, обуславливающие такие особенности.

Показано, что изменения общей численности и биомассы бактериобентоса в прибрежных участках водохранилищ вдоль меридионального профиля носят волнообразный характер. Гетерогенность донных отложений обуславливает пятнистость распределения бактериобентоса с образованием локальных зон повышенной численности в тонкодетритных илах и значительное ее снижение в песчаных грунтах приплотинных бьефов.

В илах, загрязненных нефтепродуктами (Воткинское водохранилище), доля сапрофитов в общей численности бактерий по сравнению с другими биотопами заметно выше, что можно рассматривать как механизм адаптации гетеротрофной группы бактериобентоса к антропогенному воздействию на экосистему водоема.

Выявлены основные факторы, влияющие на количественное развитие бактериобентоса в пределах отдельных биотопов водохранилищ Камского каскада, это: тип грунта, обеспеченность органическим веществом, содержание минерального и общего фосфора, доля глинистой фракции в механическом составе грунта. В частности, для сапрофитов оказалось важным содержание в отложениях фульвокислотной фракции гумусового вещества. В региональном масштабе количественное развитие прибрежного бактериобентоса в значительной степени зависит от температуры, активной реакции среды, от содержания в грунтах гумусового вещества, карбонатов и минерального фосфора.

Показано, что на формирование размерно-морфологической структуры бактериобентосных популяций оказывает влияние трофность водоема и тип донных отложений. Получена положительная корреляция численности кокковых форм с концентрацией карбонатов в илах. Отдельные морфотипы бактериальных клеток проявляют устойчивую приуроченность к типам грунтов. В региональном градиенте выявлены противоположные закономерности в соотношении кокковых и палочковых форм: снижение доли палочек и увеличение доли кокков в общей численности бактериобентоса от верховья р. Камы к Куйбышевскому водохранилищу. Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод, что размерно-морфологическую структуру бактериальных популяций можно рассматривать как адаптационную стратегию выживания в конкретных условиях среды обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аринushкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во Московского университета, 1970. 487 с. Arinushkina E.V. Rukovodstvo po himicheskomu analizu pochv. M.: Isd-vo Moskovskogo universiteta, 1970. 487 s. [Arinushkina E.V. Guide on the chemical analysis of soils. Moscow: Publishing house of Moscow university, 1970. 487 p.] In Russian
- Бреховских В.Ф., Казмирук Т.Н., Казмирук В.Д. Донные отложения Иваньковского водохранилища: состояние, состав, свойства. М.: Наука, 2006. 176 с. Brekhovskikh V.F., Kazmiruk T.N., Kazmiruk V.D. Donnye otlozheniia Ivan'kovskogo vodokhranilishcha: sostoianie, sostav, svoistva. M.: Nauka, 2006. 178 s. [Brehovskih V. F., Kazmiruk T.N. Kazmiruk V.D. Bottom sediments of the Ivankovskoye reservoir: condition, structure, properties. Moscow: Nauka, 2006. 176 p.] In Russian
- Гальченко В.Ф. Метанотрофные бактерии. М.: ГЕОС, 2001. 500 с. Gal'chenko V.F. Metanotrofnye bakterii. M.: GEOS, 2001. 500 s. [Gal'chenko V. F. Methanotrophic bacteria. Moscow: GEOS, 2001. 500 p.] In Russian
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экосистемы водохранилищ как модельный объект для экологических исследований для оценок риска природных и антропогенных вызовов // Сборник материалов докладов участников Всероссийской конференции "Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ". Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок. 2012. Ижевск: Издатель Пермиков С.А. 2012. С. 6–7. Dgebuadze Yu. Yu. Ecosistemy vodokhranilishch kak model'nyi ob'ekt dlia ekologicheskikh issledovaniy dlia otsenok riska prirodnykh I antropogennykh vysovov // Sbornik materialov dokladov uchastnikov Vserossiiskoi konferentsii "Bassein Volgi v XXI-m veke: struktura I funktsionirovanie ekosistem vodokhranilishch". Institut biologii vnutrennikh vod im. I.D. Papanina RAN, Borok, 2012. Izhevsk: Izdatel' Permiakov S.A. 2012. С. 6–7. [Dgebuadze Yu. Yu. Ecosystems of water reservoirs as the modeling object for ecological investigations for assessments of risk of natural and anthropogenic challenges // Compendix of reports' materials of participants of the All-Russian conference "Volga Basin in XXI century: structure and functioning of ecosystems of water reservoirs".

- Institute of biology of inland waters named after I.D. Papanin of the Russian Academy of Sciences, Borok, 2012. Izhevsk: Publisher Permyakov S.A. 2012. P. 6–7.] In Russian
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус, 2010. 192 с. Dziuban A.N. Destruktsiia organicheskogo veshchestva i tsikl metana v donnykh otlozheniiakh vnutrennikh vodoemov. Iaroslavl': Printkhaus, 2010. 192 s. [Dzyuban A.N. Destruction of organic matter and a methane cycle in bottom sediments of inland reservoirs. Yaroslavl: Printkhaus, 2010. 192 p.] In Russian
- Законнов В.В., Герман А.В., Законнова А.В. Илонакопление и продуктивность дна в водохранилищах Волги // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т.1: Гидро- и геодинамические процессы: труды Междунар. научно-практ. конф. Пермский гос. Ун-тет. Пермь. 2011. С. 81–85. Zakonnov V.V., German A.V., Zakonnova A.V. Iponakoplenie i produktivnost' dna v vodokhranilishchskh Volgi // Sovremennye problemy vodokhranilishch i vodosborov. T.1: Gidro- i geodinamicheskie protsessy: trudy Mezhdunarodnoi nauchno-prakt. konf. Permskii gosudarstvennyi universitet. Perm', 2011. S. 81–85. [Zakonnov V.V., German A.V., Zakonnova A.V. Silt accumulation and productivity of bottom in water reservoirs of Volga // Modern problems of water reservoirs and their catchment areas. T.1: Hydro- and geodynamical processes: works of International science-pract. conf. Perm State Un-ty. Perm, 2011. P. 81–85.] In Russian
- Колешко О.И. Экология микроорганизмов почвы: Лабораторный практикум. Минск: Высшая школа, 1981. 176 с. Koleshko O.I. Ekologiya mikroorganizmov pochvy: Laboratornyi praktikum. Minsk: Vysshaya shkola, 1981. 176 s. [Koleshko O.I. Ecology of microorganisms of the soil: Laboratory practicum. Minsk: Vysshaya shkola, 1981. P. 176.] In Russian
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Bakterioplankton vodokhranilishch Verkhnei i Srednei Volgi. M.: Izd-vo SGU, 2008 377 s. [Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs. Moscow: Publishing house SGU, 2008. 377 p.] In Russian
- Краснова Е.С., Уманская М.В., Горбунов М.Ю. Трофическое состояние прибрежных участков водохранилищ Камского каскада в июле 2009 г. // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т.4. Водная экология: труды междунар. научно-практ. конф. Пермь: Пермский гос. ун-т. 2011. С. 94–97. Krasnova E.S., Umanskaia M.V., Gorbunov M. Yu. Troficheskoe sostoianie pribrezhnykh uchastkov vodokhranilishch Kamskogo kaskada v iuile 2009 g. // Sovremennye problemy vodokhranilishch i ikh vodosborov. T.4. Vodnaia ekologiya: trudy mezhdunarodnoi nauchno-prakt. konf. Perm': Permskii gos. Un-t, 2011. С 94–97. [Krasnova E.S., Umanskaya M.V., Gorbunov M.Yu. Trophic status of coastal areas of Kama reservoirs e in July 2009 // Modern problems of water reservoirs and their catchment areas. T.4. An aqueous bionomics: works of the international scientific-pract. conf. Perm: Perm the state university, 2011. P. 94–97.] In Russian
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с. Kuznetsov S.I. Mikroflora ozer i ee geokhimicheskaiia deiatel'nost'. L.: Nauka, 1970. 440 s. [Kuznetsov S.I. Lake microflora and its geochemical activity. Leningrad: Nauka, 1970. 440 p.] In Russian
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с. Kuznetsov S.I., Dubinina G.A. Metody izucheniiia vodnykh mikroorganizmov. M.: Nauka, 1989. 288 s. [Kuznetsov S.I., Dubinina G.A. Research methods of aquatic microorganisms. Moscow: Nauka, 1989. 288 p.] In Russian
- Кузяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Киреева Н.А., Новоселова Е.И. Практикум по почвоведению. Уфа: РИО БашГУ. 2004. 120 с. Kuzyakhmetov G.G., Miftakhova A.M., Kireeva N.A., Novoselova E.I. Praktikum po pochvo-cedeniiu. Ufa: RIO BashGu. 2004. 120 s. [Kuzyahmetov G.G., Miftahova A.M., Kireeva N.A., Novoselova E.I. Practicum on on soil science. Ufa: RIO Bashkir State University, 2004. 120 p.] In Russian
- Коняева Е.А. Микробиологическая характеристика Камского водохранилища по материалам экспедиционных исследований 1987 г. // Комплексные экологические исследования водоемов и водотоков бассейна реки Камы. Межвузовский сборник научных трудов. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1993. С. 74–77. Koniaeva E.A. Mikrobiologicheskaiia kharakteristika Kamskogo vodokhranilishcha po materialam ekspeditsionnykh issledovaniia 1987 g. // Kompleksnye ekologicheskie issledovaniia vodoemov i vodotokov basseina reki Kamy. Mezhvuzovskii sbornik nauchnykh trudov. Perm': Perm. gos. un-t, 1993. S. 74–77. [Konyaeva E.A. Microbiologic characteristics of the Kamsky reservoir on materials of expeditionary investigations of 1987 // Complex ecological investigations of reservoirs and watercourses of basin of river Kama. Interuniversity compendium of scientific works. Perm: Perm State University, 1993. P.74–77.] In Russian
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с. Romanenko V.I. Mikrobiologicheskie protsessy produktsii i destruktssii organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh. L.: Nauka, 1985. 295 s. [Romanenko V. I. Microbiological processes of production and destruction of organic matter in inland reservoirs. Leningrad: Nauka, 1985. 295 p.] In Russian
- Романенко В.И., Рыбакова И.В., Соколова Е.А., Лайош Вереш. Вариант диффузионного метода определения свободной углекислоты, карбонатов, сульфидов в воде и донных отложениях в закрытом сосуде // Гидро-биол. журнал. 1990. Т. 26, № 5. С. 64–69. Romanenko V.I., Rybakova I.V., Sokolova E.A., Laiosh Veresh. Variant diffusionnogo metoda opredeleniia svobodnoi uglekisloty, karbonatov, sul'fidov v vode i donnykh otlozheniiakh

v zakrytom sosude // *Gidrobiol. Zhurnal*. 1990. T. 26, № 5. S. 64–69. [Romanenko V.I., Rybakova I.V., Sokolova E.A., Lajosh Veresh. The Variant of the diffusive method of definition of free carbonic dioxydum, carbonates, sulphides in water and bottum sediments in the occluded bottle // *Hydrobiol. journal* 1990. V. 26, No. 5. S. 64–69.] In Russian

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши // Под ред. А.Д. Семенова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 541 с. *Rukovodstvo po khimicheskomu analizu poverkhnostnykh vod sushi* // Pod red. A.D. Semenova. L.: Gidrometeoizdat, 1977. 541 s. [Manual on the chemical analysis of surface waters of dry land / Under the editorship of A.D. Semenova. Leningrad: Gidrometeoisdat, 1977. 541 p.] In Russian

Reasoner D.J., Geldreich E.E. A new medium for the enumeration and subculture of bacteria from potable water // *Aquat. Environ. Microbiol.* 1985. V. 49, No.1. P. 1–7.

BACTERIOBENTHOS OF COASTAL AREAS OF KAMA RESERVOIRS

N. G. Sherysheva^{*}, A. N. Dzyuban^{}, V. V. Zharikov^{*}**

^{*} *Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS,
445003 Togliatti, Komzina str., 10, e-mail: sapfir-sherry@yandex.ru*

^{**} *I.D. Papanin Institute for biology of inland waters RAS, 152742 Borok, Russia*

Quantitative and dimension-morphological structure of bacteriobenthos in the heterogenic bottom sediments of coastal areas of Kama reservoirs has been studied. Bacteriobenthos is spread on the area in an undulating way and has a tendency of declining total number and biomass along meridional gradient from north to south. The number of bacteria increases in fine-structured silts. The number of saprophyte bacteriobenthos increases in petroleum polluted soils.

It's found out that organic and humus substances, inorganic phosphorus, clay fraction of mechanical sludge composition influence quantitative growth of the bacteriobenthos. An increased percentage of coccal forms and decreased percentage of bacillus in bacteriobenthos is a distinctive tendency of morphological bacteriobenthos structure starting from upper reaches of the river Kama to Kama branch of Kuibyshev reservoir. A positive correlation among the coccal cells in carbonate concentration of the silt has been found out.

Keywords: bacteriobenthos, total number, biomass, size-morphological structure, saprophytes, bottom sediments type, abiotic factors

БАКТЕРИАЛЬНЫЕ ОБРАСТАНИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

И. В. Рыбакова

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

По результатам многолетних наблюдений проведен сравнительный анализ общей численности и биомассы эпифитного бактериального сообщества и количественного соотношения, различных по физиолого-трофическим свойствам микроорганизмов в обрастаниях трех экологических групп макрофитов.

Показано, что доля эпифитной бактериальной массы в Рыбинском водохранилище на площади прибрежного мелководья, заселенного высшими водными растениями, рассчитанная в столбе воды над 1 м² выше, чем масса бактериопланктона, при этом большая часть обрастаний развивается на растениях гелофитах (53.3%), образующих большие площади зарослей.

Ключевые слова: эпифитон, макрофиты, гидрофиты, гелофиты, гигрогелофиты.

ВВЕДЕНИЕ

За последние 20 лет многие мелководья Рыбинского водохранилища, по данным гидробиологов, перестают быть частью акватории водохранилища и переходят в заболоченный берег, в годы с высоким летним уровнем воды снова присоединяясь к акватории. Водная растительность стала занимать более глубоководные места, где она адаптируется к повышенным глубинам, разрастается и способствует подъему дна за счет усиления процессов осадконакопления. Все это приводит к значительному увеличению степени зарастания водоема, свидетельствуя о тенденции медленного сокращения акватории водохранилища. Степень зарастания Рыбинского водохранилища в 2009 г. (4.1% площади водохранилища) по сравнению с 2003 г. (1.2% площади водохранилища) увеличилась в 3.4 раза (Рарченко, 2013). Гидробионты непосредственно используют только небольшой процент биомассы водных макрофитов, а основная масса продуцируемого ими органического вещества подвергается деструкции гетеротрофными микроорганизмами, количество которых достигает значительных размеров (Инкина, 1989; Олейник, 1991; Ковальчук, Мальцев, 2001; Federle, Vestal, 1980; Jefferson Hall, et al., 2000). С возрастанием биомассы макрофитов происходит возрастание количества бактериопланктона зарослей макрофитов и бактериоэпифитона, что должно приводить к увеличению общей численности и биомассы гетеротрофных микроорганизмов водоема (Якушин, 1996; Rybakova, 2010). В связи с этим исследования гетеротрофных микроорганизмов биотопов зарослей высших водных растений водохранилища, в современный период, своевременны и актуальны. Целью работы было определение численности и биомассы гетеротрофных микроорганизмов, ассоциированных с разными экологическими группами высших водных растений в Рыбинском водохранилище, а также выявление трофических особенностей бактериального эпифитона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования был собран в мелководных участках (глубины 0,7–1,0 м) Рыбинского водохранилища в летне-осенний период 2000–2006 гг. Изучали эпифитон девяти растений из разных групп макрофитов: полупогруженные виды — Камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.), Камыш укореняющийся (*Scirpus radicans* Schkuhr), Осока острая (*Carex acuta*), Ситняг болотный (*Eleocharis palustris* L.), Тростник обыкновенный (*Phragmites australis*); виды с плавающими листьями — Горец земноводный (*Persicaria amphibia*), Стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.); погруженные — Рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*), Уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum* L.). Каждая проба содержала части растений с нескольких экземпляров. Эпифитон смывали с поверхности макрофитов водой, предварительно профильтрованной через фильтр с диаметром пор 0.17 мкм. Для определения численности микроорганизмов разных физиолого-трофических групп, сразу после отбора обрастаний производили посевы на селективные питательные среды (Романенко, Кузнецов, 1974), а часть пробы фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2% и хранили в темноте при температуре 4°C для дальнейшей обработки.

Численность и размеры гетеротрофных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (Porter, 1980). Препараты просматривали при увеличении в 1000 раз под эпифлуоресцентным микроскопом ЛЮМАМ РПО-11. Биомассу бактерий рассчитывали, как произведение общей численности и среднего объема бактериальной клетки.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Определение общей численности (N) и биомассы (B) бактериального эпифитона проводили у двух видов растений (рдест и уруть) из группы погруженных высших водных растений (ВВР), у двух видов растений (стрелолист, горец) из группы плавающих ВВР и 5 видов растений (тростник, ситняг, осока, камыш озерный и укореняющийся) из группы полупогруженных ВВР. Расчет производили на вес растения и на квадратный сантиметр его поверхности.

Рдест. В периоды исследования численность бактерий в обрастаниях рдеста в течение июля – октября изменялась от 264 млн. кл./г (30.08.2000 г.) до 4484 млн. кл./г (29.09.2003 г.) или от 6.9 млн. кл./см² (30.08.2000 г.) до 116.5 млн. кл./см² (29.09.2003 г.). В среднем для 24 измерений, численность бактериоперифитона составила 1376 ± 200 млн. кл./г или 35.5 млн. кл./см². Наиболее высокие величины численности бактерий, чаще всего, регистрировали в сентябре. Средний объем бактериальной клетки находился в широких пределах $0.037\text{--}0.162$ мкм³, составляя, в среднем 0.078 ± 0.006 мкм³. Вследствие значительной изменчивости размеров бактерий более высокие значения биомассы бактериоперифитона были обнаружены кроме осенних месяцев также в июле. Биомасса бактериоперифитона, в среднем за 2000–2006 гг., составила 107.0 ± 16.4 мкг/г или 2.67 ± 0.39 мкг/см². В составе бактериоперифитона, в среднем за периоды исследований, по численности преобладали кокки и мелкие эллипсоиды ($87.6 \pm 2.2\%$ от N), доля крупных палочек и нитей была менее значительной — $11.3 \pm 2.2\%$ от N и $1.5 \pm 0.2\%$ от N. Вклад этих групп микроорганизмов в общую биомассу бактериоперифитона составил, соответственно: $55.8 \pm 4.1\%$ от B, $31.8 \pm 4.1\%$ от B, $12.6 \pm 1.6\%$ от B.

Уруть. Бактерии в обрастаниях урути изучали в августе–сентябре 2001 г. Величины численности (981 ± 94 млн. кл./г или 49.0 ± 4.7 млн. кл./см²) и биомассы (67.6 ± 11.3 мкг/г или 3.38 ± 0.56 мкг/см²) бактериоперифитона урути, рассчитанные в среднем за период исследования, оказались близки к таковым полученным, в этот период, у рдеста: 1110 ± 224 млн. кл./г и 70.1 ± 2.2 мкг/г. Доли различных групп бактерий в общей численности и биомассе бактериоперифитона, также, существенно не отличались.

Стрелолист. В периоды исследования численность бактерий в обрастаниях стрелолиста в течение июля–октября изменялась от 147 млн. кл./г (22.08.2000 г.) до 3023 млн. кл./г (16.07.2006 г.) или от 7.2 млн. кл./см² (22.08.2000 г.) до 164.3 млн. кл./см² (16.07.2006 г.). В среднем для 24 измерений, численность бактериоперифитона составила 1454 ± 178 млн. кл./г или 75.9 ± 13.4 млн. кл./см². Наиболее высокие величины численности бактерий, чаще всего, регистрировали в июле. Средний объем бактериальной клетки находился в широких пределах $0.044\text{--}0.274$ мкм³, составляя, в среднем 0.111 ± 0.012 мкм³. Вследствие значительной изменчивости размеров бактерий более высокие значения биомассы бактериоперифитона были обнаружены кроме июля также в сентябре. Биомасса бактериоперифитона, в среднем за 2000–2006 гг., составила 183.6 ± 38.6 мкг/г или 10.13 ± 2.27 мкг/см². В составе бактериоперифитона, в среднем за периоды исследований, по численности преобладали кокки и мелкие эллипсоиды ($76.5 \pm 3.7\%$ от N), доля крупных палочек и нитей была менее значительной — $21.9 \pm 3.6\%$ от N и $1.5 \pm 0.3\%$ от N. Вклад этих групп микроорганизмов в общую биомассу бактериоперифитона составил, соответственно: $41.1 \pm 4.8\%$ от B, $50.0 \pm 4.7\%$ от B, $8.5 \pm 1.2\%$ от B.

Горец. В периоды исследования численность бактерий в обрастаниях горца в течение июля–октября изменялась от 456 млн. кл./г (30.08.2000 г.) до 4861 млн. кл./г (05.08.2003 г.) или от 17.9 млн. кл./см² (30.08.2000 г.) до 212.7 млн. кл./см² (03.07.2006 г.). В среднем для 26 измерений, численность бактериоперифитона составила 1448 ± 238 млн. кл./г или 57.2 ± 17.1 млн. кл./см². Наиболее высокие величины численности бактерий, чаще всего, регистрировали в июле и сентябре–октябре. Средний объем бактериальной клетки находился в широких пределах $0.039\text{--}0.202$ мкм³, составляя, в среднем 0.101 ± 0.010 мкм³. Наиболее высокие значения биомассы бактериоперифитона были в сентябре. Биомасса бактериоперифитона, в среднем за 2000–2006 гг., составила 149.7 ± 29.7 мкг/г или 5.92 ± 1.94 мкг/см². В составе бактериоперифитона, в среднем за периоды исследований, по численности преобладали кокки и мелкие эллипсоиды ($78.6 \pm 3.4\%$ от N), доля крупных палочек и нитей была менее значительной — $20.2 \pm 3.3\%$ от N и $1.1 \pm 0.1\%$ от N. Вклад этих групп микроорганизмов в общую биомассу бактериоперифитона составил, соответственно: $44.5 \pm 4.9\%$ от B, $44.4 \pm 4.8\%$ от B, $11.4 \pm 1.6\%$ от B.

Тростник. В периоды исследования численность бактерий в обрастаниях тростника с июля по октябрь изменялась от 127 млн. кл./г (30.08.2000 г.) до 5966 и 6057 млн. кл./г (20.08.2003 г. и 29.07.2005 г.) или от 12.3 млн. кл./см² (30.08.2000 г.) до 465.9 и 579.2 млн. кл./см² (29.07.2005 г. и 20.08.2003 г.). В среднем для 31 измерения, численность бактериоперифитона составила 1772 ± 276 млн. кл./г или 176.7 ± 28.0 млн. кл./см². Сезонная динамика численности бактериоперифитона характеризовалась возрастанием плотности бактерий в июле и сентябре–октябре. Средний объем бактериальной клетки изменялся от 0.033 до 0.277 мкм³, составляя, в среднем 0.105 ± 0.008 мкм³. Минималь-

ная (4.2 мкг/г) и максимальная (643.6 мкг/г) величины биомассы бактерий отличались более чем в 100 раз. Наиболее высокие значения биомассы бактериоперифитона, чаще всего, отмечали в июле и сентябре–октябре. В итоге биомасса бактериоперифитона, в среднем за 2000–2006 гг., составила 177.9 ± 26.9 мкг/г или 15.91 ± 2.24 мкг/см². В составе бактериоперифитона, в среднем за периоды исследований, по численности преобладали кокки и мелкие эллипсоиды ($75.2 \pm 3.2\%$ от N), доля крупных палочек и нитей была менее значительной — $23.3 \pm 3.2\%$ от N и $1.7 \pm 0.3\%$ от N. Вклад этих групп микроорганизмов в общую биомассу бактериоперифитона составил, соответственно: $42.4 \pm 3.8\%$ от B, $47.5 \pm 3.8\%$ от B и $10.2 \pm 1.3\%$ от B.

Ситняг. В сезонной динамике бактериоперифитона наблюдались подъемы численности и биомассы бактерий в июле и осенние месяцы. В августе происходило существенное снижение плотности эпифитных бактерий. Величины численности, среднего объема клетки и биомассы бактерий, в среднем за исследованные периоды, составили, соответственно: 1376 ± 422 млн. кл./г или 68.8 ± 21.1 млн. кл./см², 0.078 ± 0.006 мкм³ и 103.2 мкг/г или 5.16 ± 1.43 мкг/см². Кокки и мелкие эллипсоиды преобладали в общей численности и биомассе бактериоперифитона ($88.8 \pm 3.5\%$ от N и $57.0 \pm 3.5\%$ от B). Доли крупных палочек ($9.4 \pm 2.4\%$ от N и $30.4 \pm 4.2\%$ от B) и нитей ($1.8 \pm 0.6\%$ от N и $12.6 \pm 3.1\%$ от B) были ниже.

Осока. В период исследования максимальные величины численности и биомассы бактерий были зарегистрированы в июле (5622 млн. кл./г или 282.5 млн. кл./см² и 459.1 мкг/г или 23.1 мкг/см²), в остальные месяцы значения были в 1.5–2.0 раза меньше и мало менялись. Кокки и мелкие эллипсоиды преобладали в бактериоперифитоне, составляя $72.2 \pm 3.4\%$ от N и $26.9 \pm 3.5\%$ от B. Доли в численности крупных палочек ($26.5 \pm 3.4\%$ от N) и нитей ($1.2 \pm 0.4\%$ от N) были ниже. В тоже время в общей биомассе доминировали крупные палочки ($56.6 \pm 5.6\%$ от B), доля нитей ($10.4 \pm 4.0\%$ от B) была ниже.

Камыш озерный. В 2000–2001 гг. численность бактерий в обрастаниях Камыша озерного изменялась от 43 млн. кл./г (2.9 млн. кл./см²) до 1103 млн. кл./г (73.5 млн. кл./см²), биомасса — от 1.6 мкг/г (0.11 мкг/см²) до 85.0 мкг/г (5.7 мкг/см²). Более высокие величины численности и биомассы бактерий наблюдались во второй половине августа и осенью. Кокки и мелкие эллипсоиды преобладали в общей численности и биомассе бактериоперифитона Камыша озерного ($87.2 \pm 2.9\%$ от N и $47.7 \pm 6.8\%$ от B). Доли крупных палочек ($9.0 \pm 1.7\%$ от N и $31.3 \pm 4.0\%$ от B) и нитей ($4.0 \pm 1.6\%$ от N и $21.8 \pm 4.7\%$ от B) были ниже.

Камыш укореняющийся. Численность и биомассу бактерий этого макрофита определяли с июля по октябрь 2005 г. Значения были в пределах 744–1692 млн. кл./г (43.8 – 265.5 млн. кл./см²) и 139.6–423.2 мкг/г (6.8 – 23.6 мкг/см²), соответственно. В сезонной динамике бактериоперифитона, после июля, наблюдалось снижение концентрации бактерий в августе и увеличение в сентябре (максимум). В октябре численность и биомасса бактерий резко снизились. В этот год кокки и мелкие эллипсоиды преобладали в общей численности бактериоперифитона ($52.7 \pm 9.4\%$ от N). Доли крупных палочек ($46.5 \pm 9.4\%$ от N) и нитей ($0.8 \pm 0.2\%$ от N) были ниже. В тоже время в формировании общей биомассы доминировали крупные палочки ($72.5 \pm 6.8\%$ от B), доли кокков и мелких эллипсоидов ($22.1 \pm 6.4\%$ от B) и нитей ($5.4 \pm 1.6\%$ от B) были ниже.

Таким образом, за период исследования самая низкая численность бактериоэпифитона (43 млн. кл./г или 2.9 млн. кл./см²) обнаружена на Камыше озерном, а наибольшая (6057 млн. кл./г и 579.2 млн. кл./см²) — на Тростнике.

По немногочисленным литературным данным численность гетеротрофных бактерий в эпифитоне макрофитов колеблется от 10^5 до 10^7 кл./см² (Baker, Ott, 1986; Hossel, Baker, 1976; Farnell-Jackson, Ward, 2003). Таким образом, величины плотности бактериоэпифитона в обрастаниях макрофитов Рыбинского водохранилища находятся в пределах этого диапазона.

Минимальная и максимальная величины биомассы бактериальных обрастаний составили, соответственно, 1.6 мкг/г или 0.11 мкг/см² — на Камыше озерном и 828,9 мкг/г — на Стрелолисте, а на единицу площади растения максимальные значения биомассы были на Стрелолисте — 45.05 мкг/см² и на Тростнике — 49.51 мкг/см². Сезонная динамика численности и биомассы бактерий-эпифитов на разных видах растений имела свои особенности. В обрастаниях Рдеста (группа погруженных макрофитов), Стрелолиста и Горца (группа с плавающими листьями) пики численности и биомассы бактериоэпифитона регистрировали в первой половине июля и сентябре. Развитие бактерий в эпифитоне Тростника характеризовалось скачкообразным характером. В обрастаниях Осоки, после весеннего максимума численности бактерий наблюдали резкое ее снижение, но с июля регистрировалась относительно постоянная численность бактериоэпифитона, при этом биомасса продолжала возрастать за счет массового развития крупных бактериальных клеток.

Однако, несмотря на существенные колебания обилия бактериоэпифитона в течение периода исследований, численность и биомасса эпифитных бактерий осенью была выше таковых летом: у по-

груженных растений, соответственно, в 1.8 и 2.2. раза, в группе полупогруженных, соответственно, в 1.5 и 1.4 раза. В группе растений с плавающими листьями численность не отличалась, но биомасса возрастала в 1.4 раза.

Сравнительная оценка обилия бактерий в эпифитоне разных видов высших водных растений была проведена на основе результатов определений численности и биомассы микроорганизмов в образцах, отобранных в одни и те же сроки. Так в среднем за июль–октябрь в 2000 г., в расчете на грамм вещества макрофитов, наибольшая численность бактерий обнаружена в обрастаниях Горца и Ситняга, а наименьшая — в обрастаниях Камыша озерного. Наибольшая биомасса бактерий была зарегистрирована в эпифитоне Ситняга, а наименьшая — в эпифитоне Камыша озерного. Однако оценка обилия бактерий в перифитоне в расчете на единицу площади растения выявила более высокие значения численности и биомассы бактерий в обрастаниях Тростника и Ситняга.

В июле–сентябре 2006 г., в расчете на грамм вещества макрофитов, наибольшая численность бактерий обнаружена в обрастаниях Осоки, а наименьшая — в обрастаниях Рдеста и Тростника. Наибольшая биомасса бактерий была зарегистрирована в перифитоне Стрелолиста и Осоки, а наименьшая — в перифитоне Рдеста. Оценка обилия бактерий в перифитоне в расчете на единицу площади растения показала наиболее высокие значения численности бактерий в эпифитоне Тростника и Осоки, биомассы бактерий — в эпифитоне Стрелолиста, Тростника и Осоки.

Анализ изменений численности и биомассы бактериоэпифитона у четырех видов высших водных растений, в течение июля–сентября 2000–2005 гг., выявил высокую положительную связь с температурой воды (табл. 1). Коэффициенты корреляции между численностью эпифитных бактерий и температурой воды находились в пределах 0.91–0.97 (в среднем 0.95), а между их биомассой и температурой воды — в пределах 0.45–0.93 (в среднем 0.71). Однако в 2006 г., в условиях относительно невысокой температуры воды, наблюдались высокие величины численности и биомассы бактериоэпифитона, что вероятно связано не только с температурным режимом, но и наличием питательных веществ.

Таблица 1. Многолетние изменения численности (N, млн. кл./г), среднего объема клеток (V, мкм³) и биомассы (B, мкг/г) бактериоэпифитона разных видов макрофитов (в среднем за июль–сентябрь)

Год	Температура, °C	N	V	B
Рдест				
2000	23.0±0.6	549±86	0.074±0.006	40.7±8.3
2001	23.8±1.0	1110±224	0.066±0.010	70.1±13.8
2002	22.3±1.4	558±84	0.066±0.013	36.3±10.8
2003	26.5±2.7	3050±721	0.057±0.009	182.8±67.4
2006	21.8±0.6	1881±262	0.112±0.016	199.6±19.1
Среднее		1430±463	0.075±0.009	105.9±33.0
Стрелолист				
2000	23.0±0.6	579±155	0.074±0.020	42.7±15.6
2001	23.8±1.0	1052±159	0.071±0.007	76.2±17.9
2003	26.5±2.7	2537±310	0.072±0.011	175.9±15.3
2005	24.0±1.0	1562±453	0.130±0.008	194.8±52.5
2006	21.8±0.6	2047±296	0.180±0.031	403.7±106.7
Среднее		1555±347	0.105±0.025	178.7±63.2
Горец				
2000	23.0±0.6	807±123	0.052±0.004	43.3±9.1
2001	23.8±1.0	752±169	0.072±0.010	64.5±22.6
2002	22.3±1.4	665±84	0.094±0.013	63.0±10.1
2003	26.5±2.7	3436	0.044	142.0
2005	24.0±1.0	854±142	0.155±0.016	130.7±21.1
2006	21.8±0.6	2273±534	0.127±0.016	270.9±67.3
Среднее		1465±465	0.091±0.017	119.1±34.3
Тростник				
2000	23.0±0.6	483±114	0.078±0.019	39.1±16.4
2001	23.8±1.0	847±173	0.091±0.015	84.0±31.1
2002	22.3±1.4	793±113	0.099±0.008	80.4±18.3
2003	26.5±2.7	3508±1348	0.058±0.005	189.1±68.5
2005	24.0±1.0	2874±1038	0.154±0.031	367.4±106.7
2006	21.8±0.6	1926±223	0.113±0.008	219.1±36.8
Среднее		1739±416	0.099±0.013	163.2±44.5

Таким образом, температура является важным фактором, контролирующим численность и биомассу бактериоэпифитона водохранилища, но, по-видимому, в диапазоне температур 22–26°C определяющее значение в развитии эпифитных бактерий имеют питательные вещества.

В период 2000–2006 гг. в эпифитоне исследованных видов макрофитов наблюдается тенденция возрастания численности гетеротрофных бактерий (табл. 1). При этом в составе бактериоперифитона уменьшается доля в общей численности и биомассы кокков и мелких эллипсоидов и возрастает доля крупных палочек (табл. 2). Средний объем бактериальной клетки в 2005–2006 гг. по сравнению с таковым в 2000–2003 гг. увеличился в эпифитоне Рдеста, Стрелолиста, Горца, Тростника, соответственно, в 1.7, 2.1, 2.1, 1.6 раза. В итоге биомасса гетеротрофных бактерий в 2005–2006 гг. оказалась выше, чем в 2000–2003 гг. в эпифитоне Рдеста, Стрелолиста, Горца, Тростника, соответственно, в 2.4, 3.0, 2.6, 3.0 раза. Следует отметить, данные процессы происходят на фоне интенсивного зарастания этого участка прибрежной зоны макрофитами (Parchenkov, 2013).

Таблица 2. Многолетние изменения доли (%) различных групп микроорганизмов в общей численности (N) и биомассе (B) бактериоперифитона макрофитов

Год	Кокки и мелкие эллипсоиды		Крупные палочки		Нити	
	% N	% B	% N	% B	% N	% B
Рдест						
2000	90.1±4.0	61.4±6.6	7.7±1.3	29.4±4.5	2.20.7	13.7±3.9
2001	91.3±2.2	61.0±7.0	7.1±1.8	23.2±4.9	1.60.4	15.8±2.7
2006	77.5±5.8	36.6±6.9	21.4±5.3	53.5±7.9	1.10.4	10.3±3.2
Стрелолист						
2000	83.0±7.2	55.0±11.3	14.4±6.1	35.3±8.9	2.6±1.1	9.7±2.6
2001	89.7±1.3	52.8±2.2	9.0±1.3	34.0±4.1	1.3±0.2	13.2±3.2
2005	66.8±4.0	28.8±3.2	32.5±4.1	64.4±4.0	0.7±0.1	6.8±2.0
2006	60.7±6.8	19.3±5.6	37.8±6.9	72.9±8.5	1.5±0.4	7.8±1.8
Горец						
2000	94.1±0.6	67.9±4.7	4.7±0.4	21.8±2.9	1.2±0.3	10.3±3.2
2005	55.6±6.3	20.2±3.9	40.7±6.3	63.9±6.8	1.7±0.3	17.0±4.6
2006	71.4±0.4	32.8±6.7	27.7±3.9	61.5±7.0	0.9±0.2	5.7±1.6
Тростник						
2000	80.6±6.2	47.6±11.3	15.9±5.6	37.0±8.8	3.5±1.1	15.4±2.6
2003	95.8±0.5	70.3±1.1	3.5±0.5	21.8±2.6	0.7±0.2	7.9±3.2
2005	50.0±7.3	20.5±5.1	48.4±7.3	75.5±5.2	1.5±1.0	4.1±0.8
2006	72.9±5.9	33.8±4.9	26.3±5.9	58.6±5.0	0.8±0.1	7.6±1.7

Численность различных физиологотрофических групп бактерий. В исследуемый период в обрастаниях ВВР определяли численность сапрофитной микрофлоры, растущей на рыбопептонном агаре (РПА), а также количество амилалитических, углеводородокисляющих, клетчаткуразрушающих (КБ) и денитрифицирующих бактерий.

Численность бактерий разных физиологотрофических групп в перифитоне макрофитов и их доля в общей численности бактериоперифитона значительно изменялись в течение времени исследования (табл. 3). Количество сапрофитных бактерий на растениях с плавающими листьями и на полупогруженных растениях была существенно выше, чем на погруженных, в среднем в 5.7 и 3.6 раз, соответственно (табл. 3). Число этих микроорганизмов к осени возрастало, в группе погруженных растений в среднем с 1.72 млн. кл./г до 2.04 млн. кл./г, в группах с плавающими листьями и на полупогруженных — с 10.02 до 42.22 млн. кл./г и с 11.61 до 24.33 млн. кл./г, соответственно.

Численность амилалитических микроорганизмов имела также высокие значения, наибольшие их количества регистрировали в обрастаниях, погруженных ВВР. Установлено, что количество амилалитических бактерий в перифитоне погруженных макрофитов от лета (в среднем 14.33 млн. кл./г) к осени (99.17 млн. кл./г) возрастала в 6.9 раз, а в обрастаниях плавающих и полупогруженных растений снижалось, соответственно, в 3.1 (с 79.0 до 25.25 млн. кл./г) и 1.7 раза (с 27.00 до 15.50 млн. кл./г).

Количество микроорганизмов, разрушающих углеводороды в среднем было выше в перифитоне плавающих и полупогруженных растений (табл. 3.), соответственно в 5.5 и 5.1 раза, чем на погруженных растениях. Численность углеводородокисляющей эпифитной микрофлоры в первых двух группах растений осенью была существенно ниже (0.794 и 0.693 млн. кл./г), чем летом (3.103 и 2.973 млн. кл./г) и, напротив, на погруженных растениях осенью их количество увеличилось в 1.3 раза, с 0.525 до 0.675 млн. кл./г.

Максимальные количества клетчаткуразрушающих бактерий регистрировали в обрастаниях растений с плавающими листьями (табл. 3). К осени количество КБ снижалось в обрастаниях всех

групп растений: в группе погруженных растений в среднем с 0.605 до 0.279 млн. кл./г, на растениях с плавающими листьями с 2.390 до 1.097 млн. кл./г, на полупогруженных — с 1.152 до 0.333 млн. кл./г, т.е. в 2.2 раза на первых и вторых и в 3.5 раза на последних.

Таблица 3. Численность бактерий (млн. кл./г) разных физиологотрофических групп в перифитоне трех экологических групп ВВР

Группы бактерий	Погруженные растения	Плавающие растения	Полупогруженные растения
Сапрофитные	<u>0.28(0.02)–35.00(13.62)*</u> 6.84(2.36)	<u>0.21(0.14)–221.00(59.73)</u> 38.67(7.44)	<u>0.45(0.12)–147.00(76.56)</u> 24.44(8.99)
Амилолитические	<u>8.00(3.77)–214.20(47.56)</u> 70.89(27.01)	<u>1.00(0.37)–138.00(77.97)</u> 43.17(16.64)	<u>10.00(31.25)–27.00(14.06)</u> 19.00(21.84)
Клетчатку-разрушающие	<u>0.003(>0.001)–3.180(0.746)</u> 0.628(0.091)	<u>0.001(>0.001)–30.000(1.454)</u> 2.944(0.187)	<u>>0.001(>0.001)–9.126(1.027)</u> 1.528(0.096)
Углеродород-окисляющие	<u>0.002(>0.001)–2.985(0.232)</u> 0.574(0.038)	<u>0.025(0.019)–30.000(1.454)</u> 3.472(0.209)	<u>0.003(0.001)–29.126(1.027)</u> 2.914(0.144)
Денитрифицирующие	<u>0.002(0.001)–0.254(0.060)</u> 0.049(0.013)	<u>0.002(0.001)–0.323(0.049)</u> 0.074(0.019)	<u>0.003(0.009)–0.053(0.051)</u> 0.021(0.021)

* Над чертой минимальная и максимальная величины, под чертой — средняя. В скобках — доля в % от общей численности бактерий.

Численность микроорганизмов-денитрификаторов на макрофитах из разных экологических групп, рассчитанная в среднем за период исследования, существенно не отличалась (табл. 3). Количество денитрификаторов в перифитоне погруженных макрофитов не изменялось в течение вегетационного сезона (лето — 0.047 млн. кл./г, осень — 0.050 млн. кл./г), а в перифитоне плавающих и полупогруженных растений в осенние месяцы (0.104 и 0.028 млн. кл./г) было в 10 раз выше, чем в летние (0.014 и 0.008 млн. кл./г).

Доля сапрофитных и амилолитических микроорганизмов в ОЧБ обрастаний ВВР была высокой, достигала максимально 77 и 78%, соответственно, в среднем колебалась в обрастаниях разных групп макрофитов от 2.4 до 9.0% — первых и от 16.6 до 27.0% — вторых. Клетчаткуразрушающих и углеродородокисляющих бактерий в составе бактериоэпифитона разных экологических групп макрофитов было значительно меньше, максимально их доля в ОЧБ достигала 1.5%, в среднем по группам растений колебалась от 0.09 до 0.19% — первых и от 0.04 до 0.21% — вторых.

Доля микроорганизмов-денитрификаторов в ОЧБ обрастаний разных групп растений существенно не менялась и колебалась в среднем в пределах 0.01–0.02%.

Полученные нами различия в численности разных физиолого-трофических групп микроорганизмов, ассоциированных с разными экологическими группами растений, обусловлены возрастом обрастаний, а также неоднородностью в химическом составе и физиологическом состоянии растений (Корелякова, 1970, Rybakova, 2010).

Располагая данными о распределении биомассы макрофитов из разных экологических групп в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища, мы попытались оценить вклад бактериоперифитона и бактериопланктона в суммарную биомассу гетеротрофных бактерий в столбе воды мелководной зоны водохранилища, заселенной высшей водной растительностью, а также значимость бактериальных сообществ зарослей макрофитов в суммарной биомассе гетеротрофных бактерий водной толщи Рыбинского водохранилища.

В расчетах использовали сведения о зарастании высшей водной растительностью Рыбинского водохранилища в 2009 г., полученные В.Г. Папченковым (Papchenkov, 2013), а также результаты исследований бактериоперифитона и бактериопланктона зарослей ВВР, полученные нами в 2006 г.

В 2009 г. площадь водохранилища составила 4544 км², площадь зарослей — 186.2 км². Допуская, что средняя глубина мелководных участков с зарослями макрофитов составляет 1.2 м, а сырая биомасса бактерий в воде зарослей в среднем 0.564 мг/л, над 1 м² в столбе воды биомасса бактериопланктона соответствовала 676.8 мг/м² (или 564.0 мг/м³). С учетом того, что растения гелофиты погружены в воду не полностью (для расчетов брали ½ массы растений), была рассчитана доля эпифитонной бактериальной массы по группам макрофитов на площади м². В результате получилось, что в зарослях гидрофитов формируется бактериальный эпифитон в количестве 1007.1 мг/м² (59.8% от общей биомассы в столбе воды), в зарослях гелофитов — 808.9 мг/м² (54.4%) и среди гигрогелофитов — 923.0 мг/м² (57.7%). Таким образом, в прибрежной зоне, занятой макрофитами, большая часть гетеротрофных бактерий формируется в эпифитоне, нежели в планктоне (40.2–45.6%).

Используя данные В.Г. Папченкова о распределении сырой растительной массы в плесах Рыбинского водохранилища, мы рассчитали биомассу гетеротрофных бактерий, ассоциированных с растениями гидрофитами, гелофитами и гигрогелофитами. В итоге, максимальные значения биомассы гетеротрофного эпифитона сосредоточены в Главном плесе водохранилища, а вклад разных групп растений в общую биомассу бактериоэпифитона составил: гидрофиты — 31.6%, гелофиты — 53.3%, гигрогелофиты — 15.1% (табл. 4).

Таблица 4. Биомасса (тонны) гетеротрофных бактерий, ассоциированных с разными группами растений в плесах Рыбинского водохранилища

Группы растений	Волжский	Моложский	Шекснинский	Главный	Общая
Гидрофиты	7.46	6.70	16.50	21.08	51.75
Гелофиты	16.34	11.24	25.84	33.83	87.25
Гигрогелофиты	4.97	3.90	3.47	12.37	24.70
Сумма	28.77	21.84	45.81	67.28	163.70

Располагая данными о биомассе бактериопланктона глубоководной части и бактериопланктона мелководий свободных от высшей водной растительности, планктонных бактерий зарослей высших водных растений и бактерий эпифитона макрофитов мы попытались оценить значимость бактериальных сообществ зарослей ВВР в суммарной биомассе гетеротрофных бактерий водной толщи Рыбинского водохранилища.

Мелководная зона в Рыбинском водохранилище ограничивается двухметровой изобатой (Рыбинское водохранилище и его жизнь, 1972) и составляет, примерно 20% от площади водохранилища. В 2009 г. она составила 90880 га, зона зарослей макрофитов — 18620 га. Таким образом, мелководная зона, не заселенная макрофитами имела площадь 72260 га. Принимая, что в этих прибрежных водах средняя глубина 1.2 м, а биомасса планктонных бактерий (в среднем для двух станций без зарослей макрофитов) равна 0.609 г/м³ (Копылов и др., 2000) мы получили суммарное значение биомассы гетеротрофных бактерий в этой зоне (табл. 5).

Таблица 5. Биомасса (тонны) гетеротрофных бактерий в разных биотопах Рыбинского водохранилища

Параметры	Эпифитон	Мелководная зона, заросли макрофитов	Мелководная зона, без макрофитов	Открытая, глубоководная зона	Все водохранилище
Биомасса (Б)	163.7	126.0	528.1	9142.5	9960.3
Доля от Б, %	1.6	1.3	5.3	91.8	100

Глубоководная, открытая часть водохранилища занимает 363520 га. Допускали, что средняя глубина этого участка составляет 5.0 м. Принимая, что в воде глубоководного района водохранилища (в среднем для 2 станций) (Копылов и др., 2000) биомасса планктонных бактерий равна 0,503 г/м³, мы рассчитали, что их общая биомасса в Рыбинском водохранилище равна 9142.5 т (табл. 5).

В итоге, расчеты показали, что вклад суммарной биомассы бактериопланктона зарослей макрофитов и бактериоэпифитона в общую биомассу гетеротрофных бактерий водной толщи Рыбинского водохранилища составил 2.9% (табл. 5). Таким образом, гетеротрофные бактерии эпифитона и планктона зарослей макрофитов являются существенными компонентами экосистемы Рыбинского водохранилища.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние наблюдения за развитием бактериоэпифитона высших водных растений, показали, что численность и биомасса бактерий эпифитов, достигает значительных величин, увеличиваясь в осенние месяцы, при этом отмечали возрастание доли крупных бактериальных клеток. В эпифитоне макрофитов формируются существенные количества микроорганизмов-деструкторов органических веществ. От лета к осени возрастает число сапрофитных и денитрифицирующих микроорганизмов, в то время как число амилотических, клетчаткуразрушающих и углеводородокисляющих бактерий выше летом.

Доля эпифитной бактериальной массы на площади прибрежного мелководья, заселенного макрофитами, рассчитанная в столбе воды над 1 м² выше, чем масса бактериопланктона, при этом большая часть обрастаний развивается на растениях гелофитах, образующих большие площади зарослей. Таким образом, бактериальный эпифитон и бактериопланктон зарослей высшей водной растительности вносят существенный вклад в формирование общей биомассы гетеротрофных микроорганизмов Рыбинского водохранилища.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Инкина Г. А. Микрофлора в обрастаниях высших водных растений // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. № 4. С. 54–57. Inkina G. A. Mikroflora v obrastaniyakh vysshikh vodnykh rasteniy // Gidrobiol. zhurn. 1989. T. 25. N 25. S. 54–57. [Inkina G. A. Microflora in Higher Aquatic Vegetation Thickets // Gidrobiol. zhurn. 1989. V. 25. No. 4. P. 54–57.] In Russian
- Ковальчук А. А., Мальцев В. А. Участие отдельных компонентов эпифитона в деструкции органического вещества // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37. № 5. С. 18–28. Kovalchuk V. A., Maltsev V. A. Uchastie otdelnykh komponentov epifitona v destruktzii organicheskogo veshchestva // Gidrobiol. zhurn. 2001. T. 37. N 5. S. 18–28. [Kovalchuk A. A., Maltsev V. I. Involvement of individual components of epiphytome in destruction of organic matter // Gidrobiol. zhurn. 2001. V. 37. No. 5. P. 18–28.] In Russian
- Копылов А. И., Романенко А. В., Васильева М. И., Масленникова Т. С. Микробиальные сообщества и микробиологические процессы в прибрежье Рыбинского водохранилища // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбопроизводства. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. С. 133–144. Kopylov A. I., Romanenko A. V., Vasileva M. I., Maslennikova T. S. Mikrobialnye soobshchestva i mikrobiologicheskie protsessy v pribrezhe Rybinskogo vodokhranilischa // Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya v Rybinskom i Gorkovskom vodokhranilishchakh: sostoyanie biologicheskikh soobshchestv i perspektivy ryborazvedeniya. Yaroslavl: Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 2000. S. 133–144. [Kopylov A. I., Romanenko A. V., Vasilyeva M. I., Maslennikova T. S. Microbial communities and microbiological processes in the littoral zone of the Rybinsk Reservoir // Modern ecological situation in Rybinsk and Gorky reservoirs: the state of biological communities and perspectives of fish reproduction / N. M. Mineeva (ed). Yaroslavl: Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 2000. P. 133–144.] In Russian
- Корелякова И. Л. Химический состав высшей водной растительности Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1970. Т. 6. № 5. С. 20–28. Korelyakova I. L. Khimicheskii sostav vysshey vodnoy rastitelnosti Kievskogo vodokhranilischa // Gidrobiol. zhurn. 1970. T. 6. N 5. S. 20–28. [Korelyakova I. L. Chemical Composition of Higher Water Vegetation of the Kiev Reservoir // Gidrobiol. zhurn. 1970. V. 6. No. 5. P. 20–28.] In Russian
- Олейник Г. Н. Бактериальная деструкция органического вещества в водоемах и водотоках // Водные ресурсы. 1991. № 2. С. 89–97. Oleynik G. N. Bakterialnaya destruktziya organicheskogo veshchestva v vodoemakh i vodotokakh // Vodnye resursy. 1991. N 2. S. 89–97. [Oleynik G. N. Bacterial destruction of organic matter in water bodies and water-courses // Vodn. Resur. 1991. No. 2. P. 89–97.] In Russian
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов // Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 194 с. Romanenko V. I., Kuznetsov S. I. Ekologiya mikroorganizmov presnykh vodoemov // Laboratornoe rukovodstvo. Leningrad: Nauka, 1974. 194 s. [Romanenko V. I., Kuznetsov S. I. The ecology of microorganisms in fresh water reservoirs. // Laboratory manual. Leningrad: Nauka, 1974. 194 p.] In Russian
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с. Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn. Leningrad: Nauka, 1972. 364 s. [The Rybinsk Reservoir and Its Life. Leningrad: Nauka, 1972. 364 p.] In Russian
- Якушин В. М. Роль перифитона высших водных растений в деструкции органического вещества // Гидробиол. журн. 1996. Т. 32. № 2. С. 41–47. Yakushin V. M. Rol perifitona vysshikh vodnykh rasteniy v destruktzii organicheskogo veshchestva // Gidrobiol. zhurn. 1996. T. 32. N 2. s. 41–47. [Yakushin V. M. The role of periphyton of high water plants in the destruction of the organic matter // Gidrobiol. zhurn. 1996. V. 32. No. 2. P. 41–47.] In Russian
- Baker J.H., Orr D.R. Distribution of the epiphytic bacteria on freshwater plants // J. Ecol. 1986. V. 74. P. 155.
- Farnell-Jackson E.A., Ward A.K. Seasonal patterns of viruses, bacteria and dissolved organic carbon in a riverine wetland // Freshwater Biology. 2003. V. 48. P. 841–851.
- Federle T. M., Vestal J. R. Microbial colonization and decomposition of carex litter in an Arctic lake // Appl. And Environ. Microbiologia. 1980. V. 39. No. 4. P. 888–893.
- Hossell J.C., Baker J.H. Epiphytic bacteria on the freshwater plant *Ranunculus penicillatus* enumeration, distribution and identification // Arch. Hydrobiol. 1979. V. 86 (3). P. 322–337.
- Jefferson Hall, Eastern. Microbial biomass and production associated with decaying leaf litter of the emergent macrophyte *Juncus effusus* // Limnol and Oceanogr. 2000. V. 45. No. 4. P. 862–870.
- Papchenkov V. G. The Degree of Overgrowing of the Rybinsk Reservoir and Productivity of Its Vegetation Cover // Inland Wat. Biol. 2013. V. 6. No. 1. P. 18–25.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. No. 5. P. 943–948.
- Rybakova I. V. The Abundance, Biomass and Activity of Bacteria in Water with Macrophytes and Periphyton Higher Aquatic Plants // Inland Wat. Biol. 2010. V. 3. No. 4. P. 307–312.

BACTERIAL FOULING OF MASS SPECIES OF HIGHER AQUATIC PLANTS IN THE RYBINSK RESERVOIR

I. V. Rybakova

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

e-mail: ryba@ibiw.yaroslavl.ru

Based on the results of long-term observations, a comparative analysis of the total abundance and biomass of epiphytic bacterial community and the ratio of microorganisms differing in their physiological and trophic properties is carried out for fouling organisms of three ecological groups of macrophytes.

It is shown that the portion of epiphytic bacterial mass in littoral shallow waters of the Rybinsk Reservoir, occupied by higher aquatic plants, calculated in a water column above 1 m², is higher than the mass of bacterioplankton in thickets. Most of fouling organisms develop on helophytes (53.3%) which overgrow large areas.

Keywords: epiphyton, macrophytes, hydrophytes, helophytes, hygrophelophytes.

ОСОБЕННОСТИ ПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ОЗЕР В РАЗНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПЕРИОДЫ (ПОДЛЕДНЫЙ И ОТКРЫТОЙ ВОДЫ)

И. К. Ривьер

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок

Деление круглогодичного экологического цикла озер на два периода: открытой воды (“*вегетационный*”) и подледный (“*безжизненный*”) не соответствует всему разнообразию состояния среды и планктона. Изученные и рассмотренные озера бассейна Верхней и Средней Волги, Забайкалья, а также Челябинской области различаются по важнейшему фактору — интенсивности воздействия на них солнечной радиации, которая выше в изученных озерах Забайкалья благодаря более южному (\approx на $8-9^\circ$) их расположению. В подледный период этот же фактор преобладает в Забайкалье в малоснежные зимы. Исследованные озера Забайкалья характеризуются наличием зимнего максимума развития фито- и зоопланктона.

Зимой в озерах Верхней и Средней Волги вегетация фито-, бактерио- и зоопланктона начинается подо льдом, а усиливается в марте–апреле после таяния снега на льду и увеличения инсоляции. Кроме того, существует подледная вегетация гетеротрофных цианобактерий (в основном видов р. *Oscillatoria*), развитие метанооксиляющих сапрофитных бактерий и зоопланктона в слое оксиклина во всех изученных озерах метегипотермического типа.

Особое значение в круглогодичном цикле развития планктона в озерах Верхней Волги имеет выделяемый нами период ледообразования. Развитие зимнего планктона находится в обратной зависимости от его продолжительности.

Ключевые слова: бактерио-, фито- и зоопланктон, разнотипные водоемы, безледный период, период открытой воды.

ВВЕДЕНИЕ

Развитие фито-, бактерио- и зоопланктона определяется взаимосвязанными и зависящими от многих факторов условиями, основными из которых (для разных групп в разной степени) являются: наличие пищевого субстрата, а также условий роста и размножения. В разных водоемах эти условия складываются под воздействием типа водоема, а также климатических и погодных факторов.

Основные факторы, определяющие развитие популяций разных организмов планктонных сообществ, различны. Считается, что для фитопланктона — это свет, биогенные вещества, температура; для бактерий — органический субстрат и температура; для зоопланктонов-фильтраторов — пищевой субстрат — фито-, бактериопланктон и температура; для хищных форм — наличие достаточной численности организмов-жертв. В некоторых озерах, в отдельные периоды для развития зоопланктона главным лимитирующим фактором выступает кислородный режим. Кроме того, в каждом сообществе выделяются виды (даже среди близкородственных форм), которые почти противоположно реагируют на определяющие их жизнедеятельность факторы среды. Так, среди синезеленых (цианобактерий), в основном теплолюбивых летних форм, существует р. *Oscillatoria*, представленный многими видами, способными развиваться в условиях низких температур. Такие же группы форм, различно реагирующих на условия среды, имеются среди простейших, коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Чем разнообразнее в пространстве и времени условия среды водоема, тем более экологически неоднородно его планктонное сообщество.

Рассмотренные материалы. В представленной сводке использованы результаты собственных исследований 14 озер бассейна Верхней Волги в периоды зимней и летней стагнаций с 1973 по 2009 гг. Озера Стерж, Вселуг, Пено, Селигер, Кубенское, Белое, Бородаевское, Сиверское, Кижеское, Неро, Зауломское, Плещеево, Выдогоч — относятся к водоемам разного типа: эпитеермическим, мета-эпитеермическим (Неро, Кубенское, Белое) и гипо-эпитеермическим (стратифицированным) — Плещеево, Сиверское, Бородаевское. Привлечены также все известные нам наблюдения сотрудников ИБВВ РАН в подледный период в перечисленных озерах. Также проанализированы литературные данные о сообществах оз. Глубокое (Московская обл., Рузский р-н, бассейн р. Оки), озера Челябинской области, Забайкалья, Средней Волги.

По азиатским озерам использованы материалы исследований сотрудников Лимнологического института СО РАН, проводимые в 1990–2000 гг. по Южному Байкалу и прибайкальским юго-восточным многочисленным озерам, расположенным несколько южнее — на широте $52-55^\circ$ (Бондаренко, 2009; Кожова и др., 1980; Кутикова и др., 1995; Оболкина и др., 2000; Лазарев и др., 2005; Шабурова и др., 2001; Шевелева и др., 2005). Более южное расположение забайкальских озер способствует воздействию более интенсивной инсоляции, особенно в малоснежные зимы. Рассматриваемые и изученные нами водоемы Средней полосы Европейской части — это в основном озера бассейна Верхней Волги, находящиеся на широте $58-60^\circ$. Разница в широтном расположении Верхневолжских

и Забайкальских озер около 8°. Это создает значительное преимущество в поступлении инсоляции для Забайкальских озер. Кроме того, по имеющимся данным, толщина снежного покрова в озерах Верхней Волги может превышать 70 см, тогда как на Забайкальских его толщина не превышает 30 см (Тихомиров, Егоров, 1977; Бондаренко, 2009). Таким образом, для развития фитопланктона подо льдом в озерах Забайкалья по сравнению с озерами Верхней Волги имеются явные преимущества именно в интенсивности и продолжительности солнечной инсоляции.

Принято, что круглогодичный цикл озера делится на два периода: “вегетационный” (безледный) и подледный. Известно, что обычно в озерах Средней полосы Европейской части период открытой воды более продолжителен, чем подледный. Экологические условия в водоемах в эти периоды различаются принципиально. Температура подо льдом колеблется от 0 до +5°C¹, тогда как в период открытой воды от 0 до +32° С. Подледный период характеризуется максимальной прозрачностью, слабой инсоляцией, минимальной динамикой водной среды, обратной температурной стратификацией и специфическими продукционными процессами (Ривьер, 2012).

Озеро Глубокое. В Средней полосе России наиболее ранние исследования состояния среды и биоты толщи воды проводились круглогодично в оз. Глубоком, расположенном на широте 55.5° (Щербаков, 1967). На этом озере обязательные подледные наблюдения в составе круглогодичных производились уже в 1907–1909 гг. Серия исключительно зимних сборов была осуществлена в центре озера в зиму 1909–1910 гг. Круглогодичные наблюдения проведены Л.Л. Россолимо в период 1948–1956 гг. Были приложены особые старания, чтобы получить серии послойных измерений температуры в периоды вскрытия и замерзания озера, сроки — наиболее трудные для полевых работ.

В этом озере с декабря по апрель (ледоставный период) подо льдом сохраняется температура 1.0–1.5°C, а в течение апреля, после стаивания снега и истончения льда, она возрастает до 2.5°C до глубины 5 м. Были сделаны основные выводы о теплозапасе озера в подледный период. Озеро Глубокое — классический, стратифицированный водоем, где глубже 10 м (гл. озера 30 м) в течение мая–октября (вегетационный период) температура стабильна — около 6°C. Зимнее прогревание озера подо льдом начинается до стаивания снега за счет тепла, накопленного грунтами.

На степень охлаждения озера перед ледоставом влияют погодные условия. При сильных ветрах и низкой температуре воздуха интенсивно охлаждается вся водная толща, и зимний прогрев менее выражен. Однако понятие периода “ледообразования” — срока от начала ледовых явлений до полного становления льда, автором не употребляется (Россолимо, 1959). Он называет этот период “предледоставным” и высказывает отчетливую мысль: “Если погода в предледоставный период маловетренная, то сильно охлаждаются только верхние слои воды, а более глубокие сохраняют температуру 3–3.5°C. При этом зимой условия существования планктона наиболее благоприятны”. Приводятся также температуры поверхности воды для конца зимнего периода после таяния снега, перед началом “подледного весеннего прогревания”. Этот период изучен и описан Л.Л. Россолимо впервые.

Весенний отрезок годового термического цикла “... связан с прогреванием под воздействием усиливающейся в это время года инсоляции”. Начало такого прогревания почти точно совпадает во времени с исчезновением с поверхности льда снежного покрова. Это подтверждено 9-ти летними наблюдениями. Исчезновение снега со льда наблюдалось на оз. Глубоком с 27 III по 21 IV, а начало подледного прогревания — с 29 III по 25 IV (по: Россолимо, 1959):

Период	1948	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Исчезновение снега со льда	4 IV	3 IV	3 IV	27 III	14 IV	30 III	30 III	21 IV	17 IV
Начало подледного прогревания	5 IV	3 IV	5 IV	29 III	14 IV	1 IV	30 III	22 IV	25 IV

Разница в сутках начала прогревания естественно зависит от состояния погоды, интенсивности инсоляции. Она может составлять период от 1 до 8 дней.

На оз. Глубоком с 1902 по 1964 гг. (с некоторыми пропусками) была зафиксирована продолжительность безледного и подледного периодов. Надо отметить, что безледный период не назывался в те годы “вегетационным”. Выявлено, что подледный период длился от 139 дней до 169, а безледный — от 195 до 225, т.е. разница составляла 1 месяц (Щербаков, 1967).

В разные годы вскрытие озера в некоторой степени зависело от характера льда. Чем тоньше снег, тем толще лед нижнего намерзания. С января по апрель при толщине снега 10–20 см лед нижнего намерзания составлял 30–40 см, при 20–40 см — менее 20 см. Однако начало подледного прогревания и начало развития подледного планктонного сообщества более всего зависит от толщины снежного покрова и характера погоды в марте–апреле.

¹ При поступлении высокоминерализованных тяжелых грунтовых вод у дна температура может быть выше 4°C.

Наблюдения по развитию бактерий в период подледного прогревания не производились. Только в 1951 г. в день вскрытия озера (16 IV) были взяты пробы железобактерий, которых в поверхностном слое оказалось 1400 тыс. кл./мл, в то время как 15 II этого же года их количество было 840 тыс. кл./мл (Соколова, 1961). Количество бактерий, полученное у поверхности в день вскрытия водоема, можно считать их развитием в период подледного прогрева, длившегося около 2-х недель.

Подледное развитие фитопланктона в оз. Глубоком не изучалось, не наблюдалось оно и в период весеннего прогревания. Известно лишь, что постоянно в зимнем планктоне доминировали *Asterionella*, *Woronichinia* и *Fragilaria* (Грезе, Румянцев, 1910).

Коловратки довольно многочисленная группа в зимнем и летнем планктоне озера. Постоянно встречаются *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), единично — *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834). В феврале эти виды заселяют всю толщу воды. В период подледного прогрева развитие коловраток не прослежено. Известно только, что в конце мая развивается *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 и достигает наибольшей численности в слое 0–1 м (Щербаков, 1967; Жданова, Лазарева, 2009).

Подледное развитие ракообразных в оз. Глубоком изучалось более подробно. Зимой в планктоне доминировал *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888). Перед вскрытием озера у самок образовывались яйцевые мешки, и начиналось размножение, интенсивность которого нарастала сразу после вскрытия. Зимующие особи *Eu. graciloides* переполнены каплями жира, который затем расходуется на образование яйцевых мешков. После размножения перезимовавшая популяция диаптомусов вымирает. Наличие в озере зимой пищевого субстрата — фитопланктона, присутствие и развитие *Eudiaptomus*, размножающегося и отмирающего ранней весной, следует рассматривать как холодолюбивую, зимнюю часть популяции — основной жизненный цикл которой происходит в подледный период. Среди ветвистоусых не выпадает зимой из планктона *Daphnia cristata* Sars, 1862. *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785) — характерный представитель летнего прибрежного планктона, в небольших количествах сохраняется в зимнем водоеме в придонных слоях (Щербаков, 1967).

В дальнейшем на оз. Глубоком специальных исследований в зимний, подледный период не производилось. Однако известно, что к 1970-м гг. на озере произошли значительные изменения, спровоцированные эвтрофированием. Исследования коловраток озера производились только в период открытой воды (с мая по октябрь). В 1973 г. полное очищение озера ото льда произошло 21 апреля, в 1974 г. — позднее — 7 мая. 22 мая 1974 г. температура по всей вертикали установилась около 6°C (весенняя гомотермия). Однако кислород глубже 10 м практически отсутствовал. Во вторую десятидневку мая (25 V) основная масса коловраток была сосредоточена в слое 0–10 м, избегая именно заморного гипolimниона. В планктоне доминировала *Asplanchna priodonta*, успевшая развиться за две недели при температуре всего 5.5°C. *Eudiaptomus graciloides* в это же время размножался и заселял только поверхностный слой (0–4 м). Глубже всех, на 20 м, было обнаружено скопление холодолюбивой *Daphnia cristata*. Ее численность в августе–сентябре достигала 350–200 тыс. экз./м³. Такие величины численности *D. cristata* на глубине 20 м при температуре 6°C за весь дальнейший период исследований в озере не отмечались. Матвеев (1978) связывает такое обилие *D. cristata* с особенностями лета 1974 г., когда эпилимнион занимал верхние 5 м, металимнион — 3 м, а весь гипolimнион (22 м) имел температуру 8–10°C.

При дальнейших исследованиях (Матвеева, 1983) указывается присутствие *Keratella hiemalis* Carlin, 1943 — типично криофильного вида, избегающего поверхностные слои. Он дает максимум численности на глубине 20–28 м ежегодно (1976–78 гг.) с мая до октября при температуре 6–7°C и содержании кислорода до начала августа на глубине 20 м около 2 мг/л (Садчиков, 1983).

В оз. Глубокое в придонных слоях гипolimниона в течение года температура колеблется от 4 до 6°C и здесь, благодаря обилию бактерий, криофильные коловратки и дафнии находят для себя благоприятные условия питания. Нужно отметить, что особенность оз. Глубокого заключается в свойствах его морфометрии и устойчивости низкой температуры гипolimниона. Равномерность распределения бактерий в оз. Глубоком и столь же высокие их величины у дна и поверхности летом и зимой — одна из уникальных особенностей озера, прослеженная С.И. Кузнецовым с сотрудниками (Щербаков, 1967). Скопление зимних, холодолюбивых видов летом в придонных слоях гипolimниона, несомненно, связано с обилием здесь бактерий. Бактериальное питание зоопланктеров зимой в придонных слоях затем было подробно изучено в нескольких озерах Верхней Волги.

В дальнейших исследованиях оз. Глубокого, проведенных в июле–сентябре 1991–93 гг., измерялась только поверхностная температура воды и ее прозрачность. Из криофильных видов ракообразных упоминается *Daphnia cristata*. Ее численность в 1991–92 гг. в летние месяцы была от 0.5 до 2.6 тыс. экз./м³, хотя она и занимала лидирующее положение внутри рода. Холодолюбивый *Cyclops*

strenuus Fischer, 1851 доминировал только в первой половине мая, затем встречался единично; однако высказывается сомнение в правильности определения этого вида (Коровчинский, 1997).

Озера бассейна Верхней Волги. Озера бассейна Верхней Волги метатермического класса (Плещеево, Сиверское, Бородаевское, Выдогонь и др.) исследовались сотрудниками ИБВВ РАН в периоды с 1977 по 1985 гг. и 1987–2010 гг. (Ривьер, 2012). Наблюдались основные параметры среды: прозрачность, цветность, температура, содержание кислорода, метана, а также гидробионты — бактерии, фитопланктон, простейшие, коловратки и ракообразные.

На оз. Плещеево гидробиологические процессы изучены наиболее подробно и всесторонне в течение 1982–1989 гг. (Экосистема озера ..., 1989). Затем специально в течение 13 лет исследовалось зоопланктонное сообщество (Столбунова, 2006). Исследование зимних и криофильных видов производилось в 1990, 2008–2009 гг. (Ривьер, 2012).

По многолетним наблюдениям (1931–1971 гг.) на оз. Плещеево средняя дата появления первых ледовых образований (снижение температуры до 0°C) отмечается 4 ноября, а замерзание озера — 2 декабря. Таким образом, продолжительность среднего периода ледообразования длится около 28 дней. Ледоставный период составляет в среднем 134 дня, а свободный ото льда “вегетационный” — 186 суток. Замечено, что период ледообразования и теплозапас в озере зависят от погоды в течение осени: при штилевой погоде прогретые нижние слои сохраняют температуру до 3–4°C. Прогретый до 1–3°C придонный слой имеет положительные температуры с глубины максимальной прозрачности (≈ 10 м) в январе, а у поверхности льда (0–3 м) температура до начала марта может сохраняться до 0–0.1°C. Но уже в середине марта на этой глубине отмечается подледный прогрев до 1.0°C (Экосистема озера ..., 1989).

Развитие фитопланктона зимой естественно угнетается толстым слоем (до 100 см) снега, продолжительным ледоставным периодом. Однако положительное влияние на его развитие имеет уникальная в озере прозрачность воды (летом до 5 м, зимой — до 9.8 м); иногда фотосинтезирующий слой опускается и летом до 10 м (Пырина и др., 1989). Зимой, когда вегетация подавлена вследствие недостаточной освещенности под толстым слоем снега, в озере преобладает *Asterionella formosa* Hassal (100–200 тыс. кл./мл) (Пырина, 1985). По мере таяния снега и усиления проникновения под лед солнечной радиации в марте появляются подвижные криптофитовые (*Chroomonas*) и золотистые роды *Chrysococcus*, *Kephyrion*. В апреле, при полном стаивании снега и начале таяния льда, за счет прогрева приледного слоя воды нарастает численность *Melosira islandica* (O. Müller) до 60 тыс. кл./л, дающая значительную биомассу — до 5 мг/л. В придонном слое (гл. 10–20 м) при отсутствии какой-либо освещенности, наблюдается развитие цианобактерий из р. *Oscillatoria*, которых в оз. Плещеево 6 видов и р. *Gleocapsa*, способных к гетеротрофному питанию.

Количество бактерий — пищи протисто- и зоопланктона — в оз. Плещеево зависит от сезона, горизонта, участка и колеблется от 0.5 до 5.2 млн. кл./мл, что характеризует водоем как мезотрофный (Экосистема озера ..., 1989). В пелагиали их максимальное количество наблюдалось в слоях, граничащих с анаэробным гипolimнионом, и достигало 5–6 млн. кл./мл. В период летней стагнации, а иногда и зимней, образуется обширный безжизненный придонный слой.

Одновременно с бактериальной деструкцией различных соединений, происходит ассимиляция бактериями свободной углекислоты, при этом синтезируется органическое вещество, новое для экосистемы, т.е. экологически соответствующее фотосинтетическому. В котловине озера в большом количестве присутствуют метанообразующие бактерии. Метаногенез в профундали озера зимой не ниже, чем летом. В период зимней стагнации основная часть бактериопланктона регистрируется в самых глубоких слоях. Сапрофитные бактерии концентрируются в слое температурного скачка, где происходит бактериальный распад оседающего детрита и окисление поступающего со дна метана (Дзюбан, 1989).

Фауна простейших зимой обильна и разнообразна в связи с отсутствием конкуренции. В оз. Плещеево наблюдались и редкие явления, прослеженные нами на живом материале. Наиболее крупные среди инфузорий (240–800 мкм) *Bursellopsis spumosa* Corliss, 1960 были обнаружены в марте 1980–82 гг.; их численность составляла 4 тыс. экз./м³. Оказалось, что *B. spumosa* питается не бактериальной пищей, а заглатывает не только беспанцирных коловраток, но крупных с отростками *Keratella cochlearis macracantha* (Lauterborn, 1898), имеющих длинный задний шип. В одной особи простейшего могло быть до 3-х коловраток. Количество простейших с заглоченной добычей составляло около 80% (Ривьер, 1987).

К исключительно зимним видам и имеющим максимальное развитие во вторую половину подледного периода следует отнести колониального жгутиконосца *Sphaeroeca volvox* Lauterborn, 1894, встреченного во всех 14 изученных нами в зимний период озерах и водоемах Верхней Волги (Ривьер, Жгарев, 1985).

В начале весны перед вскрытием озера в поверхностном слое толщиной 2–5 м состав водорослей становится разнообразнее, чем во всей толще воды. Средняя биомасса фитопланктона в оз. Плещеево составляла 3.48 мг/л за безледный период и 2.32 мг/л — в среднем за год. Таким образом, благодаря зимнему и ранневесеннему развитию водорослей на подледный период приходится около 1/3 их биомассы. Такая большая доля биомассы зимой связана с доминированием диатомовых и динофитовых водорослей. Основным зимним видом в оз. Плещеево выступает *Asterionella formosa*, в оз. Глубоком — *A. gracillima* (Hatzsch) Heiberg, которые в значительном количестве развиваются круглогодично, причем в подледный период они доминируют (Щербаков, 1967; Пырина и др., 1989). Доминирование после вскрытия оз. Плещеево (в первой половине мая) *Asterionella formosa* и *Aulacoseira islandica* (O. Müller,) Simonsen в 1990 г. отмечено Т.Б. Костиной (1992), а также в 1990-е гг. другими авторами (Пырина, Ляшенко, 1992).

Таким образом, можно констатировать, что в оз. Плещеево вегетация водорослей продолжается подо льдом и усиливается при интенсивности таяния снега и возрастании инсоляции весной (Пырина и др., 1989).

Распределение зоопланктона в период зимней стагнации в оз. Плещеево и всех факторов среды изучено в марте 1980–83 гг. (Ривьер, 1987), а также 1983–85 и 1990–91 гг. (Столбунова, 2006). Было прослежено, что массовые зимние виды *Keratella cochlearis macracantha* и *Eudiaptomus graciloides* заселяют всю толщу воды котловины. *Asplanchna priodonta*, *Conochiloides natans* (Seligo, 1900), *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901 и *Daphnia cristata* располагаются в слое 16–20 м, где идут наиболее активные микробиологические процессы.

К сожалению, питание зоопланктона не было изучено. Можно только предположить, что для *Eudiaptomus* основной пищей могла быть диатомея *Asterionella formosa*, к поеданию которой и приспособлен ротовой аппарат рачка (Монаков, 1998). Располагающиеся в оксиклине остальные зоопланктеры обычно предпочитают фито- и бактериопланктон. Они были вполне обеспечены пищевым субстратом: *Asplanchna priodonta* имела зародыши, другие коловратки — прикрепленные яйца. Общая численность коловраток в слое 18–20 м составляла более 100 тыс. экз./м³ (Столбунова, 2006). По нашим данным наиболее многочисленным видом (март 1980 г.) была *Keratella cochlearis*, образующая скопления по периферии котловины на глубине 4–12 м, где максимальная численность вида достигала 60 тыс. экз./м³ (Ривьер, 1987).

Зоопланктон в озере зимой распределен в соответствии с сочетанием необходимых условий существования: пищевого субстрата, содержания кислорода и температуры. Максимальное его количество сосредоточено на границе с металимнионом (5–7 м), а также в котловине озера при наличии кислорода, положительного прогрева и обилия бактериальной пищи. Здесь сосредоточены копепоиды *Cyclops kolensis* и коловратки. В.Н. Столбунова (2006) выделяет отдельно холодноводный комплекс, к которому относит *Keratella hiemalis*, *Filinia maior* (Colditz, 1914) и *Daphnia cristata*. *Filinia maior* летом достигает численности 350 тыс. экз./м³, обитая на глубине 14–18 м при температуре 8.4°C и содержании O₂ на 14–16 м — 0.8–0.1 мг/л.

Таким образом, рассмотрев зимний планктоценоз оз. Плещеева, можно отметить, что он относительно богат бактериями и фитопланктоном, многочисленными видами простейших, коловраток и ракообразных, которые питаются и размножаются, что следует рассматривать, как достаточно активную зимнюю подледную фазу функционирования экосистемы.

Озеро Кубенское — одно из наиболее всесторонне изученных озер бассейна Верхней Волги (Озеро Кубенское, 1977). Озеро — пример мелководного эпитезмического водоема. Его глубина в среднем 2.5 м, максимальная 4–5 м. Систематические наблюдения температурного режима озера производились с 1941 по 1971 гг. Толщина снежного покрова по среднемноголетним наблюдениям составляла 20–40 см.

Как известно, наступление гидрологической весны характеризуется минимальным годовым теплозапасом воды и донных отложений, когда перестает нарастать толщина льда. Наблюдениями было показано по среднемноголетним данным, что с первой декады апреля толщина льда в озере начинает убывать. Толщина льда в марте 1951–1971 гг. была 66–70 см, а в апреле — 61 см. Подледный период составлял 150–180 дней. В конце марта на участках с глубиной менее 2 м подо льдом в годы с присутствием снежного покрова температура воды по всей поверхности озера составляла 0.4–0.5°C, а у дна — всего 1.0°C. На участках с глубиной 2 м при отсутствии снега в начале весны в прибрежной зоне температуры могут достигать 1.3°C, у дна — 2.9°C (за счет опускания более тяжелой, прогретой воды и мелководности озера). Конец периода ледостава приходился на период 22 IV – 18 V, в среднем 3 V (период наблюдений 1961–1974 гг.) (Тихомиров, Егоров, 1977).

Развитие зоопланктона подо льдом не исследовалось. Однако сразу после вскрытия водоема 18 мая 1974 г. при температуре воды 5–6°C преобладал комплекс stenotherмных видов: р. *Notholca*, а также *Filinia terminalis* (Plate, 1886), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925; их численность достигала 2 тыс. экз./л (Николаев, 1977). Отмечено 5 видов инфузорий. Поскольку наблюдения за зоопланктоном были произведены в первые дни безледного периода, и он был уже представлен 12 тыс. экз./м³, можно предполагать, что развитие его началось еще подо льдом.

Как известно, термические процессы в водоеме в значительной степени определяются его морфологией. Озера Глубокое и Кубенское — два противоположных по морфометрии водоема. Однако, за начало гидрологической весны во всех озерах умеренной зоны принимается период минимального значения теплозапаса, когда начинается приток тепла через лед, и температура воды достигает 4°C — состояния своей наибольшей плотности.

Наступление гидрологической весны на озерах Средней полосы, начинается раньше, чем будет заметно стаивание льда (но при отсутствии снежного слоя). Начало весны и прогревание приледного слоя воды определяется поступлением солнечного тепла через лед в воду, т.е. высотой солнца, характером погоды (Тихомиров, 1982).

Таким образом, в небольших озерах, отличающихся глубиной (мета-гипотермическом оз. Глубокое и эпитеермическом оз. Кубенское) подледный весенний прогрев происходит по-разному. В оз. Глубоком зимние температуры в котловине не опускаются ниже 6°C, тогда как в оз. Кубенском придонные зимние температуры не выше 4°C. Подледный прогрев начинается после таяния снега на льду, и зоопланктон начинает развиваться подо льдом. В период таяния льда он представлен уже многочисленными видами коловраток. Зимний (подледный) период в жизни планктонных сообществ водоемов Средней полосы не является этапом пассивного переживания неблагоприятных условий. Водная среда значительно более приспособлена для жизни живых организмов, чем суша. Если на суше температуры в течение года колеблются в пределах 70–80°C, то в воде всего в диапазоне 40°C, а в придонных слоях в мета-и гипотермических водоемах еще меньше, в пределах 32–36°C, сохраняя в основной толще воды зимой температуру 4–8°C, что вполне пригодно для жизни и размножения многих групп организмов (Кузьмин, Балонов, 1974; Лаврентьева, 1981; Ривьер и др., 1981; Пырина, 1985; Ривьер, 1986, 2012). Однако, кроме потребления зоопланктерами фитопланктона, существует и питание тонких фильтраторов бактериями, как в “вегетационный” период, так, особенно, и в зимний. Именно подо льдом бактериальное питание имеет большое значение (Монаков, 1998).

Зимний режим озер гипотермического класса. Детально и подробно создание бактериальной первопищи и развитие разнообразных зимних планктонных сообществ было исследовано на трех метатермических озерах бассейна Верхней Волги в феврале–марте 1993 г. (Дзюбан и др., 1998). Так, в оз. **Сиверском** (4–5 марта) только у поверхности 0–1 м температура достигала 1.8°C, а в слое 6–18 м составляла уже 2.5–3.4°C. Дефицит кислорода (менее 3 мг/л) констатировался у самого дна. Общее количество бактерий у нижней кромки льда составляло 1.2–1.3 млн. кл./мл, в металимнии 1.6–2.2 млн. кл./мл. Таким образом, численность бактерий была выше нижней границы количества пищевого субстрата — 1–2 млн. кл./мл (Галковская и др., 1988).

Коловратки *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* (Müller, 1786), *Kellicottia*, *Asplanchna priodonta* (до 1–2 тыс. экз./м) встречались по всей толще воды до 16 м; лишь *Polyarthra dolichoptera* обнаружена только в слое до 8 м. Копеподиты *Cyclops kolensis* были сосредоточены в слое 16–18 м и достигали численности 200 тыс. экз./м³. Самки с яйцевыми мешками составляли 32–39.5% популяции, самцы 8–15.8%. Это свидетельствует о достаточном количестве пищевых объектов для циклопов в зимний период, хотя образование яиц в какой-то степени обеспечивается жировыми запасами в теле копеподитов циклопов, накопленными с осени. К сожалению, наблюдения за фитопланктоном не проводились, но по аналогии с озерами Беларуси, мы можем заключить, что в марте основной пищей в приледном скоплении коловраток является фитопланктон (Галковская и др., 1988). Подтверждением этому в оз. Сиверском служит скопление коловраток у нижней кромки льда. Так, их численность до 4–6 м составляла около 11–12 тыс. экз./м³, а в слое 14–16 м она была в 6 раз меньше.

В глубоководном оз. **Бородаевском**, исследованном авторами в тот же период (март 1993 г.), количество бактерий в металимнии было несколько большим — 3–4 млн. кл./мл, у нижней кромки льда их было — 1.8, а в придонном слое увеличивалось до 5–6 млн. кл./мл. Температура воды была значительно выше, по всей толще воды (2–13 м) поднималась от 2.1 до 5.8°C. Значительно хуже был кислородный режим; ниже 7 м прослеживались следы O₂ (1.1–0.8 мг/л). Ниже 9 м шло активное окисление метана и скопление метанооксиляющих бактерий. Коловратки (кроме *Kellicottia*) были малочисленны и располагались в верхних 6 м, тогда как более устойчивые к дефициту кислорода циклопы (*Cyclops kolensis* и *C. abyssorum* Sars, 1863) были многочисленны в слое 7–9 м, но избегали

нижних 11–13 м, где кислород полностью отсутствовал. Среди ветвистоусых встречено 3 вида дафний (в основном *Daphnia cristata* — до 5.2 тыс. экз./м³) и *Bosmina longirostris*. Дафнии обнаружены только в слое 4–9 м, где количество бактерий максимально и имеется запас кислорода 5–2.7 мг/л.

В оз. Выдогощ исследования велись несколько раньше, в феврале 1993 г. Это наиболее эвтрофированный, сильно заросший макрофитами водоем, где процессы метаногенеза идут наиболее активно среди изученных озер. Глубина озера 16 м; глубже 7 м кислород полностью отсутствовал, у нижней кромки льда его содержание составляло всего 3.6–2.6 мг/л. Окисление метана шло во всей толще воды, общее количество бактерий колебалось от 1.3 млн. кл./мл на 2–3 м глубины, до 4.8–5 млн. кл./мл на глубине 6–7 м.

Развитие зоопланктона было подавлено заморными явлениями, хотя бактериальной пищи было в избытке. Среди коловраток обнаружено 11 видов, встреченных в заметных количествах (до 4.8–12 тыс. экз./м²) только до глубины 4–5 м. Однако в этом водоеме встречена по всей толще воды крупная исключительно зимняя коловратка — *Conochiloides natans*. Популяция *Cyclops kolensis* была малочисленна — 0.4–0.8 тыс. экз./м³. Этот зимний, уникально устойчивый к дефициту кислорода вид, обитал в слое до 5 м при содержании кислорода 3.6–2 мг/л. Глубже 6 м отмечались лишь отмершие особи. *Daphnia cristata* обитала на глубине 4–5 м при содержании O₂ около 2 мг/л, но при богатой кормовой базе — бактерий (около 5 млн. кл./мл). Следует отметить, что плотные скопления *D. cristata* при низком содержании O₂ наблюдались и в оз. Глубоком.

Таким образом, не имея данных по уровню развития фитопланктона, рассматривая лишь обширные материалы по развитию только метаноокисляющих бактерий, можно полагать, что их роль в формировании зимнего зоопланктона достаточно велика.

Зимние зоопланктеры находятся под влиянием основных факторов существования: содержание кислорода и количество пищи. Температура воды во всех трех исследованных озерах достаточно высока для зимнего периода. Зоопланктон очень разнообразен, включает все три группы организмов: коловраток, веслоногих и ветвистоусых. Зоопланктеры в толще воды распределяются, реагируя на два важнейших фактора жизнедеятельности: устойчивости к дефициту кислорода и стремлению к оптимальным условиям питания. Коловратки *Conochiloides natans* и *Kellicottia* более устойчивы к дефициту кислорода. Они сосредоточены, особенно первый вид, вблизи максимально благоприятных условий питания — наибольшей численности бактерий. Остальные встреченные коловратки тяготели к верхним слоям воды. Циклопы предпочитают слои, обеспечивающие им оптимальные пищевые условия. Несколько необычным в оз. Выдогощ оказалось нахождение скопления *Daphnia cristata* при низком содержании кислорода. Однако, надо полагать, что наши знания о реакциях водных беспозвоночных на условия среды зимнего водоема далеко недостаточны. Рассматривая полученные материалы, можно только утверждать, что бактериальное питание для встреченных в зимних водоемах видов, несомненно, удовлетворяет их потребность, так как нет никаких оснований предполагать существование фитопланктона и его функционирование на тех глубинах, где регистрировались скопления размножающихся зоопланктеров.

Как уже рассматривалось, кислородный режим в зимнем водоеме может быть решающим фактором при функционировании подледного сообщества. В исследованных глубоких озерах, имеющих летом холодный гипolimнион, кислородный режим зимой более благоприятен. В результате развития микробиологических процессов (главным образом метаногенеза) наибольшего расцвета зимние сообщества достигают в металимнионе во второй половине подледного периода.

Малые озера Верхневолжья. В мелководных озерах Верхневолжья (Пено, Вселуг, Весецкий плес оз. Селигер) во вторую половину зимы наблюдается дефицит кислорода. При этом зимние сообщества беднеют.

В оз. Неро из всего состава зоопланктеров к марту остается только устойчивый к дефициту кислорода *Cyclops kolensis* (Ривьер и др., 1992 б; Ривьер, 2012). Учитывая наступление замора во вторую половину зимы, были проведены исследования планктона и среды через 2 месяца после замерзания водоема (18–21 января 1990 г.) на 7 станциях глубиной 1.4–3.7 м. Толщина льда в середине января составляла 40–54 см, температура от 1.3–3.6°C, (последняя величина зарегистрирована у дна станции с глубиной 3.7 м). Сразу под нижней кромкой льда содержание кислорода изменялось от 0.77 до 1.53 мг/л, у дна кислорода было менее 1 мг/л. Прозрачность воды была необычайно высокой — 200 см (летом она составляет около 40–50 см). Бактериопланктона в январе было достаточно для развития зоопланктеров, в среднем 2 млн. кл./мл; в летнее время — 6–9 млн. кл./мл (Лаптева, Монакова, 1976). В планктоне обнаружено 4 вида простейших (*Bicosoeca socialis* Skuja, 1956, *Strombidium*, *Vorticella* и *Tintinidium*). В зоопланктоне присутствовали летние формы коловраток — *Conochilus unicornis* Rousset, 1892, *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943; круглогодичные

виды: *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Filinia longiseta*, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832; зимние криофильные виды: *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia major*. Общая численность коловраток составляла 160 тыс. экз./м³. Зимние виды при 100% встречаемости имели и максимальную численность: *Keratella hiemalis* — 42.6 тыс. экз./м³ и *Polyarthra dolichoptera* — 7.1 тыс. экз./м³. Среди ракообразных обнаружены: *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785), *Bosmina longirostris* и *Cyclops kolensis*.

Таким образом, в случае мелководного, сильно заиленного, загрязненного озера содержание кислорода выступает решающим фактором при развитии подледного зоопланктонного сообщества.

Из исследований последних лет известно, что в оз. Неро произошла сукцессия фитопланктона: в нем в массовом количестве круглогодично размножаются синезеленые — несколько видов р. *Oscillatoria* (Сиделев, 2010). Наличие пищевого субстрата: высокая численность бактерий — более 2 млн. кл./мл — создает условия для размножения подо льдом обильного зоопланктона, который, однако, во вторую половину зимы отмирает (кроме *Cyclops kolensis*) в результате полного замора в водной толще (Ривьер, 2012).

Зоопланктон озер бассейна Средней Волги. Огромный материал по зимнему зоопланктону озер Средней Волги (район Казани ≈ 55°40' с.ш.) представлен А.Н. Салахутдиновым (2003). Им обследовано 75 озер; материал составил около 2000 проб, в которых обнаружено 193 вида планктонных животных. К чисто зимним видам автор относит 10 видов: *Polyarthra dolichoptera*, *Keratella hiemalis*, *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832), *N. squamula* (Müller, 1786), *Filinia major*, *Synchaeta verrucosa* Nipkov, 1961, *Eudiaptomus similis* (Baird, 1859), *Cyclops abyssorum*, *C. lacustris* Sars, 1863, *C. kolensis*. Остальные — основная масса списка, виды круглогодичные, либо случайные, сохраняющие жизнедеятельность в раннезимний период. Более всего относительное число видов зимой и летом разнятся в группе ветвистоусых (в 4 раза), менее всего в группе коловраток (менее чем в 3 раза).

Автор отмечает, что в большинстве глубоких (олиго-мезотрофных) озерах (гл. 18–35 м) наблюдается в течение года два максимума численности: зимой и летом. Так, в оз. Глубоком (гл. 18 м) зимой максимальная биомасса 3.1–1.5 г/м³. В оз. Яльчик (гл. 35 м) максимальная биомасса зимой 1.8–3.5 г/м, летом в среднем — 1.6 г/м³. В эвтрофных озерах (гл. 2–4 м), как правило, биомассы в подледный период значительно ниже, чем в летний.

В гиперэвтрофных озерах сразу после становления льда интенсивно развиваются коловратки: *Polyarthra vulgaris*, *Keratella cochlearis*, *K. hiemalis*; в декабре численность достигает 5.8 млн. экз./м³ и 3.7 г/м³. Однако уже в январе начинается дефицит кислорода и в феврале–марте встречаются лишь единичные экземпляры. Летом биомасса достигает 10 г/м³ за счет развития летних форм (*Asplanchna priodonta*, *Daphnia cucullata* G.O. Sars, 1862 и представителей летних циклопид: *Mesocyclops* и *Thermocyclops*).

Развитию зоопланктона в озерах **Челябинской области** посвящены обширные исследования Л.Л. Речкалова (2000), произведенные в конце 1990-х – начале 2000-х гг. Исследования велись на 27 минерализованных озерах на восточном склоне Южного Урала в Челябинской области, на широте ≈54–55° с.ш. Эти озера отличаются различной степенью минерализации: от пресной воды (от 0.5 до 1.0 г/л) до соленых озер с содержанием солей (в основном NaCl) от 4 до 23 г/л. В пресных озерах снижение содержания О₂ до нулевых значений происходило через 2 месяца после выпадения снега на лед. Разницы в содержании кислорода в пресных и соленых озерах не выявлено; замечено, что гипоксия наблюдается в более заиленных водоемах.

В озерах в подледный период обнаружено 37 видов зоопланктеров — состав значительно беднее, чем в сезон “вегетации”. Однако оказалось, что наиболее многочисленны подо льдом представители р. *Daphnia*. *Daphnia cristata* — присутствует только в пресных водоемах (0.21–0.57 г/л). Наиболее эвригалинна *D. longispina* (от 0.2 до 3.89 г/л). К минерализованным водоемам тяготеет *D. pulex* Leydig, 1860 (11.73–3.9 г/л). В пресных и солоноватых водоемах обитает *Bosmina longirostris*.

По мере падения содержания О₂ первыми исчезают ветвистоусые рачки и коловратки, затем веслоногие ракообразные. Доминирует (так же, как в наших водоемах) *Eudiaptomus graciloides*; при солёности до 11.5–22.4 г/л остаются два вида *Arctodiaptomus*. Среди р. *Cyclops* при минерализации (0.21–3.12 г/л) доминирует *C. kolensis* и *C. vicinus* Uljanin, 1875. Коловратки *Keratella quadrata*, *Kellicottia*, *Filinia longiseta*, *Asplanchna priodonta* и *Polyarthra vulgaris* — все переносят солёность до 11.72 г/л. Однако, все же, с увеличением солёности видовой состав и представленность зоопланктеров беднеют.

Подледное развитие зоопланктона, его интенсивность автору удалось связать только с кислородным режимом. С ноября по январь численность сообщества увеличивается, а затем снижается, если содержание О₂ падает ниже 1 мг/л.

У *Cyclops vicinus* формируется зимняя генерация; в феврале–марте происходит размножение, появляются науплии, а затем и копеподиты. К вскрытию водоема популяция частично отмирает. Обычное поведение и динамику проявляет “летний” вид — *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), который в течение зимы появляется в виде копеподитов в толще воды еще до вскрытия водоема. В конце февраля–марте численность *M. leuckarti* увеличивается. Однако половозрелых особей подо льдом не обнаружено. Увеличение численности, видимо, идет за счет активизации покоящихся копеподитов.

Л.Л. Речкалов (2000) предпринял попытку сравнения биомассы летнего и зимнего зоопланктона. Оказалось, что зимняя биомасса составляет 15–60% от таковой в период вегетации. Максимальные значения зимней биомассы составляли 40–120% среднелетней. Разница между зимней и летней средними биомассами уменьшается в эвтрофных водоемах в результате интенсивного поступления аллохтонного органического вещества в озеро или увеличения его зарастания макрофитами. В наиболее эвтрофных водоемах в феврале–марте биомассы снижаются в результате дефицита кислорода (Речкалов, 1992, 1994, 2000).

Таким образом, кислородный режим сильнее, чем минерализация, воздействует на развитие зимнего зоопланктона.

Подледный планктон оз. Байкал и забайкальских озер. Как уже упоминалось, рассмотренные водоемы в Средней полосе Европейской части находятся на 58–60° с.ш., тогда как южный регион Байкала и изученные небольшие забайкальские горные озера располагаются на широте 52–55°.

В Южном Байкале в подледный период в массе развиваются золотистые водоросли; их биомасса достигает 2–8 г/м³. Особенно обильны динофитовые (р. *Gymnodinium* до 100–300 г/м³); интенсивно в подледный период функционируют в прибрежье диатомовые (*Aulacoseira*, *Nitzschia*, *Stephanodiscus*). Биомасса в прибрежье может быть до 8–12 раз выше, чем в пелагиали. Летом в прибрежье Среднего и Северного Байкала, где наиболее высокие температуры, развиваются совсем иные виды синезеленых (до 3–6 г/м³).

Небольшие забайкальские озера имеют ледовый период около 180–270 дней, толщину льда 150–220 см, а снега — всего до 30 см. Озера изучались круглогодично (Бондаренко, 2009). Летние температуры в них не превышают 23°C; в среднем колеблются летом в пределах 14–17°C. Из 75 небольших горных озер фитопланктон изучен в 7 озерах. Автор выделяет 2 комплекса: летний и зимний. Летний представлен в основном синезелеными водорослями, развитие которых определяется температурой воды. Это в основном виды р. *Anabaena* (4 вида) и *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenkin. Они вызывают цветение воды, достигая биомассы 0.7 г/л. Зимой подо льдом синезеленые представлены видами р. *Oscillatoria*, развитие которых связано с наличием в воде растворенного органического вещества. Диатомовые водоросли встречаются в озерах круглогодично. Среди них доминировали *Cyclotella* (до 500 тыс. кл./л) и *Aulacoseira* (до 10 тыс. кл./л). Интенсивное развитие диатомовых р. *Aulacoseira* (до 450 тыс. кл./л) отмечено только в подледном планктоне оз. Байкал (Бондаренко, 2009). Автор особенно отмечает наличие “зимнего максимума” в развитии фитопланктона. Максимальное развитие фитопланктона в прибрежье оз. Байкал наблюдается во второй половине марта, в те годы, когда лед был мало заснежен; при высоком снежном покрове зимний максимум смещается на апрель, когда тонкий снежный покров тает.

Развитие водорослей в подледный период рассматривается исследователями как самостоятельный в круглогодичном цикле вегетации фитопланктона. Наиболее интенсивно водоросли (р. *Aulacoseira*) развиваются под гладким прозрачным льдом, т.к. свет является основным лимитирующим фактором их развития. Уже в феврале–марте в слое воды, прилегающем к нижней поверхности льда, наблюдается максимальное количество *A. baicalensis* (K.Meyer) Sim. (Оболкина и др., 2000). Развитие подледного, зимнего фитопланктона в прибрежной зоне оз. Байкал достаточно интенсивно, чтобы отметить зимний период как период активной его вегетации. Так, в прибрежье в 2001–2007 гг. в подледном слое (0–3 м) в марте–апреле биомассы водорослей достигали 0.2–5.8 г/м³ (Бондаренко, 2009).

Таким образом, вегетационный период в оз. Байкал и прибрежных озерах начинается задолго до вскрытия водоемов. Интенсивность развития водорослей связана с толщиной снежного покрова на льду, высокой степенью проникновения солнечной радиации под лед. Авторы выделяют этот период вегетации как “самостоятельный зимний период”.

Подледный зоопланктон наиболее детально и подробно изучен в самом оз. Байкал. Показано, что в апреле при температуре 0.3–0.5°C в прибрежной зоне (гл. 1.6–5 м) в верхнем 2-метровом слое доминируют виды р. *Synchaeta* до 80 экз./л, здесь же в массе развивались динофитовые водоросли. На станциях глубиной 5–50 м в придонном слое воды температура достигает 3°C (вследствие опускания более прогретой тяжелой воды в нижние слои). В слое 5–50 м при средней температуре 1.1–1.2°C с доминированием в альгоценозе диатомовых водорослей, наиболее часто встречаются коловратки

р. *Notholca* (2–5 экз./л). Над глубинами 100 м численность водорослей и коловраток значительно снижается. Здесь встречаются единичные круглогодичные виды Rotifera, дающие вспышку численности в летне-осенний период. Определяющими моментами в подледном развитии коловраток в прибрежной зоне является обилие водорослей и температура воды — факторы, которые в первую очередь зависят от солнечной радиации (Лазарев и др., 2005).

Подробные круглогодичные исследования в 2001–2003 гг. коловраток производились в небольшом озере, возникшем из залива оз. Байкал, находящемся на северо-западном побережье на территории Байкало-Ленского заповедника (Шевелева, Шабурова, 2005). Озеро небольшое ($S = 4$ га), мелководное; максимальная глубина — 3.2 м. Максимальная температура летом достигала 23°C , в январе–марте–октябре опускалась до $0.5\text{--}0.3^{\circ}\text{C}$. Всего в озере встречено 23 вида коловраток. В подледный период (январь 2003 г.) 100% численности составлял *Brachionus angularis* Gosse, 1851. В марте 2000 г. 85% образовала *Synchaeta stylata* Wierzejski, 1893. В течение всего января 2004 г. зоопланктон был разнообразен; 46% численности составляла *Philodina* sp., 23% — *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832. В конце января 2003 г. и в ноябре 2004 г. в озере встречался исключительно *Brachionus angularis*. В самое теплое время в планктоне доминировала *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, а с охлаждением воды ее замещал *Brachionus angularis*.

Динамика коловраток в этом озере имеет совершенно особые черты: более холодолюбивые *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Synchaeta stylata* в годы исследований развивались летом, а относительно теплолюбивые — *Brachionus angularis*, *Philodina* sp., *Euchlanis dilatata* — в подледный период (Шевелева, Шабурова, 2005). Авторы связывают такую необычную динамику с особенностями озера: гибелью рыбы, вызванной заморными явлениями в подледный период. Это служит источником большого количества органического вещества, что повлекло подледное цветение воды — “пятно — массового развития” синезеленых и динофитовых водорослей, в которых (благодаря обилию пищевого субстрата) способны жить несвойственные подледному периоду виды.

Таким образом, в данном случае поступление большого количества органического вещества и “цветение” водорослей оказались более сильнодействующим фактором, чем дефицит кислорода и низкая температура воды (Шевелева, Шабурова, 2005).

Прослеженное явление происходило в несколько этапов. Озеро имело обычную сезонную смену общества коловраток, характерных для прудов и малых водоемов. В 2000 г. благодаря низкому уровню произошла массовая гибель рыбы подо льдом и в первые годы — 2001–2002 гг. — состав коловраток сократился в 2 раза (Шевелева, Шабурова, 2005). В 2003–2004 гг. благодаря биогенной нагрузке, проявились процессы эвтрофирования, что вызвало бурное цветение водорослей: *Anabaena flos-aquae* (Lyngbye) Brébisson, *Microcystis aeruginosa* (Kützinger) Kützinger, динофитовых и развитие зимой несвойственных подледному периоду коловраток. Данное наблюдение показывает, что наиболее жизненно важным фактором для коловраток выступило наличие обильной фито-бактериальной пищи, а не кислородный режим и температура.

Считается, что мелкоклеточные формы фитопланктона более употребляются фильтраторами, чем крупноклеточные, например, колонии синезеленых. Так, среди коловраток-фитофагов только 3 вида р. *Brachionus* потребляют синезеленые (Монаков, 1998). Колониальные синезеленые усваиваются ветвистоусыми-фильтраторами только после их бактериального разложения (Мануйлова, 1958). Показано, что фитопланктон оз. Байкал весь может рассматриваться как “кормовой” (размер клеток не более 60 мкм) благодаря именно относительно малым размерам клеток (Кожова и др., 1980). Однако развитие зоопланктона в водоемах разного трофического уровня не напрямую связано с величинами биомассы водорослей. Так, наибольшие биомассы фитопланктона в оз. Байкал отмечаются подо льдом, в марте–апреле $\approx 200\text{--}400$ мг/м³; в этот период биомассы зоопланктона $\approx 30\text{--}50$ мг/м³. Иное соотношение в период массового развития зоопланктона — летом (июнь–август), когда его биомасса достигает $\approx 100\text{--}300$ мг/м³, при этом биомасса фитопланктона составляет всего 15–33 мг/м³. Видимо, он в значительной степени выедается зоопланктерами.

В ледовый период в оз. Байкал при максимальных концентрациях биогенных элементов раз в 3–4 года наблюдаются вспышки развития именно крупных форм диатомовых и динофитовых водорослей, которые, по всей вероятности, менее пригодны как “кормовой” фитопланктон для зимних зоопланктеров (Бондаренко, 2009). В более трофном оз. Хубсугул подо льдом в феврале–апреле биомасса фитопланктона $\approx 110\text{--}170$ мг/м³, а летом — в июле–августе — $110\text{--}200$ мг/м³. Таким образом, в мезотрофном оз. Хубсугул зимой пищевые потребности зоопланктона удовлетворяются в большей степени, и биомассы его выше за счет значительного разнообразия мелкоклеточного (“кормового”) фитопланктона (Кожова и др., 1980). Эта же мысль высказывается многими авторами (Монаков,

1998). Считается, что в эвтрофных водоемах набор пищевых частиц разного размера может быть значительно богаче, чем в мезо-и олиготрофных озерах.

Таким образом, высокий уровень развития фитопланктона в подледный период, его более интенсивная “вегетация”, чем в период открытой воды, в регионах со слабым развитием снежного покрова не обязательно влечет за собой размножение многочисленного зоопланктона. Поэтому расчеты продукции зоопланктона, исходя из кормового ресурса — фито-бактериопланктона, далеко не всегда может дать достоверные результаты.

Бактерио- и фитопланктон, как пищевой субстрат зоопланктона в подледный период.

Бактерии наряду с фитопланктоном — основная пища фильтраторов. Чем тоньше устроен их пищеводобывающий аппарат, тем большее значение в их питании имеет бактериопланктон. В зимних условиях количество микроорганизмов (в Рыбинском водохранилище) в среднем около 1.06 млн. кл./мл, т.е. всего в 1.5–2 раза меньше, чем за вегетационный период. Максимальное их количество приурочено к самым придонным слоям. Их развитие у дна стимулируется поступлением органического вещества из илов и более высокой температурой (в среднем 1.0–2.0°C, максимально — 4.0–4.5°C). Гетеротрофная ассимиляция CO₂ с декабря до середины марта колебалась в пределах 0.1–0.15 мкгС/(л·сут.). В последней же декаде марта – начале апреля она возрастала в 5 раз и достигала 0.6 мкгС/(л·сут.) (Романенко, 1985). Таким образом, в этот короткий период наблюдаемая ассимиляция CO₂ подо льдом усиливается за счет начала фотосинтеза. В среднем гетеротрофная ассимиляция CO₂ за весь подледный период составляет около 10% от деструкции летом. Как известно, интенсивность фотосинтеза более всего зависит от радиации, а в водоемах еще и от их прозрачности. При всех наблюдениях (при прозрачности 1–1.5 м) наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдалась на глубине 0.25 м, на 2 м процесс почти останавливался. В зависимости от прозрачности воды он может изменяться от десятых долей метра до десятков метров.

В настоящее время доказано многими исследованиями, что автотрофные организмы (фитопланктон) в качестве единственного источника углерода используют углекислоту (CO₂), а гетеротрофные (водные беспозвоночные) — только органические соединения. Уже в конце 50-х годов прошлого века было установлено, что автотрофные организмы — зеленые растения, могут ассимилировать многие органические соединения (Романенко, 1985). Это наблюдается в зимнее время в небольших Забайкальских озерах. Так, для этих озер характерен интенсивный период развития зимой и в начале весны криптофитовых (*Rhodomonas*, *Cryptomonas*) и золотистых водорослей (*Chrysococcus* и *Dinobryon*) до 1 млн. кл./л. Они способны развиваться и при наличии 15–30 см слоя снега и 2-х метровом слое льда. Основная причина их “цветения” — достаточное количество низкомолекулярной органической пищи (Бондаренко, 2009; Bondarenko et al., 2002).

Уровень развития планктонных водорослей во всех прибайкальских озерах был круглогодично высок. Средняя биомасса для подледного периода 7.6 ± 0.4 мг/л, в период открытой воды — 305 ± 62 мг/л. Зимой основными стимулирующими факторами для вегетации водорослей было повышенное содержание легкорастворимой органики, образующейся при разложении прибрежных макрофитов и летних форм синезеленых водорослей. Доминировали виды водорослей: *Euglena acus* Ehrenberg, *Trachelomonas volvocina* Ehrenberg, криптофитовые и золотистые. Зимнее развитие водорослей в этих озерах объясняется их мелководностью и хорошей прогреваемостью летом — до 22–23°C, что определяет в них условия летнего “цветения” синезеленых.

В прибрежной, открытой зоне самого оз. Байкал начало подледной вегетации зарегистрировано в феврале – начале марта. Когда лед мало заснежен, пик отмечался во второй половине марта, а при высоком снеговом покрове максимум смещался на апрель. Наибольшие биомассы в 2002 г. — до 6 г/м³, наименьшие в 2004–2005 гг.

Пищевые взаимосвязи внутри планктоценозов. Как отмечалось выше, между бактериями и водорослями имеется тесная взаимосвязь, которая долгое время не учитывалась, поскольку изучение микрофлоры производилось на искусственных богатых питательными веществами средах. Однако озерные и почти все водные микроорганизмы способны развиваться в среде, где количество усвояемой ими органики может быть не выше 10 мг/л (Горленко и др., 1977). Именно автохтонная водная микрофлора, не растущая на стандартных средах, преобладает в естественных водоемах. Как известно, показатели развития водных микроорганизмов, наравне с данными о фитопланктоне, послужили основой для определения трофического статуса озер. Автотрофные микроорганизмы строят свое тело за счет углерода углекислоты; для развития гетеротрофов требуется готовое органическое вещество; третья группа микроорганизмов способна переходить от автотрофного питания к гетеротрофному.

Как и для всех наземных и водных организмов одним из важнейших жизненных факторов является кислород. Микроорганизмы имеют несколько экологических ниш: поверхностная пленка (куда

попадают частицы из воздуха), затем зона фотосинтеза, определяющаяся оптимальной освещенностью. Наиболее важная для зоопланктона третья ниша — зона термоклина, где замедляют свое оседание детритные частицы — отмершие фито- и зоопланктон, дающие пищу бактериям. Иловые отложения — четвертая зона, отличающаяся максимальной численностью бактерий, пониженным содержанием кислорода или его отсутствием. Эта зона, однако, оказывается очень важной для жизнедеятельности зимних планктонных сообществ. Образующийся в илах метан, окисляется метанооксиляющими бактериями, служащими пищевым субстратом простейшим и зоопланктерам — ракообразным тонким фильтраторам.

Другим источником питания бактерий, несомненно, менее значимым, является органическое вещество, образующееся в процессе фотосинтеза. Это органическое вещество не только накапливается фитопланктоном внутри клетки, но и частично выделяется в окружающую среду и потребляется бактериями.

Водоросли, как показано на озерах Забайкалья, в зимних условиях развиваются в значительных количествах, усваивая органическое вещество. Таким образом, между водорослями и бактериями может существовать конкуренция за растворенное органическое вещество (Горленко и др., 1977). Видимо, для зимних зоопланктеров это не имеет существенного и жизненно необходимого значения, но сказывается на развитии отдельных видов в тех или иных условиях. Судя по наблюдениям на оз. Северном (Шабурова, Шабуров, 2001), не температура, не кислородный режим, а именно количество бактериальной пищи, возникшей на второй год после заморных явлений благодаря “цветению” синезеленых, послужило причиной массового развития тонких фильтраторов-бактериофагов — коловраток р. *Brachionus*.

Наблюдения одновременного интенсивного развития в весеннее время подо льдом фито-, бактерио- и зоопланктона нам неизвестны, кроме исследований зимой 1982 г. на расчищенной от снега площадке (Ривьер, 1986). 3–4 марта 1982 г. была освобождена от снега площадка размером 100 м², толщина истинного льда была 57 см. Среди коловраток обнаружены *Synchaeta oblonga* Ehrenberg, 1831, *Keratella hiemalis* и *K. quadrata*. Наблюдалось определенное сосредоточение коловраток у поверхности в 13, 15 и 16 часов и уход их на 2–4 м в 23 часа. Глубже 4 м коловратки исчезали. Не определялись ни бактерии, ни фитопланктон, а только взвешенное вещество. Оно оказалось максимальным в зоне скопления коловраток, и на фильтре имело зеленоватый оттенок. В 1985 г. количество взвешенного вещества наблюдалось в течение последних чисел марта перед разрушением льда. 28 февраля поверхностный максимум взвеси отмечался на глубине 4 м, где и располагался зоопланктон. 25, 26 и 28 марта зоопланктон поднялся к поверхности (0.5–1 м), здесь же отмечено и максимальное количество взвеси, имеющей на фильтрах определенный зеленый цвет (Ривьер, 1986).

Наибольшую пищевую ценность для зимних сообществ в водоемах Средней Волги в течение всего подледного периода имеет процесс окисления метана. Распределение метана в водной толще разнотипных водоемов различно. В высокотрофных стратифицированных озерах метан мощным куполом поднимается до металимниона, а в мезотрофных концентрируется у дна. Прямой зависимости образования метана от температуры не прослежено (Дзюбан, 2007). Чем богаче органикой грунты озер, тем интенсивнее в них процессы метаногенеза. В илах профундали роль метаногенеза может достигать 76% от суммарной деструкции органического вещества. Причем процессы разрушения органического вещества и образование метана в донных отложениях наиболее интенсивно идут в подледный период. При этом образование метана может достигать 90% от общей деструкции.

В мелководных озерах с малой зарастаемостью и песчанистыми грунтами доля аэробной деструкции превышает анаэробную даже в подледный период. С ростом продуктивности водоема доля аэробной деструкции в общей доле распада вещества уменьшается, а метаногенез возрастает, достигая 30–40%.

Сезонная динамика циклов образования и окисления метана хорошо изучена на оз. Плещеево и Рыбинском водохранилище (Дзюбан, 2007). Образование метана в оз. Плещеево наиболее интенсивно идет во вторую половину лета и осенью, когда в массовом количестве на дно опускается водная растительность. Интенсивность образования метана в грунтах зависит от толщины анаэробного илового слоя. В дальнейшем образующийся метан из различных отложений поступает в водную толщу. Скорость этого потока в летне-осенний период варьирует от 1 до 310 мл СН₄/(м² сут). В подледный период с прекращением фотосинтеза фитопланктона в функционировании водных экосистем происходит изменение продукционных потоков — возрастание роли иловых сообществ по сравнению с водными (Дзюбан, 1980, 1989).

Как известно, среди массы бактериального населения выделяются относящиеся к массовым функциональным группам: аэробные и анаэробные бактерии, имеющие наибольшую геохимическую

значимость (Горленко и др., 1977). К аэробным сапрофитным бактериям относятся микроорганизмы, разрушающие легкоусвояемые белковые и углеводные соединения. К аэробным бактериям относятся также метаноокисляющие микроорганизмы (Родина, 1950; Кузнецов и др., 1985; Дзюбан, 2003).

Образование метана зависит от физико-химических условий в грунтах. Окисление образовавшегося метана начинается уже бентосными метаноокисляющими бактериями при поступлении к поверхности ила O_2 .

Окисление метана подо льдом в разной степени фиксируется в начале зимы в донных отложениях. По мере истощения O_2 и отсутствии поступления его из атмосферы, процесс окисления перемещается от дна в придонные слои воды, а затем в ее толщу. Образуется слой метаноокисляющих бактерий сначала вблизи дна, а затем он поднимается все выше в толщу воды. По мере размножения метаноокисляющих бактерий начинают развиваться многочисленные организмы, начиная от сапрофитных бактерий, цианобактерий (*Oscillatoria*), затем простейших — потребителей бактерий (зимних жгутиконосцев — *Sphaeroeca*). Среди коловраток появляются крупные зимние виды *Conochiloides*, *Synchaeta verrucosa*. Затем начинают размножаться целые группы: криофильные коловратки — *Keratella hiemalis*, *Polyarthra dolychoptera*, многочисленные виды р. *Notholca* и др. Образуется разнообразное, относительно богатое зимнее сообщество, в которое входят также дафнии, циклопы, диапомусы (Ривьер, 2012). Подобные сообщества фиксировались нами в стратифицированных озерах, максимальное развитие они получают во вторую половину подледного периода. Наиболее многочисленны и разнообразны эти сообщества в подледные периоды, которым предшествовали короткие сроки ледообразования, позволяющие сохранять придонные температуры в пределах 2–4°C.

Пищевой субстрат беспозвоночных-фильтраторов толщи воды складывается из органического вещества, образуемого фитопланктоном, микрофлорой и детрита. Хищные формы питаются мирными фильтраторами. Как мирные, так и хищные зоопланктеры проявляют большую пластичность в питании, зависящую от сезона, возрастной разнокачественности стадий развития и экологической специфичности вида. Большинство беспозвоночных-фильтраторов обладает широким пищевым диапазоном. Коловратки — самая разнообразная по способу питания группа водных беспозвоночных. Они потребляют бактерий, триптон и фитопланктон, причем у многих отсутствует узкая пищевая специализация (например, сем. Brachionidae). К зоофагам (среди зимних форм) относятся все представители сем. Asplanchnidae, использующие в пищу простейших, коловраток и молодь копепод (Монаков, 1998; Ривьер, 2012). Среди мирных и хищных коловраток большинство видов все же отдают предпочтение пищевым объектам определенного вида и размера. К микрофагам относят представителей родов *Keratella*, *Kellicottia* и *Polyarthra*, встречающихся именно в зимних водоемах (Ривьер, 2012). Они потребляют пищевые частицы размером 0.3–0.4 мкм. Относительно крупный подледный фитофаг *Conochiloides natans* из 7 потребляемых различными коловратками-фитофагами водорослей, питается только хризомонадами и диатомеями (Монаков, 1998). Среди хищных форм в подледный период *Asplanchna priodonta* наблюдалась в оз. Плещеево и в Рыбинском водохранилище во время таяния льда. В оз. Плещеево зимой в желудках аспланхн были обнаружены *Keratella hiemalis*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolychoptera*, *Conochiloides natans*. *Asplanchna* в оз. Плещеево расселяется по всей толще воды в количестве 0.2–2.2 тыс. экз./м³, а на горизонте 21 м численность вида — 15.0 тыс. экз./м³. *Conochiloides natans* в Рыбинском водохранилище встречался ежегодно на затопленном русле р. Мологи, но численность его резко изменялась: она была максимальной в марте–апреле и колебалась на горизонте 8–10 м от 0.8 тыс. экз./м³ (1981 г.) до 30 тыс. экз./м³ (1979 г.) и 56 тыс. экз./м³ (1980 г.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Термины “vegetation” — растительность и “vegetative” — вегетативный относятся исключительно к организмам растительного происхождения суши умеренной зоны. Этот же термин (“вегетативный период”) обычно применяется для водоемов и понимается как время функционирования биоты водного объекта в летний — безледный — период. Естественно, что это понятие относится лишь к умеренной зоне, где зимой на суше температуры ниже 0°C, происходит образование снежного покрова, промерзание верхних слоев почвы. Растения переходят в нефункционирующее состояние — образуют семена, оставляют луковицы и корневища в почве и т.д.

Однако среда водоемов по очень многим параметрам зимой значительно отличается от условий на суше. Экологические условия водоема, покрытого льдом, несравненно благоприятнее для жизни организмов, чем зимняя среда суши. В водоеме температура не ниже 0°C и доходит до 4–5°C, атмосферное воздействие отсутствует, возрастает прозрачность, замедляется теплообмен, возрастает способность организмов перемещаться в стабильной среде, усиливаются многие микробиологические процессы. Удлиняются жизненные циклы многих зоопланктеров, исключается их гибель под воздействием штормовых перемешиваний, особенно в прибрежной зоне и неглубоких водоемах. Неблаго-

приятные факторы зимней среды — это снижение инсоляции (в покрытых снегом водоемах), дефицит кислорода в придонных слоях вследствие эвтрофирования и загрязнения, образования углекислого газа, метана и т.д.

Функционирование фитопланктона в подледный период связано только с толщиной снежного покрова, от которой зависит степень инсоляции. Исследований зимнего функционирования планктонных водорослей в Европейской части Средней полосы почти не проводилось. Круглогодичных наблюдений до сих пор нет. Имеются только единичные сборы зимнего фитопланктона в озерах Глубоком, Плещеево, Неро, а также Рыбинском водохранилище.

Значительно более подробные зимние наблюдения за фитопланктоном имеются по многочисленным забайкальским озерам разной морфометрии и прибрежной зоне оз. Байкал. Этими исследованиями доказано, что фитопланктон подо льдом активно развивается и образует “зимние максимумы” особенно в малоснежные, солнечные зимние периоды. В результате этих исследований показано, что развитие водорослей подо льдом зависит от интенсивности инсоляции и наличия питательного субстрата — растворенной органики. В “подледный” комплекс входят синезеленые, диатомовые, криптофитовые, эвгленовые и золотистые водоросли. Для забайкальских озер отмечено три максимума развития фитопланктона: осенний, весенний и зимний.

Учитывая незначительную вегетацию фитопланктона в изученных озерах Верхней и Средней Волги, мы постарались рассмотреть пищевые условия многочисленного зимнего зоопланктона в этих водоемах. Эти условия создаются интенсивно функционирующими микроорганизмами, а также Cyanophyta, способными к гетеротрофному питанию (в частности, р. *Oscillatoria*) и фитопланктоном в короткие периоды осеннего и весеннего подледного периода при тонком снежном покрове.

Процесс образования и окисления метана происходит в разной степени практически во всех водоемах благодаря наличию в донных отложениях органических веществ. На верхней границе зоны окисления развиваются метаноокисляющие бактерии и образуется сложный биоценоз: бактерии, гетеротрофные синезеленые, простейшие, коловратки, скопление ракообразных. По мере снижения содержания O_2 в процессе окисления и поглощения кислорода сообществом беспозвоночных, весь биоценоз постепенно перемещается в верхние слои толщи воды. Такие процессы были подробно прослежены на Рыбинском водохранилище, в озерах — Бородаевском, Сиверском, Выдогощ. Отмечено массовое размножение *Oscillatoria* в области окисления зимой в оз. Плещеево, интенсивное размножение во всей толще воды в оз. Неро (Сиделев, 2010).

В понятие “вегетационный период” обычно включают и функционирование зоопланктона. Однако в зимних водоемах встречены почти все обычные виды коловраток. Даже летние теплолюбивые формы р. *Brachionus* были обнаружены зимой в озерах Неро и Сиверское при наличии бактериальной пищи и благоприятном содержании кислорода. Среди планктонных ракообразных наиболее представлены р. *Diaptomus* и р. *Cyclops*. В изученных нами водоемах обнаружены веслоногие *Limnocalanus macrurus* Sars, 1863, *Eudiaptomus graciloides*, *Cyclops kolensis*, *C. abyssorum*; среди ветвистоусых представители р. *Daphnia*: *D. cristata*, *D. longispina*, *D. longiremis* Sars, 1862, *D. galeata* Sars, 1864. В Среднеуральских озерах зимой присутствует *D. magna* Straus, 1820. Из р. *Bosmina* обычна почти во всех водоемах эврибионтная *B. longirostris*. Естественно, не встречены теплолюбивые летние ракообразные — представители сем. Polyphemoidea, р. *Diaphanosoma*, *Limnosida*, а также *Daphnia cucullata* и некоторые другие.

Но наиболее представлены в зимних водоемах коловратки: представители родов *Keratella*, *Filinia*, *Polyarthra*, *Synchaeta*, *Asplanchna*, *Brachionus* и др., а также многочисленные представители исключительно зимних *Notholca* и *Conochiloides natans*. Не встречены в подледных условиях представители родов *Conochilus*, *Hexarthra* и некоторые другие. Представители р. *Notholca* наиболее разнообразны в Байкале и забайкальских озерах. В водоемах Верхней Волги виды *Notholca* более многочисленны в стратифицированных озерах.

Криофильный планктонный комплекс естественно более разнообразен в видовом отношении и многочисленнее в гипотермических (стратифицированных) озерах. В озерах Верхней Волги (например, Бородаевское и Сиверское) зимний комплекс летом населяет холодный гиполимнион, а зимой заселяет всю толщу воды. В крупных озерах Северо-Запада (Онеге и Ладоге), где холодный гиполимнион занимает большую часть толщи воды, он значительно преобладает количественно над летним теплолюбивым зоопланктоном.

Таким образом, рассмотрение “вегетационного периода” только как безледного времени, когда водоем открыт внешней среде, далеко не соответствует действительному состоянию планктонной подсистемы. Она функционирует частично, посредством создания первичной продукции — фотосин-

тезу и образованию богатого бактериопланктона. Существует целый криофильный комплекс фито-зоопланктона, характерный только для подледного периода функционирования водоема.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бондаренко Н.А. Фитопланктон горных озёр Восточной Сибири // Известия Самарского научного центра РАН. 2006. Т. 8. № 1. С. 176–190. Bondarenko N.A. Fitoplankton gornyh ozer Vostochnoi Sibiri // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN [The phytoplankton of East Siberian lakes]. 2006. T. 8. № 1. S. 176–190.
- Бондаренко Н.А. Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озёрах горных областей Восточной Сибири. Автореф. докт. дисс. Борок, 2009. 45 с. Bondarenko N.A. Ekologiya i taksonomicheskoe raznoobrazie planktonnykh vodoroslei v ozerakh gornyh oblastei Vostochnoi Sibiri. Avtoref. dokt. diss. [Ecology and taxonomic diversity of planktic algae in the lakes of the East Siberian mountainous regions] Borok. 2009. 45 s.
- Галковская Г.А., Митянина И.Ф., Голвчиц В.А. Эколого-биологические основы массового культивирования коловраток. Минск: «Наука и техника», 1988. 139 с. Galkovskaya G.A., Mityanina I.F., Golvchits V.A. Ekologo-biologicheskie osnovy massovogo kul'tivirovaniya kolovratok. [Ecological-biological bases of mass cultivation of rotifers] Minsk: "Nauka i tehnika", 1988. 139 s.
- Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977. 289 с. Gorlenko V.M., Dubinina G.A., Kuznetsov S.I. Ekologiya vodnykh mikroorganizmov. [The ecology of aquatic microorganisms] M., 1977. 289 s.
- Грезе Б., Румянцев А. О зимней микрофауне и микрофлоре Глубокого озера и других водоемов окрестностей г. Москвы // Тр. Гидробиол. Ст. на Глубоком озере. М., 1910. Т. 3. С. 148–171. Greze B., Rumyantsev A. O zimnei mikrofaune i mikroflоре Glubokogo ozero i drugih vodoemov okrestnostei g. Moskvy [On the winter microfauna and microflora of the Lake Glubokoye and other waterbodies of the Moscow City vicinities] // Tr. Hidrobiol. St. na Glubokom ozere. M., 1910. T. 3. S. 148–171.
- Дзюбан А. Н. Микрофлора илов Рыбинского водохранилища и ее активность в зимний период // Биология внутренних вод: Информ. бюлл. Л., 1980. № 45. С. 8–12. Dzyuban N.A. Mikroflora ilov Rybinskogo vodohranilisha i ee aktivnost' v zimnii period [The microflora of the Rybinsk Reservoir silts and its activity during winter time] // Biologiya vnutrennih vod: Inform. byull. L., 1980. № 45. S. 8–12.
- Дзюбан А.Н. Микрофлора. Особенности продукционного и деструкционного процессов // Экосистема озера Плесеево. Л.: «Наука», 1989. С. 129–155; 213–216. Dzyuban A.N. Mikroflora. Osobennosti produktsionnogo i destrukttsionnogo protsessov [Specific features of the production and destruction processes] // Ekosistema ozero Plescheevo. L.: "Nauka", 1989. S. 129–155; 213–216.
- Дзюбан Н.А. Роль процессов цикла метана в круговороте органического вещества в озерах разного типа // Водные ресурсы. 2003. Т. 30. № 4. С. 452–460. Dzyuban N.A. Rol' protsessov tsikla metana v krugovorote organicheskogo veschestva v ozerakh raznogo tipa [The role of the processes of methane cycle in the cycling of organic matter in the various types of lakes] // Vodnye resursy. 2003. T. 30. № 4. S. 452–460.
- Дзюбан Н.А. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Автореф. докт. дисс. 2007. Санкт-Петербург. 42 с. Dzyuban N.A. Destruktsiya organicheskogo veschestva i tsikl metana v donnykh otlozheniyah vnutrennih vodoemov. Avtoref. dokt. diss. [The destruction of organic matter and methane cycle in the bottom sediments of inland waters] Sankt-Peterburg, 2007. 42 s.
- Дзюбан А.Н., Георгиев А.Н., Крылов А.В., Кузнецова И.А. Бактериопланктон и зоопланктон озёр в подледный период // Биол. внутр. вод. № 2. 1998. С. 44–51. Dzyuban A.N., Georgiev A.N., Krylov A.V., Kuznetsova I.A. Bakterioplankton i zooplankton ozer v podlednyi period [The bacterioplankton and zooplankton of the lakes during the ice-cover period] // Biol. vnutr. vod. 1998. № 2. S. 44–51.
- Жданова С.М., Лазарева В.И. Видовой состав и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокого в июле 2008 года // Гидробиологическая станция на Глубоком озере: Тр. Т.10. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. С. 51–66. Zhdanova S.M., Lazareva V.I. Vidovoi sostav i prostranstvennoe raspredelenie zooplanktona ozero Glubokogo v iyule 2008 goda [Species composition and spatial distribution of Lake Glubokoye zooplankton in July 2008] //Gidrobiologicheskaya stantsiya na Glubokom ozere: Trudy.T. 10. M.: Tovarischestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2009. S. 51–66.
- Кожова О.М., Загоренко Г.Ф., Помазкова Г.И., Бошарова Н.И. Сопоставление биомассы фито- и зоопланктона в Байкале, Хубсугуле и Братском водохранилище // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Зоологический институт АН СССР. Л., 1980. С. 10–18. Kozhova O.M., Zagorenko G.F., Pomazkova G.I., Bosharova N.I. Sopostavlenie biomassy fito- i zooplanktona v Baikale, Hubsugule i Bratskom vodohranilische [The comparison of the phytoplankton and zooplankton biomasses in the lakes Baikal, Hovsgol and in the Bratskoye Reservoir] // Troficheskie svyazi presnovodnykh bespozvonochnykh. Zoologicheskii institut AN SSSR. L., 1980. S. 10–18.
- Коровчинский Н.М. Наблюдения за пелагическим рачковым зоопланктоном озера Глубокого в 1991–1993 гг. // Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. Т. 7. М., 1997. С. 9–23. Korovchinskii N.M. Nablyudeniya za pelagicheskim rachkovym zooplanktonom ozero Glubokogo v 1991–1993 gg. [The observations on the pelagic zooplankton in Lake Glubokoye in 1991 -- 1993] // Trudy Hidrobiol. Stantsii na Glubokom ozere. T. 7. M., 1997. S. 9–23.
- Коровчинский Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Ctenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 410 с. Korovchinskii N.M. Vetvistousye rakoobraznye otryada Ctenopoda mirovoi fauny (morfologiya, sistematika, ekologiya, zoogeografiya)

- [The cladocerans of the world fauna of order Ctenopoda (morphology, systematic, ecology and zoogeography)]. М.: Tovarishestvo nauchnyh izdaniy KMK, 2004. 410 s.
- Костина Т.Б. Фитопланктон озера Плещеево 1990 г. // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Яросл. гос. ун-т, 1992. С. 28–39. Kostina T.B. Fitoplankton ozero Plescheevo 1990 g. [The Lake Plescheevo phytoplankton in 1990] // Faktory i protsessy evτροφikatsii ozero Plescheevo. Yaroslavl': Yarosl. gos. un-t, 1992. S. 28–39.
- Кузнецов С.И., Саралов А.И., Назина Т.Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М.: Наука. 1985. 212 с. Kuznetsov S.I., Saralov A.I., Nazina T.N. Mikrobiologicheskie protsessy krugovorota ugleroda i azota v ozerah [The microbiological processes of carbon and nitrogen cycling in lakes]. М.: Nauka. 1985. 212 s.
- Кузьмин Г.В., Балонов И.М. О подлётном цветении воды Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. Информ. бюлл. № 21. Л., 1974. С. 21–25. Kuz'min G.V., Balonov I.M. O podlednom tsvetenii vody Rybinskogo vodохранилища [On the water blooming in the Rybinsk Reservoir during ice-cover period] // V kn.: Biologiya vnutrennih vod. Inform. byull. № 21. L., 1974. S. 21–25.
- Кутикова Л.А., Помазкова Г.И., Аров И.В., Шевелева Н.Г. Ротифера // Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала (с краткими очерками по их экологии). Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 1995. 694 с. Kutikova L.A., Pomazkova G.I., Arov I.V., Sheveleva N.G. Rotifera // Atlas i opredelitel' pelagobiontov Baikala (s kratkimi ocherkami po ih ekologii) [The atlas and identification key-book of the Lake Baikal pelagial animals (with brief sketches on their ecology)]. Novosibirsk: Nauka. Sibirskaya izdatel'skaya firma RAN, 1995. 694 s.
- Лаврентьева Г.М. Особенности развития зимнего фитопланктона в малых озёрах Северо-Запада // Гидробиол. характеристика различных рыбохозяйственных водоёмов Европейской части РСФСР. Л., 1981. С. 82–103. Lavrent'eva G.M. Osobennosti razvitiya zimnego fitoplanktona v malyyh ozerah Severo-Zapada [The peculiarities of development of winter phytoplankton in the North-Western small lakes] // Gidrobiol. karakteristika razlichnykh rybohozyaistvennykh vodoemov Evropeiskoi chasti RSFSR. L., 1981. S. 82–103.
- Лазарев М.И., Помазкова Г.И., Иванов В.Г., Тёркина И.А., Павлова О.Н., Бельх О.И., Бондаренко Н.А., Мельник Н.Г. Распределение коловраток в водной толще прибрежно-склоновой зоны оз. Байкал в подлётный период // Коловратки. Матер. IV Междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 175–190. Lazarev M.I., Pomazkova G.I., Ivanov V.G., Terkina I.A., Pavlova O.N., Belyh O.I., Bondarenko N.A., Mel'nik N.G. Raspredelenie kolovratok v vodnoi tolsche pribrezhno-sklonovoi zony oz. Baikal v podlednyi period [The distribution of rotifers in the Lake Baikal coastal-slope zone during the ice-cover period] // Kolovratki. Mater. IV mezhdunar. Konf. po kolovratkam. Borok, 2005. S. 175–190.
- Лаптева Н.А., Монакова С.В. Микробиологическая характеристика озёр Ярославской области // Микробиология. 1976. Т. 45. Вып. 4. С. 717–721. Lapteva N.A., Monakova S.V. Mikrobiologicheskaya harakteristika ozer Yaroslavskoi oblasti [The microbiological characteristics of the Yaroslavl oblast lakes] // Mikrobiologiya. 1976. T. 45. Vyp. 4. S. 717–721.
- Мануйлова Е.Ф. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях // ДАН СССР. 1958. Т. 120. № 5. 1958. С. 1129–1132. Manuilova E.F. K voprosu o znachenii chislenosti bakterii v razvitii vetvistousykh rachkov v estestvennykh usloviyakh [On the issue of importance of number of bacteria in the development of cladoceran crustaceans in the natural conditions] // DAN SSSR. 1958 T. 120. № 5. S. 1129–1132.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона озера Глубокое в 1973–74 гг. // Экология сообществ озера Глубокое. М., 1978. С. 9–29. Matveev V.F. Sezonnye izmeneniya chislennosti i prostranstvennoe raspredelenie zooplanktona ozero Glubokogo v 1973-74 gg. [Seasonal variations in the abundance and spatial distribution of the Lake Glubokoye zooplankton during 1973 -- 1974] // Ekologiya soobshchestv ozero Glubokogo. M., 1978. S. 9–29.
- Матвеева Л.К. Сезонная динамика численности и вертикальное распределение планктонных коловраток // Биосенотозы мезотрофного оз. Глубокое. М.: «Наука», 1983. С. 37–61. Matveeva L.K. Sezonnaya dinamika chislennosti i vertikal'noe raspredelenie planktonnykh kolovratok [Seasonal dynamics and vertical distribution of planktic rotifers] // Biotsenotozy mezotrofnoho oz. Glubokogo. M.: Nauka, 1983. S. 37–61.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М., 1998. 318 с. Monakov A.V. Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh [The feeding of freshwater invertebrates]. М., 1998. 318 s.
- Николаев И.И. Зоопланктон оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. 3. Л., 1977. С. 5–45. Nikolaev I.I. Zooplankton oz. Kubenskogo [The zooplankton of Lake Kubenskoye] // Ozero Kubenskoe. Ch. 3. L., 1977. S. 5–45.
- Оболкина Л.А., Бондаренко Н.А., Дорошенко Л.Ф., Горбунова Л.А., Моложавая О.А. О находке криофильного сообщества в озере Байкал // ДАН. 2000. Т. 371. № 6. С. 815–817. Obolkina L.A., Bondarenko N.A., Doroshenko L.F., Gorbunova L.A., Molozhavaya O.A. O nahodke kriofil'nogo soobshchestva v ozere Baikal [On the finding of cryophilic community in Lake Baikal] // DAN. 2000. T. 371. №6. S. 815–817.
- Озеро Кубенское. Ч. 1. Л.: Наука, 1977. 298 с. Ozero Kubenskoe [The Lake Kubenskoye]. Ch. 1. L.: Nauka, 1977. 298 s.
- Пырина И.Л. Условия светового режима и развитие фитопланктона в подлётный период в крупных озёрах Северо-Запада // Проблемы исследования крупных озёр. Л., 1985. С. 111–114. Pyrina I.L. Usloviya svetovogo rezhima i razvitie fitoplanktona v podlednyi period v krupnykh ozerah Severo-Zapada [The conditions of light regime

- and phytoplankton development during the ice-cover period in the North-Eastern large lakes] // Problemy issledovaniya krupnykh ozer. L., 1985. S. 111–114.
- Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Автореф. Докт. Дисс. Спб., 1995. 47 с. Pyrina I.L. Svet kak faktor produktivnosti fitoplanktona vo vnutrennih vodoemah: Avtoref. Dokt. Diss [Light as a factor of phytoplankton productivity in the inland waters]. Spb., 1995. 47 s.
- Пырина И.Л., Сигарева Л.Е., Дзюбан А.Н. Первичная продукция фитопланктона // Экосистема озера Плесеево. Л.: Наука, 1989. С. 114–122. Pyrina I.L., Sigareva L.E., Dzyuban A.N. Pervichnaya produktsiya fitoplanktona [The primary phytoplankton production] // Ekosistema ozera Plescheevo. L.: Nauka, 1989. S. 114–122.
- Пырина И.Л., Ляшенко О.А. Состав и продуктивность фитопланктона оз. Плесеево на современном этапе // Тр. Всерос. научн. конф. посвящ. 300-летию отечественного флота. Вып. III. Переславль-Залесский, 1992. С. 48–54. Pyrina I.L., Lyashenko O.A. Sostav i produktivnost' fitoplanktona oz. Plescheevo na sovremennom etape [The composition and productivity of Lake Plescheevo zooplankton in the recent period] // Tr. Vseros. nauchn. konf. posvyasch. 300-letiyu otechestvennogo flota. Vyp. III. Pereslavl'-Zalesskii, 1992. S. 48–54.
- Речкалов В.В. Оценка роли зоопланктона в потреблении кислорода подо льдом // Экология. 1992. № 2. С. 83–85. Rechkalov V.V. Otsenka roli zooplanktona v potreblenii kisloroda podo l'dom [The assessment of the role of zooplankton in the oxygen consumption under ice] // Ekologiya. 1992. № 2. S. 83–85.
- Речкалов В.В. Исследования составляющих расхода кислорода в мезогалинном озере Урефты в зимний период // Биота Урала. Екатеринбург, 1994. С. 42–43. Rechkalov V.V. Issledovaniya sostavlyayushchikh rashoda kisloroda v mezogalinnom ozere Urefty v zimnii period [The study of the components of oxygen expenditure in the mesohaline Lake Urefty during the winter period] // Biota Urala. Ekaterinburg, 1994. S. 42–43.
- Речкалов В.В. Состав и особенности функционирования зимних сообществ зоопланктона озёр различной минерализации. Автореф. канд. дисс. Тюмень, 2000. 24 с. Rechkalov V.V. Sostav i osobennosti funktsionirovaniya zimnih soobschestv zooplanktona ozer razlichnoi mineralizatsii [The composition and features of functioning of the winter zooplankton communities in the lakes of various mineralization]. Avtoref. kand. diss. Tyumen'. 2000. 24 s.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986. 160 с. Riv'er I.K. Sostav i ekologiya zimnih zooplanktonnykh soobschestv [The composition and ecology of winter zooplankton communities]. L., 1986. 160 s.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ: Докт. дисс. Борок, 1987. 372 с. Riv'er I.K. Sostav i ekologiya zimnih zooplanktonnykh soobschestv [The composition and ecology of winter zooplankton communities]. Dokt. diss. Borok, 1987. 372 s.
- Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги. Ижевск, 2012. 390 с. Riv'er I.K. Holodnovodnyi zooplankton ozer basseina Verhnei Volgi [The coldwater zooplankton of the Upper Volga basin lakes]. Izhevsk, 2012. 390 s.
- Ривьер И.К., Бакастов С.С., Саралов А.И. Вертикальное распределение зоопланктона в р. Мологе зимой // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17. Вып. 3. С. 20–25. Riv'er I.K., Bakastov S.S., Saralov A.I. Vertikal'noe raspredelenie zooplanktona v r. Mologe zimoi [The vertical distribution of zooplankton in the Mologa River in winter period] // Gidrob. zhurn. 1981. T. 17. Vyp. 3. S. 20–25.
- Ривьер И.К., Жгарёв Н.А. Экология зимних зоопланктонных сообществ водоёмов Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. С. 60–69. Riv'er I.K., Zhgarev N.A. Ekologiya zimnih zooplanktonnykh soobschestv vodoemov Verhnei Volgi [The ecology of winter zooplankton communities of the upper Volga waterbodies] // Vodnye soobschestva i biologiya gidrobiontov. L., 1985. S. 60–69.
- Ривьер И.К., Жгарёв Н.А., Крылов А.В. Вспышка развития коловраток в первую половину зимы в оз. Неро // Бюлл. ИБВВ РАН. № 92. Санкт-Петербург, 1992. С. 39–43. Riv'er I.K., Zhgarev N.A., Krylov A.V. Vspyshka razvitiya kolovratok v pervuyu polovinu zimy v oz. Nero [The burst of the development of rotifers during the first half of winter in Lake Nero] // Byull. IBVV RAN. № 92. Sankt-Peterb., 1992. S. 39–43.
- Родина А.Г. Микробиологические исследования водоёмов. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 68 с. Rodina A.G. Mikrobiologicheskie issledovaniya vodoemov [The microbiological investigations of the waterbodies]. M.: Izd-vo AN SSSR, 1950. 68 s.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах. Л.: Наука, 1985. 294 с. Romanenko V.I. Mikrobiologicheskie protsessy produktsii i destruktсии organicheskogo veshchestva vo vnutrennih vodoemah [The microbiological processes of production and destruction of organic matter in the inland waterbodies]. L.: Nauka, 1985. 294 s.
- Россолимо Л.Л. Некоторые особенности температурного режима малых озёр // Тр. Моск. технич. инст. рыбн. промысл. и хоз. (Мос. Рыб. ВТУЗ). Вып. 10. М., 1959. С. 3–21. Rossolimo L.L. Nekotorye osobennosti temperaturnogo rezhima malyyh ozer [Some features of the thermal regime in small lakes] // Tr. Mosk. tehnik. inst. rybn. promyschl. i hoz. (Mos. Ryb. VTUZ). Vyp. 10. M., 1959. P. 3–21.
- Садчиков Л.П. Температурный режим и распределение кислорода // Биосенотозы мезотрофного озера Глубокое. М.: Наука, 1983. С. 181–203. Sadchikov L.P. Temperaturnyi rezhim i raspredelenie kisloroda [The thermal regime and distribution of oxygen]. // Biosenozы mezotrofnogo ozera Glubokogo M.: Nauka, 1983. P. 181–203.
- Салахутдинов А.Н. Закономерности развития зоопланктона мезотрофных и эвтрофных озёр Среднего Поволжья в подледный и безледный периоды: Автореф. кандидат. дисс. М., 2003. 25 с. Salahutdinov A.N. Zakonomernosti razvitiya zooplanktona mezotrofnyyh i evtrofnyyh ozer Srednego Povolzh'ya v podlednyi i bezlednyi

- periody. Avtoref. kandidat. Diss. [The regularities of zooplankton development in the mesotrophic and eutrophic lakes of the Mid Povolzh'ye during the ice-cover and iceless periods] M., 2003. 25 s.
- Соколова Г.А. Сезонные изменения видового состава и численности железобактерий и круговорот железа в Глубоком озере // Тр. Всесоюз. Гидробиол. Общ-ва. Т. XI. 1961. С. 5–11. Sokolova G.A. Sezonnnye izmeneniya vidovogo sostava i chislennosti zhelezobakterii i krugovorot zheleza v Glubokom ozere [Seasonal variations of species composition and abundance of ferrobacteria and iron cycling in Lake Glubokoye] // Tr. Vsesoyuzn. Gidrobiol. Obsch.-va. 1961. T. XI. S. 5–11.
- Сиделев С.И. Сукцессия фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро: Автореф. канд. дисс. Борок, 2010. 25 с. Sidelev S.I. Suktsessiya fitoplanktona vysokoevtrofnoho ozera Nero [Succession of phytoplankton of the highly-eutrophic Lake Nero]. Avtoref. kand. diss. Borok, 2010. 25 s.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево. М.: Наука, 2006. 150 с. Stolbunova V.N. Zooplankton oz. Plescheevo. [The Lake Plescheevo zooplankton] M. "Nauka". 2006. 150 s.
- Тихомиров А.И. Термика крупных озер. Л.: Наука, 1982. 232 с. Tihomirov A.I. Termika krupnyh ozer [The thermal features of large lakes]. L.: Nauka, 1982. 232 s.
- Тихомиров А.И., Егоров А.Н. Термический режим и теплозапасы // Озеро Кубенское. Л., 1977. С. 257–285. Tihomirov A.I., Egorov A.N. Termicheskii rezhim i teplozapasy [The thermal regime and thermal resources] // Ozero Kubenskoe. L., 1977. S. 257–285.
- Шабурова Н.И., Шабуров С.Л. Характеристика зоопланктона малых озер прибрежной зоны северо-западного побережья Байкала // Тр. Байкало-Ленского заповедника. Вып. 2. Иркутск: Листок, 2001. С. 51–60. Shaburova N.I., Shaburov S.L. Harakteristika zooplanktona malyh ozer pribrezhnoi zony severo-zapadnogo poberezh'ya Baikal [The characteristics of zooplankton in the small lakes of the coastal zone of North-Western Baikal coasts] // Tr. Baikalo-Lenskogo zapovednika. Vyp. 2. Irkutsk: Listok, 2001. S. 51–60.
- Шевелева Н.Г., Шабурова Н.И. Синдинамика сообщества коловраток в озере Северном // Коловратки. Матер. IV Междунар. конф. по коловраткам. Борок, 2005. С. 331–341. Sheveleva N.G., Shaburova N.I. Sindinamika soobshchestva kolovratok v ozere Severnom [Syndynamics of the rotifer community in the Lake Severnoye] // Kolovratki. Mater. IV mezhdunar. konf. po kolovratkam. Borok, 2005. S. 331–341.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 379 с. Scherbakov A.P. Ozero Glubokoe. [The Lake Glubokoye] M., 1967. 379 s.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с. Ekosistema ozera Plescheevo. [The ecosystem of Lake Plescheevo] L.: Nauka, 1989. 264 s.
- Bondarenko N.A., Sheveleva N.G., Domyшева V.M. Structure of plankton communities in Ilchir, an alpine lake in eastern Siberia // Limnology. 2002. № 3. P. 127–133.

SPECIFIC FEATURES OF LACUSTRINE PLANKTIC COMMUNITIES IN DIFFERING ECOLOGICAL PERIODS (THE “ICE-COVER” AND THE “OPEN-WATER” PERIODS)

I. K. Rivier

I. D. Papanin Institute of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Yaroslavl, Russia

The splitting of the annual ecological cycles in the lakes into two periods, the “open-ice” (“vegetational”) and “ice-cover” (“lifeless”) periods does not conform to all diversities of the states of environment and plankton. The lakes studied originally and analyzed on the basis of published data situated at the upper and middle Volga River basins, Transbaikalia, and Chelyabinsk oblast differ in terms of one of the key factors - intensity of impact of the solar radiation. This radiation is higher in the studied Transbaikalian lakes owing to their more southern ($\approx 8-9^\circ$) geographic location. During the ice-cover period the same factor prevails in Transbaikalia in the low-snow periods. The winter maxima of phytoplankton and zooplankton are the characteristics of the studied Transbaikalian lakes.

In the upper and middle Volga basins the vegetation of phytoplankton, bacterioplankton and zooplankton starts under ice, enhancing during March-April following the melting of the over-ice snow and, hence, increased insulation. In additions, there is an ice-cover vegetation of heterotrophic cyanobacteria (predominantly, of the species of g. *Oscillatoria*), along with development of the methane-oxidizing saprophytic bacteria and the zooplankton dwelling in the oxycline layer. These facts seems true for all studied megathermic lakes

The period of ice laying, as it was specified in our studies, plays a special role in the annual cycle of plankton development in the upper Volga basin lakes. The development of the “winter zooplankton” reversely depends on the duration of the later period.

Keywords: phytoplankton, bacterioplankton and zooplankton, the waterbodies of differing types, ice-less period, open-ice period.

ОБЕСПЕЧЕННОСТЬ ПИЩЕЙ ПЛАНКТОФАГОВ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В УСЛОВИЯХ ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА: ДИНАМИКА И ПРОДУКТИВНОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА

В. И. Лазарева, Е. А. Соколова

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

На основе материалов комплексного мониторинга пелагиали Главного и Волжского плесов Рыбинского водохранилища в течение мая–октября 1956–1995 и 2004–2010 гг. показано, что пик развития зоопланктона наблюдался в 1980–1990-х гг. Современные значения биомассы и продукции сообщества ниже, чем были на пике развития, но в 1.6 раза превышают таковые до потепления климата (до 1976 г.). Зарегистрировано увеличение в 1.5–3 раза численности всех копепоид, большинства крупных кладоцер, а также сдвиг структуры сообщества в сторону “укрупнения” организмов. Это послужило важным фактором для успешной натурализации нового планктофага — тюльки. Вследствие потепления увеличилась продолжительность периода массового развития летнего зоопланктона и сформировался мощный пик обилия во второй половине лета (август). Наибольшие изменения сезонной динамики зарегистрированы в Главном плесе водохранилища. Период с 2004 г. характеризовался увеличением значения беспозвоночных планктонных хищников в функционировании трофической сети экосистемы водохранилища. Наиболее напряженные трофические отношения складывались во второй половине лета (июль–август), когда доступная для рыб продукция зоопланктона уменьшалась до 30–40% общей. В это время на отдельных участках водоема была возможна жесткая конкуренция между беспозвоночными хищниками и рыбами. В силу избирательного типа питания воздействие основного планктофага тюльки на сообщество было не одинаково для разных его таксономических групп. Локально в местах скоплений тюльки снижалась численность крупных видов кладоцер и общая биомасса зоопланктона. Рыбы выедали значительное количество хищных видов ракообразных, что уменьшало пресс беспозвоночных хищников на планктонное сообщество. В годы с высокой численностью рыб-планктофагов наблюдалось наиболее низкая продукция зоопланктона.

Ключевые слова: потепление климата, Рыбинское водохранилище, зоопланктон, динамика, продукция, трофические взаимодействия, планктофаги, обеспеченность пищей

ВВЕДЕНИЕ

Во втором десятилетии XXI века изменение климата стало очевидным фактом, не только привлекающим интерес ученых, но и серьезно влияющим на хозяйственную деятельность людей. К 2006 г. средняя температура (Т) воздуха на Европейской территории страны увеличилась на 1.51°C, что выше, чем в других регионах северного полушария (Оценочный доклад..., 2008). Изменение Т воздуха в последующем до 2012 г. указывает на продолжающуюся тенденцию к потеплению на всей территории России и особенно на ее европейской части (Доклад..., 2011, 2012). Здесь в последние 30 лет темп увеличения Т воздуха за каждое десятилетие составляет 0.49–0.53°C, Т воды в Рыбинском водохранилище — 0.89°C (Оценочный доклад..., 2008; Доклад..., 2011; Литвинов, Законнова, 2011). Продолжительность вегетационного (безледного) периода в водохранилище возросла на 20 сут, за счет более поздних сроков ледостава (конец ноября) (Литвинов и др., 2012). В неглубоких ди- или полимиктических водоемах умеренного пояса потепление климата часто приводит к росту интенсивности процессов эвтрофирования (Adrian et al., 2009). То же отмечено для водохранилищ Волги (Korylov et al., 2012). Такое радикальное изменение среды обитания влияет на структуру и продуктивность водных сообществ, а также трофические взаимодействия между видами (Лазарева, 2010; Лазарева, Соколова, 2013; Straile, 2002; Adrian et al., 2009; Lazareva et al., 2014; Lazareva, Sokolova, 2015).

Первые оценки продукции метазоопланктона Рыбинского водохранилища и рациона пелагических беспозвоночных хищников относятся к 1957–1975 гг. (Владимирова, 1974; Пидгайко, 1978; Sorokin, 1972). Сведения о продуктивности зоопланктона в последующие годы приведены в работах (Копылов и др., 2008, 2010; Лазарева, 2010; Lazareva, Korylov, 2011; Lazareva, Sokolova, 2015). За время существования Рыбинского водохранилища, образованного в 1941 г., продуктивность его экосистемы существенно изменялась. Пик эвтрофирования пришелся на 1980-е – начало 1990-х гг. (Экологические проблемы..., 2001). В это время в пелагиали водохранилища регистрировали очень высокую биомассу и продукцию метазоопланктона, преобладание ракообразных над коловратками даже по численности и расхождение сукцессий сообществ фито- и зоопланктона (Экологические проблемы..., 2001; Лазарева и др., 2001; Копылов и др., 2010). Анализ пресса беспозвоночных пелагических хищников на зоопланктон показал, что они потребляли около 30% его продукции (Lazareva, Korylov,

2011). Остающиеся 70% продукции были доступны для обеспечения пищевых потребностей рыб, причем основным ресурсом для планктофагов служили кладоцеры. В данном сообщении приведена оценка продуктивности зоопланктона, а также его потребления беспозвоночными хищниками и рыбами в современный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили результаты комплексного мониторинга пелагиали Главного и Волжского плесов Рыбинского водохранилища в течение мая–октября 1956–1995 и 2004–2010 гг. Пробы зоопланктона в пелагиали водоема собирали каждые 2 недели на шести “стандартных” станциях (глубина 5–14 м) 10-литровым планктобатором системы Дьяченко-Кожевникова. В 2003–2012 гг. анализировали пространственное распределение биомассы сообщества, при этом обследовали все четыре плеса водохранилища (15–25 станций). В этих маршрутных съемках пробы отбирали малой сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с диагональю ячеей 105–115 мкм. Описание, схема расположения станций и методика лабораторной обработки проб приведены в работах (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2010). Биомассу рассчитывали по уравнениям связи индивидуальной массы животных с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977). К доминантным относили таксоны, формирующие > 5% биомассы зоопланктона.

Суточную продукцию метазоопланктона ($P_{\text{общ}}$) рассчитывали на основании биомассы ($B_{\text{общ}}$) трофических групп и среднесезонных значений удельной скорости продукции (суточных P/B -коэффициентов). Пищевые взаимоотношения между компонентами планктона анализировали по литературным данным (Монаков, 1998; Казанцева, 2003; Копылов и др., 2010; Lazareva, Kopylov, 2011). К мирным кладоцерам относили все виды этой группы, кроме представителей родов *Leptodora* и *Bythotrephes*, к мирным копеподам — науплиусы Cyclopoida и все возрастные стадии рода *Eudiaptomus*, к мирным коловраткам — все виды данной группы, за исключением рода *Asplanchna*. Аспланхну и копеподитов I–III стадий Cyclopoida выделяли в отдельную группу всеядных животных (факультативных хищников). К хищникам отнесены роды *Leptodora* и *Bythotrephes*, взрослые особи и копеподиты IV–V стадий родов *Mesocyclops*, *Thermocyclops*, *Cyclops*, *Megacyclops*, *Acanthocyclops* и *Heterocope*.

Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассе в водоеме с учетом избирательности питания и доступности основных трофических ресурсов. Потребление (G) различных видов пищи рассчитывали как сумму частных рационов. “Реальную” или “чистую” продукцию метазоопланктона ($P_{\text{реал}}$), доступную для рыб, оценивали по разнице между общей продукцией и ее потреблением ($P_{\text{общ}} - G_{\text{общ}}$) беспозвоночными хищниками (факультативными и облигатными). Подробная методика расчетов приведена в работах (Копылов и др., 2008, 2010; Лазарева, 2010; Lazareva, Kopylov, 2011; Lazareva, Sokolova, 2015). Суточное потребление зоопланктона рыбами (тюлькой) рассчитывали отдельно для половозрелых особей и сеголеток, исходя из численности рыб и суммарной биомассы съеденных видов корма.

Продолжительность вегетационного периода принимали 180 сут, из них весна (1 мая – 9 июня) — 40 сут, первая половина лета (лето–1, 10 июня – 14 июля) – 35 сут, вторая половина лета (лето–2, 15 июля – 12 сентября) – 60 сут и осень (13 сентября – 27 октября) — 45 сут. Для выявления направленных изменений в структуре и обилии сообщества сравнивали два периода: маловодный до начала потепления (1963–1977 гг.) и конец современного маловодного периода (2004–2010 гг.).

Для характеристики агрегированности зоопланктона на акватории полигонов, где проводили суточные наблюдения динамики пищевой активности тюльки, рассчитывали относительный показатель вариабельности численности сообщества (C_2) (Сметанин, 2003): $C_2 = \sigma/x$, где σ — стандартное отклонение, x — средняя численность. Принимали, что зоопланктон образует скопления при $C_2 > 1$, то есть выполняется условие $\sigma^2 > x$, необходимое для того, чтобы считать распределение особей в пространстве агрегированным (Василевич, 1969; Сметанин, 2003). При $C_2 = 1$ распределение особей случайное, при $C_2 < 1$ — регулярное. Для анализа связи показателей зоопланктона с численностью рыб и факторами среды применяли корреляционный и пошаговый регрессионный анализ. Значимость биотических и абиотических факторов для характеристик сообщества определяли по критерию Фишера (F) и коэффициенту детерминации (R^2).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Первое десятилетие XXI в. характеризовалось высоким уровнем наполнения Рыбинского водохранилища, наиболее полноводным (101.4±0.1 м БС) был 2008 г. (Литвинов, Законнова, 2011). Относительно 1970-х гг. наибольший прирост T воды отмечен летом и осенью (рис. 1). Водохранилище освобождалось ото льда как обычно в конце апреля, ледостав наблюдался в конце ноября (Литвинов и др., 2012). Степень прогрева водной толщи водохранилища в разные годы не одинакова. Самым

холодным в десятилетии был 2008 г.: Т воды пелагиали в июне–сентябре ($16.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$) близка к среднелетней норме. Аномально жарким летом 2010 г. средняя Т воды ($18.9 \pm 1.1^\circ\text{C}$) на 2.4°C , а максимальная (28.5°C) на $8-9^\circ\text{C}$ превысила таковую в 2008 г. (Lazareva et al., 2014).

Многолетняя и сезонная динамика зоопланктона. Для Рыбинского водохранилища характерны значительные межгодовые вариации характеристик планктонных сообществ. Период колебаний концентрации хлорофилла фитопланктона, количества бактериопланктона и численности зоопланктона составляет ~10 лет, биомассы зоопланктона — ~20 лет (Романенко, 1985; Пырина, 2000; Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2010). На фоне этих квазипериодических колебаний до 1990-х гг. наблюдалось увеличение средней за вегетационный период $B_{\text{общ}}$ зоопланктона, вызванное ростом количества ракообразных (табл. 1). Максимум развития сообщества отмечен в 1980–1990-х годах (рис. 2). В последующие годы регистрировали снижение $B_{\text{общ}}$, однако современные ее значения в центральной части водохранилища в 1.6 раза превышали таковые до потепления климата.

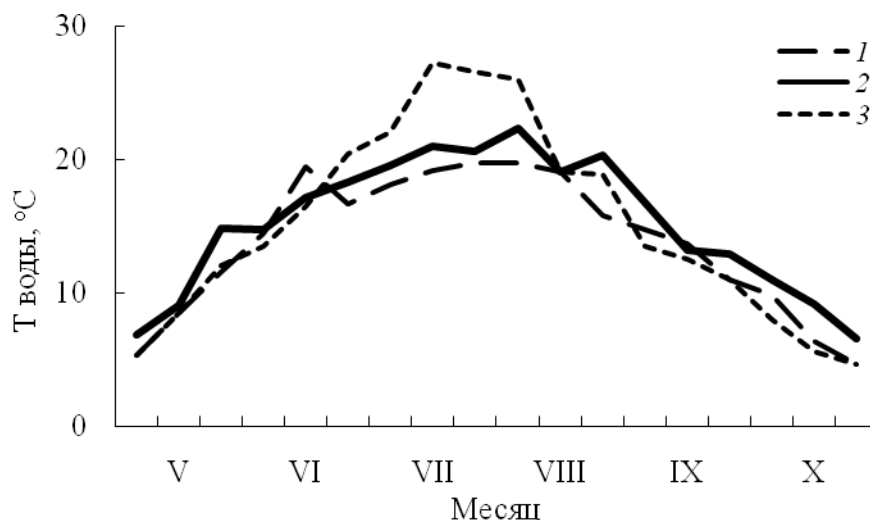


Рис. 1. Сезонная динамика температуры воды пелагиали Рыбинского водохранилища. 1 — 1990–1995 гг., 2 — 2004–2009 гг. и 3 — 2010 г.

Таблица 1. Численность основных таксономических групп зоопланктона Рыбинского водохранилища до потепления (1963–1976 гг.) и в современный период (2004–2010 гг.)

Группа зоопланктона	Численность, тыс. экз./м ³		%N _{общ}	
	1963–1976 гг.	2004–2010 гг.	1963–1976 гг.	2004–2010 гг.
Cladocera	11±2	13±2	13	13
Хищные Cladocera	0.11±0.02	0.12±0.01	<1	<1
Copepoda	20±2	31±3	22	32
Cyclopoida	18±2	28±3	21	29
Rotifera	56±13	53±10	65	54
N _{общ}	86±14	98±14	—	—

Примечание. Приведено среднее за вегетационный период (V–X) с его ошибкой, %N_{общ} — доля от общей численности зоопланктона.

Таблица 2. Состав и относительная биомасса доминантов пелагического зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2004–2010 гг.

Таксон	Относительная биомасса, %			
	Весна	Лето–1	Лето–2	Осень
<i>Bosmina longispina</i> Leydig	7±2	25±4	7±3	62±5
<i>Mesocyclops leuckarti</i> Claus + <i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars)	20±3	13±2	33±5	13±3
<i>Cyclops kolensis</i> Lill. + <i>C. vicinus</i> Uljanin	41±8	3±0.5	<1	<2
<i>Daphnia galeata</i> Sars	<1	19±5	14±4	<2
<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	3±1	9±2	14±2	6±1
<i>Asplanchna</i> sp. (<i>A. priodonta</i> Gosse + <i>A. herricki</i> Guerne + <i>A. henrietta</i> Langh.)	11±5	7±2	7±2	<1
<i>Leptodora kindtii</i> Focke + <i>Bythotrephes</i> × <i>hybridus</i> (sin. <i>B. longimanus</i>)	<1	9±1	14±1	<3
<i>Conochilus</i> sp.	<1	5±1	<2	<1

С 1956 по 2010 г. состав доминантов зоопланктона водохранилища изменился незначительно (Лазарева, 2010). В 2004–2010 гг., как и ранее, ~80% его $B_{\text{общ}}$ формировали ракообразные. Весной преобладали (>60% $B_{\text{общ}}$) представители Cyclopoida, в первой половине лета и осенью — Cladocera (~60 $B_{\text{общ}}$ %), во второй половине лета — Cyclopoida и Calanoida (~50 $B_{\text{общ}}$ %) (табл. 2). В 2004–2010 гг. по

сравнению с 1963–1977 гг. в 1.5 раза возросла численность мелких (длина тела <1 мм) всеядных Cyclo-
poida родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, составляющих летом основную массу циклопидных копе-
под водохранилища (табл. 1 и 2). Количество крупных (длина тела >1 мм) представителей рода *Cyclops*,
преобладающих в мае–июне увеличилось более чем в 6 раз с <1 до 3.9 ± 0.9 тыс. экз./м³. Численность
сравнительно крупных (длина тела 0.6–1.8 мм) кладоцер *Bosmina longispina* и *Daphnia galeata* увеличи-
лась втрое с 2.1 ± 0.6 до 5.7 ± 0.6 и с 0.7 ± 0.1 до 2.1 ± 0.5 тыс. экз./м³ соответственно. Почти вдвое возросло
количество диаптомид *Eudiaptomus gracilis*: с 1.8 ± 0.3 до 3.3 ± 0.6 тыс. экз./м³.

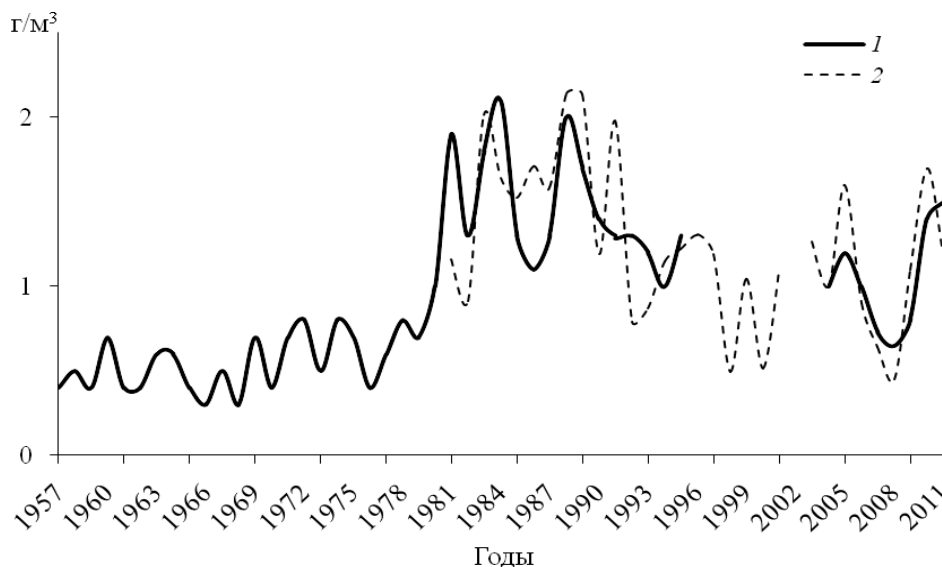


Рис. 2. Динамика биомассы зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 1956–2011 гг. (“стандарт-
ные” станции). 1 — $B_{\text{общ}}$, среднее (май – октябрь); 2 — $B_{\text{общ}}$, среднее (июль–август).

Фактически не изменилось суммарное количество наиболее заметных (длина тела 1.5–9 мм) для
планктофагов хищных кладоцер (роды *Bythotrephes* и *Leptodora*) (табл. 1), избирательно потребляе-
мых многими видами рыб (Половкова, Халько, 1981; Кияшко, 2004; Ривьер, 2007; Kiyashko et al.,
2007, 2012). Однако вдвое возросла с 25 ± 3 до 46 ± 5 экз./м³ численность битотрефа, который встречал-
ся чаще всего в Главном плесе водоема. Количество сравнительно крупных (0.4–1.5 мм) всеядных
коловраток рода *Asplanchna* сократилось в два раза с 2.4 ± 0.7 до 1.1 ± 0.2 тыс. экз./м³, тогда как числен-
ность мелких (< 0.4 мм) мирных форм осталась фактически неизменной.

Общая направленность изменения структуры зоопланктона определялась непропорционально
сильным ростом (на 10%) доли в сообществе копепод. К 2010 г. это привело к формированию яв-
ственно “копеподного” облика летнего зоопланктона водохранилища. По данным западноевропей-
ских исследователей (Adrian et al., 2006; Wagner, Adrian, 2009), рост температуры воды и продолжи-
тельности вегетационного периода обычно сопровождается увеличением количества зоопланктона,
особенно копепод, наиболее сильно *Cyclops kolensis* весной и *Thermocyclops oithonoides* летом. То же
зарегистрировано в Рыбинском водохранилище.

Увеличение количества дафний и копепод, привело к изменению сезонной кривой динамики
 $B_{\text{общ}}$ водохранилища. Высокая их численность наблюдалась во второй половине лета. В современный
период сформировался ярко выраженный второй летний пик развития сообщества в июле–августе,
сопоставимый с первым июньским (рис. 3). В июне пиковая $B_{\text{общ}}$ была сравнима с таковой в 1977 г., а
в июле–августе вдвое превышала отмечавшуюся ранее. Осенний пик $B_{\text{общ}}$ повсеместно был слабо вы-
ражен. В августе 2010 г. пик $B_{\text{общ}}$ заметно превышал июньский, особенно в речных плесах (в 1.5 раза).
В Главном плесе водохранилища высокую $B_{\text{общ}}$ (>1 г/м³) регистрировали всю осень до середины ок-
тября, в Волжском — до конца августа.

За время существования Рыбинского водохранилища выделяют несколько фаз водности (Лит-
винов и др., 2005): 1941–1950 гг. — неполная маловодная, 1951–1962 гг. — многоводная, 1963–1976 гг.
— маловодная, 1977–1995 гг. — многоводная и с 1996 г. — современная маловодная. Маловодный
период до потепления (до 1976 г.) характеризовался низкой $B_{\text{общ}}$ зоопланктона, наибольшие значения
не превышали 0.8 г/м³ за сезон (рис. 4). В многоводный период 1977–1995 гг. сформировались
наилучшие условия для питания планктофагов, среднесезонная $B_{\text{общ}}$ зоопланктона в пелагиали водо-
хранилища достигала 2.1 г/м³. Наиболее кормными были 1981, 1983–1984 и 1988–1989 гг., когда $B_{\text{общ}}$
превышала среднее для периода на 30–60%. В наименее кормные 1977–1980, 1986 и 1994 гг. $B_{\text{общ}}$ зо-

опланктона была ниже средней для данного периода на 20–200%, но существенно превышала ($B_{\text{общ}} > 0.7 \text{ г/м}^3$) таковую до потепления.

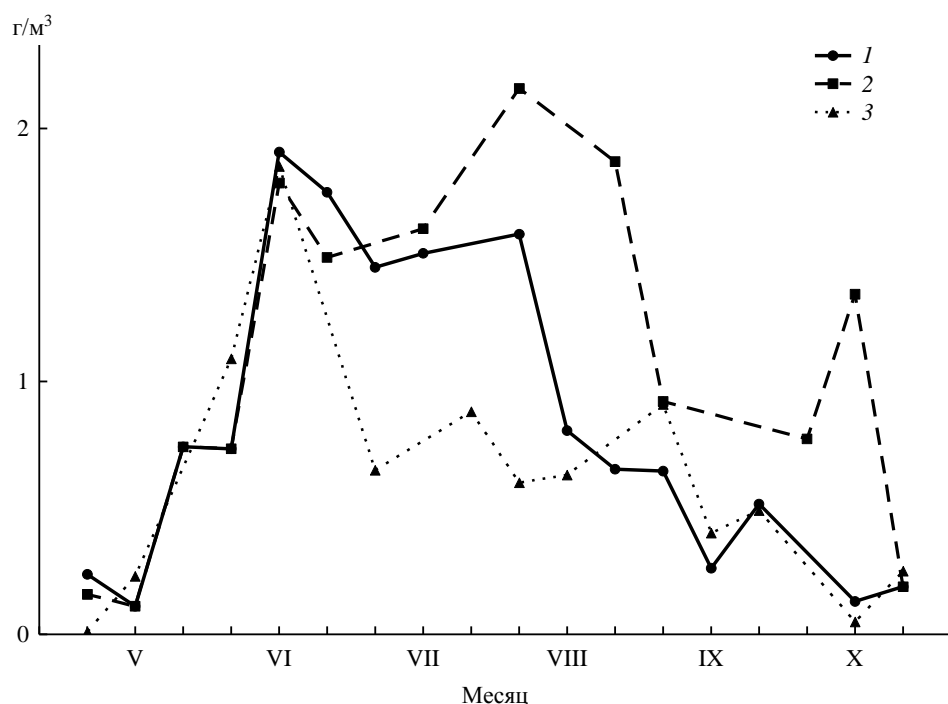


Рис. 3. Сезонная динамика общей биомассы зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1977–2010 гг. (среднее для шести “стандартных” станций). 1 — 2004–2009 гг., 2 — 2010 г., 3 — 1977 г.

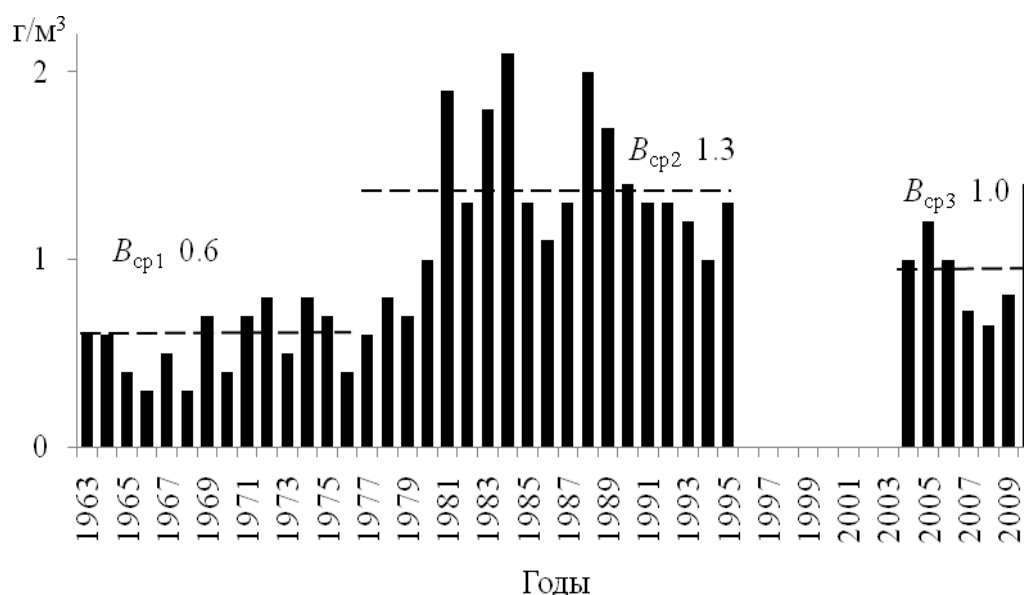


Рис. 4. Средняя за сезон (май–октябрь) $B_{\text{общ}}$ зоопланктона в разные периоды функционирования экосистемы Рыбинского водохранилища. $B_{\text{ср1}}$ — в маловодный период до потепления (1963–1976 гг.); $B_{\text{ср2}}$ — в многоводный период 1977–1995 гг.; $B_{\text{ср3}}$ — в конце современного маловодного периода (2004–2010 гг.).

Современный период отличался сравнительно высокими (до 1.4 г/м^3) значениями среднесезонной $B_{\text{общ}}$ зоопланктона водохранилища. Однако средняя $B_{\text{общ}}$ для периода была на 30% ниже по сравнению с таковой в предшествующий многоводные годы (рис. 4). Кроме того, восемь лет (1996–2003 гг.) не проводились регулярные наблюдения за сообществом, для них есть только расчетные оценки среднесезонной $B_{\text{общ}}$, выполненные на основе данных единичных съемок во второй половине лета (Лазарева, 2010). С учетом этих данных наиболее кормными для планктофагов в современный маловодный период были 1996–1997, 2003, 2005 и 2010 гг., в которые $B_{\text{общ}}$ зоопланктона на 20–40% превышала среднюю для периода. Менее кормными были 1998, 2000 и 2007–2008 гг. ($B_{\text{общ}} \leq 0.7 \text{ г/м}^3$), в эти годы обеспеченность пищей планктофагов оказалась сравнима с таковой до потепления.

В целом, потепление климата способствовало увеличению обилия крупных форм зоопланктона, избирательно потребляемых планктофагами. Увеличилась продолжительность периода массового развития зоопланктона (на 2 нед) и его $B_{\text{общ}}$ во второй половине лета и в среднем за вегетационный период. В аномально жаркий год отмечено усиление указанной тенденции. Наибольшие изменения обилия сообщества и его сезонной динамики зарегистрированы в Главном озеровидном плесе водохранилища.

Продуктивность сообщества. Продукция ($P_{\text{общ}}$) зоопланктона за вегетационный период представляет функцию биомассы, составляющих его популяций, соотношения обилия основных трофических групп и их сезонной динамики. Суточная удельная скорость продукции популяций ракообразных (суточный P/B -коэффициент) зависит от T воды и количества доступной пищи, определяющих скорость соматического и генеративного роста особей, а также от пресса хищников, регулирующих возрастную структуру популяций (Иванова, 1985).

Основную часть (>60%) $P_{\text{общ}}$ зоопланктона в Рыбинском водохранилище формируют мирные кладоцеры, их продукция сопоставима с таковой инфузорий (Копылов и др., 2010; Lazareva, Korylov, 2011). В 1980–1990-х гг. на пике развития продуктивность зоопланктона водохранилища была в 2–3 раза выше, чем до потепления, и близка к наблюдаемой в водных экосистемах эвтрофного типа (Lazareva, Korylov, 2011). В современный период $B_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ водохранилища в ~1.5 раза выше относительно 60–70-х годов, но примерно на 30% ниже относительно 90-х годов (табл. 3). Сезонные изменения суточной $P_{\text{общ}}$ в целом повторяли динамику $B_{\text{общ}}$, максимальная продуктивность сообщества зарегистрирована в июне–августе (рис. 5). В аномально жарком 2010 г. отмечено резкое увеличение $P_{\text{общ}}$ во второй половине лета, что наблюдалось также в динамике $B_{\text{общ}}$ (рис. 3 и 5).

Таблица 3. Многолетняя динамика биомассы ($B_{\text{общ}}$) и продукции ($P_{\text{общ}}$) зоопланктона пелагиали Рыбинского водохранилища

Год	$B_{\text{общ}}, \text{г/м}^3$	$P_{\text{общ}}, \text{ за вегетационный сезон 180 сут}$		
		г/м^3	г/м^2	ккал/м^2
1956–1960*	0.5 ± 0.05	14.4 ± 2.2	80.1 ± 12.2	40.1 ± 6.1
1961–1975*	0.6 ± 0.05	12.3 ± 2.6	68.2 ± 14.3	34.1 ± 7.2
1977	0.6 ± 0.05	13.6 ± 1.4	71.6 ± 7.4	39.7 ± 3.7
1988	1.8 ± 0.1	41.8 ± 5.5	217.4 ± 28.6	108.7 ± 14.3
1990–1995	1.2 ± 0.05	27.2 ± 1.9	135.0 ± 17.0	72.7 ± 6.7
2004	0.9 ± 0.1	18.7 ± 3.2	104.3 ± 17.9	52.9 ± 9.0
2005	1.2 ± 0.3	31.7 ± 9.9	180.5 ± 62.9	82.9 ± 31.4
2006	1.0 ± 0.2	22.0 ± 4.4	123.7 ± 26.2	60.6 ± 13.1
2007	0.7 ± 0.1	14.9 ± 3.2	83.5 ± 18.8	42.0 ± 9.4
2008	0.7 ± 0.1	12.9 ± 3.8	75.8 ± 23.3	37.8 ± 11.6
2009	0.9 ± 0.1	19.3 ± 3.1	110.4 ± 18.4	58.2 ± 9.2
2010	1.4 ± 0.1	26.4 ± 4.6	148.5 ± 26.5	72.9 ± 12.2
2004–2009	0.9 ± 0.05	20.8 ± 2.5	113.0 ± 15.3	54.4 ± 4.5

Примечание. Продукция под 1 м^2 рассчитана на среднюю глубину Главного и Волжского плесов водохранилища с учетом уровня его наполнения в мае–октябре (по: Бакулин, 1968). Источники: * — (Владимирова, 1974; Пидгайко, 1978), остальное — расчет авторов.

Пространственное распределение биомассы и продукции сообщества. Зоопланктон распределен по акватории неравномерно, продукционный потенциал различных участков водохранилища существенно отличается. Особенно четко прослеживаются различия между сообществами Главного плеса и речных (Волжского, Шекснинского и Моложского) плесов водоема. До середины 1970-х гг. в Волжском плесе биомасса зоопланктона была выше, чем в Главном (Ривьер и др., 1982). В 1977 г. средняя за вегетационный период $B_{\text{общ}}$ в этих двух плесах достоверно не различалась, а $P_{\text{общ}}$ была в 1.6 раза выше в Волжском плесе. В 2004–2009 гг. $B_{\text{общ}}$ в Главном плесе в 1.7 раза, а $P_{\text{общ}}$ вдвое превышали таковые в Волжском (табл. 5). Количество зоопланктона в Шекснинском плесе водохранилища в современный период ($B_{\text{общ}} 1.2 \pm 0.3 \text{ г/м}^3$) выше, чем в Главном, Волжском и Моложском (Лазарева, 2010). Распределение $B_{\text{общ}}$ зоопланктона по акватории водохранилища изменялось в течение сезона. Весной и осенью повсеместно она не велика ($< 0.7 \text{ г/м}^3$), наибольшие значения отмечены в Главном плесе (табл. 5). В начале лета наиболее высокая $B_{\text{общ}}$ наблюдалась также в Главном плесе, а во второй половине лета — в Шекснинском.

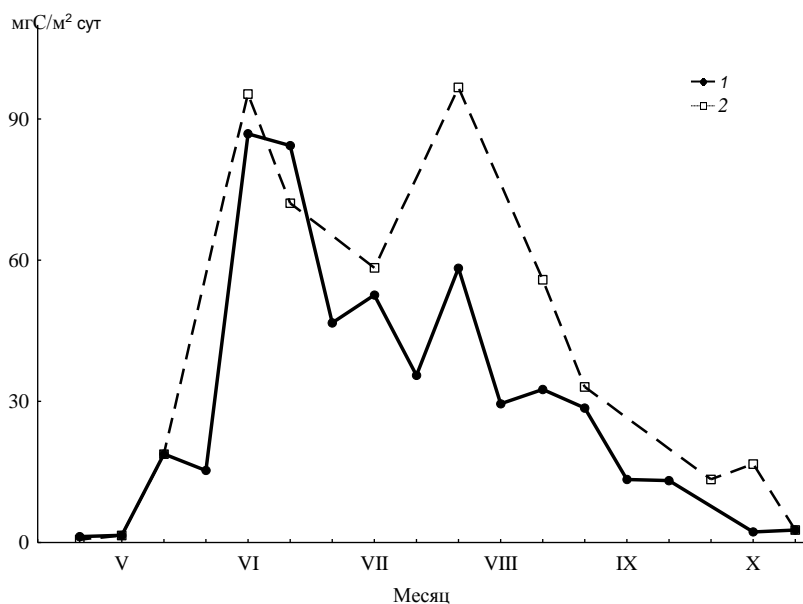


Рис. 5. Сезонная динамика суточной продукции зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2010 гг. (среднее для шести “стандартных” станций). 1 — 2004–2009 гг., 2 — 2010 г.

Таблица 5. Сезонные изменения биомассы (среднее с его ошибкой) зоопланктона в разных плесах Рыбинского водохранилища в 2003–2012 гг.

Участок	$B_{\text{общ}}, \text{г/м}^3$			
	Весна ($n = 96$)	Лето-1 ($n = 153$)	Лето-2 ($n = 331$)	Осень ($n = 145$)
Главный плес	0.34 ± 0.06	1.48 ± 0.23	1.39 ± 0.14	0.37 ± 0.06
Волжский плес	0.23 ± 0.13	1.30 ± 0.50	1.19 ± 0.19	0.10 ± 0.05
Шекснинский плес	0.46 ± 0.39	1.02 ± 0.46	3.25 ± 0.57	0.12 ± 0.05
Моложский плес	0.25 ± 0.15	0.43 ± 0.03	1.93 ± 0.12	0.11 ± 0.06

Примечание. n — количество проб за период.

Следует отметить крайне низкую $B_{\text{общ}}$ зоопланктона в мелководной зоне водохранилища. Так в начале лета в больших открытых заливах (Югский и правобережье Шексны у ст. Любец) с глубинами 0.5–2 м количество планктона было в 8–13 раз меньше, чем на соседних глубоководных станциях, а во второй половине лета — в 1.5–2 раза меньше. По численности здесь преобладали мелкие кладоцеры (*Bosmina crassicornis*, *Chydorus sphaericus*) и циклопы (роды *Mesocyclops*, *Thermocyclops*). Крупные *Daphnia* были, как правило, не многочисленны, а *Leptodora* и *Bythotrephes* встречались единично. Эти заливы постоянно сообщаются с пелагиалью, при ветровом перемешивании воды туда заносится крупный зоопланктон из открытого водохранилища. Можно предположить, что в заливах значительную часть этого кормового планктона выедают планктофаги. В мелководной зоне водохранилища сравнительно многочисленны (в среднем 4 экз./м²) молодь плотвы, леща, окуня, уклейки и густеры (Столбунов, 2011; Рыбы Рыбинского ..., 2015).

Таким образом, в настоящее время средняя за сезон $B_{\text{общ}}$ пелагического зоопланктона наиболее высока ($1.4 \pm 0.5 \text{ г/м}^3$) в Шекснинском плесе водохранилища. В Волжском плесе $B_{\text{общ}}$ ($0.7 \pm 0.2 \text{ г/м}^3$) была самой низкой. В Главном плесе она составляла $1.0 \pm 0.14 \text{ г/м}^3$, а в Моложском — $0.8 \pm 0.1 \text{ г/м}^3$. В мелководной зоне водоема средняя за вегетационный период $B_{\text{общ}}$ ($0.6 \pm 0.2 \text{ г/м}^3$) была низкой и сопоставимой с таковой в пелагиали Волжского плеса.

Анализ пространственного распределения продуктивности зоопланктона указывал на то, что в 2004–2009 гг., как и ранее (Lazareva, Sokolova, 2015), отчетливо были выражены различия между Главным и речными плесами водоема, а наиболее продуктивным участком пелагиали водохранилища была граница (ст. Молога) Волжского и Главного плесов (табл. 6). Здесь средняя за вегетационный период $P_{\text{общ}}$ в 1.4–3.1 раза превышала таковую на других станциях. В высокие значения $P_{\text{общ}}$ отмечали не только на выходе из Волжского плеса, но также в западной (ст. Брейтово) и восточной (ст. Средний Двор) частях Главного плеса. Как результат, в настоящее время $P_{\text{общ}}$ в Главном плесе оказалась вдвое выше, чем в Волжском. В силу мелководности основной части акватории водохранилища на участках затопленного русла рек (гл. >7 м) значения $P_{\text{общ}}$ были в 1.3–2.5 раза выше, чем средние для плесов.

Продукция зоопланктона, доступная для рыб. Традиционно “чистую” или “реальную” продукцию зоопланктона ($P_{\text{реал}}$), доступную для рыб, рассчитывают по разнице между его $P_{\text{общ}}$ ($P_{\text{нехищ}} + P_{\text{хищ}}$) и рационом ($C_{\text{хищ}}$) планктонных хищников: $P_{\text{нехищ}} + P_{\text{хищ}} - C_{\text{хищ}}$ (Иванова, 1985; Андроникова, 1996). По нашим оценкам (Lazareva, Korylov, 2011), такой расчет дает результаты, заниженные на

~20%. Дело в том, что при традиционном способе оценки $P_{\text{реал}}$ весь рацион хищников считают обеспеченным продукцией метазоопланктона. В действительности хищники потребляют еще и простейших (22–29% $C_{\text{хищн}}$ весной и 4–7% летом), а факультативные хищники — дополнительно растительную пищу (>60% $C_{\text{хищн}}$).

Таблица 6. Сезонные изменения продукции (среднее с его ошибкой) зоопланктона в разных участках Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг.

Участок	Средняя глубина, м	$P_{\text{общ}}$, ккал/м ²			
		Весна ($n = 47$)	Лето-1 ($n = 71$)	Лето-2 ($n = 102$)	Осень ($n = 60$)
Коприно	12.0±0.1	3.2±1.8	16.4±3.7	20.9±5.3	0.8±0.5
Молога	13.3±0.1	16.9±8.5	61.2±13.1	54.9±11.2	3.4±1.1
Наволоч	8.0±0.2	7.7±4.1	34.4±7.3	38.7±14.5	3.5±1.6
Измайлово	7.1±0.2	5.4±2.5	32.2±6.8	37.0±5.3	6.2±2.4
Средний двор	9.8±0.2	8.8±4.7	56.8±14.0	31.0±5.9	6.1±2.0
Брейтово	11.8±0.2	7.1±3.2	52.1±8.6	59.5±12.0	15.8±6.3
Главный плес	6.0±0.02	4.8±1.1	29.8±3.2	26.0±3.2	4.9±1.0
Волжский плес	4.6±0.01	3.5±1.6	13.6±2.7	13.2±2.3	0.7±0.2

Примечание. n — количество проб за период.

Мы рассчитывали $P_{\text{реал}}$ по разнице между $P_{\text{общ}}$ сообщества и ее потреблением ($P_{\text{общ}} - G_{\text{общ}}$) различными группами беспозвоночных хищников (факультативными и облигатными). Для оценки $G_{\text{общ}}$ в спектр питания хищных беспозвоночных включали все доступные виды пищи, имеющиеся в пелагиали водоема (Копылов и др., 2010; Lazareva, Kopylov, 2011). Долю каждого вида пищи рассчитывали по соотношению биомассы; учитывали, что крупные животные могут быть не доступны для планктонных хищников.

В 1990-х гг. беспозвоночные хищники выедали >22 ккал/м² или 31% $P_{\text{общ}}$ (Lazareva, Kopylov, 2011). Основными потребителями были Cyclopoidea (11.6 ккал/м² или 53% $G_{\text{общ}}$) и хищные Cladocera (9.4 ккал/м² или 43% $G_{\text{общ}}$). Напряженные трофические отношения внутри сообщества наблюдались с июня до середины сентября, когда хищники выедали до 43% $P_{\text{общ}}$ (табл. 7). Суммарно за сезон для рыб оставалось доступно почти 70% $P_{\text{общ}}$ (50 ккал/м²), во второй половине лета $P_{\text{реал}}$ снижалась <60% $P_{\text{общ}}$. По группам зоопланктона $P_{\text{реал}}$ распределялась следующим образом: 33.6 ккал/м² мирные кладоцеры, 7.3 — коловратки, 3.9 — мирные копеподы, 3.2 — хищные кладоцеры и 1.4 — всеядные и хищные копеподы (Cyclopoidea). Таким образом рыбы-планктофаги всех возрастов были обеспечены полноценным кормом.

Таблица 7. Сезонные изменения потребления ($G_{\text{общ}}$) беспозвоночными хищниками продукции метазоопланктона ($P_{\text{общ}}$) и его доступная для рыб продукция ($P_{\text{реал}}$) в Рыбинском водохранилище в разные годы

Годы	Показатель	Весна (40 сут)	Лето-1 (35 сут)	Лето-2 (60 сут)	Осень (45 сут)
1990–1995	$P_{\text{общ}}$, ккал/м ²	3.8±1.5	34.8±4.7	27.3±2.3	6.6±0.8
	$G_{\text{общ}}$, ккал/м ²	0.2	9.1	11.8	0.8
	$G_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$, %	5.3	26.1	43.2	12.1
	$P_{\text{реал}}$, ккал/м ²	3.6	25.7	15.5	5.8
2004–2009	$P_{\text{общ}}$, ккал/м ²	4.3±0.9	24.3±2.5	22.3±2.3	3.5±0.7
	$G_{\text{общ}}$, ккал/м ²	2.5	9.1	12.4	0.4
	$G_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$, %	57.5	37.3	55.8	11.4
	$P_{\text{реал}}$, ккал/м ²	1.8	15.2	9.8	3.1
2010	$P_{\text{общ}}$, ккал/м ²	0.25±0.1	29.3±7.0	36.6±4.3	6.7±1.8
	$G_{\text{общ}}$, ккал/м ²	0.05	13.0	25.3	0.4
	$G_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$, %	20	44	69	6
	$P_{\text{реал}}$, ккал/м ²	0.20	16.3	11.3	6.3

В 2004–2009 гг. продукция мирного метазоопланктона снизилась на 30% по сравнению с таковой на пике развития сообщества в 1990-х гг. Продукция хищников, напротив, возросла, особенно заметно (в 3–3.5 раза) *Bythotrephes* и *Asplanchna* (в 4–5 раз). В абсолютном выражении $G_{\text{общ}}$ за вегетационный период почти не увеличилось: хищники потребляли 24 ккал/м². Но $P_{\text{общ}}$ зоопланктона уменьшилась, поэтому относительное ее потребление выросло до >40% $P_{\text{общ}}$. Основную часть (57% $G_{\text{общ}}$) составили потребности хищных Cladocera (13.6 ккал/м²). Вклад Cyclopoidea был почти вдвое меньше (7.9 ккал/м² или 33% $G_{\text{общ}}$), еще меньше потребляли коловратки *Asplanchna* — 1.9 ккал/м² (8% $G_{\text{общ}}$). Доступная для рыб $P_{\text{реал}}$ снизилась в 1.7 раза до 30 ккал/м² за сезон (<60% $P_{\text{общ}}$ зоопланктона), во второй половине лета рыбам оставалось чуть более 40% $P_{\text{общ}}$. Около 5% $P_{\text{общ}}$ метазоопланктона

составила продукция велигеров *Dreissena* (2.6 ккал/м²), почти всю ее (90%) потребляли беспозвоночные хищники (Лазарева и др., 2015).

В аномально жарком 2010 г. $P_{\text{общ}}$ метазоопланктона составила 73 ккал/м² за вегетационный период, что в 1.3 раза выше средней $P_{\text{общ}}$ за предыдущие шесть лет и фактически совпадает со средней $P_{\text{общ}}$ в 1990-е годы (табл. 3). Потребление $P_{\text{общ}}$ хищниками возросло в 1.6 раза и достигло 39 ккал/м² (53% $P_{\text{общ}}$) за вегетационный период (табл. 7). Однако при высокой $P_{\text{общ}}$, доступная для рыб $P_{\text{реал}}$ не уменьшилась, а сравнительно с предыдущими шестью годами даже немного возросла до 34 ккал/м². В относительном выражении это составило всего 47% $P_{\text{общ}}$. Наиболее напряженные отношения между позвоночными и беспозвоночными хищниками складывались, как и ранее, во второй половине лета. Рыбам в этот период оставалось доступно только около 30% $P_{\text{общ}}$ метазоопланктона. Продукция меропланктона (велигеры) в этом году была мизерной (<0.2 ккал/м²) и не оказывала влияния на баланс пищевых ресурсов в пелагиали водохранилища.

Таким образом, в настоящее время $P_{\text{общ}}$ зоопланктона водохранилища в ~1.5 раза выше относительно 1960–1970-х гг., но примерно на 30% ниже относительно 1990-х гг. Современный период характеризуется увеличением роли беспозвоночных планктонных хищников в функционировании трофической сети пелагиали водохранилища на фоне снижения $P_{\text{общ}}$ зоопланктона. Снижение продуктивности метазоопланктона во многом определяется напряженными трофическими отношениями внутри сообщества. В аномально теплые годы выедание хищниками $P_{\text{общ}}$ возрастает более, чем в 1.5 раза. Это приводит к ужесточению конкуренции между беспозвоночными и рыбами. Наиболее напряженные трофические отношения формируются во второй половине лета (июль–август), когда доступная для рыб $P_{\text{реал}}$ уменьшается до 30–40% $P_{\text{общ}}$.

Обеспеченность пищей тюльки — одного из основных планктофагов пелагиали водохранилища. С 2000 г. в открытом водохранилище доминирующим планктофагом стала тюлька (*Clupeonella cultriventris*) (Экологические проблемы ..., 2001; Кияшко, 2004; Герасимов, 2005). С 2005 г. наряду с ней в траловых ловах регистрируют значительное количество (>50% улова) молоди других рыб, преимущественно сеголеток окуня (Kiyashko et al., 2012). В последние годы (с 2009 г.) наиболее часто тюлька встречается в уловах совместно с факультативными планктофагами молодью карповых (лещ, плотва и разновозрастная уклейка) и окуневых (окунь и судак) (Рыбы Рыбинского ..., 2015). Скопления планктофагов концентрируются чаще всего в речных плесах и на выходе из них в Главный (Экологические проблемы ..., 2001; Кияшко, 2004). В общем, места скопления рыб в основном совпадают с участками концентрации зоопланктона.

Тюлька активно выбирает из планктона определенных животных. При высокой пищевой активности в июне двухлетки тюльки избирательно потребляют крупных (длина тела >1.5 мм), но малочисленных и не образующих агрегаций ($C_2 = 0.6$ –0.7) хищных рачков *Heteroscope* и *Bythotrephes* (Kiyashko et al., 2007). Отмечен положительный индекс избирательности этих видов в течение всего светлого периода суток. При низкой пищевой активности тюльки в августе и более агрегированном ($C_2 = 0.8$) распределении в пространстве *Heteroscope* и *Bythotrephes* индекс избирания принимает как положительные, так и отрицательные значения.

Избирание тюлькой хищной клadoцеры *Leptodora* тесно связано с биомассой рачка и степенью агрегированности особей. Лептодора — крупный (длина тела до 9 мм) прозрачный рачок, который может быть замечен для рыб только во время движения. При высокой плотности и биомассе он служит привлекательной добычей для тюльки. При низкой плотности рачков рыба, вероятно, их не видит. Значения индекса избирательности положительны при биомассе лептодоры >60 мг/м³ и агрегированном распределении особей ($C_2 = 1.1$), тогда как при биомассе <16 мг/м³ и отсутствии скоплений рачков ($C_2 = 0.6$) индекс селективности отрицательный (Kiyashko et al., 2007).

В сообществе зоопланктона водохранилища биомасса дафний (*Daphnia galeata*), значительно выше, чем планктонных хищников *Heteroscope*, *Bythotrephes* и *Leptodora*. Тем не менее, индексы избирания дафний тюлькой в течение всего лета отрицательны (Kiyashko et al., 2007). Вероятно, часть популяции дафний (молодь) не доступна для тюльки. Молодые дафнии сравнительно прозрачны, перемещаются вертикально короткими (менее чем на длину тела) прыжками и для тюльки — визуального охотника они, по-видимому, малозаметны. Наиболее заметны для рыб крупные (1.9–2.1 мм) взрослые яйценозные самки, особенно с эфиппиями. В желудках рыб количество таких рачков всегда выше, чем в зоопланктоне. Так, в июне доля таких рачков в сообществе пелагиали водоема составляла 34% $B_{\text{общ}}$, а в желудках рыб — 52%; в августе — соответственно 50% и 63% $B_{\text{общ}}$.

В местах скопления тюльки наблюдается заметное изменение структуры кормового планктона, а иногда и $B_{\text{общ}}$. Так, в июне при $B_{\text{общ}}$ 1.1 ± 0.3 г/м³ в дневное время отмечено снижение в 2.5 раза количества ракообразных на полигоне в северо-восточной части Главного плеса (ст. Мякса) (Kiyashko et

al., 2007). Наиболее сильно элиминируются клadoцеры (дафнии, лептодора и битотреф). В августе в сообществе преобладают мелкие циклопы, которых потребляют в основном сеголетки тюльки. При сравнительно высокой $B_{\text{общ}}$ (1.7 ± 0.3 г/м³) взрослые рыбы кормятся менее интенсивно, чем в июне, индексы наполнения желудков ниже почти втрое (Kiyashko et al., 2007). В дневное время $B_{\text{общ}}$ не снижается, зарегистрировано только достоверное уменьшение в 2–4 раза количества наиболее крупных клadoцер (лимносида и лептодора).

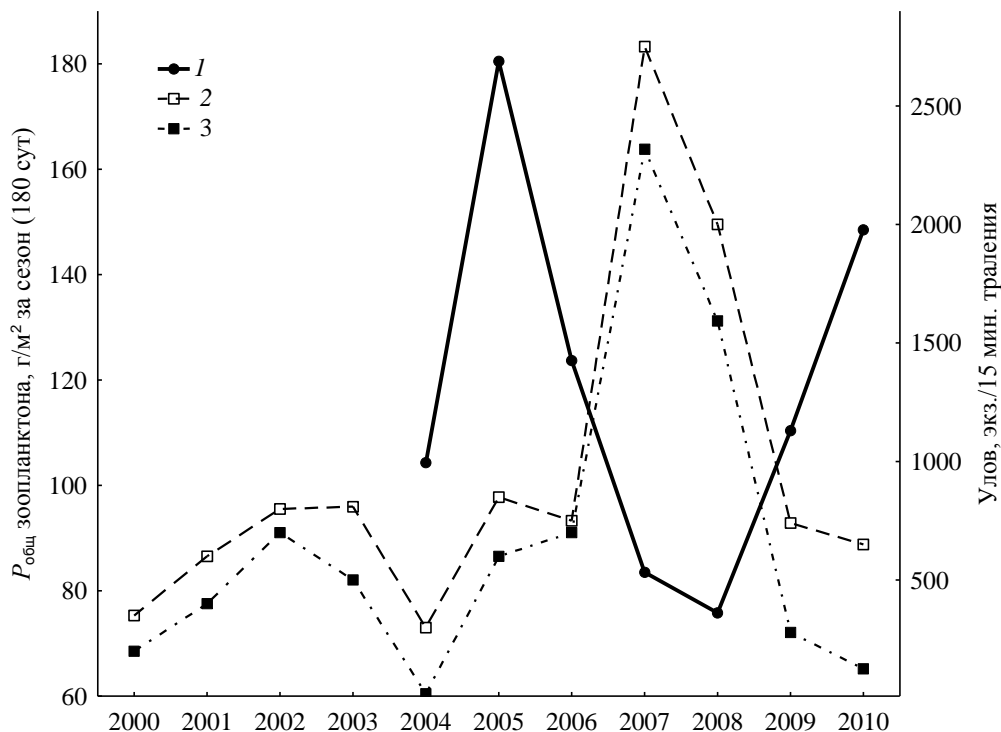


Рис. 6. Динамика продукции зоопланктона и уловов планктофагов пелагическим тралом в Рыбинском водохранилище. 1 — продукция зоопланктона за вегетационный период май–октябрь, 2 — осенний (сентябрь) улов пелагического трала (тюлька + молодь окуневых и карповых рыб) за 15 мин траления, 3 — то же тюлька; 2, 3 — (по: Kiyashko et al., 2012).

Во второй половине лета в пелагиали водохранилища биомасса и продукция зоопланктона обычно снижаются, а его потребление хищниками возрастает. Беспозвоночные хищники выедают мелкоразмерную фракцию сообщества (< 0.7 мм). Они потребляют $> 50\%$ $P_{\text{общ}}$ зоопланктона (табл. 7). Наиболее сильно элиминируются копеподы (*Eudiaptomus*, *Mesocyclops* и *Thermocyclops*), потребление их продукции достигает $> 90\%$. Потребление мирных клadoцер составляет $\sim 60\%$ их продукции. Главные потребители — хищные клadoцеры, они выедают почти 60% продукции копепод и $> 30\%$ продукции клadoцер. В этот же период усиливается пресс тюльки на зоопланктон вследствие увеличения численности ее скоплений за счет сеголеток. Присутствие сеголеток расширяет размерный спектр потребляемых рыбами жертв за счет молоди (копеподиты) циклопов (длина тела < 1 мм) и мелких *Bosmina* (длина тела < 0.5 мм). Их доля в рационе сеголеток тюльки составляет 13 и 75% соответственно (Kiyashko et al., 2007, 2012). Из общего количества потребленной тюлькой продукции циклопоидных копепод и мирных клadoцер (*Daphnia*, *Bosmina*), на долю сеголеток приходилось 90 и 70% соответственно.

Таким образом, спектры питания хищных клadoцер и молоди тюльки частично перекрываются. В июле–августе могут формироваться напряженные трофические отношения между различными видами хищников (рыбы и беспозвоночные). Значительную часть рациона тюльки составляет хищный зоопланктон: $> 30\%$ у сеголеток и $\sim 50\%$ у взрослых рыб (Kiyashko et al., 2012). При этом высокая численность рыб-планктофагов, вероятно, снижает уровень пресса беспозвоночных хищников на планктонное сообщество водохранилища.

Сопоставление многолетней динамики уловов планктофагов и $P_{\text{общ}}$ зоопланктона показало, что в годы с высокой численностью рыб (2007–2008 гг.) наблюдалось резкое (в 1.5–1.7 раза) снижение $P_{\text{общ}}$ (рис. 6). Средняя за вегетационный период $B_{\text{общ}}$ сообщества (0.7 ± 0.05 г/м³) в эти годы была на 30% ниже, чем в другие (1.0 ± 0.1 г/м³). Зарегистрирована тенденция к обратной статистической зависимости между осенними уловами тюльки и $P_{\text{общ}}$ зоопланктона за сезон ($r = -0.67$, $p = 0.09$), аналогичная связь получена между уловами и среднесезонной $B_{\text{общ}}$ зоопланктона ($r = -0.66$, $p = 0.10$).

Количественная оценка выедания зоопланктона тюлькой. В первом десятилетии нового века сравнительно высокие уловы тюльки приходились на 2001–2003, 2007–2008 и 2011 гг. (Kiyashko et

al., 2012; Рыбы Рыбинского ..., 2015). В 2007–2008 гг. по оценкам В.И. Кияшко суточный рацион половозрелой тюльки варьировал от 1 до 4% массы тела и составлял в среднем 98 ± 19 мг (сырая масса) планктонных ракообразных на одну рыбу. В скоплениях за сутки рыбы потребляли от 1 до 35 мг/м^3 зоопланктона (до 15% $B_{\text{общ}}$). Наибольшее потребление зоопланктона сеголетками тюльки отмечено во второй половине лета и осенью. В зоопланктоне в августе повсеместно очень большую долю по численности составляли мелкие Cyclopoida, а в сентябре Bosmina, представляющие предпочитаемую и очень доступную пищу для сеголеток. Поэтому их интенсивность питания выше, чем двухлеток тюльки. Индекс наполнения желудков сеголеток в августе в 5 раз, а в сентябре в 2.5 раза выше по сравнению с двухлетками (Kiyashko et al., 2007). Суточный рацион сеголеток составлял 2–8% массы тела (49 ± 21 мг рачков на одну рыбу). В зависимости от численности за сутки они потребляли от 1 до 120 мг/м^3 зоопланктона (до 20% $B_{\text{общ}}$). Таким образом, выедание тюлькой зоопланктона могло быть очень высоким, особенно на участках, где регулярно кормятся большие скопления рыб.

Наиболее близкое к реальности представление о трофических взаимоотношениях в экосистеме дает количественная оценка выедания хищниками продукции их жертв. Продукция зоопланктона и ее потребление планктофагами сильно изменяются в течение вегетационного периода. В пелагиали Рыбинского водохранилища максимум $P_{\text{общ}}$ наблюдается в первой половине лета, а наибольшее (> 40%) ее выедание беспозвоночными хищниками во второй половине (Лазарева, 2010; Лазарева, Соколова, 2015; Lazareva, Korylov, 2011). Рыбам доступно 60–70% $P_{\text{общ}}$ зоопланктона в начале лета, 30–40% во второй половине лета и >90% осенью (Lazareva, Sokolova, 2015).

В начале лета (июнь) в уловах преобладают взрослые особи тюльки, предпочтительным кормом для которых служат крупные ракообразные, особенно копеподы *Heterocope* и *Cyclops* (Kiyashko et al., 2007). В июне рыбы выедали > 80% P гетерокопы и 12–13% P других копепод (табл. 8). Интенсивным потреблением рыбами можно объяснить крайне неравномерное распределение численности гетерокопы ($CV = 81\%$) по акватории при встречаемости фактически повсеместно. В июне этот вид размножается и достигает максимальной численности 1–2 тыс. экз./м³ (Лазарева, 2010). Среди кладоцер наиболее интенсивно рыбы потребляли лептодору (10% P), при этом общее потребление ракообразных этой группы было небольшим (3% P).

Таблица 8. Суточная продукция (P , мг/м² сут*) зоопланктона и ее выедание (G , мг/м² сут*) тюлькой летом и осенью в пелагиали Рыбинского водохранилища при высокой численности рыб (2007–2008 гг.)

Группа планктона	Лето-1			Лето-2			Осень			Среднее VI–X		
	P	G	$G/P, \%$	P	G	$G/P, \%$	P	G	$G/P, \%$	P	G	$G/P, \%$
<i>Leptodora</i>	62.4	5.9	10	26.3	31.3	119	1.3	6.0	462	27.3	16.8	62
<i>Bythotrephes</i>	59.3	1.2	2	28.5	12.7	45	0.2	5.9	>1000	27.1	7.6	28
<i>Daphnia</i> + <i>Bosmina</i>	714.5	20.1	3	86.9	259.6	299	16.8	53.8	320	221.3	133.6	60
<i>Eudiaptomus</i>	23.8	2.9	12	32.1	6.3	20	0.7	2.9	414	19.9	4.4	22
<i>Heterocope</i>	7.7	6.5	84	1.6	3.1	194	<0.1	0.5	>500	2.6	3.1	119
Cyclopoida	41.0	5.3	13	45.8	38.8	85	1.2	6.2	517	30.3	19.9	66
Кормовой зоопланктон	908.7	41.9	5	221.2	351.8	159	20.3	75.3	371	328.5	185.4	56
Весь зоопланктон	1272.0	41.9	3	404.0	351.8	87	25	75.3	300	499.2	185.4	37

Примечание. * — сырая масса зоопланктона, в расчетах принят пищевой спектр тюльки (по: Kiyashko et al., 2007, 2012).

В целом, в первую половину лета тюлька выедала не более 5% суточной продукции кормового зоопланктона и только 3% $P_{\text{общ}}$. В указанные годы количество молоди окуневых и карповых рыб в пелагиали в 2–3 раза превышало таковое тюльки (Kiyashko et al., 2012). Но даже с учетом этого общее потребление зоопланктона не могло быть более 10% $P_{\text{общ}}$. Для сравнения, беспозвоночные пелагические хищники потребляли почти 40% $P_{\text{общ}}$ зоопланктона (табл. 7). Таким образом, в первую половину лета (до середины июля) рыбы-планктофаги не контролировали развитие зоопланктона, пресс рыб сказывался лишь на обилии и распределении отдельных немногочисленных видов (*Heterocope appendiculata*).

Суммарное выедание зоопланктона тюлькой во второй половине лета было очень высоким и составляло 87% $P_{\text{общ}}$ и 159% P кормовых ракообразных (табл. 8). Наиболее интенсивно рыбы потребляли мирных кладоцер (~300% P), лептодору (>100% P) и циклопидных копепод (>80% P), тогда как сравнительно многочисленных (4.8 ± 1 тыс. экз./м³) каляноидных копепод (*Eudiaptomus*) — крайне слабо (20% P). По-прежнему взрослые рыбы выбирали из планктона рачков рода *Heterocope* ($G = \sim 200\%$ P), хотя этот вид в августе заканчивал цикл развития, его численность (<300 экз./м³) и продукция (3.1 мг/м² сут) были очень малы, встречаемость составляла ~50% проб, в основном его находили в Главном и Моложском плесах водохранилища.

Тот факт, что потребление зоопланктона достигало $> 100\%$ его продукции свидетельствовало о выедании рыбами также части биомассы кормовых видов. Однако при высоком расчетном потреблении тюлькой зоопланктона в августе реально не наблюдали заметного изменения его биомассы в течение суток даже в больших скоплениях рыб (Kiyashko et al., 2007). Это связано с высокой гидродинамической активностью водоема, компенсирующей элиминацию зоопланктона привнесом его с соседних участков. Распределение тюльки по акватории крайне неравномерно, есть участки в центре водохранилища (ст. Наволок), где тюлька фактически никогда не встречается в траловых ловах (Кияшко, 2004; Kiyashko et al., 2012). Здесь зоопланктон не подвергался влиянию планктофагов. Кроме того, при снижении численности избираемых кормовых объектов уменьшалась их доступность для рыб, снижалась интенсивность питания рыб, которые могли переходить на потребление другого вида корма. Это трудно учесть в расчете общего выедания рыбами зоопланктона, выполненного на основе среднего для ряда станций рациона.

В конце сентября – октябре, когда летний зоопланктон завершал цикл развития и продукция большинства видов (исключая *Bosmina longispina*) была очень мала, планктофаги фактически “доедали” биомассу кормовых объектов (табл. 8). Потребление кормового зоопланктона составило $>300\%$ $P_{\text{общ}}$. Тюлька по-прежнему выбирала наиболее крупных представителей планктона (лептодору, битотрефа и гетерокопу) и, по-видимому, затрачивала на поиск излюбленного корма значительные усилия. В это время встречаемость хищных кладоцер в планктонных сборах не превышала 20% проб при численности < 30 экз./м³, а гетерокопу обнаруживали единично.

Среднесуточная интенсивность выедания зоопланктона за сезон (июнь–октябрь) составила 185.4 мг/м^2 или $\sim 60\%$ суточной продукции кормового зоопланктона и $\sim 40\%$ общей. Наибольшему прессу со стороны рыб подвергались копеподы *Heterocope appendiculata* и копеподитные стадии развития Cyclopoida, а из кладоцер *Leptodora kindtii*, *Daphnia galeata* и виды рода *Bosmina*. Приведенные выше оценки выедания тюлькой зоопланктона следует рассматривать как максимальные, поскольку они сделаны для периода сравнительно высокой численности планктофага. Исходя из динамики уловов тюльки (Рыбы Рыбинского ..., 2015; Kiyashko et al., 2012), сравнимый пресс рыб на зоопланктон мог наблюдаться в 2001–2003 и 2011 гг., тогда как в остальные годы он был в 2–3 раза ниже: $15\text{--}20\%$ суточной $P_{\text{общ}}$ в среднем за сезон и до $100\text{--}150\%$ во второй половине лета. В любом случае воздействие планктофагов на зоопланктон пелагиали водохранилища следует признать существенным. Начиная с конца июля, одна только тюлька могла контролировать структуру и продукционный потенциал сообщества на участках водохранилища, где регулярно встречаются ее скопления.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Пик развития зоопланктона в Рыбинском водохранилище наблюдался в 1980–1990-х гг. Современные значения $B_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ зоопланктона в пелагиали водохранилища ниже, чем были на пике развития, но в 1.6 раза превышают таковые до потепления климата (до 1976 г.). Зарегистрировано заметное (в 1.5–3 раза) увеличение численности всех копепод, а также большинства крупных кладоцер. Это существенно изменило структуру сообщества в сторону “укрупнения” организмов зоопланктона и послужило важным фактором для успешной натурализации нового планктофага — тюльки. Вследствие потепления увеличилась продолжительность периода массового развития летнего зоопланктона, что привело к формированию мощного пика $B_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ во второй половине лета (август). Наибольшие изменения обилия сообщества и его сезонной динамики зарегистрированы в Главном плесе водохранилища. Здесь в настоящее время $P_{\text{общ}}$ зоопланктона вдвое выше, чем в Волжском плесе.

Современный период характеризовался увеличением значения беспозвоночных планктонных хищников в функционировании трофической сети пелагиали водохранилища. Наиболее напряженные трофические отношения складывались во второй половине лета (июль–август), когда доступная для рыб $P_{\text{реал}}$ уменьшалась до $30\text{--}40\%$ $P_{\text{общ}}$. В это время было возможно формирование жесткой конкуренции между беспозвоночными хищниками и рыбами на отдельных участках водоема.

В силу избирательного типа питания воздействие одного из основных планктофагов — тюльки — на зоопланктон не одинаково для разных его таксономических групп. Так, взрослая тюлька выбирала из зоопланктона наиболее крупных и заметных ракообразных, тогда как сеголетки потребляли сравнительно мелких. Локально в местах скоплений тюльки снижалась численность крупных видов кладоцер и общая биомасса зоопланктона. Рыбы выедали значительное количество хищных видов беспозвоночных, что снижало пресс этих хищников на планктонное сообщество. В годы с высокой численностью рыб-планктофагов наблюдалось резкое снижение $P_{\text{общ}}$ зоопланктона.

По нашим оценкам тюлька выедала от 3% в июне до 300% в октябре суточной $P_{\text{общ}}$ зоопланктона. Среднесуточная интенсивность выедания зоопланктона за сезон (июнь–октябрь) составила 185.4 мг/м^2 или $\sim 60\%$ суточной продукции кормового зоопланктона и $\sim 40\%$ общей. Приведенные

оценки потребления тюлькой зоопланктона близки к максимальным, поскольку они сделаны для периода сравнительно высокой численности планктофага. Наибольшему прессу со стороны рыб подвергались каляниды *Heteroscope appendiculata* и копеподитные стадии развития Cyclopoida, а из кладоцер *Leptodora kindtii*, *Daphnia galeata* и виды рода *Bosmina*. Воздействие рыб-планктофагов на зоопланктон пелагиали водохранилища следует признать существенным. Начиная с конца июля, одна только тюлька могла контролировать структуру и продукционный потенциал сообщества на участках водохранилища, где регулярно встречаются ее скопления.

Авторы искренно признательны ныне покойной В.И. Кияшко за любезно предоставленные данные по оценкам численности и суточного рациона тюльки. Работа выполнена при финансовой поддержке Программы ОБН РАН "Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с. Andronikova I.N. Strukturno-funktsionalnaya organizatsiya zooplanktona ozernykh ekosistem. SPb.: Nauka, 1996. 189 s. [Andronikova I.N. Structural and functional organization of the zooplankton of lake ecosystems. St-Petersburg: Nauka, 1996. 189 p.] In Russian
- Бакулин К.А. Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 72–86. Bakulin K.A. Morfometricheskie kharakteristiki Rybinskogo vodokhranilishcha // Biologicheskie i gidrologicheskie factory mestnykh peremeshchenii ryb v vodokhranilishchakh. Leningrad: Nauka, 1968. P. 72–86. [Bakulin K.A. The morphometric characteristics of the Rybinsk reservoir // Geological and Hydrological Factors of Local Fish Movements in Reservoirs. Leningrad: Nauka, 1968. P. 72–86.] In Russian
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 58–72. Balushkina E.V., Vinberg G.G. Zavisimost' mezhdur dlinoi i massoi tela planktonnykh rakoobraznykh // Eksperimentalnye i polevyie issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer. L.: Zool. in-t AN SSSR, 1979. S. 58–72. [Balushkina E.V., Vinberg G.G. The relationship between the length and body mass planktonic crustaceans // Experimental and field studies of the biological bases of the productivity of lakes. Leningrad: Zool. Institute of Sciences of the USSR. 1979. P. 58–72.] In Russian
- Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. 1969. Л.: Наука, 232 с. Vasilevich V.I. Statisticheskie metody v geobotanike. 1969. Leningrad: Nauka, 232 s. [Vasilevich V.I. Statistical methods in geobotany. 1969. Leningrad: Nauka, 232 p.] In Russian
- Владимирова Т.М. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука, 1974. С. 37–42. Vladimirova T.M. Produktsiya zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha // Biologiya i produktivnost' presnovodnykh bespozvonochnykh. Leningrad: Nauka, 1974. S. 37–42. [Vladimirova T.M. Zooplankton Production in Rybinsk Reservoir // Biology and productivity of freshwater invertebrates. Leningrad: Nauka, 1974. P. 37–42.] In Russian
- Герасимов Ю.В. Динамика распределения рыб Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 46–58. Gerasimov Yu.V. Dinamika raspredeleniya ryb Rybinskogo vodokhranilishcha // Aktual'nye problem ispolzovaniya biologicheskikh resursov vodokhranilishch. Rybinsk: Rybinskii dom pechati, 2005. S. 46–58. [Gerasimov Yu.V. Dynamics of the fish distribution in Rybinsk Reservoir // Actual problems of utilization of biological resources of water reservoirs. Rybinsk: Rybinskii dom pechati, 2005. P. 46–58.] In Russian
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2012. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (обращение апрелм 2012 г.). Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2011 g. //M.: Rosgidromet, 2012. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (obrashchenie april 2012 g.) [Report on the features of the climate in the Russian Federation in 2011 [electronic resource] // Moscow: Roshydromet, 2012. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (appeal to april 2012).] In Russian
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2012 г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2013. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (обращение март 2013 г.). Doklad ob osobennostyakh klimata na territorii Rossiiskoi Federatsii za 2012 g. //M.: Rosgidromet, 2013. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (obrashchenie mart 2013 g.) [Report on the features of the climate in the Russian Federation in 2012 [electronic resource] // Moscow: Roshydromet, 2013. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (appeal to mart 2013).] In Russian
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с. Ivanova M.B. Produktsiya planktonnykh rakoobrasnykh v presnykh vodakh. Leningrad: Zool. in-t AN SSSR, 1985, 222 s. [Ivanova M.B. Production of planktonic crustaceans in freshwater. Leningrad: Zool. Institute of Sciences of the USSR, 1985. 222 p.] In Russian
- Казанцева Т.И. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 2. С. 128–145. Kazantseva T.I. Balansovaya model' ekosistemy melkogo vysokoevτροφного озера //

- Zhurn. obshch. biologii. 2003. T. 64. № 2. S. 128–145. [Kazantseva T.I. Balance model of ecosystem of shallow highly eutrophic lake // Zhurn. obshch. biologii. 2003. V. 64. No. 2. P. 128–145.] In Russian
- Кияшко В.И. Трофоэкологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* в водохранилищах Средней и Верхней Волги // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44. № 6. С. 811–820. Kiyashko V.I. Trofoekologicheskaya kharakteristika tyul'ki *Clupeonella cultriventris* v vodokhranilishchakh Sredney i Verkhney Volgi // Voprosy ikhtiologii. 2004. T. 44. № 6. S. 811–820. [Kiyashko V.I. Trophoeological characteristic of kilka *Clupeonella cultriventris* in Middle and Upper Volga reservoirs // Voprosy ikhtiologii. 2004. V. 44. No. 6. P. 811–820.] In Russian
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б. Потоки вещества и энергии в планктонной трофической сети озера // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 293–324. Kopylov A. I., Lazareva V. I., Kosolapov D.B. Potoki veshchestva i energii v planktonnoi troficheskoi seti ozera // Sostoyanie ekosistemy oz. Nero v nachale XXI veka. Moscow: Nauka, 2008. S. 293–324. [Kopylov A. I., Lazareva V. I., Kosolapov D.B. Flows of matter and energy in the planktonic food web of the lake ecosystem // The State of the Ecosystem of Lake Nero at the beginning of XXI Century. Moscow: Nauka, 2008. P. 293–324.] In Russian
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л., Мыльникова З.М., Масленникова Т.С. Микробная “петля” в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи современной биологии. 2010. №6. С. 544–556. Kopylov A.I., Lazareva V.I., Pyrina I.L., Mylnikova Z.M., Maslennikova T.S. Mikrobnaya “petlya” v planktonnoi troficheskoi seti krupnogo ravninnogo vodokhranilishcha // Usp. Sovrem. Biol. 2010. V. 130. No. 6. S. 544–556. [Kopylov A.I., Lazareva V.I., Pyrina I.L., Mylnikova Z.M., Maslennikova T.S. Microbial “loop” in the planktonic food web of a large plain reservoir // Usp. Sovrem. Biol. 2010. V. 130. No. 6. P. 544–556.] In Russian
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / Ред. А.И. Копылов; М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 181 с. Lazareva V.I. Struktura i Dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha / A.I. Kopylov red.; Moscow: Tov. nauch. izd. KMK, 2010. 181 s. [Lazareva V.I. Zooplankton structure and dynamics in the Rybinsk Reservoir / A.I. Kopylov ed.; Moscow: KMK, 2010. 181 p.] In Russian
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. № 4. С. 62–73. Lazareva V. I., Lebedeva I.M., Ovchinnikova N.K. Izmeneniya v soobshchestve zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha za 40 let // Biol. Vnutr. Vod. 2001. No. 4. S. 62–73. [Lazareva V. I., Lebedeva I.M., Ovchinnikova N.K. Changes in the zooplankton community of Rybinsk Reservoir during 40 years // Biol. Vnutr. Vod. 2001. No. 4. P. 62–73.] In Russian
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133. № 6. С. 564–574. V. I. Lazareva, E. A. Sokolova Dinamika i Fenologiya zooplanktona krupnogo ravninnogo vodokhranilishcha: otklik na poteplenie klimata // Usp. Sovrem. Biol. 2013. T. 133. No. 6. S. 564–574. [Lazareva V. I. & Sokolova E. A. Zooplankton Dynamics and Phenology in a Large Plain Reservoir: Response to Climate Change // Usp. Sovrem. Biol. 2013. V. 133. No. 6. P. 564–574.] In Russian
- Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журн. 2015. № 1. С. 42–54. Lazareva V.I., Kopylov A.I., Sokolova E.A., Pryanichnikova E.G. Veligery dreissenid (Bivalvia, Dreissenidae) v troficheskoi seti planktona Rybinskogo vodokhranilishcha // Povolzhskii ekologicheskii zhurn. 2015. № 1. S. 42–54. [Lazareva V. I., Kopylov A.I., Sokolova E. A., Pryanichnikova E.G. Veliger larvae of Dreissena (Bivalvia, Dreissenidae) in the plankton food web of the Rybinsk reservoir // Povolzhskiy ecol. zhurn. 2015. No. 1. P. 42–54.] In Russian
- Литвинов А.С., Девяткин В.Г., Рощупко В.Ф., Шихова Н.М. Многолетние изменения характеристик экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С.190–199. Litvinov A.S., Devyatkin V.G., Roshchupko B.F., Shikhova N.M. Mnogolrtnie izmeneniya kharakteristik ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha // Aktual'nye problem ispolzovaniya biologicheskikh resursov vodokhranilishch. Rybinsk: Rybinskii dom pečati, 2005. S. 190–199. [Litvinov A.S., Devyatkin V.G., Roshchupko B.F., Shikhova N.M. Long-term changes in the characteristics of the Rybinsk reservoir ecosystem // Actual problems of utilization of biological resources of water reservoirs. Rybinsk: Rybinskiy dom pečati, 2005. P. 190–199.] In Russian
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. С. 101. Litvinov A.S., Zakonnova A.V. Gidrologicheskie usloviya v Rybinskom vodokhranilishche v period potepleniya klimata // Sovremennye problem vodokhranilishch i ikh vodosborov. Perm': Permskiy gos. un-t, 2011. T. 1. S. 101. [Litvinov A.S., Zakonnova A.V. Hydrological conditions in the Rybinsk Reservoir during climate warming // Modern problems of reservoirs and watersheds. Perm': Perm' State. Univ. 2011. V. 1. P. 101.] In Russian
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В., Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Ижевск: Издатель Пермьяков, 2012. С. 167–169. Litvinov A.S., Pyrina I.L., Zakonnova A.V., Kuchay L.A., Sokolova E.N. Izmenenie termicheskogo rezhima i produktivnosti fitoplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha v usloviyakh potepleniya klimata // Basseyn Volgi v XXI veke: struktura i funktsionirovanie ekosistem vodokhranilishch. Izhevsk: Izdatel Permyakov, 2012. S. 167–169. [Litvinov A.S., Pyrina I.L., Zakonnova A.V., Kuchay L.A., Sokolova E.N. Changes in thermal regime and phytoplankton productivity in the Rybinsk Reservoir during climate warming // Volga basin in the XXI century: the structure and functioning of reservoir ecosystems. Izhevsk: Izdatel Permyakov, 2012. P. 167–169.] In Russian

- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 320 с. Monakov A.V. Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh. M.: In-t problem ekologii i evolutsii RAN, 1998. 320 s. [Monakov A.V. Feeding of freshwater invertebrates. Moscow: Institute of Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, 1998. 320 p.] In Russian
- Оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2008. 89 с. Otsenochnyy doklad ob izmeneniyakh klimata i ikh posledstviyakh na territorii Rossiyskoy Federatsii. // M.: Rosgidromet, 2008. 89 s. [Assessment Report on climate change and its consequences on the territory of the Russian Federation. Moscow: Rosgidromet, 2008. 89 p.] In Russian
- Пидгайко М.Л. Биологическая продуктивность водохранилищ Волжского каскада // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Гос. ин-т речн. и рыб. хоз-ва, 1978. Т. 138. С. 45–82. Pidgaiko M.L. Biologicheskaya produktivnost' vodokhranilishch Volzhskogo kaskada // Vodokhranilishcha Volzhsko-Kamskogo kaskada i ikh rybokhozyaystvennoye znacheniye. L.: Gos. in-t rechn. i ryb. khoz-va, 1978. T. 138. S. 45–82. [Pidgayko M.L. The biological productivity of the Volga cascade reservoirs // Volga-Kama cascade Reservoirs and its fishery household concern. Leningrad: State. Inst. river. and fish. Households, 1978. V. 138. P. 45–82.] In Russian
- Половкова С.Н., Халько В.В. О питании сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл., 1981. №49. С. 39–43. Polovkova S.N., Khalko V.V. O pitanii segoletkov sudaka v Rybinskom vodokhranilishche // Biologia Vnutr. Vod: Inform. Byul., 1981. No. 49. S. 39–43. [Polovkova S.N., Khalko V.V. About nutrition walleye fingerlings on the Rybinsk Reservoir // Biologia Vnutr. Vod: Inform. Bul., 1981. No. 49. P. 39–43.] In Russian
- Пырина И.Л. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2000. №1. С. 36–44. Pyrina I.L. Mnogoletnie issledovaniya sodержaniya pigmentov fitoplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha // Biologiya Vnutr. Vod. 2000. №1. S. 36–44. [Pyrina I.L. Long-term studies of phytoplankton pigment content of the Rybinsk reservoir // Biologiya Vnutr. Vod. 2000. No.1. P. 36–44.] In Russian
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с. Romanenko V.I. Mikrobiologicheskie process produktsii i destruktсии organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh. Leningrad: Nauka, 1985. 295 s. [Romanenko V.I. Microbiological processes of production and destruction of organic matter in inland waters. Leningrad: Nauka, 1985. 295 p.] In Russian
- Ривьер И.К. Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 242–294. Rivier I.K. Sostav, raspredeleniye i dinamika zooplanktona kak kormovogo resursa ryb // Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh. Nizhniy Novgorod: Vektor TiS, 2007. S. 242–294. [Rivier I.K. The composition, distribution and dynamics of zooplankton as a food resource for fish // Ecology of aquatic invertebrates. Nizhny Novgorod: Vector TiS, 2007. P. 242–294.] In Russian
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87. Rivier I.K., Lebedeva I.M., Ovchinnikova N.K. Mnogoletnyaya dinamika zooplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha // Ekologiya vodnykh organizmov verkhnevolzhskikh vodokhranilishch. Leningrad: Nauka, 1982. S. 69–87. [Long-term dynamics of zooplankton in Rybinsk Reservoir // Ecology of aquatic organisms in Upper Volga reservoirs. Leningrad: Nauka, 1982. P. 69–87.] In Russian
- Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология / ред. Ю. В. Герасимов; Ярославль: Филицань, 2015. 418 с. Ryby Rybinskogo vodokhranilishcha: populyatsionnaya dinamika i ekologiya / Red. Yu.V. Gerasimov. Yaroslavl': Filigran', 2015. 418 s. [Fishes of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology / Ed. Yu.V. Gerasimov. Yaroslavl: Filigran', 2015. 418 p.] In Russian
- Сметанин М.М. Статистические методы в экологии рыб. 2003. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 197 с. Smetanin M.M. Statisticheskiye metody v ekologii ryb. 2003. Rybinsk: Rybinskiy dom pechati, 197 s. [Smetanin M.M. Statistical methods in fish ecology. 2003 Rybinsk: Rybinskiy dom pechati, 197 p.] In Russian
- Столбунув И.А. Видовой состав и распределение молоди рыб в литорали Рыбинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов. Т. 2. М.: АКВАРОС, 2011. С. 738–744. Stolbunov I.A. Vidovoy sostav i raspredeleniye molodi ryb v litorali Rybinskogo vodokhranilishcha // Sovremennoye sostoyaniye bioresursov vnutrennikh vodoyemov. T. 2. M.: AKVAROS, 2011. S. 738–744. [Stolbunov I.A. Species composition and distribution of juvenile fish in the littoral zone of the Rybinsk Reservoir // Current state of inland waters biological resources. T. 2. Moscow: AQUAROS, 2011. P. 738–744.] In Russian
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с. Ekologicheskiye problemy Verkhney Volgi. Yaroslavl': Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 2001. 427 s. [Ecological problems of the Upper Volga. Yaroslavl: Izd-vo Yaroslavskogo gos. tekhn. un-ta, 2001. 427 p.] In Russian
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagareze H. et al. Lakes as sentinels of climate change // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. N 6 (part 2). P. 2283–2297.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // Global Change Biology. 2006. V.12. P. 652–1661.
- Kiyashko V. I., Khalko N. A., Lazareva V. I. On the Diurnal Rhythm and Feeding Electivity in Kilka (*Clupeonella cultriventris*) in Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. 2007. V. 47. No. 4. pp. 310–319.

- Kiyashko V.I., Karabanov D.P., Yakovlev V.N., Slyn'ko Yu.V. Formation and development of the Black Sea-Caspian kilka *Clupeonella cultriventris* (Clupeidae) in the Rybinsk Reservoir // Journal of Ichthyology. 2012. V. 52. No. 8. P. 537–546.
- Kopylov A.I., Lazareva V.I., Mineeva N.M., Maslennikova T.S., and Stroinov Ya.V. Influence of Anomalous High Water Temperatures on the Development of the Plankton Community in the Middle Volga Reservoirs in Summer 2010 // Doklady Biol. Sci., 2012, Vol. 442, pp. 11–13.
- Lazareva V.I., Kopylov A.I. Zooplankton Productivity at the Peak of Eutrophication of a Plain Reservoir Ecosystem: The Role of Invertebrate Predators // Biol. Bull. Rev. 2011. V. 1. No. 6. P. 542–551.
- Lazareva V.I., Mineeva N. M., Zhdanova S.M. Spatial Distribution of Plankton from the Upper and Middle Volga Reservoirs in Years with Different Thermal Conditions // Biol. Bull. 2014. V. 41. No. 10. P. 869–878.
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // Inland Wat. Biol. 2015. Vol. 8. No. 3. P. 250–258.
- Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol.Ergebn. Limnol. 1977. Bd.8. P. 71–78.
- Sorokin J.I. Biological productivity of the Rybinsk Reservoir // Productivity problems of freshwaters. Warszawa: Krakow, 1972. p. 493–504.
- Straile D. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes // Proc. R. Soc. Lond. B. 2002. V. 269. P. 391–395.
- Wagner C., Adrian R. Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? // Global Change Biology. 2009. V. 15. P. 1104–1115.

FOOD SUPPLY OF PLANKTOPHAGOUS FISH IN THE RYBINSK RESERVOIR DURING GLOBAL WARMING: THE ZOOPLANKTON DYNAMICS AND PRODUCTIVITY

V. I. Lazareva, E. A. Sokolova

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia,

E-mail: laz@ibiw.yaroslavl.ru

Comprehensive monitoring of the pelagic zone of the Main (Glavny) and the Volga reach of the Rybinsk reservoir performed during May–October 2004–2010, and 1956–1995. The peak of zooplankton observed in the 1980–1990-ies. Modern biomass and production values of the community were lower than they at the peak of development were, but 1.6 times exceed those to climate warming (up to 1976). Registered 1.5–3 times increase in the number of copepods, large cladocerans majority, as well as a shift in the structure of the community towards the "consolidation" of organisms. This was an important factor for the success of the new naturalization planktophage – kilka. Because of warming has increased the duration of the period of the mass development of the summer zooplankton and form strong peak abundance in late summer (August). The greatest changes in the seasonal dynamics registered in the Main reach of the reservoir. The period since 2004 was characterized by an increase in the value of invertebrate predators in the functioning of the planktonic food web of the reservoir. Most trophic relations was strained during the second half of the summer (July–August), when the available fish zooplankton production was reduced to 30–40% of the total. At this time, tough competition between predator invertebrates and fish were possible in some parts of the reservoir. Due to the selectivity of power kilka impact on the zooplankton community, it was not identical for its different taxonomic groups. In kilka clusters locally, decreased number of large cladoceran and total biomass of zooplankton. Fish consumed a significant amount of predatory crustaceans, which reduced the press invertebrate predators in the plankton community. The lowest production of zooplankton observed in years with high numbers of fish.

Keywords: climate warming, Rybinsk reservoir, zooplankton, dynamics, production, trophic interactions, planktophagous fish, food supply.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ИНВАЗИЙНЫХ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В САРАТОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Е. П. Романова¹, С. В. Горюнова², С. П. Кузнецова³

¹Институт экологии Волжского бассейна РАН

445010 г. Тольятти Самарской обл., ул. Комзина, 10, e-mail: romanova-elro@yandex.ru

²Московский городской педагогический университет

129226, г. Москва, 2-й Сельскохозяйственный проезд, 4, e-mail: svgor@inbox.ru

³Тольяттинская гидрометобсерватория Приволжского УГМС

445012 г. Тольятти Самарской обл., л. Коммунистическая, 73

Изучена многолетняя динамика 16 видов зоопланктонного комплекса Саратовского водохранилища, появившихся в составе биоценоза в разные годы после зарегулирования русла Волги, приуроченных в основном к пелагиали. Виды-вселенцы бореально-арктического комплекса присутствуют в планктоне водохранилища в основном в весенне-раннелетний период (май–июнь), а представители Понто-каспийской фауны обычны в летне-осеннее время (июль–сентябрь). Саратовское водохранилище представляет собой своеобразный инвазионный коридор, дающий возможность видам разного происхождения мигрировать в противоположных направлениях, достигая разной численности в своем развитии.

Ключевые слова: инвазийные виды, зоопланктон, Саратовское водохранилище, бореально-арктические виды, Понто-каспийская фауна.

ВВЕДЕНИЕ

В современном мире наблюдается увеличение экологической роли природно-технических систем и занимаемого ими пространства. Водохранилища представляют собой объекты, в которые могут вселиться и найти условия для своего массового развития новые, ранее не встречавшиеся в этой экосистеме виды организмов.

Вторжение новых биологических видов — инвазия (от лат. *invasio* — нашествие, нападение) носит глобальный характер и может привести не только к сокращению естественного биоразнообразия из-за жесткой конкуренции с аборигенными видами, но и к угрозе исчезновения многих видов (Зайцев, Резник, 2004). В ходе освоения как естественных, так и техногенно-измененных экосистем новый вид включается во все биоценотические связи данного сообщества, нарушая естественные процессы развития ценозов.

В настоящее время обширный комплекс разнообразных организмов в результате техногенеза смог расселиться в новые районы. Условия для развития некоторых видов в природно-технических системах оказались даже более благоприятными, чем в естественной среде, например, благодаря отсутствию конкурентов и хищников, а также формированию новых, легкодоступных пищевых ресурсов (Суздалева, Горюнова, 2014).

Саратовское водохранилище, расположенное в атлантико-континентальной климатической области, имеет ряд особенностей, определяющих характер развития биоты. Это внутрикаскадное расположение, повышенная проточность и высокий водообмен, происходящий до 19 раз в год (Волга ..., 1978). Наличие защищенных от волнобоя островов, мелководий, значительная изрезанность береговой линии благоприятствовали развитию в водохранилище высшей водной растительности и увеличению биотопов.

Саратовское водохранилище относится к долинно-русловому типу, предназначено для недельного регулирования воды, значительных запасов водной массы не имеет (Волга ..., 1978). Даже по облику и конфигурации зеркала оно больше напоминает реку и представляет собой коридор, по которому идет проникновение фауны как с севера на юг, так и с юга на север.

Замедление скорости течения водохранилища, изменение температурного режима и трофического статуса создали благоприятные условия для проникновения и развития видов, не характерных для этого региона. Появление после зарегулирования Волги в Куйбышевском водохранилище бореально-арктической фауны (Дзюбан, Ривьер, 1976) привело к тому, что они проникли в нижерасположенные участки Волги и регистрировались там еще до заполнения ложа Саратовского водохранилища.

Многолетние наблюдения за биотой водохранилища, начатые сотрудниками Куйбышевской биологической станции с 1966 г еще до заполнения ложа и продолженные в Институте экологии Волжского бассейна РАН позже, позволили оценить видовое разнообразие зоопланктона на разных этапах формирования сообщества (Дзюбан, 1977; Дзюбан, Кузнецова, 1979; Романова, 2002). По мере формирования фауны водохранилища видовое разнообразие зоопланктона увеличивалось за счет раз-

вития сообщества зоофитоса, приуроченного к зарослям макрофитов, занимающих мелководье Саратовского водохранилища (Ломакина, 1980).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основе данного сообщения лежат архивные материалы, а также результаты собственных исследований зоопланктона пелагиали Саратовского водохранилища. Съемку осуществляли с мая по октябрь с разной периодичностью по всей длине водохранилища. Пробы отбирали батометром Дьяченко с горизонтов 0.5, 1.0 м и т. д. до дна, фильтровали через сито № 64 интегрально, обработка проходила по общепринятой методике (Киселев, 1969). Зоофитос (сообщество зарослей) оценивалось по архивным материалам, полученным и частично опубликованным Л.В. Ломакиной, зоопланктон рек изучал В.А. Гошкадеря. Всего проанализировано более тысячи проб (табл. 1).

Таблица 1. Объем планктонного материала, собранного на Саратовском водохранилище и реках его бассейна

Годы	Месяц	Район исследований	Орудие лова	Количество проб
1966–2003	V, VI, VII, VIII, IX, X	Вся акватория, пелагиаль	Батометр	636
1974–1984	VI, VII, VIII, IX	Прибрежье, макрофиты	Сеть Джели	266
1975–1992	VI, VII, VIII, IX	Реки бассейна:	Сеть Джели	154
		Чагра, Иргиз, Сок, Чапаевка		
2014–2015	V, VI – VII, IX	Вся акватория, пелагиаль	50 л с поверхности	84
Итого:				1140

Список видов бореально-арктического комплекса составлен по: Дзюбан, 1963; Дзюбан, Урбан, 1968; Дзюбан, Ривьер, 1976; Куйбышевское ..., 1983; Понто-каспийского — по: Мордухай-Болтовской, 1960; Ривьер, 2003; средиземноморско-атлантического комплекса — по: Зимбалева, 1981.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ, ОБСУЖДЕНИЕ

Виды-вселенцы зоопланктонного комплекса, нашедшие благоприятные условия для своего существования в Саратовском водохранилище, в основном приурочены к пелагиали. За весь период наблюдений на водохранилище они не встречались в зарослях макрофитов и впадающих в водохранилище реках, за исключением зоны подпора (Чапаевка) (табл. 2). Исключение составляет *Calanipeda aquae-dulcis*, которую Л.Н. Зимбалева (1981) относит к обычным представителям зоофитоса средиземноморско-атлантического комплекса.

Таблица 2. Распределение видов-вселенцев по биотопам Саратовского водохранилища и рекам его бассейна

Виды	Саратовское водохранилище		Реки его бассейна	
	Пелагиаль	Макрофиты	Чапаевка	Сок и другие
Бореально-арктические				
<i>Limnospila frontosa</i> Sars	+	-	-	-
<i>Daphnia cristata</i> G. Sars	+	+	+	-
<i>Bosmina coregon</i> Baird	+	+	+	-
<i>B. obtusirostris</i> G. Sars	+	-	-	-
<i>B. longispina</i> Leydig.	+	-	+	-
<i>B. kesslery</i>	+	-	-	-
<i>B. crassicornis</i> (P.E. Müller)	+	-	+	-
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig.	+	-	+	-
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg	+	-	+	-
<i>Eudiaptomus graciloides</i> Lilljeborg	+	-	+	+
<i>Eurythemora lacustris</i> (Poppe)	+	-	-	-
<i>HeterosCOPE appendiculata</i> (G.O. Sars)	+	-	+	-
Понто-каспийские				
<i>Corniger maeoticus</i> (Pengo)	+	-	-	-
<i>HeterosCOPE caspia</i> G.O. Sars	+	+	+	-
Средиземноморско-атлантические				
<i>Eurythemora affinis</i> (Poppe)	+	+	+	-
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> (Kritsch)	+	-	+	-

Наиболее массового развития среди “северных вселенцев” в Саратовском водохранилище достиг *Cyclops kolensis*. В весенний период на протяжении ряда лет он является доминантом по всей акватории водоема, его численность за период наблюдений составила в среднем по водохранилищу в весенний период 1000 экз./м³ со значительными колебаниями в отдельные годы (рис. 1).

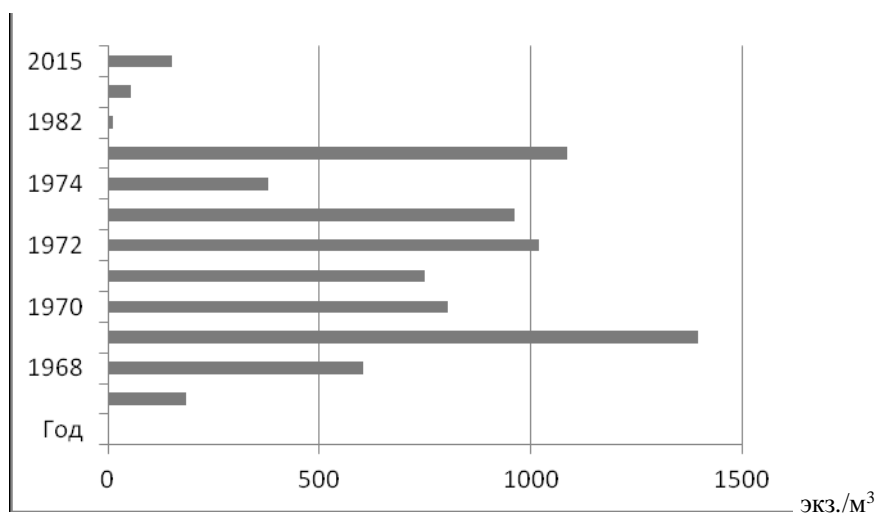


Рис. 1. Многолетняя динамика численности (экз./м³) *Cyclops kolensis* в Саратовском водохранилище.

Менее заметна в сообществе роль других вселенцев северного комплекса. Так, средняя численность *Bosmina longispina*, являющейся субдоминантом весеннего комплекса зоопланктона, составляет в среднем за 25-летний период наблюдений 150 экз./м³ (рис. 2).

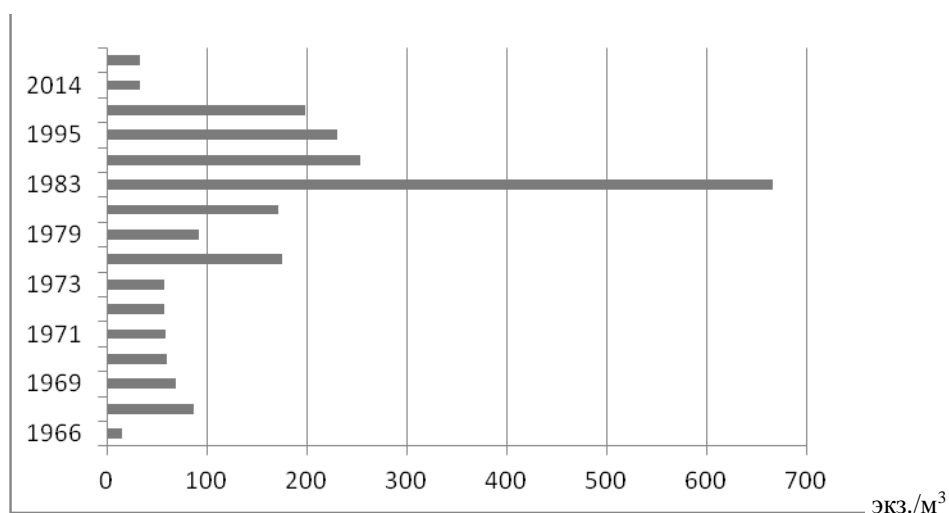


Рис. 2. Многолетняя динамика численности (экз./м³) *Bosmina longispina* в Саратовском водохранилище.

Численность *Daphnia cristata* в летний период находится в среднем в пределах 90 экз./м³ (рис. 3) с тенденцией снижения в последние годы, численность других бореально-арктических видов еще менее значительна.

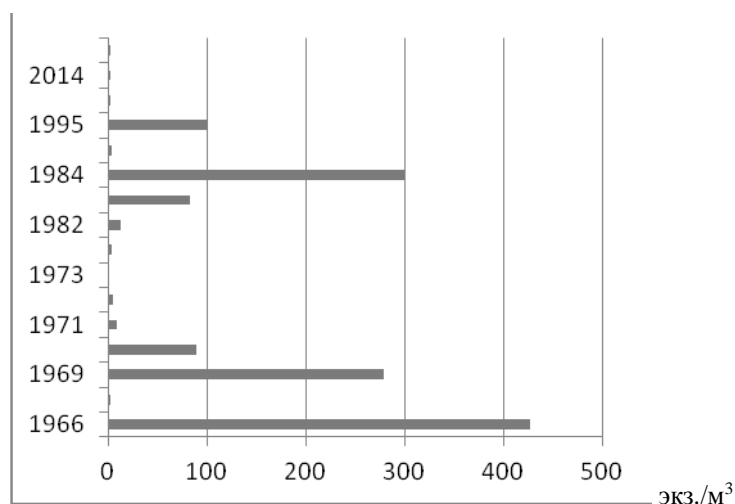


Рис. 3. Многолетняя динамика численности (экз./м³) *Daphnia cristata* в Саратовском водохранилище.

Так, средняя плотность *Bythotrephes longimanus* (рис. 4) составляет 23 экз./м³, так же, как и для *Bosmina coregoni* (25 экз./м³). Еще реже встречается *Limnospira frontosa*: ежегодно ее численность составляет 2 экз./м³, а *Bosmina obtusirostris*, *B. kessleri*, *B. crassicornis* встречались локально в отдельные годы.

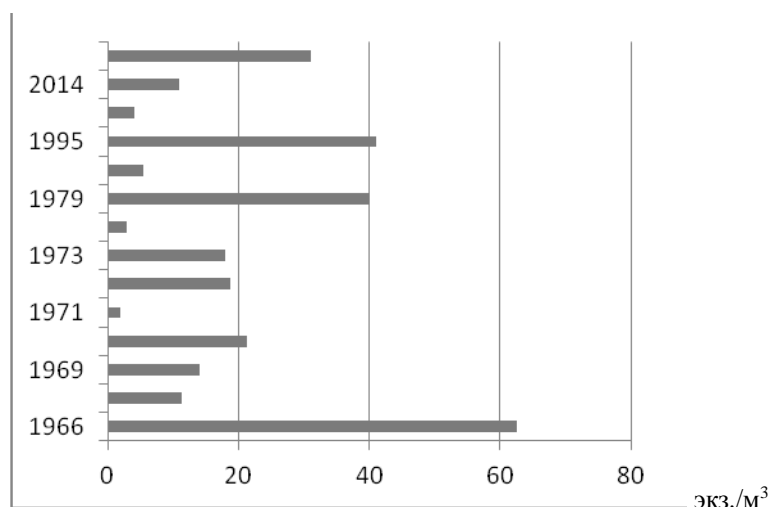


Рис. 4. Многолетняя динамика численности (экз./м³) *Bythotrephes longimanus* в Саратовском водохранилище.

Наряду с бореально-арктическими видами, попадающими в Саратовское водохранилище с севера, с юга идет процесс заселения пелагиали видами Понто-каспийской фауны. Их появление регистрировалось с момента формирования биоценоза водоема и наблюдается в настоящее время. *Heteroscore caspia* встречалась в Волге еще до заполнения ложа водохранилища, ее средняя численность за весь период наблюдений составляет в среднем 130 экз./м³ с тенденцией возрастания от 15 экз./м³ в начале исследований до 200–300 экз./м³ к 2015 г. (рис. 5). *Calanipeda aquae-dulcis* и *Corniger maeoticus* появились в составе фауны в более поздние сроки.

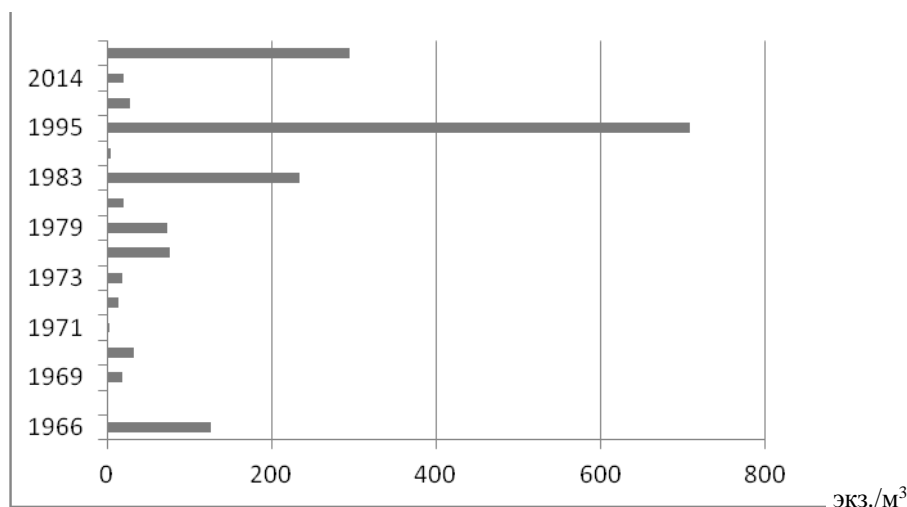


Рис. 5. Многолетняя динамика численности *Heteroscore caspia* в Саратовском водохранилище.

Рачок *Calanipeda aquaedulcis* зарегистрирован в составе пелагического зоопланктона водохранилища только дважды: в июне 1982 г. в районе Меровки (70 экз./м³), и еще раз в июне 1990 г. в зоне подпора р. Чапаевка в количестве 60 экз./м³.

Corniger maeoticus впервые зарегистрирован нами в 1993 г. в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища в количестве 50–100 экз./м³. Затем в июле 1996 г. впервые отмечен в верхней части Саратовского водохранилища, где его численность составляла 70–100 экз./м³. По всей длине Саратовского водохранилища в 2002 г. численность *C. maeoticus* составляла 20–50 экз./м³, а осенью 2003 г. у Сызрани уже достигала 200–300 экз./м³. В это же время в Куйбышевском водохранилище (Приплотинный плес, с. Климовка) его численность составляла 1950–6550 экз./м³, биомасса достигала 146–491 мг/м³. Вероятно, первоначально *C. maeoticus* попал с подсланевыми водами в Приплотинный плес Куйбышевского водохранилища, где нашел благоприятные условия для своего существования, а затем уже проник в верхнюю часть Саратовского водохранилища. В настоящее время в Сара-

товском водохранилище практически не встречается. Возможно, это связано с малым количеством сезонных наблюдений.

В составе зоопланктона Саратовского водохранилища среди вселенцев наблюдается заметное увеличение количества видов, принадлежащих по типу питания к активным хватателям, что связано, видимо, с хорошей обеспеченностью пищей этой группы организмов. Так, в планктоне практически одновременно присутствуют виды близкие по типу питания, но разного происхождения. Это виды северного комплекса — *Heteroscope appendiculata*, *Euldiaptomus graciloides*, *Eurythemora lacustris*, и южные вселенцы — каспийский рачок *Heteroscope caspia* и вид средиземноморско-атлантического происхождения *Eurythemora affinis*. Однако плотность их в планктоне различна.

Полученные данные по присутствию в составе зоопланктона Саратовского водохранилища видов разных комплексов (бореально-арктического и Понто-каспийского), позволяют рассматривать этот водоем как своеобразный инвазионный коридор, дающий возможность видам разного происхождения мигрировать в противоположных направлениях, достигая разной численности в своем развитии. Причем виды-вселенцы северного комплекса присутствуют в планктоне водохранилища в основном в весенне-раннелетний период (май–июнь), а представители южной фауны более обычны в летне-осеннее время (июль–сентябрь).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экономический ущерб от инвазионных объектов огромен: США теряют 137 млрд., Индия — 117 млрд., а Бразилия — 50 млрд. долларов в год. Экономический и экологический ущерб, наносимый биологическими инвазиями, обуславливает необходимость различных мер по их предотвращению. Так, например, в 2004 г. была принята “Международная конвенция о контроле судовых балластных вод и осадков и управлении ими”, в 2012 г. к ней присоединилась Российская Федерация. Однако предлагаемые меры в большинстве своем носят “карантинный” или “дезинфекционный” характер: это либо создание дополнительных преград для потенциальных видов-вселенцев, либо профилактические меры, направленные на уничтожение таких организмов на путях возможного их распространения (Суздалева и др., 2015).

В сложившейся ситуации необходимо разрабатывать меры по предотвращению появления инвазионных видов и смягчению их последствий. Однако в России фундаментальные и прикладные исследования инвазий начаты недавно и ведутся в небольшом объеме, до сих пор наблюдается слабое информационное обеспечение мониторинга инвазионных видов, пока создано всего несколько баз данных по всем группам организмов. В то же время в США только по инвазионным растениям создано 34 базы данных (Дгебуадзе, 2002).

Изучение инвазионных видов зоопланктона Саратовского водохранилища позволит расширить базу данных по видам-вселенцам и поможет определить как основные пути их проникновения в водоем, так и важнейшие факторы, влияющие на изменение структуры и функционирования отдельных экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с. Volga i yeie zhizn' L.: Nauka, 1978. 350 s. [The Volga-river and its life. Leningrad: Nauka, 1978. 350 p.] In Russian
- Дгебуадзе Ю.Ю. Проблемы инвазий чужеродных организмов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. М.: МСОП, ИПЭЭ РАН, 2002. С. 11–14. Dgebuadze U.U. Problemy invasij chujerodnikh organismov // Ekologicheskaja besopasnost i invasii chujerodnikh organismov. M.: MCOPI, IPEE RAN, 2002. S. 11–14. [Dgebuadze U.U. The problems of invasion of alien organisms // In the book: The Environmental safety and invasion of alien organisms. Moscow: MSOP, IPEE RAN, 2002. P. 11–14.] In Russian
- Дзюбан Н.А. Северные вселенцы в Куйбышевское водохранилище // Матер. I научно-техн. совещания по изучению Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963. Вып. 3. С. 48–58. Dzyuban A.N. Severnie vselenci v Kujibishevskoe vodoshranilische // Mater. I nauchno-technich. soveschanie po isucheniyu Kujibishevskogo vodoshranilisha. Kujibishev, 1963. Vip. 3. S. 48–58. [Dzyuban A.N. Northern installation in Kujibishev reservoir // Mater. I sciens- practical conference on Research Kujibishev reservoir. Kujibishev, 1963. Iss. 3. P. 48–58.] In Russian
- Дзюбан Н.А. Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги // Водные ресурсы. 1977. № 3. С. 28–35. Dzyuban A.N. Zooplankton i zoobentos vodoemov basseina Volgi // Vodnye resursy. 1977. № 3. S. 28–35. [Dzyuban A.N. Zooplankton and zoobentos in the Volga reservoir drainage-basin // Vodn. Resur. 1977. No. 3. P. 28–35.] In Russian
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. Зоопланктон Саратовского водохранилища в первый год его существования // Гидрометеорологический и гидробиологический режим Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. Сб. работ Тольяттинской гидрометеобсерватории. Вып. 11. Л.: Гидрометеиздат, 1979. С. 70–86. Dzyuban A.N., Kuznetsova S.P. Zooplankton Saratovskogo vodoshranilisha v perviy god ego suschestvovaniya // Gidrometeorolo-

- gisheskiy i gidrobiologicheskiy rejim Kujibishevskogo i Saratovskogo vodoshranilisha. Sb. rabot Tolyattinskoj gidrometobservatorii. Vip. 11. L.: Gidrometeoisdat, 1979. S. 70–86. [Dzyuban A.N., Kuznetsova S.P. Zooplankton of the Saratov reservoir in first year existence. Gidrometeorology and gidrobiology regime Kujibishev and Saratov reservoir. Complex works Togliatti hydrometeoobservatory. Iss. 11. Leningrad: Gidrometeoisdat, 1979. P. 70–86.] In Russian
- Дзюбан Н.А., Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–82. // Dzyuban A.N., Rivier I.K. Sovremennoe sostojanie zooplanktona Volgi // Biologicheskie productionnie processi v basseine Volgi. L.: Nauka, 1976. S. 67–82. [Dzyuban A.N., Rivier I.K. The contemporary condition of the Volga river zooplankton. Leningrad: Nauka, 1976. P. 67–82]. In Russian
- Дзюбан Н.А., Урбан В.В. Численность и распределение некоторых северных вселенцев в зоопланктоне Куйбышевского водохранилища // Тез. докл. конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968. С. 110–111. Dzyuban A.N., Urban V.V. Cisltnnost i raspredelenie некоторikh severnikh vselenzhev v zooplanktone Kujibishevskogo vodoshranilisha // Tez. dokl. konf. po isuchniju vodoemov basseina Volgi. Tolyatti, 1968. S. 110–111. [Dzyuban A.N., Urban V.V. The Quantity and distribution of some northern installation in zooplankton of the Kujibishev reservoir. Thesis report Mater. conference on Research Kujibishev reservoir drainage-basin. Togliatti, 1968. P. 110–111.] In Russian
- Зайцев В.Ф., Резник С.Я. Биометод и биоразнообразие // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах; под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.: КМК, 2004. С. 44–53. Zaitsev V.F., Reznik S.Ya. Biometod i bioraznoobrazie // Biologicheskie invazii v vodnikh i nazemnikh ekosistemakh; pod red. A.F.Alimova, N.G.Bogutskoi. M.: KMK, 2004. S. 44–53. [Zaitsev V.F., Reznik S.Ya. Biometod and biodiversity // Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems; under red. A.F. Alimov, N.G. Bogutskya. Moscow: KMK, 2004. P. 44–53.] In Russian
- Зимбалева Л. Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ (экологический очерк). Киев: Наукова думка, 1981. 202 с. Zimbalevskaja L.N. Phytophilnie bespozvonochnii ravninnich rek i vodoshranilish (ekologicheskij ocherk). Kiev. Naukova dumka, 1981. 202 s. [Zimbalevskaja L.N. Phytophylous invertebrates of lowland rivers and reservoirs. (ecological essay). Kiev. Naukova dumka, 1981. 202 p.] In Russian
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука, 1969. 660 с. Kiselev I.A. Plankton morey i kontinentalnikh vodoemov. T. 1. Vvodnie i obschie voprosi planktologii. L.: Nauka, 1969. 660 s. [Kiselev I.A. Plankton sea and continental reservoirs. Vol. 1. The introduction and general questions of planktology. Leningrad: Nauka, 1969. 660 p.] In Russian
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 215 с. Kujibishevskoe vodoshranilische l.: Nauka, 1983. 215 s. [The Kujibishev reservoir. Leningrad: Nauka, 1983. 215 p.] In Russian
- Ломакина Л.В. Фитофильная микрофауна (Rotatoria, Cladocera, Cjpeepoda) Саратовского водохранилища // Биол. науки. 1980. № 8. С. 44–48. Lomakina L.V. Phytophilnaya microfauna Saratovskogo vodoshranilisha // Biol. nauki. 1980. № 8. S. 44–48. [Lomakina L.V. Phytophylous microfauna of Saratov reservoir // Biol. nauki. 1980. No. 8. P. 44–48.] In Russian
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: АН СССР. 1960. 282 с. // Mordukhay-Boltovskoy F.D. Kaspiyskaya fauna v Asovo-Chernomorskom basseyne. M.-L.: AN SSSR, 1960. 282 s. [Mordukhay-Boltovskoy F.D. The Caspian fauna in Azov-Black Sea drainage-basin. Moscou-Leningrad: AN USSR, 1960. 282 p.] In Russian
- Ривьер И.К. Современное распределение бореально-арктических и Понто-каспийских беспозвоночных в Волжском каскаде // Инвазии чужеродных видов в Глоарктике. Матер. российско-амер. Симпозиума по инвазийным видам. Борок, 27–31 августа 2001 г. Борок, 2003. С. 193–199. Rivier I.K. Sovremennoe raspredelenie borealno-arcticheskikh i ponto-caspiyskikh bespozvonochnikh v Voljskom kaskade // Invasii chujerodnich vidov v Goloarctice. Mater. rossiysko-amer. simposiuma po invasiynim vidam . Borok. 27–31 avgusta 2001 g. Borok, 2003. S. 193–199. [Rivier I.K. The contemporary distribution of boreal-arctic and Ponto-Caspian invertebrates in Volga cascade // Invasions of alien organisms in Goloarctica. Mater. Russian-American Symposium on invasive species. Borok. 27–31 August 2001. Borok, 2003. P. 193–199.] In Russian
- Романова Е.П. Видовое разнообразие зоопланктона Куйбышевского и Саратовского водохранилищ и малых рек их бассейнов // Тез. конф. “Актуальные проблемы водохранилищ”. Россия. п. Борок. 29 окт.–3 ноября 2002 г. Борок. 2002. С. 255 Romanova E.P. Vidovoe raznoobrazie zooplanktona Kujibishevskogo i Saratovskogo vodoshranilisha i malich rek ich basseynov // Tez. konf. "Aktualnie problem vodochranilish". Russia. Borok. 29 okt.–3 noyabrja 2002. Borok, 2002. S. 255. [Romanova E.P. The species diversity of zooplankton in the Kujibishev and Saratov reservoirs and the small rivers of their basins // Abstracts of the conference “The Actual problems of reservoirs”. Russia. Borok. 29 okt.–3 nov. 2002. Borok, 2002. P. 255.] In Russian
- Суздалева А.А., Безносков В.Н., Горюнова С.В. Биологические инвазии в природно-технических системах // Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности». 2015. № 3. С. 34–39. Suzdaleva A.L., Beznosov V.N., Goryunova S.V. Biologicheskie invazii v prirodno-tekhnicheskikh sistemakh // Vestnik Rossiiskogo universiteta druzhbi narodov. Seriya “Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti”. 2015. № 3. S. 34–39. [Suzdaleva A.L., Beznosov V.N., Goryunova S.V. The Biological invasions in natural-technical systems // Vestnik

Rossiiskogo universiteta družbi narodov. Series "Ekologiya i bezopasnost' zhiznedeyatel'nosti". 2015. No. 3. P. 34–39.] In Russian

Суздалева А.Л., Горюнова С.В. Техногенез и деградация поверхностных водных объектов. М.: ООО ИД "Энергия". 2014. 456 с. Suzdaleva A.L., Goryunova S.V. Technogenes i degradasiya poverkhnoatnikh vodnikh obektov. M.: ООО ИД "Energiya", 2014. 456 с [Suzdaleva A.L., Goryunova S.V. The Technogenesis and degradation of surface in water bodies. Moscow: Publishing House Ltd. "Energy", 2014. 456 p.] In Russian

THE LONG-TERM DYNAMICS OF ZOOPLANKTON INVASIONS IN THE SARATOV RESERVOIR

E. P. Romanova¹, S. V. Goryunova², S. P. Kuznetsova³

¹*Institute of Ecology of Volga basin RAS, 445010 Togliatti Samara region, Comsina street, 10,
e-mail: romanova-elro@yandex.ru*

²*Moscow City Teachers' Training University, 2nd Sel'skokhozyaystvenny Proezd, 4, Moscow, Russia, 129226,
e-mail: svgor@inbox.ru*

³*Togliatti hydrometeoobservatory of Volga Department of hydrometeorology,
445012 Togliatti Samara region, Kommunisticheskaya street 73,*

The article reveals the long term study dynamics of sixteen pelagic zooplankton invasive species in the Saratov reservoir. These species appeared in the structure of the biocenosis complex due to the regulation the of the Volga river course. According to the research there are both the Boreal-Arctic species from spring till early summer (May–June) and the Ponto-Caspian Complex representatives from the middle of summer till autumn period (July–September) in the Saratov reservoir. The authors make the conclusion that the Saratov reservoir is considered to be the invasive channel for species of different origin (genesis) that provides them an opportunity to migrate in opposite directions by reaching different population number in its development.

Keywords: the invasive species, zooplankton, the Saratov reservoir, the Boreal-Arctic species, fauna of the Ponto-Caspian complex.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВА ОЛИГОХЕТ (ANNELIDA: OLIGOSCHAETA) НА ПРОДУКТИВНЫХ СЕРЫХ ИЛАХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Н. Р. Архипова

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

На сорок втором году существования Рыбинского водохранилища в речном Волжском плесе изучена структура сообщества малощетинковых червей. На биотопе продуктивных серых илов в составе мейо- и макробентоса зарегистрировано 34 вида и одна форма из четырех семейств и 20 родов. Преобладали наидиды и тубифициды. Показан характер доминирования различных видов по количественному развитию и энергетическому эквиваленту. Определена роль модельного палеарктического вида тубифицид *Potamothrix hammoniensis* в группе фенотипически близких видов и в структурной организации сообщества олигохет.

Ключевые слова: водохранилище, бентос, олигохеты, фауна, модельный вид, численность, биомасса, структура доминирования.

ВВЕДЕНИЕ

Настоящие исследования предприняты в связи с изучением роли модельного палеарктического вида тубифицид *Potamothrix hammoniensis* (Michaelson, 1901) в составе бентоса волжских водохранилищ. Работа выполнялась по проекту № 86 “Вид и его продуктивность в ареале” Советской национальной программы ЮНЕСКО “Человек и биосфера”. Цель проекта — изучение видов в ареале, их монографическое описание для выяснения последующих изменений в результате антропогенных воздействий. Основными объектами были выбраны виды, имеющие важное практическое значение для человека (промысловые, сельскохозяйственные, медицинские и т.д.) и для сохранения естественных экосистем, в том числе виды редкие и исчезающие (Хмелева, 1990).

Изучение тубифициды *P. hammoniensis* на территории Советского Союза (России и сопредельных стран) инициировал и курировал профессор А.И. Григалис (Литовское отделение ВГБО). К началу 90-х гг. двадцатого столетия коллективом исследователей были получены сведения о географическом распространении вида, его экологии, особенностях биологии и продуктивности в разных частях ареала, морфологии и внутривидовой изменчивости (Григалис, 1975, 1983; Тимм, Григалис, 1985; Вид в ареале ..., 1990 и др.).

P. hammoniensis широко распространен в стоячих и слабопроточных водоемах Европы. Предпочитает глубокие илы и заиленные грунты профундали, где может достигать значительного обилия, и имеет немаловажное значение в определении продуктивности донных биоценозов и биомониторинге водных объектов.

Изучение в Рыбинском водохранилище биологии этого модельного вида на момент включения его в проект № 86 выявило некоторые несоответствия по популяционным показателям (Архипова, 1980). На продуктивном сером иле прослеживалась обратная корреляция между плодовитостью и численностью популяции. В течение года встречались мелкоразмерные особи, которые с малой долей вероятности могли быть отнесены к *P. hammoniensis*. Полученные сведения позволили предположить, что модельный вид встречается в водохранилище совместно с фенотипически близкими видами, неполовозрелые особи которых учитываются в составе его популяций. Это предположение подтвердилось в ходе изучения сообществ олигохет в двух верхневолжских водохранилищах Ивановском и Угличском (Архипова, 1984).

Систематика олигохет основана на знании строения репродуктивной системы червей. Половозрелые черви встречаются в небольшом количестве преимущественно в короткий период размножения в вегетационный сезон. В течение года большая часть популяций различных видов олигохет представлена неполовозрелыми особями. Для выполнения работы предварительно на лабораторных культурах были получены сведения о возможности использования наружных морфологических признаков для идентификации неполовозрелых особей модельного и трех фенотипически близких видов тубифицид. Выявлены таксономические признаки в строении щетинкового аппарата (Архипова, 1996).

Цель настоящего исследования заключалась в определении значимости модельного *P. hammoniensis* в структурной организации сообщества олигохет на продуктивных серых илах Рыбинского водохранилища. В соответствии с намеченной целью были поставлены следующие задачи: 1) провести инвентаризацию видового состава олигохет на биотопе серых илов в составе мейо- и макробенто-

са; 2) по количественному развитию определить роль различных видов в структурной организации сообщества олигохет; 3) изучить динамику количественного развития *P. hammoniensis* и фенотипически близких видов в вегетационный сезон.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полевые исследования фауны и экологии малощетинковых червей проводили в речном Волжском плесе Рыбинского водохранилища в районе разреза Борок–Коприно с мая по октябрь в 1982 году, спустя 41 год после создания водоема. Термический и кислородный режим в период исследования были благоприятными и отражали сезонный ход. В придонном слое воды температура изменялась в пределах 5.4–20.8°C, концентрация кислорода — 6.44–11.01 мг/л, pH — 7.88–8.23 (табл. 1).

Таблица. 1. Сезонное изменение температуры и химических параметров в поверхностном (числитель) и придонном (знаменатель) слое воды на стандартной станции в Волжском плесе Рыбинского водохранилища

Дата	Глубина, м	t°C	O ₂ , мг/л	pH
20 мая 1982 г.	1.0	9.7	10.66	8.10
	11.6	9.4	10.53	8.09
18 июня	1.0	12.9	9.84	8.14
	11.8	12.4	9.84	8.07
16 июля	1.0	21.5	9.98	8.98
	12.0	20.8	6.44	7.96
20 августа	1.0	17.9	7.64	7.99
	11.0	17.5	6.76	7.88
20 сентября	1.0	11.3	9.60	8.31
	11.0	10.8	9.72	8.23
18 октября	1.0	5.3	10.62	8.15
	10.5	5.4	11.01	8.20

Пробы отобраны на стандартной станции, расположенной на левобережном склоне русла Волги на глубине 10–12 м с учетом уровня водохранилища. Грунт был представлен глубоким серым илом. В качестве орудия сбора использовали стратификационный дночерпатель (ДЧС-100) с площадью захвата 1/100 м². Дночерпатель был создан в экспериментальной мастерской ИБВВ РАН (конструктор А.П. Кожевников). На станции один раз в месяц отбирали по три дночерпательных пробы. Грунт промывали через сита из шелкового и капронового мельничного газа с диаметром ячеек 0.1–0.15 мм, фиксировали 8%-ным формалином. Выборку животных из грунта осуществляли под биноклем МБС-2 при 16-кратном увеличении объектов. Учитывали мейо- и макробентос. Идентификацию олигохет проводили под микроскопом МБР-3 (ок. x10; об. x40, x90). Для идентификации червей использовали классические определители и специальные работы по систематике и морфологии олигохет (Чекановская, 1962; Brinkhurst, Jamieson, 1971; Holmquist, 1985; Steinlechner, 1987; Timm, 1999, 2009; Yasuda, Okino, 1988 и др.). По общепринятой методике определяли сырую формалиновую массу червей. Взвешивание проводили на аналитических весах ВЛР-20, торсионных ВТ-50 и ВТ-200. Выбор приборов зависел от объема анализируемого материала.

Доминирование отдельных видов и групп оценивали по модифицированному индексу Броу-кой–Зенкевича (1939): $D_1 = pB^{0.5}$, где p — встречаемость, %; B — средняя биомасса, г/м². Для объективной экологической характеристики введен также индекс доминирования олигохет по численности: $D_2 = (pN)^{0.5}$, где N — средняя численность, экз./м². Средние значения численности и биомассы в коэффициентах доминирования рассчитаны для числа проб, в которых обнаружен вид.

Для оценки по энергетическому эквиваленту роли различных видов и групп малощетинковых червей в структурной организации сообщества олигохет в период исследования на стандартном биотопе применяли показатель функционального обилия (Мальцев, 1990):

$$F = RN = 2.88(B/N)^{0.75} \cdot N \text{ (Дж/(м}^2 \cdot \text{ч))},$$

где R — интенсивность обмена по уравнению Хеммингсена (Hemmingsen, 1960), N — средняя за сезон численность, экз./м², B — средняя за сезон биомасса, г/м².

Среднее за сезон относительное обилие (средняя удельная численность и биомасса) различных видов и комплексов олигохет определяли по методу вычисления средней арифметической для малочисленных групп (Плохинский, 1961). По регистрации на биотопе виды ранжированы как константные ($p = 100\%$), часто ($p > 70\%$) и спорадически встречающиеся. Экологическая характеристика кольчатых червей обитателей водных объектов Верхней и Средней Волги приведена в работе автора (Архипова, 2007). Для характеристики пресноводных сообществ (комплексов) животных по числу

видов в них (видовому богатству) приняты термины оли-го-, мезо- и полимикстные по аналогии с характеристикой морских донных комплексов (Зенкевич, Броцкая, 1937).

Характеристика разреза Борок–Коприно дана в статье Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1959). Гидрология и гидрохимический режим водоема изложены в коллективной монографии “Рыбинское водохранилище и его жизнь” (1972), сравнительный анализ аккумуляции биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги — в работе В.В. Законнова (1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На 42-м году существования водохранилища в Волжском плесе на сформированном биотопе серых илов в условиях переменной проточности зарегистрировано 34 вида и одна форма малощетинковых червей из четырех семейств и 20 родов. Фауна олигохет была представлена видами, обычными в Палеарктике.

Семейство Naididae: *Amphichaeta leydigi* Tauber, *Arcteonais lomondi* (Martin), *Chaetogaster setosus* Svetlov, *Dero digitata* (Müller), *D. obtusa* Udekem, *Nais elinguis* (Müller), *N. pseudobtusata* Piguet, *N. variabilis* Piguet, *Piguetiella blanci* (Piguet), *Specaria josinae* (Vejdovský), *Uncinais uncinata* (Ørsted), *Vejdovskyella comata* (Vejdovský), *V. intermedia* (Bretscher), *V. macrochaeta* (Lastochkin). **Семейство Tubificidae:** *Aulodrilus japonicus* Yamaguchi, *A. limnobiis* Bretscher, *A. pigueti* Kowalewski, *A. plurisetus* (Piguet), *Ilyodrilus templetoni* (Southern), *Limnodrilus claparedeanus* Ratzel, *L. hoffmeisteri* Claparède, *L. parvus* Southern, *L. udekemianus* Claparède, *?Peipsidrilus saamicus* (Timm), *Potamothrinx bedoti* (Piguet), *P. hammoniensis* (Michaelsen), *P. heuscheri* (Bretscher), *P. moldaviensis* (Vejdovský et Mrázek), *P. vejvodskyi* (Hrabě), *Psammoryctides barbatus* (Grube), *Spirosperma ferox* Eisen, *Tubifex newaensis* (Michaelsen), *T. tubifex* (Müller).

Семейство Lumbriculidae: *Lumbriculus variegatus* (Müller). **Семейство Enchytraeidae:** *Enchytraeidae* gen. sp.

При комплексном изучении малощетинковых червей в составе мейо- и макробентоса общая численность и биомасса их на продуктивных серых илах проточного участка водохранилища с мая по октябрь 1982 года колебалась в пределах 21764–72326 экз./м² и 8.551–19.638 г/м² (рис. 1). Наименьшие значения численности олигохет зарегистрированы в стартовый период размножения в начале вегетационного сезона в мае — июне. Общая численность червей заметно увеличилась в июле в результате появления в популяциях различных видов особей новых генераций, она поддерживалась на достаточно высоком уровне до октября. Максимальная численность отмечена в августе. Минимальное значение биомассы олигохет наблюдалось в середине июля и обусловлено снижением средней массы тела червей, несмотря на общую тенденцию увеличения их численности.

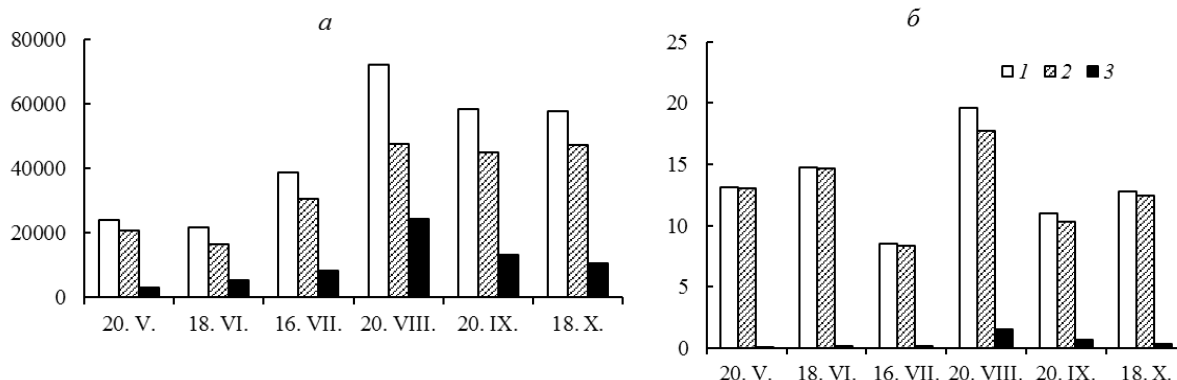


Рис. 1. Сезонная динамика численности, экз./м² (а), и биомассы, г/м² (б) некоторых олигохет в 1982 г. 1 — сообщество олигохет, 2 — тубифициды, 3 — наиды.

В сообществе олигохет структурообразующая роль по количественному развитию принадлежала наидам и тубифицидам. Люмбрикулиды и энхитреиды встречались редко в небольшом количестве.

Сем. Naididae. По количественному развитию наиды значительно уступали тубифицидам. Средняя удельная численность и биомасса их за сезон в сообществе олигохет составила соответственно 22.14 и 3.49%. Прослеживалась общая тенденция изменения абсолютных показателей обилия, которые варьировали в пределах 3133–24331 экз./м² и 0.073–1.573 г/м². Минимальные значения численности и биомассы особей отмечены в мае, максимальные — в августе (рис. 1, 2). Преимущественный способ размножения наид — паратомия.

К константным и часто встречающимся видам, структурообразующим по количественному развитию, принадлежали *Specaria josinae*, *Vejdovskyella intermedia* и *Piguetiella blanci*. На их долю в

среднем приходилось 93.96% численности и 86.62% биомассы наидид. К второстепенным по обилию видам были отнесены спорадически встречающиеся *Arcteonais lomondi*, *Dero digitata* с *D. obtusa*, *Uncinaiis uncinata*. Их суммарная удельная численность и биомасса в среднем за сезон исследования составили соответственно 4.05 и 12.33%. Прочие виды встречались редко и были немногочисленными. В среднем на их долю приходилось 1.99% численности и 1.05% биомассы наидид. Ниже приводятся сведения о количественном развитии выше перечисленных видов в порядке уменьшения их обилия на биотопе.

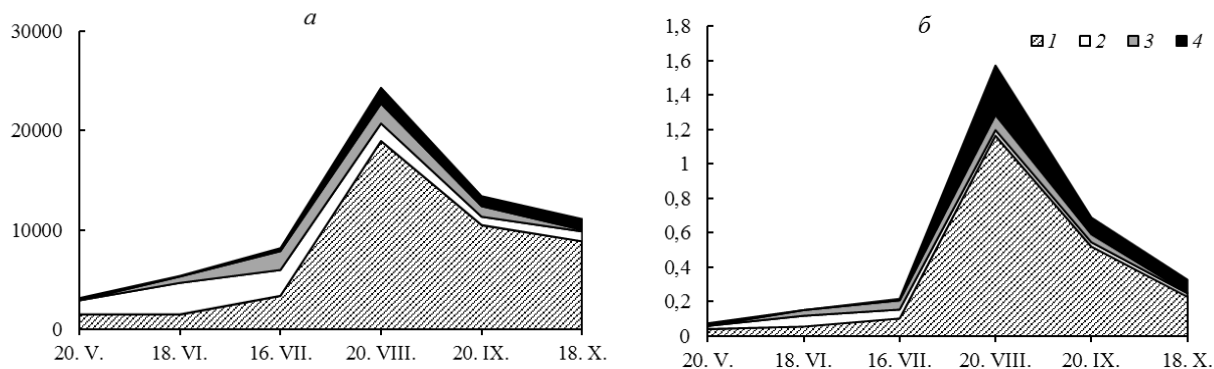


Рис. 2. Сезонная динамика численности, экз./м² (а), и биомассы, г/м² (б) некоторых видов наидид в 1982 г. 1 — *Specaria josinae*, 2 — *Vejdovskyella intermedia*, 3 — *Piguetiella blanci*, 4 — прочие виды.

Specaria josinae. Политоп, пелофил. Как и прочие наидиды населял поверхностный слой грунта. С мая по октябрь численность особей изменялась синусоидально от 1500 до 18965 экз./м². Наименьшие значения отмечены в мае, июне, максимум — в августе. Биомасса изменялась почти синхронно с численностью в пределах от 0.040 до 1.165 г/м². Среднее относительное обилие особей по численности и биомассе в семействе составило соответственно 58.85 и 59.45%. По количественному развитию вид превосходил прочие виды наидид и большинство видов тубифицид. Единичные половозрелые особи отмечены в августе и сентябре.

Род *Vejdovskyella*. Преобладал *V. intermedia*, α-мезо-реофил, пелофил. Константный вид. Совместно с рассматриваемым видом отмечены единичные особи, которые можно было по щетинковому аппарату отнести к *V. comata* и *V. macrochaeta*. Динамика обилия особей с мая по октябрь имела специфичный характер и отличалась от таковой *Specaria josinae*. Численность изменялась от 833 до 3166 экз./м². Минимум отмечен в сентябре, максимум — июне. Биомасса варьировала почти синхронно с численностью в пределах от 0.018 до 0.063 г/м². В семействе в среднем за сезон удельная численность и биомасса особей соответствовали 26.34 и 17.11%. Единственная половозрелая особь зарегистрирована в июле.

Piguetiella blanci. α-мезо-реофил. Встречались неполовозрелые особи с июня по октябрь. Численность и биомасса вида изменялись синхронно в пределах от 150 до 2000 экз./м² и от 0.004 до 0.089 г/м². В результате активного размножения червей (паратомия) наибольшее обилие их отмечено в июле и августе, минимум — в октябре. Средняя удельная численность и биомасса особей за сезон исследования составили 8.77 и 10.06% обилия наидид.

Arcteonais lomondi. Типичный лимнофил, пелофил. Неполовозрелые особи зарегистрированы в августе и сентябре, соответственно 667 и 167 экз./м². Биомасса их составила 0.116 и 0.017 г/м². Средняя удельная численность и биомасса за сезон 0.67 и 1.64%.

Род *Dero*. Был представлен типичными лимнофилами, пелофилами *D. digitata* и *D. obtusa*. Неполовозрелые особи обоих видов встречались с июля по октябрь с нарастающей тенденцией обилия. Общая численность их возрастала от 133 до 600 экз./м², биомасса — от 0.008 до 0.074 г/м². Средние удельные численность и биомасса за сезон исследования соответственно были равны 2.11 и 6.6%.

Uncinaiis uncinata. Пелопсаммофил. Немногочисленные в пробах особи были отмечены в мае и с августа по октябрь. Максимум 467 экз./м² зарегистрирован в августе, минимум 50 экз./м² — в октябре. Биомасса особей изменялась синхронно с численностью в пределах от 0.001 до 0.120 г/м². В семействе средние удельные численность и биомасса их за сезон исследования составили 1.27 и 4.08%. В августе зарегистрированы 8 особей на разной стадии половой зрелости.

Сем. Tubificidae. Общие численность и биомасса тубифицид с мая по октябрь изменялись в пределах 16365–47795 экз./м² и 8.336–17.728 г/м² и в целом определяли количественное развитие все-

го сообщества малощетинковых червей (рис. 1). Удельные показатели численности и биомассы тубифицид в сообществе олигохет в среднем за сезон составили соответственно 77.78 и 96.24%.

К числу ведущих структурообразующих по количественному развитию групп (и видов) принадлежали *Potamothenrix hammoniensis* в сообществе с фенотипически близкими видами, группа фенотипически близких видов из рода *Limnodrilus*, а также *Potamothenrix moldaviensis*, *P. vejovskyi*, *Spirosperma ferox* и *Aulodrilus pigueti*.

В первую группу включены фенотипически близкие виды: константные по встречаемости *Potamothenrix hammoniensis*, *P. bedoti*, *Peipsidrilus saamicus* (по провизорному определению), *Ilyodrilus templetoni*, *Tubifex tubifex*, спорадически встречающийся вид *Potamothenrix heuscheri*, а также неполовозрелые особи, идентификация которых была затруднительна. В популяциях *Potamothenrix hammoniensis*, *P. bedoti*, *Ilyodrilus templetoni* и *Tubifex tubifex* учтены особи на разных стадиях онтогенеза. Исключения составляли некоторые черви, недавно выклюнувшиеся из коконов, с желтком в кишечнике. Идентификация *Potamothenrix heuscheri* проведена по единичным половозрелым особям в октябре. Особи *Peipsidrilus saamicus* (?) встречались в неполовозрелом состоянии, определялись по щетинковому аппарату.

По общей численности особей в большинстве случаев рассматриваемая группа преобладала над группой фенотипически близких видов рода *Limnodrilus*, а также прочими видами тубифицид. В течение сезона численность группы изменялась в пределах от 7133 до 17731 экз./м², биомасса — от 0.83 до 2.4 г/м² (рис. 3). Наименьшая численность отмечена в мае — июне, в стартовый период размножения червей. В последующие месяцы она возросла почти вдвое вследствие рождения червей новой генерации. Изменение биомассы было пикообразным, максимум, как правило, чередовался с минимумом. Средняя за сезон удельная численность и биомасса червей этой группы в тубифицидном сообществе составили соответственно 38.26 и 15.16%.

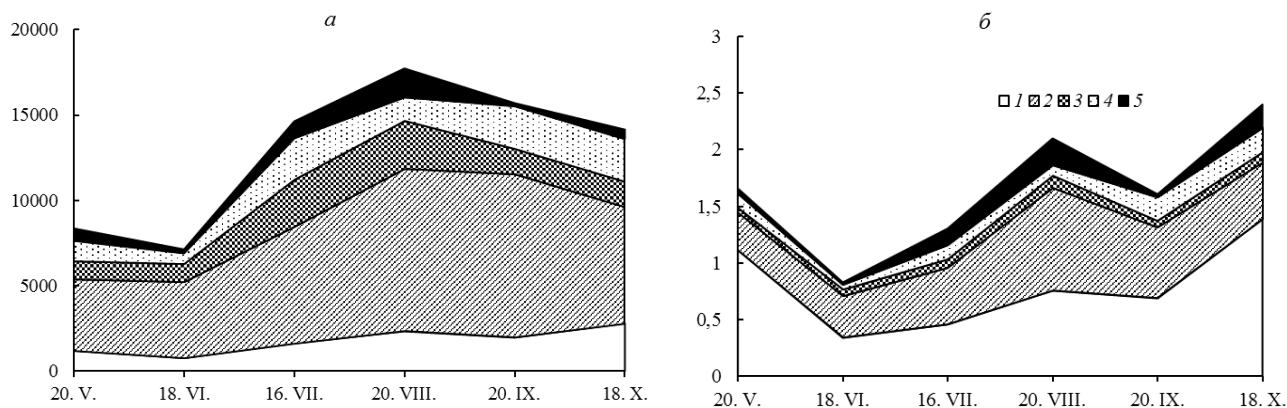


Рис. 3. Сезонная динамика численности, экз./м² (а), и биомассы, г/м² (б) некоторых фенотипически близких видов тубифицид: 1 — *Potamothenrix hammoniensis*, 2 — *P. bedoti*, 3 — *Peipsidrilus saamicus*, 4 — *Ilyodrilus templetoni*, 5 — прочие.

Potamothenrix hammoniensis. Типичный лимнофил, пелофил. Численность варьировала от 767 экз./м² в июне до 2800 экз./м² в октябре. В группе фенотипически близких видов этот модельный вид лидировал по биомассе. Биомасса его изменялась от 0.339 до 1.386 г/м². Наибольшие значения зарегистрированы в мае и октябре, в начале и в конце вегетационного сезона. В среднем за сезон относительное обилие особей в группе составило соответственно 13.62 и 46.62% общей численности и биомассы червей. Размножение с мая по август.

Potamothenrix bedoti. Характеризуется как β-мезо-реофил, пелофил. Размножался преимущественно фрагментацией. Единичные половозрелые особи зарегистрированы в июле и августе. Значительно преобладал по численности над другими видами группы. Численность его изменялась от 4166 экз./м² в мае до 9566 экз./м² в сентябре. Средняя масса тела особей на порядок ниже, чем у *P. hammoniensis* (табл. 2). Однако, в результате высокой численности популяции биомасса изменялась от 0.332 до 0.908 г/м² и была отчетливо ниже, чем у *P. hammoniensis* лишь в начале и в конце вегетационного сезона. Удельные значения численности и биомассы червей в группе фенотипически близких видов в среднем за сезон были соответственно равны 53.61 и 34.36%.

Peipsidrilus saamicus. По провизорному определению вид новый для водохранилища и волжского бассейна. В основу идентификации вида положено строение щетинкового аппарата согласно оригинальному описанию, приведенному Т. Тиммом (1999, 2009). Черви крошечные. По выборочным

данным ($n = 60$) длина их варьировала от 1.5 до 6.6 мм, диаметр восьмого сегмента — от 125 до 200 мкм, число сегментов — 20–56. Встречались исключительно неполовозрелые особи. Иногда попадались черви с восстанавливающимся головным или хвостовым концами. Вероятно, вид размножается путем фрагментации. С мая по октябрь численность изменялась в пределах от 1067 до 2833 экз./м². Наибольшие значения зафиксированы в июле и августе. Средняя масса тела особей ниже, чем у *Potamothenrix bedoti*. Поэтому, несмотря на достаточно высокую численность, биомасса его изменялась в пределах от 0.039 до 0.106 г/м². Минимум отмечен в мае, максимум — в августе. В группе фенотипически близких видов средние за сезон удельные численность и биомасса его были равны 13.79 и 4.9%.

Таблица. 2. Средняя масса тела особей (мг) некоторых фенотипически близких видов тубифицид

Вид	20.V.	18.VI.	16.VII.	20.VIII.	20.IX.	18.X.	Среднее
<i>Potamothenrix bedoti</i>	0.08	0.08	0.074	0.084	0.065	0.074	0.076
<i>P. hammoniensis</i>	0.93	0.44	0.28	0.32	0.35	0.49	0.468
<i>Peipsidrilus saamicus</i> ?	0.037	0.058	0.025	0.038	0.04	0.06	0.043
<i>Ilyodrilus templetoni</i>	0.11	0.07	0.05	0.07	0.082	0.085	0.078
<i>Tubifex tubifex</i>	0.5	0.185	0.233	0.24	0.35	0.08	0.258
Вся группа видов*	0.256	0.158	0.128	0.134	0.102	0.17	0.158

Примечание. Учитывались все особи группы, в том числе не идентифицированные.

Ilyodrilus templetoni. Лимно-реофил, пело- и детритофил. Как и предыдущие виды группы, встречался с мая по октябрь. Численность популяции изменялась синусоидально в пределах от 600 до 2500 экз./м². Минимум отмечен в июне, максимум — в сентябре и октябре. С мая по октябрь синхронно с численностью изменялась биомасса в пределах от 0.039 до 0.213 г/м². Средняя за сезон удельная численность и биомасса особей в группе составили соответственно 13.41 и 8.08%. Размножался с мая по сентябрь, возможен партеногенез.

Tubifex tubifex. Типичный лимнофил, пелофил. В природе вид предпочитает восстановленные илы (Жадин, 1940). По количественному развитию в структурной организации группы роль вида была ничтожной. Численность и биомасса изменялись в пределах 33–200 экз./м² и 0.008–0.057 г/м². Средняя удельная численность и биомасса его в группе были равны 0.8 и 1.76%. Единственная половозрелая особь обнаружена в мае. В Рыбинском водохранилище и притоках размножается весной, возможен партеногенез.

Неполовозрелые черви, идентификация которых по щетинковому аппарату в рассматриваемой группе была проблематичной, отнесены в категорию «прочие». Численность этих червей с мая по октябрь изменялась в пределах от 100 до 1533 экз./м². Максимум отмечен в августе в период максимальной численности особей всей группы фенотипически близких видов. Он совпадал с появлением в популяциях особей новых генераций. Синхронно с численностью изменялась биомасса от 0.005 до 0.179 г/м². Средняя за сезон удельная численность и биомасса червей составили соответственно 4.77 и 4.58%.

Во вторую группу включены фенотипически близкие виды рода *Limnodrilus*: *L. hoffmeisteri*, *L. claparedianus*, *L. parvus*, а также гибридные особи, сочетающие морфологические признаки этих видов. Первые два вида по экологической характеристике типичные лимнофилы, пелофилы. *L. parvus* рассматривается автором как самостоятельный речной вид, β-мезо-реофил. Общая численность лимнодрилов изменялась с мая по октябрь в пределах от 7333 до 15198 экз./м² и, как правило, была меньше численности первой группы фенотипически близких видов. Наименьшие значения численности червей отмечены после зимовки в начале и в период их активного размножения, в мае — июне. С июля с появлением в популяциях особей новой генерации численность червей возрастала в полтора — два раза, с максимумом в августе. Биомасса лимнодрилов варьировала синхронно с изменением численности особей от 2.396 до 5.883 г/м² и значительно превосходила общую биомассу червей первой группы видов тубифицид. Максимум зарегистрирован в августе. В среднем за сезон относительное обилие их соответствовало 33.72% численности и 31.61% биомассы тубифицид.

Более детальный таксономический анализ группы, основанный на знании анатомических и наружных морфологических признаков, включая характерные особенности в строении щетинкового аппарата ларвальных сегментов, позволил отнести большую часть червей рассматриваемой группы к *L. hoffmeisteri*. По предварительной оценке, на его долю приходилось около 90% общей численности и биомассы. Размножался вид с мая по сентябрь.

Potamothenrix moldaviensis. По наружным признакам неполовозрелые особи хорошо отличаются от таковых фенотипически близких видов рода *Limnodrilus*. Вид пелофильный, β-мезо-реофил, входил

в состав лидирующих видов тубифицид по обилию. Численность его изменялась от 600 до 14100 экз./м² и зависела от присутствия на биотопе дрейссены, к комменсалам которой он принадлежит. Заметное увеличение численности, как и у прочих видов тубифицид, происходило в результате рождения молоди и наблюдалось с июля и до конца сезона исследования. Изменения численности и биомассы популяции были почти синхронными. С мая по октябрь биомасса варьировала в пределах от 0.402 до 4.195 г/м². Средняя удельная численность и биомасса вида в сообществе тубифицид были соответственно равны 12.24 и 12.76%. Размножение с мая по октябрь.

Potamothenix vejovskyi. По провизорной экологической характеристике лимно-реофил, пелофил. Впервые в водохранилище в районе исследования единичные неполовозрелые особи были зарегистрированы автором в июне и августе 1971 года. Вид встречался спорадически. Спустя 11 лет по встречаемости он принадлежал к константным видам. Численность его на биотопе с мая по октябрь изменялась крайне неравномерно от 233 до 7566 экз./м². Биомасса популяции варьировала синхронно с численностью в пределах от 0.044 до 0.781 г/м². Минимальные значения обилия особей отмечены в июле, максимальные — в сентябре. Средняя за сезон удельная численность и биомасса вида в сообществе тубифицид были соответственно равны 5.43 и 2.8%. Размножение с мая по октябрь.

Spirosperma ferox. Типичный лимнофил, пелофил, оксифил. По обилию уступал выше рассмотренным структурообразующим видам тубифицид. Численность и биомасса его с мая по октябрь изменялись асинхронно от 633 до 1700 экз./м² и от 0.068 до 0.245 г/м². Средние удельные численность и биомасса за сезон составили 3.5 и 0.96% обилия тубифицид. Размножение с августа по октябрь (?).

Tubifex newaensis. Речной вид, волжский абориген, β-мезо-реофил, пелофил. В пробах постоянно встречались по 1–4 особи и их фрагменты (33–133 экз./м²). Из-за крупных размеров тела иногда превосходил по биомассе группу видов из рода *Limnodrilus*. С мая по октябрь биомасса изменялась неравномерно в пределах от 0.198 до 10.209 г/м². Средние удельные численность и биомасса вида за сезон составили 0.3 и 34.45% обилия тубифицид. Размножение в июне.

Род *Aulodrilus*. Зарегистрированы три вида. Постоянно встречался *A. pigueti*, α-мезо-реофил, пелофил. Численность и биомасса его с мая по октябрь изменялись синхронно и варьировали в пределах от 400 до 3833 экз./м² и от 0.012 до 0.163 г/м². Минимум обилия отмечен в июне, максимум — в августе в период активного размножения червей. Размножался вид путем фрагментации. Средние удельные за сезон численность и биомасса особей составили 4.9 и 0.48% численности и биомассы тубифицид.

Aulodrilus limnobius, *A. pluriseta*. Типичные лимнофилы, пелофилы. Встречались спорадически в неполовозрелом состоянии. С мая по октябрь численность и биомасса особей первого вида изменялась в пределах 33–600 экз./м² и 0.0009–0.0493 г/м², у второго соответственно 33–633 экз./м² и 0.025–0.167 г/м². В тубифицидном сообществе средняя за сезон удельная численность и биомасса у первого вида составили 0.46 и 0.09%, у второго 0.74 и 0.58%.

В семействе на долю редко встречающихся *Limnodrilus udekemianus*, *Psammoryctides barbatus* и прочих видов тубифицид, идентификация которых была затруднена в результате их фрагментации, в суммарном отношении приходилось в среднем 0.46% численности и 0.84% биомассы.

Анализ структурной организации сообщества олигохет по коэффициентам доминирования выявил наиболее высокие показатели у преобладавших по численности и биомассе константных видов и групп (рис. 4а). Максимальные показатели доминирования по биомассе отмечены у *Tubifex newaensis* ($D_1 = 216.7$) и группы фенотипически близких видов рода *Limnodrilus* ($D_1 = 197.6$). К субдоминантам принадлежали *Potamothenix moldaviensis* ($D_1 = 125.8$) и *P. hammoniensis* в комплексе с фенотипически близкими видами ($D_1 = 136.1$). Однако индивидуальное значение коэффициента доминирования *P. hammoniensis* было отчетливо ниже ($D_1 = 88.9$). К этой категории видов можно отнести также *P. bedoti* ($D_1 = 72.3$). Прочие виды по их индивидуальному вкладу в формирование биомассы олигохет оценивались как второстепенные ($D_1 < 60$). Сообщество олигохет по этому показателю характеризовалось как бидоминантное с преобладанием при малой численности крупных особей *Tubifex newaensis* и многочисленных лимнодриллов.

Коэффициент доминирования по численности был высоким ($D_2 > 1000$) у двух групп, отмеченных выше, объединяющих фенотипически близкие виды тубифицид. К видам, лидирующим по этому показателю ($D_2 > 700$) принадлежали *Specaria josinae*, *Potamothenix bedoti*, *P. moldaviensis*. Индивидуальное значение коэффициента доминирования *Potamothenix hammoniensis* оказалось на порядок ниже ($D_2 = 422.3$), чем в группе с фенотипически близкими видами. По этому показателю *P. hammoniensis*, *Ilyodrilus templetoni* и *?Peipsidrilus saamicus* принадлежали к подчиненным видам, которые можно охарактеризовать как субдоминантные. К ним присоединялись *Potamothenix vejovskyi*, *Aulodrilus pigueti*, *Vejdovskyella intermedia* ($D_2 > 400$). Во вторую группу субдоминантных видов входили *Spi-*

rosperma ferox и *Puguetiella blanci* ($D_2 > 300$). Прочие виды олигохет, имеющие подчиненный статус, рассматривались как второстепенные.

По функциональному обилию в структурной организации донного биоценоза олигохеты ($F = 293.1$) преобладали над хирономидами ($F = 134.02$). Доминировала группа фенотипически близких видов из рода *Limnodrilus* во главе с *L. hoffmeisteri* ($F = 82.4$), которая достигала значительной численности и превосходила, как правило, другие виды и группы видов по средней за сезон биомассе (рис. 4б). Группа особей, в которую входили *Potamothenix hammoniensis* и фенотипически близкие виды, в большинстве случаев преобладала над предыдущей группой видов по численности, но значительно уступала ей по биомассе и как следствие этого по функциональному обилию ($F = 48.37$). В структурной организации сообщества олигохет каждый в отдельности вид этой группы имел подчиненное значение. Лидировали в ней *Potamothenix bedoti* ($F = 16.53$) и *P. hammoniensis* ($F = 15.68$). Важен был вклад в продуктивность сообщества речных видов *P. moldaviensis* ($F = 34.38$) и *Tubifex newaensis* ($F = 27.73$). Показатель функционального обилия снижался в популяциях константных ($p = 100\%$), часто ($p > 70\%$) и спорадически встречающихся видов олигохет с уменьшением их количественного развития на биотопе.

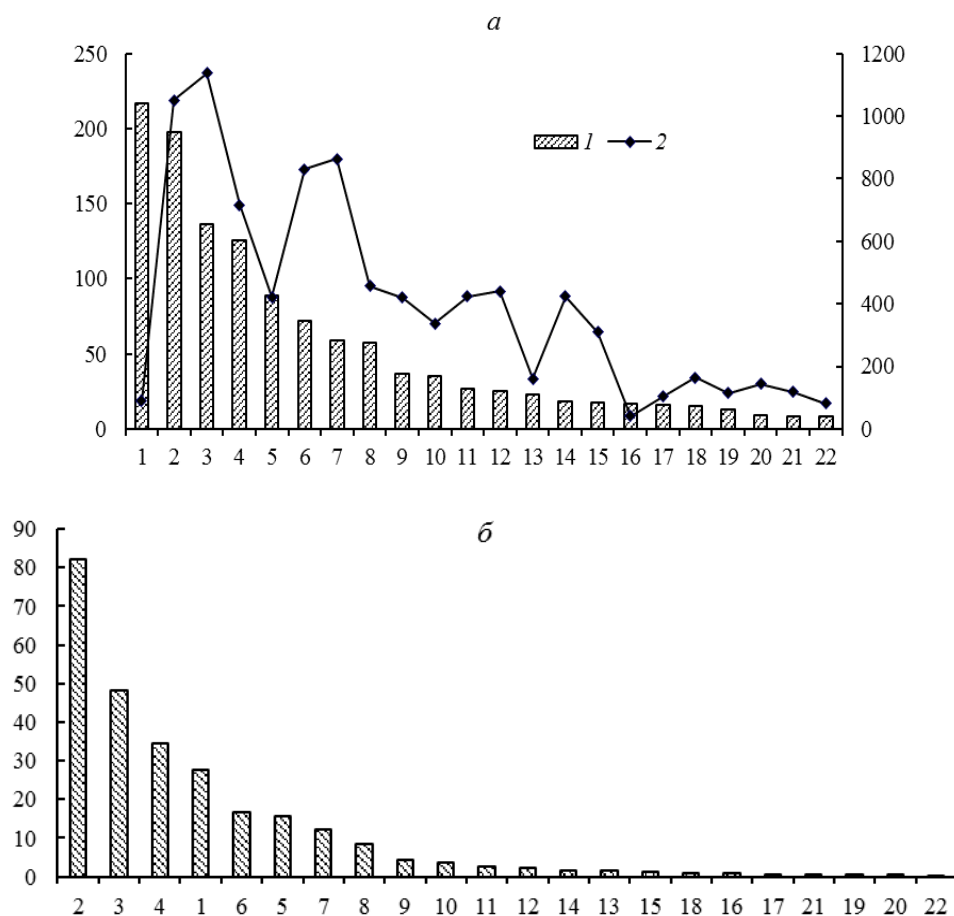


Рис. 4. Структура доминирования олигохет на стандартном русловом биотопе серых илов в 1982 г. По оси ординат: а — индексы доминирования: слева (1) — D_1 , справа (2) — D_2 ; б — показатель функционального обилия (F); по оси абсцисс — виды: 1—*Tubifex newaensis*, 2 — фенотипически близкие виды рода *Limnodrilus*, 3 — *Potamothenix hammoniensis* в комплексе с фенотипически близкими видами, 4 — *P. moldaviensis*, 5 — *P. hammoniensis*, 6 — *P. bedoti*, 7 — *Specaria josinae*, 8 — *Potamothenix vej dovskyi*, 9 — *Ilyodrilus templetoni*, 10 — *Spirosperma ferox*, 11 — ?*Peipsidrilus saamicus*, 12 — *Aulodrilus pigueti*, 13 — *A. pluriseta*, 14 — *Vejdovskyella intermedia*, 15 — *Piguetiella blanci*, 16 — *Limnodrilus udekemianus*, 17 — *Tubifex tubifex*, 18 — виды рода *Dero*, 19 — *Uncinais uncinata*, 20 — *Aulodrilus limnobi*, 21 — *Arcteona is lomondi*, 22 — *Psammoryctides barbatus*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Первые подробные комплексные биоценологические исследования олигохет в составе мейо- и макробентоса были проведены в бассейне Верхней Волги профессором Д.А. Ласточкиным (1936, 1944, 1949). Он показал, что в формировании донных биоценозов важную роль играют не только представители семейства Tubificidae, взрослые особи которых входят в состав макробентоса, но и

мелкоразмерные черви из других семейств аннелид (Aeolosomatidae, Potamodrilidae, Naididae, Propar-pidae), выделил виды эдификаторы на различных биотопах. Д.А. Ласточкин (1949), обобщив большой фактический материал и анализируя пути и особенности формирования донной фауны равнинных водохранилищ в первые годы их существования, указал на значимую роль речных биоценозов в процессе распространения животных на акватории вновь созданных водоемов. К перспективным видам олигохет из иловых биофонов рек, которые формируют население водохранилищ, принадлежали среди наидид *Specaria josinae*, среди тубифицид виды родов *Limnodrilus*, *Potamothrrix*, *Tubifex*, *Peloscolex*, *Aulodrilus*. Согласно автору, в проточных водоемах поймы рек из фенотипически близких видов наряду с *Potamothrrix hammoniensis* встречался *P. bedoti*. В непроточных водоемах поймы получали значение эдификаторов *Tubifex tubifex* и *Ilyodrilus (Tubifex) templetoni*.

В Рыбинском и Ивановском водохранилищах в последующие годы основное внимание исследователи уделяли изучению олигохет в составе макрозообентоса. В водохранилищах согласно многолетним наблюдениям Т.Л. Поддубной (1958, 1965, 1974, 1988) к видам эдификаторам по количественному развитию среди олигохет макробентоса в зависимости от характера биотопов принадлежала небольшая группа тубифицид с различной экологической валентностью. Ядро группы составляли *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrrix hammoniensis*, *P. moldaviensis*. К ним присоединялись *Psammoryctides albicola*, *Ps. barbatus*, *Spirosperma ferox*, реже *Limnodrilus claparedianus* и *L. udekemianus*. Эолосоматиды, наидиды и люмбрикулиды были зарегистрированы главным образом в прибрежных зонах водоемов (Малевич, Зевина, 1958; Поддубная, 1972, 1974; Семерной, 1973, 1975). Однако, согласно исследованиям А.И. Баканова (1982), спустя три десятилетия после заполнения Рыбинского водохранилища до проектной отметки, на различных грунтах за пределами прибрежья мейобентос был достаточно богат для водоемов данной климатической зоны.

По результатам настоящих исследований, спустя четыре десятилетия после начала заполнения котловины Рыбинского водохранилища, в проточном участке Волжского плеса на продуктивных серых илах бывшего русла Волги ведущая роль в структурной организации сообщества олигохет принадлежала наидидам и тубифицидам. Наидиды, которые раньше рассматривались в составе макробентоса как случайные обитатели глубоководных участков водохранилища, встречались на протяжении всего сезона наблюдений, а по количественному развитию *Specaria josinae*, *Vejdovskyella intermedia* и *Piguetiella blanci* превосходили некоторые виды тубифицид. Среди тубифицид мейобентоса постоянно встречался и достигал значительной численности во второй половине лета — осенью *Aulodrilus pigueti*. По численности среди олигохет он принадлежал к субдоминантным видам. Ранее (Поддубная, 1972) был указан для водохранилища как редкий вид. Абориген реки Волги *Tubifex newaensis*, единичные особи которого встречались на биотопе серых илов на протяжении всего периода исследований, по значению индекса D_1 незначительно преобладал над группой видов рода *Limnodrilus*. По энергетическому эквиваленту (F) он отчетливо уступал лимнодрилам, а также *Potamothrrix moldaviensis* и комплексу фенотипически близких видов во главе с *P. hammoniensis*. Последний вид по показателям доминирования (D_1 и D_2) и функциональному обилию (F) принадлежал к группе субдоминантных видов.

Комплексное изучение олигохет в составе мейо- и макробентоса на акватории водохранилища в 1985 г. показало, что в начале вегетационного сезона за пределами прибрежья основная структурообразующая роль по количественному развитию принадлежала ограниченному числу видов тубифицид, которые отличаются по своей экологии и биологии (Архипова, 2010). К наиболее распространенным видам ($p = 52\text{--}100\%$), составлявшим основу численности и биомассы малощетинковых червей, принадлежали *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrrix hammoniensis*, *P. bedoti*, *P. moldaviensis*, *Ilyodrilus templetoni* и *Tubifex newaensis*. В составе мейобентоса почти повсеместно ($p = 92\%$) встречались *Aulodrilus pigueti* и наидиды. На илистых биотопах значительного обилия среди наидид достигали *Vejdovskyella intermedia* (до 2720 экз./м²) и *Specaria josinae* (до 2280 экз./м²). По наблюдениям В.А. Гусакова (2007), в 1990–1993 гг. в Волжском плесе на глубоководных станциях в мейобентосе были обычными тубифициды и наидиды. Среди наидид по встречаемости доминировали *Vejdovskyella intermedia* и *V. comata*.

По данным эпизодических исследований макрозообентоса (Перова, Щербина, 1998; Щербина, 2000; Перова, 2002) на стационарных станциях в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища с 1980 по 1994 гг. фаунистический состав олигохет и доминирующие виды остались прежними. Основу численности и биомассы макрозообентоса составляли три вида хирономид и четыре вида олигохет *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrrix hammoniensis*, *P. moldaviensis*. На стандартной глубоководной станции в Волжском плесе на биотопе серых илов в конце первого десятилетия 21-го

века по встречаемости лидировал *Limnodrilus hoffmeisteri*, а *Potamothrix hammoniensis* принадлежал к второстепенным видам (Petrova, 2012).

ВЫВОДЫ

В речном Волжском плесе Рыбинского водохранилища на продуктивных серых илах бывшего русла Волги, спустя четыре десятилетия после создания водоема, сформировалось мезомиксное по числу видов сообщество олигохет. Фаунистический состав малощетинковых червей был представлен 34 видами и неопределенной до вида формой из четырех семейств и 20 родов. Преобладали по количественному развитию наидиды и тубифициды, среди них виды, различающиеся по своей биологии и имеющие различный экологический статус по отношению к проточности и качеству грунта. Впервые за годы исследований на биотопе были зарегистрированы самые высокие показатели численности малощетинковых червей 21764–72326 экз./м² с биомассой 8.551–19.638 г/м².

По сравнению с дифференцированными исследованиями комплексное изучение малощетинковых червей в составе мейо- и макробентоса позволяет наиболее достоверно определить таксономический состав и количественное развитие популяций различных видов, оценить роль их в структурной организации донных биоценозов. По численности доминировали среди наидид *Specaria josinae*, *Vejdovskyella intermedia*, *Piguetiella blanci*, среди тубифицид — группа фенотипически близких видов во главе с *Limnodrilus hoffmeisteri*, а также *Potamothrix bedoti* и *P. moldaviensis*. Рассматриваемый как модельный для водохранилища вид, *P. hammoniensis* на биотопе серых илов в Волжском плесе принадлежал по количественному развитию к субдоминантным видам малощетинковых червей. По продуктивности, которая оценивалась по биомассе и энергетическому эквиваленту, он значительно уступал комплексу фенотипически близких видов рода *Limnodrilus* и речным видам *Potamothrix moldaviensis* и *Tubifex newaensis*.

Проведенные исследования выявили фаунистическую неоднородность у двух групп фенотипически близких видов тубифицид. Для объективной характеристики видового состава этих групп необходима надежная идентификация неполовозрелых особей по наружным морфологическим признакам, что предполагает специальное изучение морфологии различных видов. Использование для идентификации неполовозрелых червей щетинкового аппарата ларвальных сегментов позволило установить, что в Рыбинском водохранилище наряду с *Potamothrix hammoniensis* важную роль в структурной организации олигохет бентоса играют фенотипически близкие *P. bedoti* и *Ilyodrilus templetoni*, которые считались ранее редкими и малочисленными видами в бассейне Верхней Волги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архипова Н.Р. К биологии *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (Oligochaeta, Tubificidae) Рыбинского водохранилища // Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980. С. 14–27. Arkhipova N.R. K biologiyi *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (Oligochaeta, Tubificidae) Rybinskogo vodokhranilishcha // Morfologiya i biologiya presnovodnykh bespozvonochnykh. Rybinsk, 1980. S. 14–27. [Arkhipova N.R. On the biology of *Potamothrix hammoniensis* (Mich.) (Oligochaeta, Tubificidae) of the Rybinsk Reservoir // Morphology and biology of freshwater invertebrates. Rybinsk, 1980. P. 14–27.] In Russian
- Архипова Н.Р. Олигохеты глубоководной зоны Ивановского и Угличского водохранилищ. Борок: ИБВВ АН СССР, 1984. 18 с. — Деп. в ВИНТИ. 13.12.1984. № 8372–84. Arkhipova N.R. Oligokhety glubokovodnoy zony Ivan'kovskogo i Uglichskogo vodokhranilishch. Borok: IBVV AN SSSR, 1984. 18 s. — Dep. v VINITI. 13.12.1984. № 8372–84. [Arkhipova N.R. Oligochaeta in the deepwater zone in the Ivan'kovo and Uglich Reservoirs. Borok: IBIV of The USSR Academy of Sciences, 1984. 18 p. — Deposited at The All-Union Inst. of the Scientific and Technical Information. 13.12.1984. No. 8372–84.] In Russian
- Архипова Н.Р. Морфология веерных щетинок тубифицид (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 178–187. Arkhipova N.R. Morfologiya veernykh shchetinok tubifitsid (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Zool. Zhurn. 1996. T. 75. Vyp. 2. S. 178–187. [Arkhipova N.R. Morphology of the pectinate setae in tubificids (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Zool. Zhurn. 1996. V. 75. Iss. 2. P. 178–187.] In Russian
- Архипова Н.Р. Об экологии кольчатых червей (Annelida: Oligochaeta, Aphanoneura), обитателей водных объектов Верхней и Средней Волги // Экология водных беспозвоночных. Борок, 2007. С. 37–75. Arkhipova N.R. Ob ekologiyi kol'chatykh chervev (Annelida: Oligochaeta, Aphanoneura), obitateley vodnykh ob'ektov Verkhney i Sredney Volgi // Ekologiya vodnykh bespozvonochnykh. Borok, 2007. S. 37–75. [Arkhipova N.R. On ecology of the annelid worms (Annelida: Oligochaeta, Aphanoneura) in the water bodies of the Upper and Middle Volga // Ecology of the freshwater invertebrates. Borok, 2007. P. 37–75.] In Russian
- Архипова Н.Р. К вопросу об экологии малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. — Махачкала: Изд-во “Наука ДНЦ”, 2010. С. 99–111. Arkhipova N.R. K voprosu ob ekologiyi maloshchetinkovykh chervev (Oligochaeta) Rybinskogo vodokhranilishcha // Ekologiya i morfologiya bespozvo-

- nochnykh kontinental'nykh vod. In-t biologiyi vnutr. vod im. I. D. Papanina RAN. — Makhachkala: Izd-vo "Nauka DNTs", 2010. S. 99–111. [Arkhipova N.R. About ecology of oligochaete worms (Oligochaeta) in the Rybinsk Reservoir // Ecology and morphology of invertebrates in inland water bodies. Papanin Inst. for Biology of Inland Waters RAS — Makhachkala: "Nauka DNTs". 2010. P. 99–111.] In Russian
- Баканов А.И. О мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. Л.: Наука, 1982. № 53. С. 12–17. Bakanov A.I. O meyobentose Rybinskogo vodokhranilishcha // Biol. vnutr. vod.: Inform. byul. L.: Nauka, 1982. № 53. S. 12–17. [Bakanov A.I. On the meiobenthos in the Rybinsk Reservoir // Biol. Vnutr. Vod.: Inform. Bul. Leningrad: Nauka. 1982. No. 53. P. 12–17.] In Russian
- Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск: "Навука і тэхніка", 1990. 231 с. Vid v areale: Biologiya, ekologiya i produktivnost' vodnykh bespozvonochnykh. Minsk: "Navuka i tekhnika", 1990. 231 s. [Species in Area: Biology, ecology and productivity of water invertebrates. Minsk: "Navuka i tekhnika". 1990. 231 p.] In Russian
- Григялис А.И. Численность и биомасса олигохет вида *Potamothrix hammoniensis* Mich. в озерах Дуся, Галстас, Обялия и Шлавантас в 1968–1971 гг. // Тр. АН Лит. ССР. 1975. Сер. В. Т. 2 (70). С. 53–59. Grigyalis A.I. Chislennost' i biomassa oligokhet vida *Potamothrix hammoniensis* Mich. v ozerakh Dusya, Galstas, Obyaliya i Shlavantas v 1968–1971 gg. // Trudy AN Lit. SSR. 1975. Ser. V. T. 2 (70). S. 53–59. [Grigyalis A.I. Number and biomass of oligochaete *Potamothrix hammoniensis* Mich. in lakes Dusya, Galstas, Obyaliya and Shlavantas in 1968–1971 // Tr. AN Lit. SSR. 1975. Ser. V. V. 2 (70). P. 53–59.] In Russian
- Григялис А.И. Обзор изученности олигохеты *Potamothrix hammoniensis* в разных частях ареала // Биологические и рыбохозяйственные исследования водоемов Прибалтики. Псков, 1983. Т. 2. С. 197–200. Grigyalis A.I. Obzor izuchennosti oligokhety *Potamothrix hammoniensis* v raznykh chastyakh areala // Biologicheskie i rybokhozyaystvennye issledovaniya vodoemov Pribaltiki. Pskov, 1983. T. 2. S. 197–200. [Grigyalis A.I. A survey of the studies of oligochaete *Potamothrix hammoniensis* in different parts of its area // Biological and fisheries investigations in the Baltic water bodies. Pskov, 1983. V. 2. P. 197–200.] In Russian
- Гусаков В.А. Мейобентос Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 155 с. Gusakov V.A. Meyobentos Rybinskogo vodokhranilishcha. M.: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2007. 155 s. [Gusakov V.A. Meiobenthos of the Rybinsk Reservoir. Moscow, 2007. 155 p.] In Russian
- Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ (проблема перестройки фауны рек СССР в связи с строительством гидротехнических сооружений) // Тр. зоол. ин-та АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. V. Вып. 3–4. С. 519–992. Zhadin V.I. Fauna rek i vodokhranilishch (problema perestroyki fauny rek SSSR v svyazi so stroitel'stvom gidrotekhnicheskikh sooruzheniy // Tr. zool. in-ta AN SSSR. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1940. T. V. Vyp. 3–4. S. 519–922. [Zhadin V.I. The fauna of rivers and waterreservoirs (the problem of reconstruction of the fauna of rivers under the influence of hydrotechnical buildings) // Tr. zool. in-ta AN SSSR. Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR, 1940. V. V. Iss. 3–4. P. 519–922.] In Russian
- Законнов В.В. Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги // Органическое вещество донных отложений Волжских водохранилищ. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–16. Zakonnov V.V. Akkumulyatsiya biogennykh elementov v donnykh otlozheniyakh vodokhranilishch Volgi // Organicheskoe veshchestvo donnykh otlozheniy Volzhskikh vodokhranilishch. SPb.: Gidrometeoizdat. 1993. S. 3–16. [Zakonnov V.V. Accumulation of biogenous elements in bottom sediments of the Volga reservoirs // Organic matter in bottom sediments in the Volga reservoirs. Saint Petersburg: Hydrometeoizdat. 1993. P. 3–16.] In Russian
- Зенкевич Л.А., Броцкая В.А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря // Ученые записки МГУ. М., 1937. Вып. XIII. С. 203–226. Zenkevich L.A., Brotskaya V.A. Materialy po ekologiyi rukovodyashchikh form bentosa Barentsova morya // Uchenye zapiski MGU. M., 1937. Vyp. XIII. S. 203–226. [Zenkevich L.A., Brotskaya V.A. Materials on the ecology of the leading forms of benthos in the Barents Sea // Scientific memoirs of MSU. Moscow, 1937. Iss. XIII. P. 203–226.] In Russian
- Ласточкин Д.А. Гидробиологические исследования рек Волги и Мологи // Тр. Ивановск. с-х. ин-та. Иваново: Гос. изд-во Ивановской области, 1936. Вып. 2. С. 167–190. Lastochkin D.A. Gidrobiologicheskie issledovaniya rek Volgi i Mologu // Tr. Ivanovsk. s-kh. in-ta. Ivanovo: Gos. izd-vo Ivanovskoy oblasti, 1936. Vyp. 2. S. 167–190. [Lastochkin D.A. Hydrobiological investigations of the Volga and Mologa rivers // Tr. of Ivanovo Agric. Inst. Ivanovo, 1936. Iss. 2. P. 167–190.] In Russian
- Ласточкин Д.А. Кормовые ресурсы Верхней Волги // Изв. АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1944. Сер. биол. № 2. С. 102–120. Lastochkin D.A. Kormovye resursy Verkhney Volgi // Izv. AN SSSR. M.: Izd-vo AN SSSR, 1944. Ser. biol. № 2. S. 102–120. [Lastochkin D.A. Food resources of the Upper Volga // Proceedings of The USSR Academy of Sciences. Moscow: Izd. AN SSSR, 1944. Series biol. No 2. P. 102–120.] In Russian
- Ласточкин Д.А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ // Тр. ВГБО. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т.1. С. 57–72. Lastochkin D.A. Dinamika donnogo naseleniya ravninnykh vodokhranilishch // Tr. VGBO. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1949. T. 1. S. 57–72. [Lastochkin D.A. Dynamics of the bottom populations in floodplain reservoirs // Tr. All-Union Hydrobiol. Society. Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR. 1949. V. 1. P. 57–72.] In Russian
- Малевич И.И., Зевина Г.Б. Материалы по фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции "Борок" им. Н.А. Морозова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 399–406.

- Malevich I.I., Zevina G.B. Materialy po faune maloshchetincovykh chervyey (Oligochaeta) Rybiskogo vodokhranilishcha // Tr. biol. stantsyi "Borok" im. N.A. Morosova. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1958. Vyp. 3. S. 399–406. [Malevich I.I., Zevina G.B. Materials on the fauna of the oligochaete worms (Oligochaeta) in the Rybinsk Reservoir // Tr. biol. St. "Borok" named after N.A. Morosov. Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR, 1958. Iss. 3. P. 399–406.] In Russian
- Мальцев В.И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 1. С. 87–89. Maltsev V.I. O vozmozhnosti primeneniya pokazatelya funktsional'nogo obiliya dlya strukturnykh issledovaniy zootsenozov // Gidrobiol. zhurn. 1990. T. 26. № 1. S. 87–89. [Maltsev V.I. Application of the functional abundance index for structural investigations of zoocenosis // Gidrobiol. Zhurn. 1990. V. 26. No. 1. P. 87–89.] In Russian
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Экологическая характеристика разреза Борок–Коприно // Тр. Инст-та биологии водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 2(5). С. 66–72. Mordukhay-Boltovskoy F.D. Ekologicheskaya kharakteristika razreza Borok-Koprino // Tr. Inst-ta biologiyi vodokhranilishch. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1959. Vyp. 2 (5). S. 66–72. [Mordukhay-Boltovskoy F.D. Ecological characteristics of the Borok–Koprino section // Tr. Inst. biol. of reservoirs. Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR, 1959. Iss. 2 (5). P. 66–72.] In Russian
- Перова С.Н. Многолетние изменения структуры макрозообентоса глубоководной зоны Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль, 2002. Т. 2. С. 117–121. Perova S.N. Mnogoletnie izmeneniya struktury makrozoobentosa glubokovodnoy zony Rybinskogo vodokhranilishcha // Aktual'nye problemy ekologiyi Yaroslavskoy oblasti. Yaroslavl', 2002. T. 2. S. 117–121. [Perova S.N. Long-term changes in the structure of the macrozoobenthos in the deep zone the Rybinsk Reservoir // Actual problems of ecology of the Yaroslavl district. Yaroslavl, 2002. V. 2. P. 117–121.] In Russian
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. № 2. С. 52–61. Perova S.N., Shcherbina G.Kh. Sravnitel'ny analiz struktury makrozoobentosa Rybinskogo vodokhranilishcha v 1980 i 1990 gg. // Biologiya vnutr. vod. Borok, 1998. № 2. S. 52–61. [Perova S.N., Shcherbina G.Kh. Comparative analysis of the macrozoobenthos' structure in the Rybinsk Reservoir in 1980 and 1990 // Biol. Vnutr. Vod. 1998. No. 2. P. 52–61.] In Russian
- Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во Сибирского отделения АН СССР, 1961. 364 с. Plokhinskiy N.A. Biometriya. Novosibirsk: Izd-vo Sibirskogo otdeleniya AN SSSR, 1961. 364 s. [Plokhinskiy N.A. Biometry. Novosibirsk: Izd. Siberian branch AN SSSR. 1961. 364 p.] In Russian
- Поддубная Т.Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. станции "Борок" им. Н.А. Морозова. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 195–213. Poddubnaya T.L. Sostoyanie bentosa Rybinskogo vodokhranilishcha v 1953–1955 gg. // Tr. biol. stantsyi "Borok" im. N.A. Morozova. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1958. Vyp. 3. S. 195–213. [Poddubnaya T.L. The state of the benthos in the Rybinsk Reservoir in 1953–1955 // Tr. biol. station "Borok" named after N.A. Morozov. Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR, 1958. Iss. 3. P. 195–213.] In Russian
- Поддубная Т.Л. Формирование фауны тубифицид и их распределение в Рыбинском водохранилище // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 20–36. Poddubnaya T.L. Formirovanie fauny tubifitsid i ikh raspredelenie v Rybinskom vodokhranilishche // Ekologiya i biologiya presnovodnykh bespozvochnykh. M.; L.: Nauka, 1965. S. 20–36. [Poddubnaya T.L. Formation of the fauna of tubificids and their distribution in the Rybinsk Reservoir // Ecology and biology of the freshwater invertebrates. Moscow; Leningrad: Nauka, 1965. P. 20–36.] In Russian
- Поддубная Т.Л. Малощетинковые черви (Oligochaeta). Приложение // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 321–323. Poddubnaya T.L. Maloshchetinkovy chervi (Oligochaeta). Prilozhenie // Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'. L.: Nauka, 1972. S. 321–323. [Poddubnaya T.L. The oligochaete worms (Oligochaeta). Supplement // The Rybinsk Reservoir and its life. Leningrad: Nauka, 1972. P. 321–323.] In Russian
- Поддубная Т.Л. Состояние донной фауны Иваньковского водохранилища на 32-й год ее существования // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974. С. 143–153. Poddubnaya T.L. Sostoyanie donnoy fauny Ivan'kovskogo vodokhranilishcha na 32-y god ee sushchestvovaniya // Flora, fauna i mikroorganizmy Volgi. Rybinsk, 1974. S. 143–153. [Poddubnaya T.L. The state of the bottom fauna in the Ivan'kovo Reservoir during the 32th year its existence // Flora, fauna and microorganisms of the Volga River. Rybinsk, 1974. P. 143–153.] In Russian
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–141. Poddubnaya T.L. Mnogoletnyaya dinamika struktury i produktivnost' donnykh soobshchestv Rybinskogo vodokhranilishcha // Struktura i funktsionirovanie presnovodnykh ekosistem. L.: Nauka, 1988. S. 112–141. [Poddubnaya T.L. Long-term dynamics of the structure and productivity of the bottom communities in the Rybinsk Reservoir // Structure and functioning of the freshwater ecosystems. Leningrad: Nauka, 1988. P. 112–141.] In Russian
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с. Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'. L.: Nauka, 1972. 364 s. [The Rybinsk Reservoir and its life. Leningrad: Nauka, 1972. 364 p.] In Russian
- Семерной В.П. К фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища. Сообщение 1. Naididae // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. Л.: Наука, 1973. № 20. С. 36–39. Semernoy V.P. K faune maloshchetinkovykh chervyey (Oligochaeta) Rybinskogo vodokhranilishcha. Soobshchenie 1. Naididae // Biol. vnutr.

- vod.: Inform. byul. L.: Nauka, 1973. № 20. S. 36–39. [Semernoy V.P. On the fauna of oligochaete worms (Oligochaeta) in the Rybinsk Reservoir. Information 1. Naididae // Biol. Vnutr. Vod.: Inform. Bul. Leningrad: Nauka, 1973. No. 20. P. 36–39.] In Russian
- Семерной В.П. О составе фауны олигохет (Oligochaeta) в Иваньковском водохранилище // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. Л.: Наука, 1975. № 27. С. 21–24. Semernoy V.P. O sostave fauny oligokhet (Oligochaeta) v Ivan'kovskom vodokhranilishche // Biol. vnutr. vod.: Inform. byul. L.: Nauka, 1975. № 27. S. 21–24. [Semernoy V.P. On the composition of oligochaeta fauna (Oligochaeta) in the Ivan'kovo Reservoir // Biol. Vnutr. Vod.: Inform. Bul. Leningrad: Nauka, 1975. No. 27. P. 21–24.] In Russian
- Тимм Т., Григалис А. Определение ареала олигохеты *Potamothenix hammoniensis* (Mich.) и его характеристика // Acta Hydrobiologica Latuanica, 1985. V. 5. P. 30–38. Timm T., Grigyalis A. Opredelenie areala oligokhety Potamothenix hammoniensis (Mich.) // Acta Hydrobiologica Latuanica. 1985. V. 5. P. 30–38. [Timm T., Grigyalis A. Determination of Area and characteristics of oligochaete *Potamothenix hammoniensis* (Mich.) // Acta Hydrobiologica Latuanica. 1985. V. 5. P. 30–38.] In Russian
- Хмелева Н.Н. Предисловие // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск: “Навука і тэхніка”, 1990. С. 5–8. Khmeleva N.N. Predislovie // Vid v areale: Biologiya, ekologiya i produktivnost' vodnykh bespozvonochnykh. Minsk: “Navuka i tekhnika”, 1990. S. 5–8. [Khmeleva N.N. Preface // Species in Area: Biology, ecology and productivity of water invertebrates. Minsk: “Navuka i tekhnika”, 1990. P. 5–8.] In Russian
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с. Chekanovskaya O.V. Vodnye maloshchetinkovye chervi fauny SSSR. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1962. 411 s. [Chekanovskaya O.V. Aquatic Oligochaeta of The USSR fauna. Moscow; Leningrad: Izd. AN SSSR, 1962. 411 p.] In Russian
- Щербина Г.Х. Макрозообентос // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль, 2000. С. 216–231. Shcherbina G.Kh. Makrozoobentos // Sovremennaya ekologicheskaya situatsiya v Rybinskom i Gor'kovskom vodokhranilishchakh: sostoyanie biologicheskikh soobshchestv i perspektivy ryborazvedeniya. Yaroslavl'. 2000. S. 216–231. [Shcherbina G.Kh. Macrozoobenthos // Contemporary ecological situation in the Rybinsk and Gor'kiy reservoirs: the state of biological communities and perspectives of fish breeding. Yaroslavl, 2000. P. 216–231.] In Russian
- Brinkhurst R.O., Jamieson B.G.M. Aquatic Oligochaeta of the World / With contributions by D.G. Cook, D.V. Anderson, J. Van Der Land. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1971. 860 p.
- Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution // Rept. stenool. memor. hospital. Copenhagen, 1960. V. 9. No 2. 110 p.
- Holmquist Ch. A revision of the genera *Tubifex* Lamarck, *Ilyodrilus* Eisen and *Potamothenix* Vejdovsky & Mrázek (Oligochaeta, Tubificidae), with extensions to some connected genera // Zool. Jb. Syst. Jena: Veb Gustav Fischer Verlag, 1985. Bd 112. Heft 3. P. 311–366.
- Perova S.N. Taxonomic composition and abundance of macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir at the beginning of the 21st century // Inland Wat. Biol. 2012. V. 5. No. 2. P. 199–207.
- Steinlechner R. Identification of immature tubificids (Oligochaeta) of lake Constance and its influence on the evaluation of species distribution // Hydrobiologia. 1987. V. 155. P. 57–63.
- Timm T. A Guide to the Estonian Annelida. Tartu; Tallinn: Estonian Academy Publ. 1999. 208 p.
- Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // Lauterbornia. Dinkelcherben, 2009. V. 66. P. 1–235.
- Yasuda K., Okino T. Method for distinguishing *Limnodrilus hoffmeisteri* and *Limnodrilus claparedeanus* (Oligochaeta, Tubificidae) and its applicability in Lake Suwa // Hydrobiologia. 1988. V. 169. P. 307–311.

STRUCTURAL ORGANISATION OF THE BENTHOS OLIGOCHAETE WORMS' COMMUNITY (ANNELIDA: OLIGOCHAETA) ON THE PRODUCTIVE SILTS IN THE RYBINSK RESERVOIR

N. R. Arkhipova

*I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia
e-mail: arhip@ibiw.yaroslavl.ru*

The oligochaete community was investigated in the Volga part of the Rybinsk Reservoir during the 42th year of its existence. In meio- and macrozoobenthos on productive silts 34 species and one form from four families were recorded. Naididae and Tubificidae were dominant. The character of species dominance according to abundance and energy equivalent is shown. The role of the Palearctic species *Potamothenix hammoniensis* among oligochaete community is distinguished.

Keywords: reservoir, benthos, oligochaete worms, fauna, model species, number, biomass, structural dominance.

СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

С. Н. Перова

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

По материалам, собранным в течение вегетационных сезонов 2007–2008 и 2010–2011 гг., исследована структура макрозообентоса на участке свободного течения р. Ильдь — малого притока Рыбинского водохранилища, в устьевой области и прилежащем к устью участке водохранилища. Выявлено 222 вида и формы донных макробеспозвоночных, большинство из которых составляли личинки хирономид и других амфибиотических насекомых. Наибольшее число видов макрозообентоса (158) обнаружено на участке свободного течения реки, наименьшее (27) — на участке водохранилища, прилежащего к устью. Установлено, что смена речной фауны макрозообентоса на типичную для водохранилищ происходит во фронтальной зоне устьевой области притока. В период аномально высоких температур 2010–2011 гг., по сравнению с 2007–2008 гг., отмечено сокращение числа видов, снижение индекса видового разнообразия, а также значительные изменения численности и биомассы макрозообентоса в устьевой области и прилежащих участках.

Ключевые слова: макрозообентос, устьевая область притока, фронтальная зона, видовое богатство, разнообразие, сапробность, численность, биомасса.

ВВЕДЕНИЕ

В результате затопления водами водохранилища притоков рек Волги, Мологи и Шексны участки их нижнего течения исчезли, а возникшие устьевые области находятся в подпоре, который выклинивается на расстояние от 2 до >50 км (Рыбинское водохранилище, 1972). Известно, что при взаимодействии речных вод с водами водохранилища в устьевой области формируется градиентная (фронтальная) зона с резким изменением гидрофизических характеристик, ее динамика определяется в основном сезонными изменениями уровня воды в водохранилище и величиной расхода реки (Законнов и др., 2010). Кроме того, в устьевой области образуются переходный и стабильный участки, отличающиеся по физико-химическим параметрам друг от друга и от граничащих с ними участков (Крылов и др., 2010). В зоне смешения речных и водохранилищных вод происходит изменение содержания и состава растворенных веществ и формирование вод с новыми гидрохимическими показателями (Отюкова, 2012), таким образом, формируются специфические переходные участки между рекой и водохранилищем. Принципы районирования устьевых областей притоков равнинных водохранилищ были подробно описаны в монографии (Гидроэкология устьевых ..., 2015). Установлено, что в устьевых областях притоков водохранилища происходит осаждение и накопление аллохтонного органического вещества (Законнов и др., 2010), в результате этого повышается биоразнообразие и продуктивность донных сообществ (Щербина, 2005). По данным многолетних наблюдений, проводившихся в Рыбинском водохранилище, отмечено, что биомасса макрозообентоса в местах впадения притоков значительно выше, чем в открытых участках водоема (Волга ..., 1978).

Цель настоящей работы — изучение структуры макрозообентоса устьевой области р. Ильдь и прилежащих к ней участков реки и водохранилища в периоды, отличающиеся по ряду климатических и метеорологических условий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Структура макрозообентоса малой реки Ильдь — притока Рыбинского водохранилища была исследована на участке нижнего течения и в устьевой области, а также на прилежащем к устью, участке водохранилища. Материал собирали весной, летом и осенью 2007, 2008, 2010 и 2011 гг. Границы пространственного размещения зоны смешения вод притока и приемника были определены путем выделения речных (более минерализованных) и водохранилищных (более опресненных) вод на основе их электропроводности (Гидроэкология устьевых ..., 2015). Станции были расположены следующим образом: I — зона свободного течения притока; IIa — переходная зона притока; IIb — фронтальная зона; IIc — переходная зона приемника; IIIa — предустьевой залив; III — водохранилище (рис. 1).

Пробы грунта отбирали с помощью дночерпателей ДАК–250 с площадью захвата 1/40 м² и ДАК–100 (1/100 м²) по 2 подъема на каждой станции. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеек 200–220 мкм. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975). Всего было собрано и обработано 90 количественных проб макрозообентоса.

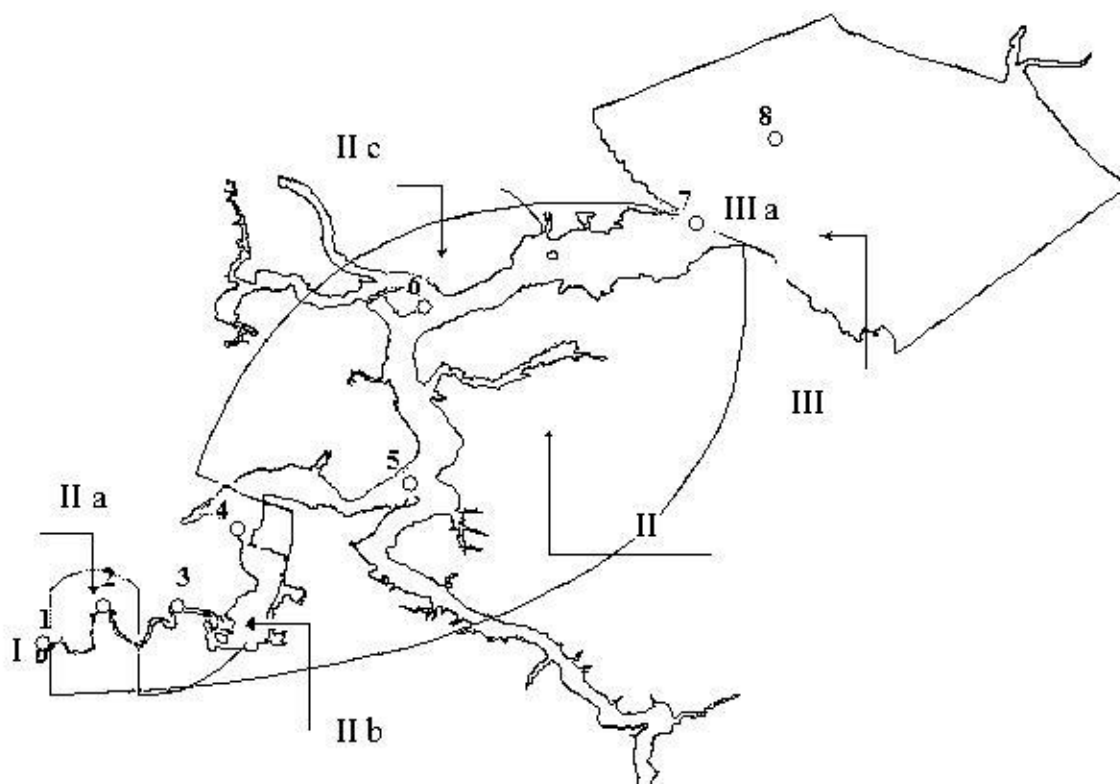


Рис. 1. Схема исследованной акватории устьевой области р. Ильд и Рыбинского водохранилища. I — зона свободного течения притока; II — устьевая область: IIa — переходная зона притока; IIb — фронтальная зона; IIc — переходная зона приемника; IIIa — предустьевой залив; III — водохранилище (Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012). 1–8 — станции сбора проб макрозообентоса.

Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: численность (N , экз./м²), биомассу (B , г/м²), частоту встречаемости (P , %), количество видов, индексы видового разнообразия Шеннона–Уивера по численности (H_N , бит/экз.) и биомассе (H_B , бит/мг). Сходство видового состава оценивали по коэффициенту общности Жаккара (Методика ..., 1975).

Для сапробиологического анализа придонной воды и грунтов по организмам макрозообентоса использовали метод Пантле–Букк (Макрушин, 1974; Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973) в модификации Дзюбан и Кузнецовой (Дзюбан, Кузнецова, 1981). Величины сапробности видов взяты из работ (Щербина, 2010; Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988).

Следует отметить, что в зоне свободного течения р. Ильд донные отложения были представлены в основном песком и камнями; в переходной зоне притока встречался заиленный песок с растительными остатками и серый ил. В остальных участках устьевой области реки дно было покрыто серым илом, иногда с примесью песка, кроме того, в составе донных отложений часто в большом количестве встречались раковины отмерших моллюсков-дрейссенид, что позволяло характеризовать данный биотоп, как “заиленный ракушечник”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В составе макрозообентоса исследованных участков выявлено 222 таксона рангом ниже рода, большинство из них составляли личинки хирономид и других амфибиотических насекомых (табл. 1). Наибольшее число видов и форм (158) отмечено на участке свободного течения реки (I). В переходной зоне притока (IIa), подверженной временному влиянию подпора водохранилища отмечено снижение видового богатства до 107 таксонов. Во фронтальной зоне притока (IIb) видовое богатство уменьшилось в ~ 2 раза, по сравнению с вышележащим участком IIa (табл. 1).

В направлении от участка свободного течения до ст. 5, расположенной в зоне IIc видовое богатство снижалось во всех группах донного населения, но наиболее заметно уменьшалось число видов амфибиотических насекомых, которые уже в зоне IIb встречались редко и единично (кроме хирономид) (табл. 1). На ст. 6 (IIc), и ст. 7 (IIIa) видовое богатство немного увеличивалось, по сравнению с вышележащим участком (IIc, ст. 5). Наименьшее число видов — 27 — было обнаружено на участке водохранилища, прилегающего к устью (III, ст. 8) (табл. 1).

Таблица 1. Число таксонов макрозообентоса в устьевой области р. Ильдь и прилегающей зоне Рыбинского водохранилища.

Таксон	Зоны и станции								Всего
	I	IIa	IIb		IIc		IIIa	III	
	1	2	3	4	5	6	7	8	
MOLLUSCA	16	12	11	12	8	12	9	5	32
NEMATODA	0	0	0	1	0	0	1	0	1
OLIGOCHAETA	14	12	9	8	2	3	6	6	20
HIRUDINEA	2	3	1	0	1	1	3	2	5
ACARIFORMES	1	0	1	0	0	0	1	0	1
INSECTA	125	80	34	26	22	26	29	14	163
ODONATA	2	1	0	1	0	0	0	0	3
HETEROPTERA	1	0	0	0	0	0	0	0	1
EPHEMEROPTERA	11	4	1	0	0	0	1	0	11
PLECOPTERA	3	2	0	0	0	0	0	0	3
COLEOPTERA	11	8	0	0	0	0	1	0	14
LEPIDOPTERA	0	0	0	1	0	0	0	0	1
TRICHOPTERA	20	6	1	0	1	1	0	0	24
MEGALOPTERA	0	1	0	0	0	0	0	0	1
DIPTERA	77	58	32	24	21	25	27	14	105
Chaoboridae	1	0	1	0	1	1	1	0	1
Ceratopogonidae	6	7	5	4	2	3	2	0	12
Limoniidae	2	0	0	0	0	0	0	0	2
Simuliidae	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Tabanidae	4	4	0	0	0	0	0	0	4
Tipulidae	1	0	0	0	0	0	0	0	1
Chironomidae	62	47	26	20	18	21	24	14	84
Всего	158	107	56	47	33	42	49	27	222

Наиболее сходны между собой по видовому составу оказались участки устьевой области реки (II) (табл. 2). Зона свободного течения притока (I) отличалась видоспецифичностью донного населения, и была наиболее сходна по его составу только с нижележащим участком IIa, с остальными же станциями, расположенными в устьевой области и в водохранилище, сходство по коэффициенту Жаккара было очень низким (табл. 2).

Таблица 2. Коэффициент сходства Жаккара (%) макрозообентоса выделенных зон исследованной акватории

Зона	Станция	I	IIa	IIb		IIc		IIIa	III
		1	2	3	4	5	6	7	8
I	1	100	40.4	16.5	15.2	12.3	15.6	17.6	12.8
IIa	2		100	23.5	21.3	17.6	20.0	25.0	14.5
IIb	3			100	47.1	29.4	37.1	38.7	29.7
	4				100	33.9	45.2	37.7	37.0
IIc	5					100	61.7	41.4	38.6
	6						100	43.7	36.7
IIIa	7							100	43.4
III	8								100

Таксономический состав и количественное обилие макрозообентоса исследованных зон были подвержены значительным межсезонным и межгодовым колебаниям, так как часть исследований проходила в вегетационные периоды, отличающиеся по ряду важнейших климатических и метеорологических условий. Так как в 2007 и 2008 гг. температуры воздуха и воды в районе наблюдений были близки к среднегодовым, этот период наблюдений был отмечен нами как “фоновый” (Гидроэкология устьевых ..., 2015). Вегетационный же период 2010 г. по многим показателям характеризовался как аномально жаркий (Климатические рекорды ..., 2012). Также в ряд самых теплых лет за период инструментальных наблюдений вошел 2011 г. (Доклад ..., 2011). Структурные характеристики макрозообентоса претерпели ряд существенных изменений в период аномально высоких температур 2010–2011 гг., по сравнению с таковыми в вегетационные сезоны 2007–2008 гг. Рассмотрим более подробно эти изменения по выделенным зонам.

Зона свободного течения притока (I). На участке I в период наблюдений 2007–2008 гг. основу макрозообентоса составляли водные насекомые, среди которых по числу видов и численности преобладали личинки хирономид. Из них наиболее часто встречались личинки *Microtendipes pedellus* (De

Geer), *Polypedilum*, *Cladotanytarsus*, *Tanytarsus*. Из других гетеротопов часто встречались и доминировали по биомассе личинки поденок *Ephemera vulgata* Linnaeus, *Caenis horaria* Linnaeus, *Paraleptophlebia submarginata* Stephens, ручейников родов *Limnephilus*, *Athripsodes*, *Hydropsyche*; из гомотопной фауны — моллюски родов *Lymnaea*, *Cincinna*, *Pisidium*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, *Tubifex tubifex* (Mueller), *Lumbriculus variegatus* (Mueller). Весной 2007 г. в зоне I доминировали личинки *Polypedilum scalaenum* Schrank (2600 экз./м²), в конце июня наблюдалось массовое развитие *Microtendipes pedellus*, численность которого — 6775 экз./м² составляла 58 % от общей численности макрозообентоса, а в июле снова доминировали личинки *Polypedilum scalaenum*, при этом их численность была очень высока — 12500 экз./м² и составляла 77% от общей. В 2007 г. наибольшая численность макрозообентоса отмечалась летом, а биомасса была значительно выше осенью, по сравнению с весной и летом (табл. 3). Индексы видового разнообразия Шеннона изменялись в широких пределах, их наиболее высокие значения наблюдались осенью. В 2010 г. в зоне свободного течения реки число обнаруженных видов уменьшилось ~ в 2 раза, а также значительно снизились численность и биомасса макрозообентоса, по сравнению с аналогичным сезоном предыдущих лет (табл. 3). Наиболее значительное снижение видовое богатства, разнообразия (по индексу Шеннона) и обилия макрозообентоса наблюдалось после аномально жаркого лета 2010 г.: осенью того же года и весной 2011 г. Летом 2011 г. указанные характеристики донного населения вновь увеличились, а к осени достигли уровня фоновых периодов наблюдений (табл. 3). За исследуемый период существенно изменилась доля различных групп в структуре донного населения (рис. 2). Следует отметить, что в группу “прочие” были объединены представители нескольких отрядов водных насекомых (кроме хирономид), немногочисленные пиявки, а также редко и единично встречавшиеся нематоды и клещи. В 2007–2008 гг. по численности и биомассе преобладали гетеротопы, представленные личинками хирономид и других водных насекомых из группы “прочие” (рис. 2). В 2010 г. их доля снизилась и значительно возросла роль гомотопов, представленных олигохетами и моллюсками-пизидидами, которые в сумме составляли ~ 50% от общей численности и > 90% от общей биомассы. В 2011 г. вновь увеличилась роль водных насекомых, при этом > 50% от общей биомассы составляли гомотопы (олигохеты и моллюски).

Таблица 3. Количественные характеристики макрозообентоса участка свободного течения р. Ильдъ

1	2	3	4	5	6	7	8
1	31.05.07	6500	22.29	12	2.75	2.03	2.25
	27.06.07	11650	21.51	40	3.35	2.63	2.40
	11.07. 07	16250	18.82	24	1.64	3.32	2.14
	05.09. 07	8500	74.36	27	4.10	2.57	2.25
	08.07. 08	9900	9.87	27	3.34	3.56	2.03
	08.09. 08	1500	10.22	19	3.98	1.65	2.07
	20.05.10	650	4.24	10	3.18	1.09	2.23
	22.09.10	600	8.69	8	2.62	0.85	2.15
	31.05.11	500	1.89	7	2.66	1.69	2.72
	15.07.11	3400	4.88	16	3.78	3.18	2.62
	20.09.11	6100	36.55	26	3.70	2.10	2.14

Здесь и далее: 1 — № станции, 2 — дата, 3 — N , экз./м², 4 — B , г/м², 5 — число видов, 6 — H_N , бит/экз., 7 — H_B , бит/мг, 8 — индекс сапробности.

Индексы сапробности по Пантле–Букк до 2011 г. были меньше 2.5, что соответствовало β-мезосапробной зоне, в мае и июле 2011 г. этот участок характеризовался как α-мезосапробный, а в сентябре снова как β-мезосапробный, т.е. умеренно загрязненный органическими веществами (табл. 3).

Переходная зона притока (Па) по составу донного населения была наиболее сходна с вышележащим участком I (табл. 2). Основу макрозообентоса зоны Па составляли водные насекомые, среди которых доминировали и достигали массового развития те же виды хирономид, что и в зоне I, тогда как число видов ручейников, поденок, вислокрылок, жуков и стрекоз было существенно меньше. При этом, значительно увеличивалась численность полисапробных видов олигохет *Tubifex tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus* Claparede, которые в зоне I встречались в небольшом количестве.

Количественные характеристики макрозообентоса этого участка изменялись в очень широких пределах, что, по-видимому, было связано с сезонной динамикой массовых видов хирономид и олигохет. Наибольшие значения численности и биомассы были отмечены летом 2007 г., когда по сравнению с весной, общая численность макрозообентоса увеличилась более чем в 10 раз, а биомасса в ~ 1.7 раза (табл. 4).

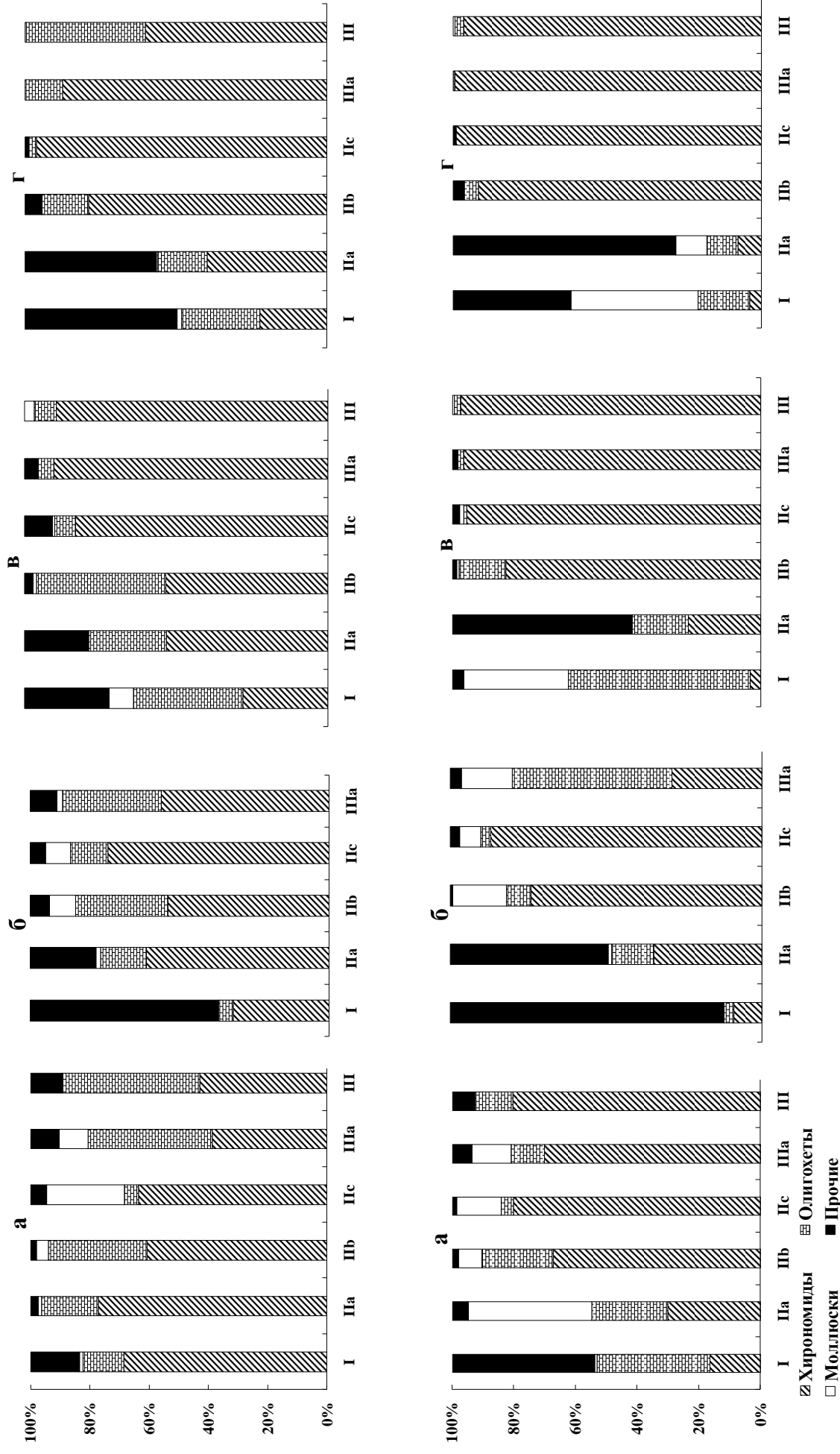


Рис. 2. Структура численности и биомассы макрозообентоса в различные периоды наблюдений.

Примечание:верху — численность, внизу — биомасса; а — 2007 г., б — 2008 г., в — 2010 г., г — 2011 г.

Такой рост обилия произошел за счет массового развития личинок хирономид *Microtendipes pedellus*, *Polypedilum tetracrenatum* Hirvenoja и *Polypedilum scalaenum*, численность которых составляла ~ 68% от общей, при этом отмечалась также высокая численность вышеназванных олигохет-полисапробов. Благодаря этому, в летние сезоны 2007 и 2008 гг. зона Па отличалась наибольшим обилием макрозообентоса среди других участков устьевой области и граничащих водных объектов. Видовое разнообразие, оцененное по индексу Шеннона, в зоне Па такое же высокое, как и в I, тогда как индексы сапробности по Пантле–Букк, в Па были существенно выше, что характеризовало этот участок как α -мезосапробный, т.е. сильно загрязненный органическими веществами (табл. 4).

Таблица 4. Количественные характеристики макрозообентоса переходной зоны притока

1	2	3	4	5	6	7	8
2	31.05.07	5300	45.96	18	2.97	2.55	3.47
	27.06.07	64400	80.20	24	3.00	3.40	2.50
	11.07. 07	23550	50.42	32	3.17	3.18	2.48
	05.09. 07	6300	22.84	29	3.75	3.00	2.76
	08.07. 08	4150	13.16	22	3.28	2.83	2.57
	08.09. 08	2400	12.82	15	3.31	2.67	2.51
	20.05.10	1400	8.31	11	3.12	2.32	2.64
	22.09.10	950	2.57	16	3.93	2.98	2.53
	31.05.11	250	3.96	4	1.92	0.11	2.44
	15.07.11	350	0.76	6	2.52	0.74	2.09
	20.09.11	18900	34.09	33	3.47	3.39	2.13

Значительное повышение индекса сапробности, по сравнению с зоной I, по-видимому, связано с замедлением скорости течения, что приводит к усилению накопления органических веществ в грунтах. Этот участок реки периодически (в период весенней межени) находится в зоне подпора водохранилища, в результате чего изменяется скорость течения и гидрохимические характеристики воды. Из-за сезонного колебания уровня воды в зоне Па периодически происходит отмирание и разложение прибрежно-водной растительности, что приводит к обогащению донных отложений органическими веществами. Кроме того, донные отложения также имеют переходный характер между типичными для участков свободного течения реки и устьевой области: заиленный песок сменяется серым илом. В результате в переходной зоне притока формируются большее, по сравнению с другими участками устьевой области реки, разнообразие биотопов. Высокое видовое богатство и разнообразие макрозообентоса объясняется тем, что представители разных групп донных беспозвоночных, проникающие в переходную зону притока из граничащих участков, хотя бы временно, находят здесь подходящие условия обитания. По этой причине, в зоне Па встречаются виды, характерными как для проточных участков реки, так и для зон, выделенных ниже, в том числе — для водохранилища, что наряду с высокими значениями численности и биомассы в отдельные вегетационные сезоны, позволяет характеризовать этот участок, как экотон (Харченко, 1991).

В период наблюдений 2010–2011 гг., в зоне Па отмечено аналогичное зоне I снижение количественных характеристик макрозообентоса, однако размах этих колебаний был существенно больше (табл. 3 и 4), также в широких пределах изменялась доля различных групп от общей численности и биомассы макрозообентоса (рис. 2).

Фронтальная зона (Пб). Донное население существенно отличалось по структуре и доминирующим видам от вышележащих участков I и Па. Это подтверждают низкие значения сходства по коэффициенту Жаккара (табл. 2). Исследованные станции зоны Пб были наиболее схожи по видовому составу между собой и с нижележащими участками устьевой области. В зоне Пб доминировали, типичные для фауны Рыбинского водохранилища, личинки хирономид *Chironomus plumosus* (Linnaeus) и *Ch. muratensis* Ryser, Scholl, Wülker, кроме них часто встречались *Cryptochironomus obreptans* Walker, *Procladius choreus* (Meigen), *P. ferrugineus* (Kieffer), *Paralauterborniella nigrochalteralis* Malloch, *Cladopelma viridula* (Fabricius), род *Glyptotendipes*. Обычными были цератопогониды *Mallochohelea inermis* Kieffer, *Sphaeromias pictus* Meigen и *Probezzia seminigra* (Panzer), личинки других амфибиотических насекомых встречались редко и единично. В зоне Пб часто встречались моллюски *Henslowiana suecica* (Clessin), *H. henslowana* (Sheppard), *Pseudeupera subtruncata* (Malm), *Euglesa ponderosa* Stelfox, *Amesoda solida* (Normand), *Neopisidium torquatum* (Stelfox) а также олигохеты рода *Limnodrilus* и *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen). Из крупных моллюсков нередко встречались *Viviparus viviparus* (Linnaeus), *Unio pictorum* (Linnaeus), *Pseudoanodonta complanata* (Rossmaessler), летом 2008 г. была отмечена *Dreissena polymorpha* (Pallas).

Основу численности и биомассы макрозообентоса зоны Пб во все периоды наблюдений составляли личинки хирономид рода *Chironomus* (рис. 2), обилие донного населения изменялось в широких пределах, но в основном было менее высоким, чем в зоне Па (табл. 5). Видовое разнообразие, оцененное по индексу Шеннона, в зоне Пб значительно снижалось, по сравнению с Па, при этом, на ст. 4, оно было ниже, чем на ст. 3, расположенной выше по течению (табл. 4, 5). По индексам сапробности, которые были выше, чем в зоне Па, зона Пб характеризовалась как α -мезосапробная (табл. 5).

Таблица 5. Количественные характеристики макрозообентоса фронтальной зоны притока

1	2	3	4	5	6	7	8
3	31.05.07	1350	10.91	15	3.66	1.96	2.55
	27.06.07	4000	49.73	8	1.73	0.65	2.53
	05.09. 07	760	4.17	9	2.21	0.59	2.34
	28.05. 08	2580	15.65	20	3.39	1.40	2.52
	08.07. 08	620	3.70	14	3.53	2.95	2.60
	08.09. 08	1040	4.59	10	1.83	1.58	3.25
	20.05.10	1900	16.34	12	2.44	0.95	3.12
	22.09.10	2000	8.51	9	1.82	1.15	2.92
	31.05.11	1100	5.71	15	3.02	1.08	2.86
	15.07.11	5250	34.86	7	1.4	0.61	2.98
	20.09.11	3280	10.37	13	2.97	1.85	2.31
4	31.05.07	1050	1.6	9	2.74	2.63	2.82
	27.06.07	3400	10.69	10	2.74	2.63	2.83
	05.09. 07	540	10.31	9	2.00	0.52	2.65
	28.05. 08	460	9.50	12	2.84	0.53	2.56
	08.07. 08	200	1.96	8	2.46	1.67	2.31
	08.09. 08	880	10.05	9	2.52	1.07	2.61
	20.05.10	2320	6.59	14	2.12	1.91	3.23
	22.09.10	2160	8.91	7	1.05	0.66	2.19
	31.05.11	1060	24.91	7	1.79	0.19	2.83
	15.07.11	880	6.98	6	2.08	1.19	2.62
	20.09.11	440	15.91	3	0.83	0.22	3.04

В целом, количественные характеристики макрозообентоса в зоне Пб отличались широким размахом колебаний, поэтому не было выявлено какой-либо зависимости изменений его общего обилия от аномальных климатических условий 2010–2011 гг., однако, в структуре численности и биомассы существенно увеличилась роль личинок хирономид и сократилась доля других групп (рис. 2).

Переходная зона приемника (Пс). Видовой состав донных макробеспозвоночных станций зоны Пс также был максимально сходен только между собой и с близлежащими станциями устьевой области. В 2007–2008 гг. в зоне Пс преобладали моллюски-пизидииды, олигохеты и личинки хирономид тех же видов, что и в Пб, кроме них, часто встречались личинки цератопогонид и *Chaoborus crystallinus* (De Geer), наблюдалась высокая численность хищных личинок хирономид *Procladius ferrugineus* (550–900 экз./м²). Личинки поденок, ручейников и других амфибиотических насекомых в Пс не обнаруживались, за исключением ручейника *Ecnomus tenellus* Rambur — типичного представителя донной фауны Рыбинского водохранилища. В течение 2007–2008 гг. в зоне Пс часто встречались совместные поселения моллюсков-дрейссенид *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* Andrusov. В их биоценозах наблюдалось высокое видовое богатство и разнообразие макрозообентоса (табл. 6). Наибольшее обилие дрейссенид *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* отмечено в мае 2008 г. в зоне Пс на ст. 5 — 2100 экз./м² и 2546 г/м². Индексы видового разнообразия Шеннона в зоне Пс были ниже, чем в Пб и вышерасположенных зонах. Индексы сапробности по Пантле–Букк характеризовали Пс, как α -мезосапробную зону, но имели тенденцию к снижению, по сравнению с Пб (табл. 5, 6).

В аномально жаркие вегетационные сезоны 2010–2011 гг. в зоне Пс произошли следующие изменения структуры макрозообентоса: значительно уменьшилось видовое богатство и разнообразие, возросли общая численность и биомасса, перестали встречаться моллюски-дрейссениды. При этом, значительно уменьшилась роль олигохет и моллюсков-пизидиид; основу численности — 70–88% и биомассы — 90–99% стали составлять личинки хирономид из р. *Chironomus*, среди которых доминировал *Ch. plumosus* (рис. 2). Если в 2007–2008 гг. обилие макрозообентоса в зоне Пс было ниже, чем в вышерасположенных зонах и общая биомасса “мягкого бентоса”, за редким исключением, не превышала 10 г/м², то осенью 2010 г. биомасса на этих станциях увеличилась в несколько раз за счет массового развития личинок мотыля (табл. 6).

Таблица 6. Количественные характеристики макрозообентоса переходной зоны приемника

1	2	3	4	5	6	7	8
5	31.05.07	350	6.38	4	1.84	1.34	3.06
	27.06.07	1800	8.02	8	2.11	1.32	2.37
	05.09. 07	260	3.43	5	1.51	0.60	2.74
	28.05. 08	860	1.32	17	2.28	1.16	2.10
	08.07. 08	100	3.97	3	1.32	0.37	2.37
	08.09. 08	1220	2.74	16	2.79	2.07	2.18
	20.05.10	340	5.28	6	2.26	1.36	2.61
	22.09.10	2420	46.96	4	0.48	0.39	2.96
	31.05.11	180	6.33	4	1.45	1.12	2.71
	15.07.11	800	15.78	5	1.37	0.68	2.78
	20.09.11	500	14.906	8	2.16	1.01	2.82
6	31.05.07	750	1.42	4	1.47	1.08	2.98
	27.06.07	2150	16.26	13	1.47	1.08	2.33
	05.09. 07	1900	1.86	21	2.80	0.26	2.14
	28.05. 08	240	0.90	7	2.63	2.00	2.37
	08.07. 08	1040	5.80	11	1.84	1.27	2.28
	08.09. 08	360	1.34	7	2.41	2.31	2.67
	20.05.10	960	12.22	12	3.12	2.10	2.58
	22.09.10	3020	38.51	9	1.35	0.75	2.84
	31.05.11	980	24.04	5	1.35	0.57	2.70
	15.07.11	2220	34.87	5	0.68	0.15	2.94
	20.09.11	1280	27.61	7	2.47	1.76	2.40

Предустьевой залив (Ша). Макрозообентос по видовому составу был наиболее сходен с граничащими участками Пс и III (табл. 2). В 2007–2008 гг. в зоне Ша часто встречались моллюски, особенно дрейссениды — *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (их частота встречаемости составляла 100%). Наибольшее обилие дрейссенид наблюдалось в июле 2008 г., когда численность обоих видов составляла 9460 экз./м², а биомасса — 6255 г/м². Таким образом, в течение 2007–2008 гг. макрозообентос в зоне Ша был представлен биоценозом дрейссены, в его составе было обнаружено большое количество видов донных макробеспозвоночных, среди которых не было явных доминантов, но часто встречались олигохеты *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, *P. hammoniensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Tubifex newaensis* (Michaelson), пиявки: *Helobdella stagnalis* (Linnaeus), *Erpobdella octoculata* (Linnaeus), среди хирономид постоянным компонентом сообществ были представители родов *Chironomus*, *Cryptochironomus* и *Procladius*. Индексы видового разнообразия Шеннона в зоне Ша изменялись в широких пределах, но в основном были ниже, чем в Пс (табл. 6, 7).

Таблица 7. Количественные характеристики макрозообентоса предустьевого залива

1	2	3	4	5	6	7	8
7	31.05.07	640	4.40	17	1.51	0.12	1.99
	28.05. 08	1180	8.39	26	3.57	0.11	2.10
	08.07. 08	300	1.31	10	1.27	0.04	1.98
	08.09. 08	520	4.55	14	1.43	0.02	2.04
	20.05.10	500	0.72	7	1.76	0.30	2.12
	22.09.10	2880	28.29	9	1.63	1.10	2.84
	31.05.11	600	19.55	6	1.63	0.97	2.74
	15.07.11	1100	26.65	3	1.15	0.25	3.02
	20.09.11	60	0.81	1	0	0	2.60

Наибольшая численность и биомасса макрозообентоса отмечены осенью 2010 г. В жаркие вегетационные сезоны 2010–2011 гг. в зоне Ша произошли изменения структуры макрозообентоса, аналогичные, наблюдавшимся в зоне Пс: значительно уменьшилось видовое богатство, перестали встречаться моллюски-дрейссениды, возросли общая численность и биомасса “мягкого бентоса” за счет увеличения в нем доли хирономид — личинок мотыля (рис. 2). В результате их преобладания в составе сообщества донного населения, в 2010–2011 гг. увеличились значения индекса сапробности, по которым зона Ша стала α -мезосапробной, тогда как, в 2007–2008 гг. она характеризовалась как β -мезосапробная (табл. 7).

Водохранилище (III). На участке водохранилища, прилегающего к устью, сообщества макрозообентоса были наиболее сходны с близлежащими участками устьевой области и наименее — с зонами I и IIa (табл. 2).

В составе макрозообентоса зоны III встречались те же виды хирономид и олигохет, что и в зонах IIIa, IIIc, тогда как моллюски встречались редко и в небольшом количестве; по численности и биомассе доминировали личинки хирономид, в основном мотыля *Chironomus plumosus*.

В 2010–2011 гг., по сравнению с фоновым периодом наблюдений, в структуре макрозообентоса зоны III значительно увеличилась доля личинок хирономид (рис. 2), что объяснялось массовым развитием личинок мотыля, в результате чего, численность и биомасса макрозообентоса были выше, чем в устьевой области р. Ильдъ (табл. 8).

Таблица 8. Количественные характеристики макрозообентоса участка водохранилища, прилегающего к устью

1	2	3	4	5	6	7	8
8	31.05.07	1500	8.85	10	2.85	2.17	2.67
	22.09.10	1660	17.67	5	1.02	0.76	2.90
	5.10.10	2440	33.0	6	0.91	0.72	2.90
	31.05.11	1840	24.94	8	1.75	0.47	3.09
	15.07.11	3040	53.49	9	1.95	0.80	2.94
	20.09.11	3100	42.66	10	2.23	1.11	3.14

В зоне III, по сравнению с устьевой областью реки, отмечались более низкие значения индекса видового разнообразия и самые высокие величины индекса сапробности, по которым участок III, прилегающий к устьевой области характеризовался как α -мезосапробный, т.е. сильно загрязненный органическими веществами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований можно подвести следующие итоги. Сравнительный анализ таксономического состава макрозообентоса на исследованной акватории показал, что наибольшее видовое богатство макрозообентоса наблюдалось в зоне свободного течения р. Ильдъ. В устьевой области, уже в переходной зоне притока видовое богатство снижалось в ~ 1.5 , а в следующей за ней фронтальной зоне — в ~ 2 раза. Коэффициенты сходства Жаккара отличались низкими величинами, что свидетельствует о значительной специфичности видового состава макрозообентоса, формируемого в разнотипных участках реки, ее устьевой области и в водохранилище. В пределах устьевой области реки наиболее богатый видовой состав, численность и биомасса донных макробеспозвоночных чаще всего регистрировались в ее верхнем участке — переходной зоне притока. Следует отметить, что в переходной зоне притока макрозообентос был представлен видами, встречающимися как в зоне свободного течения реки, так и в зонах, расположенных ниже, где отсутствовали виды, требовательные к содержанию растворенного в воде кислорода. В следующей фронтальной зоне, происходит полная замена сообществ макрозообентоса, характерных для речных участков (где преобладают личинки амфибиотических насекомых) на типичную фауну водохранилища, в которой доминируют личинки мотыля, олигохеты и моллюски. Этому способствует практически полное исчезновение проточности, осаждение и накопление органического вещества в донных отложениях фронтальной зоны, в результате чего, создаются условия, благоприятные для массового развития видов-лимнофилов, приспособленных к дефициту кислорода — личинок мотыля и олигохет, в большинстве своем — индикаторов α -мезо- и полисапробных условий. Важно отметить, что именно во фронтальной зоне зарегистрировано появление поселений дрейссенид, которые не встречались в зоне свободного течения и переходной зоне притока. Численность и биомасса дрейссенид постепенно увеличивались по продольному профилю устьевой области реки, а наибольшее их обилие наблюдалось в предустьевом заливе. В целом распределение макрозообентоса в системе приток — устьевая область — водохранилище в большей степени имеет выраженную экоклинальную изменчивость и определяется совокупностью условий, среди которых ведущую роль имеет кислородный режим, скорость течения и характер донных отложений.

Количественное обилие макрозообентоса исследованных зон имело значительные межсезонные и межгодовые колебания, так как часть наблюдений совпала с аномальными климатическими условиями 2010 и 2011 гг. Влияние аномально высоких температур на донное население проявилось после жаркого лета, осенью 2010 и весной 2011 гг. Эти изменения имели различия по продольному профилю исследованной акватории. В ее верхних участках: зоне свободного течения и переходной зоне притока значительно уменьшились видовое богатство и разнообразие, а также численность и биомасса макрозообентоса. Снижение числа видов и индекса видового разнообразия отмечено осенью 2010 г. и

в других зонах устьевой области реки. При этом, количественное обилие макрозообентоса во фронтальной зоне существенно не изменилось, а в переходной зоне приемника, в предустьевом заливе и водохранилище оно возросло за счет массового развития личинок мотыля и полисапробных видов олигохет. Кроме того, в аномально жаркие годы из состава донных сообществ устьевой области и водохранилища почти исчезли моллюски-дрейссениды, что, по-видимому, было связано с неблагоприятными условиями существования для них, вызванными аномально высокой температурой и дефицитом содержания кислорода в придонных слоях воды (Перова, 2015). Эти изменения свидетельствуют об упрощении экологической структуры донных сообществ или их экологическом регрессе (Абакумов, 1981; Попченко, 1999). Упрощение структуры было менее заметно в зоне свободного течения реки и в переходной зоне притока, и в наибольшей степени проявилось в устьевой области (начиная с фронтальной зоны) и прилежащем участке водохранилища, где существенно увеличилась роль личинок мотыля, и снизилась доля других групп макрозообентоса.

Следует отметить, что особенности распределения донного населения в пределах выделенных зон устьевой области р. Ильдь, а также изменения его количественных характеристик по сезонам, были аналогичны, описанным для других исследованных притоков Рыбинского водохранилища (Перова, 2012).

Автор выражает благодарность сотрудникам ИБВВ РАН С.Э. Болотову, А.И. Цветкову и М.И. Малину за помощь в сборе материала.

Исследования проведены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика» и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-05-00470).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абакумов В.А. Система гидробиологического контроля качества природных вод в СССР. // Актуальные проблемы охраны окружающей природной среды в Советском Союзе и Федеративной Республике Германии. Мюнхен, 1981. С. 491–528. Abakumov V.A. Sistema gidrobiologicheskogo kachestva prirodnnykh vod v SSSR // Aktualnye problemy okhrany okruzhayushchey prirodnoy sredy v Sovetskom Soyuze i Federativnoy Respublike Germanii. Myunkhen, 1981. S. 491–528. [Abakumov V.A. The system of the hydrobiological monitoring of the quality of natural waters in the USSR. // Actual problems of environmental protection in the Soviet Union and the Federal Republic of Germany. Munich, 1981. P. 491–528.] In Russian
- Волга и ее жизнь. Л., Наука, 1978. 350 с. Volga i ee zhizn. L.: Nauka, 1978. 350 s. [Volga and its life. Leningrad: Nauka, 1978. 350 p.] In Russian
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / ред. А.В. Крылов; Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с. Gidroeкологиya ustevyih oblastey pritokov ravninnogo vodokhranilisha /red. A.V. Krylov; In-t biologii vnutr. vod im. I. D. Papanina RAN. Yaroslavl: Filigran, 2015. 466 s. [Hydroecology of lowland water reservoir tributaries' mouth /Editors A. V. Krylov, I. D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS. Yaroslavl: Filigran, 2015. 466 p.] In Russian
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону// Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Тр. Всесоюз. конф. Москва, 1–3 ноября 1978 г. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 160–166. Dzyuban N.A., Kuznetsova S.P. O gidrobiologicheskom kontrole kachestva vod po zooplanktonu// Nauchnyie osnovy kontrolya kachestva vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam. Tr. Vsesoyuz. konf. Moskva, 1–3 noyabrya 1978 g. L.: Gidrometeoizdat, 1981. S. 160–166. [Dzyuban N.A., Kuznetsova S.P. About hydrobiological monitoring of water quality for zooplankton // Scientific based water quality monitoring on hydrobiological indicators. Tr. Vsesoyuz. konf. Moscow, 1–3 November 1978. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1981. P. 160–166.] In Russian
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2012. URL: <http://www.meteo.ru/, file.pdf>. Дата обращения: 04.04.2012. Doklad ob osobennostyah klimata na territorii Rossijskoj Federacii za 2011g. [Elektronnyj resurs] // M.: Rosgidromet, 2012. URL: <http://www.meteo.ru/, file.pdf>. Data obrashcheniya: 04.04.2012. [Report on climate features on the territory of the Russian Federation for 2011. [Electronic resource] // Moscow: Roshydromet, 2012. URL: <http://www.meteo.ru/, file.pdf>. Date of access: 04.04.2012.] In Russian
- Законнов В.В., Поддубный С.А., Законнова А.В., Касьянова В.В. Осадкообразование в зонах переменного подпора водохранилищ Волжского каскада // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 4. С. 425–433. Zakonnov V.V., Poddubnyj S.A., Zakonnova A.V., Kas'yanova V.V. Osadkoobrazovanie v zonah peremennogo podpora vodokhranilishch Volzhskogo kaskada // Vodnye resursy. 2010. T. 37. № 4. S. 425–433. [Zakonnov V.V., Poddubny S.A., Zakonnova A.V., Kasyanov V.V. Sedimentation in the zones under the alternating-time of the Volga cascade reservoirs // Vodn. Resur. 2010. V. 37. No. 4. P. 425–433.] In Russian
- Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И., Романенко А. В., Поддубный С. А., Отюкова Н. Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 65–75. Krylov A.V., Tsvetkov A.I., Malin M.I., Romanenko A.V., Poddubnyj S.A.,

- Otyukova N.G. Soobshchestva gidrobiontov i fiziko-himicheskie parametry ust'evoy oblasti pritoka ravninnogo vodokhranilishcha // *Biologiya vnutr. Vod.* 2010. № 1, s. 65–75. [Krylov A.V., Tsvetkov A.I., Malin M.I., Romanenko A.V., Poddubnyi S.A., Otyukova N.G. Community of hydrobionts and physical and chemical conditions of the estuary area of inflow of a flat water basin // *Biol. Wnutr. Wod.* 2010, No. 1. P. 65–75.] In Russian
- Климатические рекорды прошедшего пятилетия на территории Ярославской области (Электронный ресурс) // Сайт ГУ “Ярославский ЦГМС”. Режим доступа: <http://www.yacgms.ru/-2006–2010>. Дата обращения: 28.04.2012. Klimaticheskie rekordy proshedshego pyatiletiya na territorii Yaroslavskoy oblasti (Elektronnyy resurs) // Сайт ГУ “Yaroslavskij CGMS”. Rezhim dostupa: <http://www.yacgms.ru/-2006–2010>. Data obrashcheniya: 28.04.2012. [Climatic records over the past five years on the territory of Yaroslavl region (Electronic resource) // Website of “Yaroslavl ITF”. – Access mode: <http://www.yacgms.ru/-2006–2010>. Accessed on 28.04.2012.] In Russian
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР, 1974. 60 с. Makrushin A.V. Biologicheskij analiz kachestva vod. L.: ZIN AN SSSR, 1974. 60 s. [Makrushin A.V. Biological analysis of water quality. Leningrad: ZIN AN SSSR, 1974. 60 p.] In Russian
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 1975. 254 с. Metodika izucheniya biogeocenozov vnutrennih vodoemov. M.: Nauka. 1975. 254 s. [Methods of study of inland waters ecosystems. Moscow: Nauka, 1975. 254 p.] In Russian.
- Отыукова Н.Г. Гидрохимическая характеристика устьевой области малой реки Ильдь бассейна Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 209–210. Otyukova N.G. Gidrohimicheskaya harakteristika ust'evoy oblasti maloy reki Il'd' basseyna Rybinskogo vodokhranilishcha // Basseyn Volgi v XXI-m veke: struktura i funkcionirovanie ekosistem vodokhranilishch. Sb. mat. dokl. Vseross. konf. In-t biologii vnutr. vod im. I.D. Papanina RAN, Borok, Rossiya, 2012. Izhevsk: Izdatel' Permyakov S.A., 2012. S. 209–210. [Otyukova N.G. Hydrochemical characteristics of the mouth area of the small river Ild basin Rybinsk reservoir // Volga basin in the twenty-first century: the structure and functioning of ecosystems reservoirs. Coll. mat. rep. Vseross. Conf. I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia, 2012. Izhevsk: Permyakov S.A., 2012. P. 209–210.] In Russian
- Перова С.Н. Структура и пространственное распределение макрозообентоса устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 220–223. Perova S.N. Struktura i prostranstvennoe raspredelenie makrozoobentosa ust'evykh oblastej pritokov Rybinskogo vodokhranilishcha // Basseyn Volgi v XXI-m veke: struktura i funkcionirovanie ehkositsem vodokhranilishch. Sb. mat. dokl. Vseross. konf. In-t biologii vnutr. vod im. I.D. Papanina RAN, Borok, Rossiya, 2012. Izhevsk: Izdatel' Permyakov S.A., 2012. S. 220–223. [Perova S.N. The structure and spatial distribution of macrozoobenthos of river mouth areas of the tributaries of the Rybinsk reservoir // Volga basin in the twenty-first century: the structure and functioning of ecosystems reservoirs. Coll. mat. rep. Vseross. Conf. ID Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia, 2012. Izhevsk: Permyakov S.A., 2012. P. 220–223.] In Russian
- Перова С.Н. Дрейссениды (Bivalvia, Dreissenidae) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища. Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 55–63. Perova S.N. Drejszenidy (Bivalvia, Dreissenidae) v ust'evykh oblastyakh malyh pritokov Rybinskogo vodokhranilishcha. Povolzhskij ehkologicheskij zhurnal. 2015. № 1. S. 55–63. [Perova S.N. Dreissenids (Bivalvia, Dreissenidae) in the mouth areas of small tributaries of the Rybinsk reservoir. Povolzh. ehkol. zhurn. 2015. No. 1. P. 55–63.] In Russian
- Попченко В.И. Использование сообществ донных беспозвоночных в биомониторинге пресных вод. // Известия Самарского научного центра РАН. № 2. Тольятти, 1999. С. 213–217. Popchenko V.I. Ispolzovanie soobschestv donnyh bespozvonochnyh v biomonitoringe presnyh vod. // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. № 2. Tolyatti, 1999. S. 213–217. [Popchenko V.I. The use of benthic invertebrate communities in freshwater biomonitoring. // Izvestiya Samara scientific center of Russian Academy of Sciences. No. 2. Togliatti, 1999. P. 213–217.] In Russian
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с. Rybinskoe vodokhranilishche i ego zhizn'. L.: Nauka, 1972. 364 s. [Rybinsk reservoir and its life. Leningrad: Nauka, 1972. 364 p.] In Russian
- Харченко Т.А. Концепция экотон в гидробиологии // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27. № 4. С. 3–9. Kharchenko T.A. Kontseptsiya ekotonov v gidrobiologii // Gidrobiol. zhurn. 1991. T. 27. № 4. S. 3–9. [Kharchenko T.A. the Concept of ecotones in Hydrobiology // Hydrobiol. zhurn. 1991. V. 27. No. 4. P. 3–9.] In Russian
- Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса устьевых участков некоторых притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2005. № 4. С. 50–58. Shcherbina G.Kh. Struktura makrozoobentosa ust'evykh uchastkov nekotorykh pritokov Rybinskogo vodokhranilishcha // Biologiya vnutr. vod. 2005. № 4. S. 50–58. [Shcherbina G.Kh. The structure of macrozoobenthos in mouth parts of the some tributaries of the Rybinsk reservoir // Biol. Wnutr. Wod. 2005. No. 4. P. 50–58.] In Russian
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Сб. научн. работ. посв. 100-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского. ИБВВ РАН. Махачкала:

изд-во «Наука ДНЦ», 2010. С. 426–466. Shcherbina G.Kh. Taksonomicheskiy sostav i saprobiologicheskaya znachimost' donnykh makrobespozvonochnykh razlichnykh presnovodnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii // Ekologiya i morfologiya bespozvonochnykh kontinental'nykh vod. Sb. nauchn. rabot. posv. 100-letiyu F.D. Mordukhai-Boltovskogo. IBVV RAN. Makhachkala: izd-vo «Nauka DNTS», 2010. S. 426–466. [Shcherbina G.Kh. Taxonomic composition and saprobiological importance of the benthic macroinvertebrates in various freshwater ecosystems of the North-West of Russia // Ecology and morphology of invertebrates of continental waters. Coll. Scien. works. Dedicated 100th anniversary of F.D. Mordukhai-Boltovskoy. IBIW RAS. Makhachkala: «Nauka DNTS», 2010. P. 426–466.] In Russian.

Pantle R. und Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, H. 18 S. 604. [Pantle, R. and Buck, H. The biological Monitoring of the waters and the presentation of the results // Gas and Water. 1955. Bd. 96, H. 18 S.]

Sladeček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd. 7. 218 S.

Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. Indicator value of Fresh water Oligochaeta // Acta hydrobiol. 1988. V. 16. No. 2 P. 173–186.

Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 s. [Wegl R. Index for the Limnosaprobity // Water and Wastewater. 1983. Bd. 26. 175 p.]

STRUCTURE OF MACROZOOBENTHOS IN THE MOUTH PART OF A TRIBUTARY THE RYBINSK RESERVOIR

S. N. Perova

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia,

E-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru

Based on the materials which were collected during the vegetation seasons of 2007–2008 and 2010–2011, the structure of macrozoobenthos was studied in a free flowing part of the Ild River, a small tributary of the Rybinsk Reservoir, in the mouth part and in the part of the reservoir adjacent to the mouth part of the river. A total of 222 species and forms of bottom macroinvertebrates were recorded, most of them were larvae of chironomids and other amphibiotic animals. The largest number of macrozoobenthos species (158 species) was recorded in the free flowing part of the river; the smallest number of species (27 species) was recorded in the part of the reservoir adjacent to the river mouth. It is established that the replacement of the river fauna of macrozoobenthos by a typical fauna of reservoirs occurs in the frontal zone of the mouth part of the tributary. During the period of anomalously high temperatures in 2010–2011 compared to 2007–2008 the reduction of the number of species, the decrease in the index of species diversity, and considerable changes in abundance and biomass of macrozoobenthos were recorded in the mouth part and adjacent regions.

Key words: macrozoobenthos, mouth part of the tributary, frontal zone, species richness, diversity, saprobity, abundance, biomass.

ПАМЯТИ НАШИХ КОЛЛЕГ

Ирина Константиновна Ривьер
1934 – 2015



Ирина Константиновна Ривьер — зоолог, эколог, доктор биологических наук, опытный научный сотрудник ИБВВ РАН — родилась в Москве 15 августа 1934 г. В 1957 г. закончила Горьковский государственный университет и в том же году поступила на работу в Институт биологии внутренних вод РАН, где в первый же полевой сезон приняла активное участие в работах на Куйбышевском водохранилище. До 1963 г. она занималась исследованием питания рыб.

Осенью 1963 г. поступила в аспирантуру к Ф.Д. Мордухай-Болтовскому и в 1968 г. в МГУ успешно защитила кандидатскую диссертацию по теме “Биология и экология каспийских полифемонидей”. Неравнодушное и творческое отношение к делу позволили Ирине Константиновне стать ведущим специалистом в области исследований эндемичной каспийской группы ракообразных, активно расселяющихся в водоемах мира. В 1987 г. в соавторстве с Ф.Д. Мордухай-Болтовским вышла монография “Хищные ветвистоусые фауны мира”. В последующие годы был опубликован целый ряд фундаментальных трудов: в 1998 г. в Бельгии издана книга, включившая многочисленные оригинальные данные и новейшие достижения мировой науки (I.K. Rivier. The predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae) and Leptodoridae of the world. Backhuys Publishing, Leiden, 1998); написан раздел “Polyphemoidae” в книге “Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий”, Санкт-Петербург, 1995; раздел “Cladocera” в монографии “Биота Российских вод Японского моря”, Владивосток, 2004. Т.1.

В начале 1970-х годов Ирина Константиновна начала изучение зимнего подледного зоопланктона и в 1986 г. в ИПЭЭ РАН успешно защитила докторскую диссертацию на тему “Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ”. В том же году была опубликована одноименная монография. Она завершила блок своих работ по зимнему зоопланктону монографией Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги, вышедшей в 2012 г.

Ирина Константиновна признанный специалист по зоопланктону водохранилищ. Ею изучена динамика сообществ в связи с колебаниями метеорологических характеристик, уровня воды, антропогенным эвтрофированием, влиянием сточных и подогретых вод. Она не раз участвовала в написании разделов по зоопланктону в международных монографиях, среди которых: Водохранилища мира, 1979; Ивановское водохранилище и его жизнь, 1978; Водохранилища мира и их воздействие на окружающую среду, 1986; Волга и ее жизнь, 1987. За последнюю работу награждена бронзовой медалью ВДНХ.

Ирина Константиновна автор более 200 научных работ, последние годы она посвятила обобщению накопленных знаний. В 2014 году издана ее последняя книга “Босмины водоемов бассейна Верхней Волги”.

Более 15 лет (1988–2004 гг.) Ирина Константиновна заведовала лабораторией экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН. Под ее руководством защищено 6 диссертаций, не перечислять людей со всей огромной страны, которым она оказала помощь при написании работ. Ирина Константиновна

работала в редколлегии журнала “Биология внутренних вод”, была членом Ученого и Диссертационного Советов ИБВВ РАН, выступала в роли оппонента на защите диссертационных работ на соискание ученой степени кандидата и доктора наук, была руководителем и исполнителем работ по многочисленным темам и грантам. Большая заслуга Ирины Константиновны в создании Национального парка “Плещеево озеро”, в разработке концепции сохранения истории Мологского края, издании Красной книги.

Ирину Константиновну всегда отличал творческий подход к работе, доброе отношение к коллегам, прекрасное знание истории страны и науки, готовность поделиться знаниями и опытом с окружающими людьми.

Очень сложно написать краткую заметку об Ирине Константиновне, так как она была не просто коллегой, руководителем или старшим товарищем, для многих она была и осталась добрым другом, для многих — близким человеком ...

Ирина Константиновна сама попыталась описать свою жизнь, отношение к истории страны в своей автобиографической книге (*Болдина И. Жизнь, судьба, наука. Ярославль: “Филигрань”, 2013. 277 с.*), которую издала за свой счет, в результате чего тираж оказался до обидного малым. Мы готовы выслать каждому желающему эту книгу в электронном виде (можно писать на адрес: krylov@ibiw.yaroslavl.ru).

Здесь мы не приводим списка ее основных трудов, так как он получился бы очень объемным. Часть источников можно найти в ее последней статье, которая опубликована в настоящем Томе, и которая увидела свет благодаря огромному труду И.М. Лебедевой и Н.Н. Жгаревой, часть — в ее книге *Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озёр бассейна Верхней Волги / отв. ред. В.Н. Яковлев. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. 390 с.*

Многочисленные труды Ирины Константиновны, мы уверены, долгое время будут способствовать развитию науки. Память о ней навсегда сохранится в наших сердцах.

Павел Павлович Уморин
1940 – 2015



Павел Павлович Уморин родился 12 октября 1940 года в д. Нажарково Костромской области. Окончил биолого-географический факультет Ярославского государственного педагогического университета им. Ушинского в 1963 году по специальности: преподаватель биологии и географии, учитель средней школы.

С ноября 1963 года по сентябрь 1969 года работал ассистентом кафедры зоологии ЯГПУ. С сентября 1969 года начал работать в Институте биологии внутренних вод АН СССР в лаборатории низших организмов, затем в лаборатории экспериментальной экологии и далее лаборатории микро-биологии, начиная с должности лаборанта до старшего научного сотрудника.

П.П. Уморин занимался изучением актуальной темы: взаимоотношение бактерий и простейших (инфузорий и жгутиконосцев) в процессе разрушения органического вещества с применением точного культивирования и методов математического моделирования. Им получены количественные данные о питании инфузорий и жгутиконосцев бактериями и растворенным органическим веществом, что позволило определить их возможную роль в трофической сети. Им впервые получены величины скорости питания некоторых простейших и показана неоднозначность влияния простейших на бактериальную деструкцию органического вещества при недостатке биогенов (опыты в микро- и мезокосмах). Установлены ранее неизвестные механизмы устойчивости сообществ к воздействию факторов среды, представляющих несомненный вклад в теоретическую экологию. Активно участвовал в хозяйственных темах по разработке технологии производства стартовых живых кормов для личинок рыб. Некоторые материалы были представлены в павильонах ВДНХ. Активно занимался рационализаторской деятельностью (10 рацпредложений) и сконструировал несколько удачных моделей научных приборов. Некоторые статьи напечатаны в центральных отечественных и зарубежных изданиях. Итогом работы П.П. Уморина стала успешная защита кандидатской диссертации (по зоологии) в Московском государственном университете.

Неоднократно выезжал за рубеж. В 1963–1969 годах он находился в служебных командировках в африканских республиках Гана и Танзания. Активно участвовал в общественной жизни института, вел курс «Социализм и труд», принимал активное участие в обеспечении работы Советско-Американских Симпозиумов и работы иностранных специалистов в ИБВВ, подготовке к печати Институтских изданий. Свободно владел английским языком. Был добрым товарищем и пользовался уважением в коллективе. Всегда помогал коллегам в трудных для биологов вопросах математического моделирования.

Прекрасно рисовал масляными красками по холсту. Был необычайно остроумным рассказчиком. Последние годы его жизни омрачились тяжелой болезнью.

Список избранных научных публикаций

- Уморин П.П. К расчету скорости выедания бактерий в экспериментальных условиях // Информ. бюл.: Биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1975. № 28. С. 17–19. Umorin P.P. // Biol. vnutr. vod.: Inform. byul. Leningrad: Nauka. 1975. No. 20. S. 17–19. [Umorin P.P. On the calculation of grazing rate of bacteria under experimental conditions. Biol. Vnutr. Vod.: Inform. Bul. Leningrad: Nauka, 1975. No. 28. P. 17–19.] In Russian
- Уморин П.П. Взаимоотношения бактерий и жгутиконосцев при разрушении органического вещества // Журн. общ. биол. 1976. Т. 37. № 6. С. 831–835. Umorin P.P. Vzaimootnosheniya bakteriy i zhgutikonostsev pri razrushenii organicheskogo veschestva // Zhurn. obsch. biol. 1976. V. 37. No. 6. S. 831–835. [Umorin P.P. Interrelations between bacteria and flagellates in the destruction of organic matter // Zhurn. obsch. biol. 1976. V. 37. No. 6. P. 831–835.] In Russian
- Уморин П.П. Роль простейших в разрушении растворенного органического вещества // Биология низших организмов. Рыбинск, 1978. Вып. 40 (43). С. 137–154. Umorin P.P. Rol' prosteyskhikh v razrushenii rastvorennogo organicheskogo veschestva // Biologiya nizshikh organizmov. Rybinsk, 1978. Vyp. 40 (43). S. 137–154. [Umorin P.P. Role of protozoa in the destruction of dissolved organic matter // Biology of lower organisms. Rybinsk, 1978. Iss. 40 (43). P. 137–154.] In Russian
- Уморин П.П. Участие простейших в круговороте биогенов и самоочищении водоемов // Информ. бюл.: Биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1983. № 59. С. 35–37. Umorin P.P. Uchastie prosteyskhikh v krugovorote biogenov i samoochischenii vodoymov // Inform. byul.: Biol. vnutr. vod. Leningrad: Nauka. 1983. No. 20. S. 17–19. [Umorin P.P. Role of protozoa in nutrient cycling and self-purification of water bodies. Inland Wat. Biol.: Inform. Bulletin. Leningrad: Nauka, 1983. No. 59. P. 35–37.] In Russian
- Уморин П.П. Взаимоотношения водорослей, бактерий и простейших в процессах самоочищения и формирования качества воды // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. Вып. 54 (57). С. 132–149. Umorin P.P. Vzaimootnosheniya vodorosley, bakteriy i prosteyskhikh v protsessakh samoochoscheniya i formirovaniya kchestva vody // Fauna i biologiya presnovodnykh organizmov. Leningrad: Nauka. Vyp. 54 (57). S. 132–149. [Umorin P.P. Mutual relations of algae, bacteria and protozoa in the processes of self-purification and quality formation of water. Fauna and biology of fresh-water organisms. Leningrad: Nauka. Iss. 54 (57). P. 132–149.] In Russian
- Уморин П.П. Роль хищников в устойчивом существовании нескольких видов водорослей // Биология внутр. вод. 2009. № 1. С. 3–8. Umorin P.P. Rol' khischnikov v ustoychivom suschestvovanii neckol'kikh vidov vodorosley. Biologiya vnutr. vod. 2009. No. 1. S. 3–8. [Umorin P.P. The role of predators in the stable existence of several species of algae // Biol. vnutr. vod. 2009. No. 1. P. 3–8] In Russian

Николай Иванович Зеленцов 1941–2012



*Николай Иванович Зеленцов скоропостижно скончался 31 октября 2012 г. на 72-м году жизни. Это был замечательный человек и выдающийся ученый.

Долгие годы, с 80-х годов прошлого столетия, мы дружили с Николаем Ивановичем. Он никогда не рассказывал о своем детстве, родителях, семейной жизни. Отшучивался, если ему задавали какие-то вопросы об этом. Он был удивительно скромным. Сведения о Николае Ивановиче прислали его коллеги из Института Биологии внутренних вод РАН, которые помогли создать более полный портрет ученого.

Н.И. Зеленцов родился 13 мая 1941 г. в деревне Спас Даниловского района Ярославской области, в семье рабочего. Отец Николая Ивановича погиб на фронте в 1942 г. Трудности жизни в семье без отца и послевоенные годы наложили отпечаток на всю последующую жизнь маленького Коли. С детских лет ему пришлось познать тяжесть крестьянского труда, горечь безотцовщины. В 1948 г. Николай Иванович поступил учиться в Вахтинскую среднюю школу. Эта начальная школа в Спасе была открыта в 1918 году и называлась Красноармейской.

Детей в семье было много. Среди них Николай Зеленцов, выпускник школы 1959 года, отличался трудолюбием. До сентября 1960 г. он работал в колхозе механизатором, затем по август 1963 г. служил в рядах Советской Армии. А еще Николай Иванович с детства любил животных и сразу после армии в 1963 г. поступил на очное отделение Ленинградского Ветеринарного института. Впервые с Институтом биологии внутренних вод АН СССР Николай Иванович познакомился, когда его направили туда на преддипломную практику, во время прохождения которой он занимался изучением биологии жаберных паразитов рыб.

После окончания в 1968 г. ветеринарного института Николай Иванович по распределению был направлен на работу в Борок, где он впервые познакомился с сотрудниками ИБВВ АН СССР. Под руководством Алевтины Ивановны Шиловой, тогда ещё кандидата биологических наук, известного специалиста по изучению хирономид в России и за рубежом, Николай Иванович начал работать старшим лаборантом, а затем научным сотрудником в лаборатории зоологии, переименованной в дальнейшем в лабораторию биологии и систематики водных беспозвоночных.

Из воспоминаний Т.Д. Зинченко, относящихся к этому периоду жизни Н.И. Зеленцова: “Я познакомилась с Николаем Ивановичем в доме Нины Юрьевны Соколовой (руководителя моей кандидатской диссертации, а в дальнейшем оппонента диссертации Н.И. Зеленцова), а затем, в 1980 г., будучи в аспирантуре МГУ, на время проведения Олимпийских игр мне пришлось выехать из Москвы в

* Печатается по материалам, опубликованным в Евразийском энтомологическом журнале. 2013. № 12(1). С. 1–5.

Борок. Это совпало с написанием кандидатской диссертации. Вот тогда, набрав ящик проб, книг и библиографических карточек, приехав в Институт биологии внутренних вод, я сразу же попала под опеку Николая Ивановича. Он помог мне с проживанием, предоставив ключи от свободной в то время квартиры своего друга, чтобы я не тратила деньги стипендии на гостиницу. Алевтина Ивановна Шилова разрешила Николаю Ивановичу разобраться с хирономидами подсемейства Orthoclaadiinae, которых я привезла из обрастаний водоводов Учинского водопроводного канала. Целый месяц мы занимались определением личинок, куколок и имаго, изучали препараты, блестяще изготовленные препаратором института Людмилой Смирновой, помощницей А.И. Шиловой. Самозабвенно и увлечённо изучали трудно определяемые виды. Позже Николай Иванович признался мне, что это было начало и его творческого пути. В дальнейшем мы часто встречались в Москве у Нины Юрьевны Соколовой, причём часто после научных разговоров, обсуждения статей по хирономидам Николай Иванович обязательно что-то ремонтировал в её квартире. Он умел всё и для меня был недостижимым авторитетом”.

В 1985 г. Николай Иванович защитил кандидатскую диссертацию в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова на кафедре зоологии беспозвоночных по теме “Систематика и биология ортокладини (Diptera, Orthoclaadiinae). Роды *Psectrocladius* Kieffer и *Stackelbergina* Shilova et Zelentsov”. Диссертация была посвящена исследованию систематики и биологии ортокладини, одного из малоизученных подсемейств хирономид, причём для большинства видов было проведено изучение не только имаго, но и преимагинальных стадий развития.

Н.И. Зеленцов занимался изучением фауны хирономид различных районов России и сопредельных государств, был одним из лидеров в области классической систематики хирономид. Им, совместно с А.И. Шиловой, впервые составлены аннотированные списки хирономид для водоёмов трёх регионов: Заполярья Красноярского края (206 видов), Северо-Двинской системы (63 вида) и бассейна Верхней Волги (259 видов). Из этих регионов выявлено 4 новых для науки вида, 6 родов и 69 видов впервые отмечены для фауны России.

Всего Николаем Ивановичем Зеленцовым для подсемейства Orthoclaadiinae было описано 2 новых для науки рода и 13 видов, проведены ревизии многих ранее описанных видов и родов, причём в большинстве случаев с детальным морфологическим описанием личинок и куколок. Все коррективы, внесённые Н.И. Зеленцовым, признаны справедливыми и вошли в основные определители и каталоги голарктических и палеарктических хирономид.

Николай Иванович принимал участие в составлении “Методического пособия по изучению хирономид”. Он соавтор двух монографий: “Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae”, “Атлас-определитель: Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini”.

К Николаю Ивановичу приезжали очень многие специалисты, аспиранты, соискатели для получения консультаций или на стажировку по биологии и систематике ортокладини, методике их сбора и культивирования, и он всегда делился своими уникальными знаниями и богатым опытом. Надо признать, что не все те, кто получал консультации у Николая Ивановича, упоминали его имя в своих публикациях. К его советам нельзя было не прислушаться. В первую очередь коллеги вспоминают чудесного, светлого, всегда неизменно доброжелательного и деликатного человека, который любил людей, был верен друзьям. Подкупали его мягкость и готовность в любой ситуации прийти на помощь. Особенно эти качества проявлялись в экспедиционных условиях. Во время приезда в Астрахань в 1982–1984 гг. он собирал имаго хирономид на Волжском экспериментальном рыбоводном заводе в прудах, полях, ильменах. Сотрудники завода самозабвенно становились его помощниками, участвуя в сборах, слушая рассказы об этой группе насекомых. Николай Иванович брался за самую тяжёлую работу, помогал «разрешить» сложные ситуации, давал мудрые и добрые советы. Коллеги Николая Ивановича вспоминают, что его открытая, лучезарная улыбка гасила назревающие конфликты и поднимала настроение в самых, казалось бы, безвыходных случаях. Не было людей, настроенных к нему недружелюбно. Сотрудники лаборатории относились к нему с доверием, уважением и любовью, считали самым светлым, надёжным и благородным человеком в коллективе. Его трудолюбие поражало, восхищали надёжность и качество публикаций. Н.И. Зеленцов собрал неоценимый материал по некоторым ранее неисследованным районам, который был в значительной мере им обработан. К сожалению, обобщение всего собранного материала (многое осталось в черновых набросках), в связи с ухудшением зрения, оставалось только в планах исследователя.

Николай Иванович глубоко любил природу родного Ярославского края, был заядлым рыболовом, ходил в лес за грибами и ягодами. Беседы с ним всегда были интересны и полезны. Несмотря на то, что зрение ухудшилось, и работать с препаратами ему становилось всё труднее и труднее, он продолжал ездить в экспедиции, из которых последняя была на р. Каму. Когда бы ни позвонили коллеги

по работе, непременно был ответ, что чувствует он себя хорошо и всегда говорил “берегите себя, Татьяна Дмитриевна, Евгений Анатолиевич или Маргарита Михайловна (Алексевнина) и др.”, слыша в ответ — “Берегите себя, свои глаза, дорогой Николай Иванович. Вы нам всем очень нужны!”.

Николай Иванович был заботливым семьянином, любящим мужем, отцом и дедушкой. Семье он отдавал неисчерпаемые запасы любви, преданности и трудолюбия.

Бесконечно печально осознавать, что Николая Ивановича больше нет, но с нами навсегда останутся светлые воспоминания о добром хорошем человеке и выдающемся учёном.

Вечная память нашему другу, коллеге и замечательному учёному, Николаю Ивановичу Зеленцову.

Список основных работ Н.И. Зеленцова

- Поддубная Т.Л., Митропольский В.И., Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1971. Донная фауна Рыбинского водохранилища по материалам 1968 года // Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука. С. 42–55.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1972. Влияние фотопериодизма на диапаузу у хирономид // Информационный бюллетень ИБВВ АН СССР. Л.: Наука. No. 13. С. 37–42.
- Зеленцов Н.И. 1974. Сезонная динамика численности и биомассы хирономид прибрежной зоны Рыбинского водохранилища в 1970 году // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, М.: АН СССР. С. 199–209.
- Зеленцов Н.И. 1976. Метаморфоз и биология *Psectrocladius obvius* (Walk.) и *Ps. simulans* (Joh.) (Diptera, Chironomidae) // Биология и систематика пресноводных беспозвоночных. Ярославль. С. 103–128.
- Зеленцов Н.И. 1978. Сезонная динамика хирономид прибрежной зоны Волжского плёса Рыбинского водохранилища в 1971–1972 годах // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск. С. 59–73.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1978. Новый род и вид хирономид подсемейства Orthoclaadiinae (Diptera, Chironomidae) // Зоологический журнал. Т. 57. Вып. 10. С. 1584–1588.
- Зеленцов Н.И. 1980. К систематике рода *Psectrocladius* Kieff. Подрод *Psectrocladius* s. str. Wulk (Diptera, Chironomidae) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука. С. 192–231.
- Зеленцов Н.И. 1980. Ранние стадии развития и биология *Stackelbergina praeclara* Shilova et Zelentzov (Diptera, Chironomidae) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Л.: Наука. С. 232–238.
- Зеленцов Н.И. 1980. Ревизия памирских ортокладини *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironidae) // Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск. С. 110–135.
- Зеленцов Н.И., Ахроров Ф.А. 1981. Памирские хирономиды *Psectrocladius* Kieff. (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) // Известия Академии наук Таджикской ССР, отд. Биологических наук. No.3 (84). Душанбе: Дониш. С. 71–74.
- Шилова А.И., Панкратова В.Я., Зеленцов Н.И. 1982. Воспитание преимагинальных стадий хирономид до взрослых насекомых // Методическое пособие по изучению хирономид. Душанбе: Дониш. С. 23–29.
- Зеленцов Н.И., Шилова А.И. 1983. К фауне хирономид Астраханской области // Информационный бюллетень ИБВВ АН СССР. No.58. Л.: Наука. С. 27–31.
- Шилова А.И., Ербаева Э.А., Линевич А.А., Родова Р.А., Зеленцов Н.И. 1983. Систематика и морфология *Chironomus plumosus* L. // Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М.: Наука. 309 с.
- Зеленцов Н.И. 1985. Определительные таблицы подродов и видов рода *Psectrocladius* Kieff (Diptera, Chironomidae) // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука. С. 119–137.
- Щербина Г.Х., Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1986. Новые и малоизвестные виды хирономид фауны СССР из озера Виштынецкого Калининградской области // Информационный бюллетень ИБВВ АН СССР. Л.: Наука. No. 65. С. 28–31.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1988. К фауне хирономид Кавказа (Diptera, Chironomidae) // Информационный бюллетень ИБВВ АН СССР. No. 77. Л.: Наука. С. 35–36.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1988. К фауне хирономид озера Севан (Diptera, Chironomidae) // Информационный бюллетень ИБВВ АН СССР. No.79. Л.: Наука. С. 48–51.
- Макарченко Е.А., Зеленцов Н.И. 1988. Хирономиды рода *Psectrocladius* Kieff (Diptera, Chironomidae) крайнего северо-востока СССР // Фауна, систематика и биология пресноводных беспозвоночных. Владивосток. С. 40–51.
- Зеленцов Н.И. 1989. Новый вид ортокладини рода *Cricotopus* van der Wulp и метаморфоз *Acricotopus longipalpus* Reiss (Diptera, Chironomidae) из района Памира // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Вып.56(59). Л.: Наука. С. 215–249.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И., Гребенюк Л.П. 1991. Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас // Новосибирск: СО АН СССР, Наука. 115 с.
- Зеленцов Н.И. 1991. Новый вид рода *Orthoclaadius* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из района Памира // Зоологический журнал. Т.70. Вып.9. С. 95–103.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1991. К систематике рода *Einfeldia* Kieff. 1924 и *Fleuria* Kieff. 1924 // Информационный бюллетень ИБВВ АН СССР. No.90. Л.: Наука. С. 46–49.
- Зеленцов Н.И., Петрова Н.А., Ербаева Э.А. 1992. Кариотип и морфология *Acricotopus lucidus* из Монголии // Энтомологическое обозрение. Т.71. No.2. С.295–301.
- Зеленцов Н.И. 1993. Новый вид ортокладини рода *Acricotopus* Kieff. (Diptera, Chironomidae) из Заполярья // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. Труды ИБВВ. Вып.68(71). СПб. С.113–146.

- Зеленцов Н.И., Шилова А.И. 1994. К фауне хирономид Литвы, Беларуси, Украины и Молдовы (Diptera, Chironomidae) // Информационный бюллетень ИБВВ РАН. No.97. С. 24–30.
- Силина А.Е., Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1994. К изучению хирономидофауны малых и средних рек ЦЧР // Состояние и проблемы экосистем Усманского Бора. Вып.4. Воронеж. С. 130–137.
- Зеленцов Н.И. 1995. Метаморфоз *Vivacricotopus ablusus* (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) из Заполярья // Зоологический журнал. Т.74. Вып.7. С. 58–64.
- Зеленцов Н.И., Шилова А.И. 1996. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Усть-Ленского государственного заповедника // Биология внутренних вод. С. 54–61.
- Зеленцов Н.И. 1997. Новый вид ортокладиин рода *Limnophyes* Eaton из Заполярья (Сообщение 1) // Зоологический журнал. Т.76. No.6. С. 712–717.
- Зеленцов Н.И. 1997. Новый вид ортокладиин рода *Cricotopus* v.d. Wulp (Diptera, Chironomidae) из Заполярья (Сообщение 2) // Зоологический журнал. Т.76. No.7. С. 810–822.
- Маркевич Г.И., Зеленцов Н.И. 1999. Экология Увдовского водохранилища. Структура и динамика развития зообентоса // Депонированный сборник ИБВВ РАН «Экология, биоразнообразие и систематика водных беспозвоночных. Ч.2. С.233–273. Рукопись депонирована в ВИНТИ 16.03.2001. No.665-B2001.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 1999. Материалы по фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) водоёмов Вологодской обл. Сообщение 1 // Депонированный сборник ИБВВ РАН Борок. С.72–82. Рукопись депонирована в ВИНТИ No.665B2001.
- Зеленцов Н.И. 2000. Новый вид ортокладиин рода *Propiloscerus* (Diptera, Chironomidae) с Таймыра // Зоологический журнал. Т.79. No.10. С. 1242–1246.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 2000. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Заполярья в пределах Красноярского края // Биология внутренних вод. No.2. С. 49–57.
- Зеленцов Н.И. 2001. Новый вид ортокладиин рода *Cricotopus* (Diptera, Chironomidae) из Заполярья Красноярского края // Зоологический журнал. Т.80. No.9. С. 1146–1150.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 2003. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна Верхней Волги // Биология внутренних вод. No.2. С. 27–34.
- Петрова Н.А., Зеленцов Н.И., Клишко О.К., Чубарева Л.А. 2003. Первоописание политенных хромосом, морфология личинок и биология двух видов рода *Propiloscerus* (Diptera, Chironomidae, Orthoclaadiinae) // Труды Русского Энтомологического общества. Т. 74. СПб. С. 33–50.
- Кузьмина Я.С., Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 2003. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) рек Тиманского края // Энтомологическое обозрение. Т. 82. Вып. 3. С. 590–597.
- Петрова Н.А., Михайлова П.В., Чубарева Л.А., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И. 2004. Система А.А. Черновского [1949], как основа цитотаксономии семейства Chironomidae // Евразийский энтомологический журнал. Т. 3. No.4. С. 253–258.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И. 2005. Ревизия рода *Tribelos* Townes (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод. No.1. С. 32–37.
- Щербина Г.Х., Зеленцов Н.И. 2005. Фауна хирономид некоторых водоёмов Монголии // Тезисы доклада. Уланбаатар. С. 311–312.
- Зеленцов Н.И. 2006. Новый род и вид ортокладиин (Diptera, Chironomidae) архипелага Новая Земля // Зоологический журнал. Т. 85. No.6. С. 775–779.
- Зеленцов Н.И. 2007. Новый вид хирономид рода *Chaetocladius* (Diptera, Chironomidae) с архипелага Новая Земля // Зоологический журнал. Т. 86. No.9. С. 1–5.
- Зеленцов Н.И. 2007. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) архипелагов Новая Земля и Северная Земля // Биология внутренних вод. No.4. М.: Наука. С. 15–19.
- Качворян Э.А., Оганесян В.С., Петрова Н.А., Зеленцов Н.И. 2007. Видовой состав хирономид и мошек (Diptera, Chironomidae, Simuliidae) р. Раздан в Армении и гидрохимические особенности водоёма // Энтомологическое обозрение. Т. 86. Вып.1. С. 73–82.
- Щербина Г.Х., Зеленцов Н.И. 2008. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) некоторых водоёмов и водотоков Монголии // Биология внутренних вод. No.1. С. 21–26.
- Силина А.Е., Зеленцов Н.И. 2008. Хирономиды (Diptera, Chironomidae) известнякового севера Среднерусской возвышенности (Липецкая обл.) // Современные проблемы биоразнообразия. Материалы Международной конференции. Воронеж: полиграфический центр ВГУ. С. 325–332.
- Зеленцов Н.И. 2009. Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) Хибинских озёр Кольского полуострова // Евразийский энтомологический журнал. Т. 8. Прил. 1. С. 89–92.
- Лоскутова О.А., Зеленцов Н.И., Щербина Г.Х. 2010. Амфибиотические насекомые горных озёр и малых водотоков Урала // Биология внутренних вод. No.1. С. 13–22.
- Щербина Г.Х., Зеленцов Н.И. 2011. К фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) озера Севан // Биология внутренних вод. No.3. С. 11–14.
- Петрова Н.А., Жиров С.В., Зеленцов Н.И., Качворян Э.А. 2011. К фауне хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна реки Раздан (Армения) // Зоологический журнал. Т. 90. No.4. С. 445–451.
- Истомина А.Г., Зинченко Т.Д., Зеленцов Н.И. 2012. Макаренченко Евгений Анатольевич (к 60-летию со дня рождения) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 21. No.4. С. 176–185.

Таксоны хирономид, описанные Н.И. Зеленцовым

Acricotopus maritimus Zelentsov, 1993
Arctosmittia Zelentsov, 2006
A. biserovi Zelentsov, 2006
Chaetocladius makarchenkovi Zelentsov, 2007
Cricotopus breviantennatum Zelentsov, 2001
C. shilovae Zelentsov, 1989
C. trilobatus Zelentsov, 1997
Limnophyes sokolovae Zelentsov, 1997
Orthocladius (s. str.) *multidentatus* Zelentsov, 1991
Prosilocerus taimyrus Zelentsov, 2000
Psectrocladius (s. str.) *delatoris* Zelentsov, 1980
P. (s. str.) *fabricus* Zelentsov, 1980
P. (s. str.) *sokolovae* Zelentsov et Makarchenko, 1988
Stackelbergina Shilova et Zelentsov, 1978
S. praeclara Shilova et Zelentsov, 1978

Таксоны хирономид, названные именем Н.И. Зеленцова

Diamesa zelentzovi Makarchenko, 1989
Psectrocladius (s. str.) *zelentzovi* Makarchenko, 2003

Т.Д. Зинченко

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Е.А. Макаренко

Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Николай Александрович Шобанов
1958–2015



Николай Александрович Шобанов — известный специалист по изучению донной фауны пресных вод и один из крупнейших цитотаксономистов России. Он был разносторонне талантлив: увлеченно интересовался систематикой, экологией, цитогенетикой, филогенией хирономид, чудно рисовал, был хорошим актером в художественной самодеятельности. Замечательно, что во всех увлечениях Николая Александровича ярко проявлялась оригинальность его мышления. Необычность суждений и резкость ряда высказываний Николая Александровича иногда могла приводить к обидам со стороны оппонентов, но в любом случае дискуссии с ним всегда были интересны и стимулировали организацию новых экспериментов или формирование новых подходов к анализу результатов исследования.

В большую науку Николая Александровича привела Н.Ю. Соколова. Она “открыла” его в Ивановском государственном университете, где читала курс лекций “Экология водных беспозвоночных”. Учителем Николая Александровича в Университете был большой друг Нины Юрьевны профессор Г.Л. Шкорбатов. В эти годы (80-е годы прошлого века) Нина Юрьевна увлеченно создавала коллектив исследователей для организации в СССР работы по международной программе ЮНЕСКО “Человек и биосфера”. В проекте 86 этой программы “Вид и его продуктивность в ареале” Нина Юрьевна руководила темой № 773 “*Chironomus plumosus* и его продуктивность в ареале” и выбирала по всей России талантливых людей для ее исполнения. Основным центром работ по *Chironomus plumosus* стала лаборатория, руководимая А.И. Шиловой в Институте биологии внутренних вод в Борке. Прежде всего, участников программы объединила общая работа по созданию коллективной монографии “Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). Систематика, морфология, экология, продуктивность” 1983 г. Затем были организованы практически ежегодные осенние семинары по итогам выполнения программы 86. Эти совещания в Борке очень сдружили всех участников программы. Научную пользу и дружеское тепло встреч в Борке до сих пор помнят многие их участники.

Поступив в Институт биологии внутренних вод в лабораторию А.И. Шиловой, Н.А. Шобанов быстро включился в общую программу работ по *Chironomus plumosus*. Со свойственной ему тщательностью и педантичностью он выполнил одну из важнейших задач программы: впервые представил сравнительное морфологическое описание личинок *C. plumosus* и его видов-близнецов. Следует подчеркнуть, что в 80-е годы благодаря широкому применению кариологического анализа в составе одного полиморфного вида *C. plumosus* было открыто более десятка видов-близнецов. Таким образом, работа Н.А. Шобанова по сравнительному анализу этих видов-близнецов сыграла очень важную роль в становлении представлений о видах-близнецах и их значении для теории хромосомного видо-

образования. Полученные результаты были доложены на 10-м Международном Симпозиуме по хирономидам (Венгрия, Дебрецен, 1988) и сразу привлекли внимание мировой общественности к исследованиям Николая Александровича.



Участники совещания в Борке в 1992 г. Справа-налево, стоят: Н.А. Петрова, Н.В. Полуконова, Э.И. Извекова, Р. Вюлкер, А.И. Шилова, В. Вюлкер, И.И. Кикнадзе, А.Г. Истомина, Н.Б. Ильинская, Н.А. Дурнова, А.Е. Силина; сидят: С.В. Жиров, Н.А. Шобанов, Г.Х. Щербина, Н.И. Зеленцов.

В 1990 г. Николай Александрович успешно защитил кандидатскую диссертацию “Систематика и биология рода *Chironomus* Meig. Сестринские виды группы *plumosus*”. В ней он убедительно доказал, что кариологические расы, принимаемые раньше за проявления внутривидового полиморфизма *Ch. plumosus*, на самом деле являются самостоятельными видами, представил определительные таблицы по кариотипам и морфологии личинок, куколок и самцов для видов группы *plumosus*.

Большое значение для развития работ по идентификации хирономид на личиночной стадии развития имело издание коллективной монографии “Кариотипы и морфология личинок трибы *Chironomini*. Атлас” 1991 г., в которой Николай Александрович принимал активное участие. Помимо текстового описания морфологии личинок в монографии он представил ряд точных профессионально выполненных рисунков. С разрешения авторов Атласа эти рисунки неоднократно воспроизводились в монографиях иностранных ученых по хирономидам.

Высокой оценки заслуживают не только первоклассные описания морфологии личинок видов группы *plumosus*, но и кариологические исследования Николая Александровича у этих видов. Им впервые были описаны кариотипы нескольких видов группы *plumosus* (*Ch. entis*, *Ch. agilis*). Кроме того, Николай Александрович является также первоописателем кариотипов у многих других видов рода *Chironomus* (*Ch. albimaculatus*, *Ch. globulus*, *Ch. hamatus*, *Ch. oculatus*, *Ch. reservatus* и др.).

Стремясь к более точному изучению дисковой структуры политенных хромосом, Николай Александрович разработал оригинальную методику приготовления давленных препаратов политенных хромосом. Используя эту методику, удастся получить хромосомы растянутые сильнее, чем при использовании обычной ацет-орсеиновой методики и, соответственно, обнаружить более четкий рисунок дисков. Важно подчеркнуть, что Николай Александрович успешно использовал свой метод для развития способа картирования политенных хромосом *Ch. plumosus*, предложенного Ф.Л. Максимовой (1976) и применяемого в работах российских ученых. Это был поистине титанический труд, который оказался по силе только Николаю Александровичу благодаря его упорству и тщательности. Николаю Александровичу удалось идентифицировать каждый диск в кариотипе *Ch. plumosus*, обозначив его буквами алфавита.

После защиты кандидатской диссертации Николай Александрович сосредоточил свое внимание на изучении хромосомного полиморфизма в популяциях видов группы *plumosus* в связи с разработкой проблемы адаптивного значения хромосомных перестроек и их роли в дивергенции популяций и видов. Им опубликована целая серия работ по анализу кариофонда *Ch. plumosus*. В популяциях *Ch. plumosus* из различных водоемов Европы и Сибири Николаем Александровичем было обнаружено около двух десятков инверсионных последовательностей во всех хромосомных плечах. При сравнении внутривидового и межвидового хромосомного полиморфизма был сделан важ-

нейший вывод о том, что формирование кариофондов популяций осуществляется в основном за счет влияния конкретных экологических факторов в каждом водоеме. В унисон с результатами исследований новосибирских цитогенетиков было выявлено отсутствие меридионального градиента в изменчивости популяционных кариофондов. До конца своей жизни Николай Александрович продолжал искать и анализировать природные факторы, индуцирующие возникновение хромосомных перестроек, и роль хромосомных перестроек в адаптации популяций к изменяющимся условиям обитания.

Большой материал, накопленный Николаем Александровичем при изучении спектров инверсионного полиморфизма у *Ch. plumosus* привел его к желанию обобщить полученные данные с филогенетической точки зрения. Были созданы 3 разных филограммы, построенные: а — по последовательностям дисков политенных хромосом (цитогенетический критерий), б — по морфологическим признакам, в — по электрофоретическим спектрам гемоглобинов. При построении цитогенетических филограмм учитывались числа точек разрывов, возникающих при хромосомных перестройках. Филограммы, построенные для видов группы *plumosus*, демонстрировали *Ch. plumosus* как анцестральный вид.

При создании филограммы для всего рода *Chironomus* на основе кариологических, морфологических и палеоэкологических данных Николай Александрович пришел к заключению, что предполагаемая предковая форма рода *Chironomus* имела личинок типа *salinarius*, комбинацию хромосомных плеч АВ CD EF G (цитоккомплекс *thummi*), и центромеры, объединяющиеся в хромоцентр. Заключение Николая Александровича об анцестральности вида *Chironomus* с комбинацией плеч АВ CD EF и G (цитоккомплекс *thummi*), отличалось от общепринятой точки зрения Кейла (Keyl, 1962) и Вюлкера (Wülker, 1980) о том, что предковая форма *Chironomus* имела комбинацию AE CD BF G (цитоккомплекс *pseudothummi*). Однако гипотеза Николая Александровича о том, что хромосомная эволюция в роде *Chironomus* была тесно связана с особенностями структуры центромерных районов хромосом, оказалась весьма продуктивной. Николай Александрович полагал, что наличие у некоторых видов *Chironomus* крупных блоков гетерохроматина в центромерных районах приводит к образованию факультативного хромоцентра в интерфазных ядрах, что, в свою очередь, могло способствовать возникновению транслокаций целых плеч хромосом за счет транслокационных разрывов в области факультативного хромоцентра. Гипотеза Николая Александровича стимулировала развитие молекулярно-цитологических исследований центромерной ДНК. В этом плане хочется отметить еще одно его интересное исследование, проведенное совместно с Н.А. Петровой. При изучении северных популяций *Ch. saxatilis* ими было обнаружено изменение структуры центромерного района в хромосоме AE. Согласно авторам, в хромосоме AE нет типичного центромерного диска, наблюдаемого в хромосоме АВ (цитоккомплекс *thummi*), а роль центромеры выполняет блок дисков A19ef. Было сделано предположение, что при реципрокной транслокации плеч при формировании хромосомы AE из хромосомы АВ, центромера хромосомы АВ переместилась в хромосому BF, центромера хромосомы EF элиминировалась, а ее функцию стал выполнять блок дисков A19ef. Подобное “возникновение” нецентромеры у хирономид описывалось впервые. Эта гипотеза стимулировала развитие работ по поиску нецентромер у хирономид.

В своих дальнейших работах Николай Александрович стремился найти подтверждение гипотезе об особой роли центромерного гетерохроматина в хромосомной эволюции рода *Chironomus*. Он обнаружил, что виды *Chironomus* с факультативным гетерохроматином чаще встречаются в северных районах Евразии. Поэтому он с особым интересом собирал материал по *Chironomus* во время своей экспедиции на север Якутии в устье Лены. Результаты сборов оказались очень плодотворными. Было описано несколько новых, не известных ранее для науки видов, часто, действительно, с крупными факультативными хромоцентрами. Но, к сожалению, не весь материал был до конца обработан в связи с его ранней кончиной.

В 2000 г. Николай Александрович защитил докторскую диссертацию “Род *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae). Систематика, биология, эволюция”. В этом очень серьезном исследовании Н.А. впервые тщательно составил каталог хирономид фауны России и бывших республик СССР. Каталог включал 66 валидных видов, что составляет 1/3 от мировой фауны. Автором была разработана четкая система диагностических признаков личинок рода *Chironomus*, на основе которой составлены иллюстрированные детальные описания видов и определительная таблица для фауны России. В диссертации также обобщены все исследования Н.А. по изучению кариотипов, хромосомного полиморфизма и филогении *Chironomus*. В заключение хочется подчеркнуть, что Н.А. Шобанов сделал большой и очень важный вклад в развитие систематики, цитогенетики, экологии и филогении хирономид. Его работы хорошо известны и высоко оценены как в России, так и во всем мире. Он был активным участником, а в ряде случаев и организатором многочисленных отечественных и международных совещаний. К нему постоянно обращались за консультациями по определению видов *Chironomus* уче-

ные со всех концов России и из зарубежных стран. Его статья в соавторстве с А.И. Шиловой и С.И. Беляниной “Объем и структура рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны” является лучшей в настоящее время обзорной работой по роду *Chironomus*.

Мне много раз случалось встречаться с Николаем Александровичем для проведения совместных работ и в поездках на международные симпозиумы. В начале нашего знакомства Николай Александрович частенько задиристо критиковал некоторые мои статьи. Но вскоре мы нашли с ним общий язык, совместно поработав над определением кариотипов у разных видов *Chironomus* и над картированием политемных хромосом. В последние годы мы всегда посылали друг другу «картирования хромосом» для согласования. Из совместных поездок на международные симпозиумы мне особенно запомнилась поездка во Фрайбург на 13-й Симпозиум по хирономидам, организованный В. Вюлкером и О. Хоффрихтером. На этом симпозиуме была большая группа российских ученых, представившая много докладов по разным аспектам изучения хирономид. Доклад Николая Александровича по филогении *Chironomus* вызвал особый интерес. Он активно обсуждался как прямо на заседании, так и во время обедов, прогулок, на вечерних посиделках.

После окончания симпозиума профессор В. Вюлкер предложил мне и Николаю Александровичу остаться во Фрайбурге еще на пару недель для того, чтобы совместно поработать над расшифровкой последовательностей дисков политемных хромосом у новых полярных видов *Chironomus*, обнаруженных Николаем Александровичем во время его экспедиции в Якутию. Это была очень увлекательная работа! Мы с Николаем Александровичем приходили в лабораторию с раннего утра и начинали картирование хромосом. В. Вюлкер присоединялся к нам позже, но с его приходом работа очень оживлялась, т.к. В. Вюлкер помнил на память многие стандартные последовательности дисков из кариотипа вида-стандарта *Ch. piger* и это помогало значительно быстрее расшифровывать инверсионные последовательности дисков новых видов.



Картирование рисунка дисков политемных хромосом у северных видов *Chironomus* (Н.А. Шобанов, И.И. Кикнадзе, В. Вюлкер, Фрайбург, 1997 г.)

После работы мы часто бывали в гостях у В. Вюлкера, с удовольствием слушали музыкальные шедевры из его коллекции классической музыки или ходили в долгие прогулки по окрестностям Фрайбурга. Склоны невысоких гор, окружающих Фрайбург, покрыты виноградниками, виноград уже созрел и город готовился к осеннему сбору винограда. Появилось знаменитое первое божоле и мы с удовольствием пробовали этот чудесный напиток. Несколько раз В. Вюлкер брал нас с собой на репетиции городского хора, в котором он пел в течение многих десятков лет. В репертуаре хора была классическая и духовная музыка, а также народные немецкие песни. Мы наслаждались этими музыкальными вечерами.

Возвращаясь к научному творчеству Н.А., я хочу еще раз подчеркнуть, что он оставил хорошее наследство в области формирования наших представлений о закономерностях видообразования и филогении. Его неутомимость в поисках оригинальных подходов к анализу материала и обсуждению полученных данных, постоянная инициация научных дискуссий, активная помощь коллегам по освоению новых методов оставляют долгую память о нем. Помимо научных достижений я очень ценю в Н.А. его способность создавать необычно тонкие акварели. У меня среди моей коллекции картин на видном месте висит акварель Н.А. под названием “Кикиморы еще спят”. В этой акварели чувствуется таинственность раннего утра на берегу пруда. Очень загадочная акварель, на которую можно смотреть бесконечно.

Хочется выразить сожаление о безвременном уходе Николая Александровича и о том, что он не успел полностью раскрыть все свои способности.

Проф. И.И. Кикнадзе
Институт цитологии и генетики СО РАН,
г. Новосибирск

Список основных публикаций Н.А. Шобанова

- Шобанов Н.А. Вертикальное распределение личинок *Chironomus plumosus* L. в илу бывшего русла Волги Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1984. № 64. С. 35–38.
- Шобанов Н.А. Параметры макропризнаков личинок *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 9. С. 1317–1323.
- Шобанов Н.А. Таксономические исследования гемоглобинов личинок рода *Chironomus* методом диск-электрофореза // Эволюция, видообразование и систематика хирономид. Новосибирск: Ин-т цитологии и генетики СО АН СССР, 1986. С. 92–96.
- Шилова А.И., Шобанов Н.А. Современное состояние и проблемы систематики рода *Chironomus* Mg. (Diptera, Chironomidae) // Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. Л.: Наука, 1987. С. 147–152.
- Керкис И.Е., Филиппова М.А., Шобанов Н.А., Гундерина Л.И., Кикнадзе И.И. Кариологическая и генетико-биохимическая характеристика *Chironomus borokensis* sp.n. из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 1988. Т. 30. № 11. С. 1364–1372.
- Шобанов Н.А., Демин С.Ю. *Chironomus agilis* – новый вид из группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 10. С. 1489–1497.
- Шобанов Н.А. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Личинки // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 250–279.
- Виноградов Г.А., Шобанов Н.А. Особенности натриевого обмена личинок рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) при различной солености и pH среды // Журн. эвол. биохим. физиол. 1990. Т. 26. № 3. С. 308–315.
- Демин С.Ю., Шобанов Н.А. Кариотип комара *Chironomus entis* из группы *plumosus* в Европейской части СССР // Цитология. 1990. Т. 32. № 10. С. 1046–1054.
- Шобанов Н.А. Диск-электрофорез гемоглобинов в изучении видов *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) и методика подготовки проб // Зоол. журн. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 122–125.
- Шобанов Н.А. Систематика и биология рода *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae). Сестринские виды группы *plumosus*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 22 с.
- Шобанов Н.А. Таксономическая значимость морфологических признаков личинок *Chironomus* группы *plumosus* // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск: Навука і тэхніка, 1990. С. 74–78.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е., Шобанов Н.А., Зеленцов Н. И., Гребенюк Л.П., Истомина А.Г., Прасолов В.А. Кариология и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас. Новосибирск: Наука, 1991. 115 с.
- Шобанов Н.А., Таевская Е.Ю., Бельков В.М. Изменение состава гемоглобинов мотыля в онтогенезе // Онтогенез. 1993. Т. 24. № 2. С. 43–48.
- Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). I. Стандартизация дисков политенных хромосом в системе Максимовой // Цитология. 1994. Т. 36. № 1. С. 117–122.
- Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). II. Инверсионные варианты хромосомных плеч // Цитология. 1994. Т. 36. № 1. С. 123–128.
- Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). III. О зависимости характеристик кариофонда от объема выборки и структуры популяций // Цитология. 1994. Т. 36. № 3. С. 289–297.
- Шобанов Н.А. Кариофонд *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). IV. Внутри- и межпопуляционный полиморфизм // Цитология. 1994. Т. 36. № 11. С. 1129–1145.
- Шобанов Н.А., Павлова К.П. Распространение видов рода *Chironomus* Meig. (Diptera, Chironomidae) в районе Дарвинского заповедника в связи с гидрохимическим режимом водоёмов // Экология. 1994. № 1. С. 28–35.
- Шобанов Н.А., Керкис И.Е. Морфологическая дифференциация личинок *Chironomus plumosus* (L.) и *Ch. borokensis* Kerkis et al. (Diptera, Chironomidae) // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1995. № 98. С. 37–45.

- Шобанов Н.А., Петрова Н.А. Особенности кариотипа *Chironomus saxatilis* из Сибирского Заполярья и возможное возникновение неоцентримера в хромосоме АЕ (цитоккомплекс *pseudothummi*) // Цитология. 1995. Т. 37. № 7. С. 586–592.
- Шилова А.И., Шобанов Н.А. Каталог хирономид рода *Chironomus* Meigen 1803 (Diptera, Chironomidae) России и бывших республик СССР // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти: Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, Ин-т экологии волжск. бассейна РАН, 1996. С. 28–43.
- Шобанов Н.А. Кариотип и морфология личинки *Chironomus oculatus* sp.n. (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 11. С. 1668–1675.
- Шобанов Н.А. Морфология и кариотип *Chironomus anthracinus* Zett. (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 10. С. 1505–1516.
- Шобанов Н.А., Шилова А.И., Белянина С.И. Объем и структура рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae): обзор мировой фауны // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти; Борок: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН; Ин-т биологии внутр. вод РАН, 1996. С. 24–27.
- Мартемьянов В.И., Шобанов Н.А. Содержание натрия, калия, магния и кальция в гемолимфе личинок *Chironomus* // Журн. эвол. биохим. физиол. 1997. Т. 33. № 4–5. С. 443–448.
- Шобанов Н.А. *Chironomus reservatus* sp.n. (Diptera, Chironomidae) из Дарвинского заповедника // Зоол. журн. 1997. Т. 76. № 8. С. 925–932.
- Шобанов Н.А. Кариотип *Chironomus fraternus* Wylker (Diptera, Chironomidae) из бассейна Рыбинского водохранилища // Цитология. 1999. Т. 41. № 7. С. 641–646.
- Shobanov N.A., Kiknadze I.I., Butler M.G. Palearctic and Nearctic *Chironomus* (*Camptochironomus*) *tentans* (Fabricius) are different species (Diptera, Chironomidae) // Ent. Scand. 1999. V. 30. P. 311–322.
- Кикнадзе И.И., Шобанов Н.А., Айманова К.Г., Андреева Е.Н. Кариотип и морфология личинки *Camptochironomus setivalva* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 6. С. 695–703.
- Шобанов Н.А. Род *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae). Систематика, биология, эволюция: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2000. 52 с.
- Shobanov N.A. Phylogenetic problems in the genus *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Late 20th Century Research on Chironomidae: an Antology from the 13th International Symposium on Chironomidae. Aachen: Shaker-Verlag, 2000. P. 231–244.
- Шобанов Н.А. Обмен кальция и натрия у личинок *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2001. Т. 37. № 5. С. 450–451.
- Шобанов Н.А. Функция вентральных и латеральных отростков личинок *Chironomus* (Diptera, Chironomidae) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2001. Т. 37. № 4. С. 290–292.
- Шобанов Н.А., Зотов С.Д. Цитогенетические аспекты филогении рода *Chironomus* Meigen (Diptera, Chironomidae) // Энтомол. обзор. 2001. V. 80. № 1. С. 180–193.
- Шобанов Н.А. Эволюция рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). 1. Предковая форма и основные направления филогенеза // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 4. С. 463–468.
- Шобанов Н.А. Эволюция рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). 2. Филогенетическая модель // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 6. С. 711–718.
- Shobanov N.A., Wylker W.F., Kiknadze I.I. *Chironomus albimaculatus* sp. n. and *C. trubicola* sp.n. (Diptera, Chironomidae) from polar Russia // Aquatic Insects. 2002. V. 24. № 3. P. 169–188.
- Шобанов Н.А. Морфологическая дифференциация видов *Chironomus* Mg. группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Куколки // Энтомол. обзор. 2003. Т. 82. № 2. С. 472–486.
- Шобанов Н.А. *Chironomus improvisus* sp.n. (Diptera, Chironomidae) из Усть-Ленского заповедника // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 12. С. 1439–1447.
- Шобанов Н.А. Гетерогенность и гетерофункциональность гемоглобинов мотыля (Diptera, Chironomidae) // Журн. эвол. биохим. физиол. 2004. Т. 40. № 4. С. 311–315.
- Шобанов Н.А. Кариотип *Omisus caledonicus* (Edwards) (Diptera, Chironomidae) // Цитология. 2004. Т. 46. № 4. С. 293–300.
- Шобанов Н.А. Морфологическая дифференциация видов рода *Chironomus* Mg. группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae). Самцы // Энтомол. обзор. 2005. Т. 84. № 3. С. 646–662.
- Шобанов Н.А. Филогенетические отношения между видами *Chironomus* группы *plumosus* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 4. С. 448–454.
- Петрова Н.А., Михайлова П.В., Чубарева Л.А., Шобанов Н.А., Зеленцов Н.И. Система А.А. Черновского (1949) как основа цитотаксономии семейства Chironomidae // Евразийский энтомол. журн. 2006. Т. 3. № 4. С. 253–258.
- Мартин Дж., Батлер М.Г., Шобанов Н.А., Кикнадзе И.И. О признании использования видового названия *Chironomus* (*Camptochironomus*) *pallidivittatus* sensu Edwards 1929 и ликвидации названия *Chironomus pallidivittatus* Malloch 1915 // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 10. С. 1–2.
- Шобанов Н.А., Большаков В.В. Кариофонды *Chironomus plumosus* (L.) (Diptera, Chironomidae). V. Терминальные и интерстициальные популяции // Цитология. 2011. Т. 53. № 1. С. 98–102.
- Zelentsov N.I., Baranov V.A., Perkovsky E.E., Shobanov N.A. First records on non-biting midges (Diptera: Chironomidae) from the Rovno amber // Rus. Entomol. J. 2012. V. 21. № 1. P. 79–87.
- Шобанов Н.А., Смирнова А.С., Демин С.Ю. Морфология личинки и кариотип *Cladopelma viridula* (Diptera, Chironomidae) // Зоол. журн. 2013. Т. 92. № 5. С. 517–522.

Геннадий Иванович Маркевич 1954 – 2014



12 июня 2014 г. ушел из жизни наш товарищ и коллега, сотрудник Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, доктор биологических наук, член международных ассоциаций копецодологов и ротаториологов, член Всероссийского Гидробиологического Общества, член редколлегии журнала "Биология внутренних вод", Геннадий Иванович Маркевич. Он был человеком блистательного таланта и трагической судьбы, широко известным как специалист и глубоко уважаемым всеми, кто сталкивался с ним по работе.

Геннадий Иванович родился 24 июля 1954 г. в пос. Латное Семилукского р-на Воронежской области, где и закончил среднюю школу. После окончания школы поступил в Воронежский государственный университет (1971–1976 гг.). С 1976 по 2014 гг. работал в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина.

Геннадий Иванович обладал мощным аналитическим умом, исключительными творческими способностями, заражительной энергией, потрясающей работоспособностью, глубокими знаниями не только в биологии, но и во многих отраслях технических наук. Очень многие приборы для своих экспериментов и наблюдений Геннадий Иванович придумал и сконструировал сам. В 1983 г. 7 апреля Г.И. Маркевичу и Е.А. Кореновой Государственный комитет СССР по делам изобретений и открытий на основании полномочий, предоставленных Правительством СССР, выдал Авторское свидетельство за № 1042720 на изобретение: "Способ подготовки для исследования на электронном микроскопе мелких водных животных".

Его взлет в науке был стремительным и ярким. В 1987 г. он с блеском защитил кандидатскую диссертацию, а в 1995 г. — докторскую, ставшую значительным событием в мировой биологии. В 1996 г. был утвержден заведующим лаборатории биологии и систематики водных животных, которую успешно возглавлял 9 лет. В этом же году назначен заместителем директора института по научной работе и в этой должности в это сложное время проработал до 2001 г.

Знания Геннадия Ивановича были поистине энциклопедическими, и он был счастлив поделиться своими идеями и знаниями с каждым, кто обращался к нему с вопросами. Он был весьма строг к своей работе и умел по достоинству оценить труд коллег. Беседы с ним в научном плане всегда обогащали и приносили радость, вдохновение и желание работать плодотворнее. Все, кто знали Геннадия Ивановича в молодости, попадали под обаяние его деятельной, изобретательной личности. Геннадий Иванович нежно любил и прекрасно знал природу. Его внутренний мир был чрезвычайно богат и своеобразен.

Научное наследие Геннадия Ивановича составили более 100 публикаций объемом свыше 80 п.л. посвященным изучению фауны, биологии, морфологии ракообразных и коловраток, исследованию функций и эволюции морфологических и трофических систем гидробионтов. Он многократно

принимал участие в работе Международных, Всесоюзных и Российских симпозиумов и конференций, съездов и сессий ВГБО как в нашей стране, так и за рубежом. Им исследовано более 400 видов коловраток, описаны новые для науки семейства, род и несколько видов. На основании реконструкции филогенеза Rotifera он разработал прогрессивные систематические критерии для построения новой системы и обосновал главные направления эволюции коловраток. Им разработана новая макро-система коловраток, выделены новые подклассы и отряды. Установлена филогенетическая близость коловраток к церкомерным червям, что дало возможность обосновать новый надтип Squamodermata. Исследования и научные открытия Геннадия Ивановича, специалиста высшей квалификации в области систематики и функциональной морфологии коловраток, получили высокую оценку и признание отечественных и зарубежных коллег и признаны приоритетными.

Особое внимание Геннадий Иванович уделял функциональным и пищевым взаимосвязям коловраток в водной экосистеме, их трофическим адаптациям, тонкому строению челюстного аппарата и пищевым спектрам, а также локомоторной деятельности и пищевым спектрам ракообразных беспозвоночных, что явилось новым направлением в изучении обширного комплекса водных беспозвоночных.

К величайшему сожалению, Геннадий Иванович не успел все свои идеи, результаты и данные представить в обобщающей монографии. Но мы уверены, что это будет сделано следующими поколениями исследователей, которые возьмут на себя труд внимательно ознакомиться с его публикациями и рукописями. В результате, безусловно, будут достигнуты новые вершины биологической науки.

Геннадий Иванович много лет возглавлял Ивановское отделение (научный стационар) ИБВВ РАН. Ему были присущи способности незаурядного организатора, спланировавшего и осуществившего проведение многолетних работ широкого гидробиологического масштаба по исследованию экологического состояния Увдовского водохранилища. Благодаря многолетним комплексным исследованиям, были выявлены причины изменений экосистемы водохранилища. В качестве заведующего Ивановским отделением ИБВВ РАН, он, как официальный эксперт, выступал на всех заседаниях областной и городской дум по вопросам оздоровления экологической ситуации Увдовского водохранилища. В рамках хозяйственных работ Г.И. Маркевичем было написано 7 отчетов для администраций г. Иваново и Ивановской области по результатам проводившихся комплексных исследований объемом 22 п.л. На основании проведенных работ им был предложен оригинальный биоманипуляционный метод повышения самоочистительного потенциала Увдовского водохранилища, являющегося основным источником питьевого водоснабжения города Иваново. В 2001 г. Геннадий Иванович по заданию «Ивановогипроводхоза» составил научно-техническое обоснование конструкции и установки биофильтров в Увдовском водохранилище. Этот оригинальный проект не имеет аналогов.

Он прожил неполных 60 лет. Нам не хватает его, особенно в последние годы, принесшие тяжелые испытания для фундаментальной науки. Кончина Г.И. Маркевича — утрата не только для нашего института, но и для всей биологии. Память о Геннадии Ивановиче, ярком, смелом, оригинальном ученом, о неординарном, самобытном человеке навсегда останется с нами.

Основные публикации Г.И. Маркевича

- Маркевич Г.И. Морфо-биологические особенности *Bunops serricaudata* (Daday, 1888), (Cladocera, Macrothricidae) // Биология, морфология и систематика водных беспозвоночных. Тр. ИБВВ. Т. 41(44). Л.: Наука, 1980. С. 103–118.
- Маркевич Г.И., Коренева Е.А. К методике подготовки мастаксов коловраток для растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 10. С. 1562–1564
- Маркевич Г.И., Цельмович В.А. Минеральные коронки мандибулярных зубцов пресноводных Calanoida (Crustacea, Copepoda) // Зоол. журн. 1981. Т. 60, № 3. С. 461–464.
- Маркевич Г.И., Минеева Н.М., Быкова Л.П., Корнева Л.Г., Коренева Е.А., Жаворонкова О.Д. Вертикальная структура планктона оз. Сиверского и ее суточная динамика // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. 1982. С. 127–149.
- Маркевич Г.И., Куперман Б.И. Естественное заражение копепод процеркоидами цестод в водоеме в зависимости от различных экологических условий // Гельминты в пресноводных биоценозах. Всес. общество гельминтологов. М.: Наука, 1982. С. 113–122.
- Маркевич Г.И. Интерсексуальность у *Eudiapnomus gracilis* (Crustacea, Copepoda) // Зоол. журн. 1982. Т. LXI, № 1. С. 140–143.
- Макрушин А.В., Маркевич Г.И. Об образовании эфипия у некоторых Cladocera (Crustacea) // Зоол. журн. 1982. Т. LXI, № 9. С. 1425–1428.
- Маркевич Г.И. Ультраструктура хитиноидного вооружения корацидия *Triaenophorus nodulosus* (Pallas, 1781) // ДАН СССР. 1984. Т. 278. № 4. С. 1022–1024.
- Маркевич Г.И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Челюстной аппарат // Коловратки. Матер. 2-го Всесоюз. симп. по коловраткам. Л., 1985. С. 17–37.

- Маркевич Г.И. Ультратонкая морфология мастаксов коловраток. 1. Bdelloida // Информ. бюл. Биол. внутр. вод. Л., 1985. № 68. С. 31–35.
- Маркевич Г.И. *Neuthrodiaptomus sklyarovae* sp. n. (Copepoda, Diaptomidae) из бассейна реки Зеи // Зоол. журн. 1985. Т. LXIV, вып. 7. С. 1098–1099.
- Маркевич Г.И. Основные направления идиоадаптивной эволюции коловраток. Локомоция и локомоторное поведение // Фауна и биология пресноводных организмов. Тр. ИБВВ. Вып. 54. Л.: Наука, 1987. С. 175–190.
- Маркевич Г.И. Функциональная морфология челюстного аппарата коловраток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. ЗИН АН СССР. 1987. 23 с.
- Маркевич Г.И. Значение, проблемы и перспективы исследований филогенеза коловраток // Экология и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. С. 90–136. Деп. в ВИНТИ. 27.09.1988, № 7151 – Б88.
- Маркевич Г.И. Частотные характеристики ресничного биения у коловраток и других групп пресноводных беспозвоночных // Экология и морфология водных беспозвоночных / ИБВВ АН СССР. Борок, 1988. С. 137–203. Деп. в ВИНТИ. 27.09.1988, № 7151-Б88.
- Маркевич Г.И., Цельмович В.А. Состав минеральных компонентов склеротизированных тканей коловраток // АН СССР. ИБВВ АН СССР Инф. Бюлл. Биол. внутр. вод. 1988. № 77. С. 31–35.
- Маркевич Г.И. Морфология и принципиальная организация склеритной системы мастакса коловраток // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Тр. ИБВВ АН СССР. Т. 56(59). Л.: Наука, 1989. С. 27–82.
- Markevich G.I., Kutikova L.A. Mastax morphology under SEM and its usefulness in reconstructing rotifer phylogeny and systematics // Hydrobiologia. 1989. № 186–187. P. 285–289.
- Markevich G.I. Mastax morphology under SEM and its usefulness in reconstructing rotifer phylogeny and systematics // Hydrobiologia. 1989. № 186–187. P. 285–289.
- Markevich G.I. The SEM Morphology of the Pacific rotifer of genus *Seison* and phylogenetic relationships of Seisonida // Hydrobiologia. 1992. P. 513–520.
- Маркевич Г.И. Эволюция коловраток и проблема их положения в системе Metazoa // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–52.
- Markevich G.I. Phylogenetic relationships of Rotifera to other veriform taxa // Hydrobiologia. 1993. № 255–256. P. 521–526.
- Markevich G.I. SEM Observations on *Seison* and phylogenetic relationships of the Seisonidea (Rotifera) // Hydrobiologia. 1993. № 255/256. P. 513–520.
- Маркевич Г.И. Функциональная морфология локомоторно-трофических систем коловраток (эволюционные, экологические и таксономические аспекты): Автор. дис. на соиск. д. б. н. С.П.: ЗИН РАН, 1994. 44 с.
- Папченков В.Г., Маркевич Г.И. Флора и растительность Увдовского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2003. № 4. С. 18–25.
- Маркевич Г.И. Основы построения филогенетической системы коловраток С. 252–270. // Сб. науч. работ, посв. 95-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского: «Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные». ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН. Рыбинск, 2005. С. 270–277.
- Семенова Л.М., Маркевич Г.И., Гребенюк Л.П. Видовой состав и сезонная динамика зоопланктона Увдовского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2005. № 2. С. 75–81.