

45(48)

**ЭКОЛОГИЯ
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ
ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ
ВОДОХРАНИЛИЩ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ТРУДЫ, ВЫП. 45(48)

ЭКОЛОГИЯ
ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ
ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ
ВОДОХРАНИЛИЩ

2015

✓

Чит.-зал



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1982

В сборнике представлены результаты исследования структуры и динамики планктона, бентоса, зоопланктона и фитопланктона в Верхневолжских водохранилищах. Рассматривается методика количественного учета организмов, обсуждаются зависимость суточных, сезонных и многолетних изменений в структуре сообщества от гидрометеорологических условий, связь вертикального распределения планктона и вертикальных миграций с процессами первичного продуцирования. Ряд статей посвящен вопросам воздействия повышенных температур на продукционные и деструкционные процессы водохранилища. Включены статьи по биологии и систематике малоизученных водных животных: инфузорий, тихоходок, олигохет. Рекомендуется для гидробиологов, ихтиологов и других специалистов, занимающихся изучением пресноводных водоемов.

Ответственный редактор
докт. биол. наук В.Н. ЯКОВЛЕВ

Рецензенты: А.А. МИЛЬКО, Н.И. СОКОЛОВА

Чит.-328



2001050100-522

9 005 (02)-82 737-82, кн. 2

© Издательство „Наука“, 1982 г.

А.А. Б и о ч н о

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕЙСТВИЯ ПОВЫШЕННОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ НА ВЫСШИЕ ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ

Функционирование большого числа тепловых электростанций на естественных и искусственных водоемах требует внимательного изучения воздействий, которые они оказывают на окружающую среду. Вопросы термоэкологии подогретых вод привлекают внимание многих отечественных и зарубежных исследователей, но проблема „теплого загрязнения“ в целом еще не решена. Одна из причин заключается в том, что разные стороны жизни водоемов изучены неравномерно. Наибольшее число исследований посвящено фауне водоемов-охладителей, наименее освещены вопросы, касающиеся жизни высших водных растений в условиях повышенной температуры воды (Мордухай-Болтовской, 1975; Катанская, 1979). В связи с тем что сосудистые растения являются важным компонентом водных экосистем, необходимо знать особенности их существования в подогретых водах.

В настоящее время наиболее полную сводку о состоянии вопроса в целом представляет работа В.М.Катанской (1979), которая обобщила материалы собственных исследований растительности 37 водохранилищ-охладителей различных географических зон СССР и проанализировала литературные данные по влиянию подогретых вод на растительность.

Анализ публикаций показал, в частности, неизученность различных сторон жизнедеятельности сосудистых растений в подогретых водах. Не исследованы, например, температурные пределы их существования, первичная теплоустойчивость и зоны толерантных и оптимальных температур. Отсутствие в гидробиологической литературе этих сведений связано как со слабой изученностью макрофитов в эколого-физиологическом отношении по сравнению с традиционным геоботаническим, так и с наличием определенных методических трудностей в постановке работ.

Действие температуры на растения или их сообщества выявляется в первую очередь через их физиологию, начиная с клеточного уровня. Наиболее важными физиологическими функциями растений

следует считать фотосинтез и дыхание. Изучение фотосинтеза высших водных растений в естественных условиях – задача сама по себе весьма сложная и трудоемкая (Wetzel, 1965). Выделить влияние температурного фактора еще более затруднительно из-за разнородности биотопов и совокупного действия различных факторов среды. В настоящее время наиболее вероятный и реально достижимый путь исследований – это сочетание наблюдений за развитием и состоянием растительности в подогретых водах в естественных условиях с лабораторным изучением температурных реакций растений в контролируемых условиях освещенности, CO_2 и т.д.

Учитывая вышеизложенное, мы задались целью экспериментально исследовать теплоустойчивость некоторых водных сосудистых растений и в первом приближении определить оптимальную для них область температур.

Вопросы теплового повреждения, общей и первичной теплоустойчивости растений хорошо изучены цитологами на клеточном уровне (Александров, 1975). Так как экологическая направленность решаемых нами вопросов предполагает переход от клеточного уровня исследований к надклеточному, мы вынуждены кратко остановиться на трудностях, связанных с таким переходом.

Цитологи наиболее часто применяют метод тестирования теплового повреждения по подавлению какой-либо термолабильной функции клетки (движение протоплазмы, плазмолиз, фотосинтез и др.), обнаруживаемой сразу после прекращения краткосрочного нагрева. Ботаники оценивают тепловое повреждение целых растений или их частей по макроскопическим изменениям тканей (некротические пятна, пожелтение и др.), регистрируемым обычно через несколько недель после прекращения нагрева. Результаты, полученные этими двумя методами, обычно не совпадают, так как в первом случае определяется первичная теплоустойчивость, а во втором – общая теплоустойчивость, связанная с необратимыми изменениями в клетках и тканях растений. Основное различие здесь состоит в том, что между порогом первичной и общей теплоустойчивости имеется интервал температур, когда растение еще способно вернуть утраченные функции благодаря действию репаративных механизмов (Александров, 1975).

Желание объединить эти два подхода, чтобы иметь возможность регистрации первичной теплоустойчивости растений на надклеточном уровне, привело нас к разработке и испытанию соответствующей методики исследования.

Методика

Наиболее чувствительными физиологическими показателями теплового повреждения растений являются фотосинтез и дыхание (Александров, 1975). Кислородный метод определения фотосинтеза и дыхания в данном случае не подходит в связи с необходимостью крат-

косрочности экспозиции, а отвечающий этому требованию радиоуглеродный метод не позволяет учитывать такую важную в условиях повышенных температур функцию растительных организмов, как дыхание.

Анализ методов исследования первичной продукции в водоемах (Wetzel, 1965; Одум, 1975) показал, что для водных растений в этих целях может быть применим редко используемый метод измерений pH.

Как известно, pH воды и содержание в ней растворенной CO_2 находятся в тесной, хотя и нелинейной, зависимости. Потребление растениями CO_2 из воды в акте фотосинтеза и выделение ее в воду при дыхании соответственно увеличивают или уменьшают значение pH. Подключение pH-метра к самопишущему устройству дает возможность непрерывной регистрации суммарной составляющей этих двух разнонаправленных процессов. Способы построения калибровочных кривых зависимости pH от концентрации CO_2 для исследуемой воды описаны в литературе (Vollenweider, 1969).

Метод измерений pH применялся Вердайном (Verduin, 1951) для определения первичной продукции фитопланктона в озерах США. Позже этот метод успешно использовался как способ регистрации метаболизма лабораторных микрорекосистем (Одум, 1975). Недостатком pH-метода для измерений первичной продукции фитопланктона является его низкая чувствительность в сравнении с кислородным методом (Винберг, 1960). При исследовании фотосинтеза макрофитов в лабораторных условиях проблема низкой чувствительности pH-метода отчасти компенсируется за счет более высокого метаболизма сосудистых растений как макрообъектов и непрерывности регистрации этого процесса. Кроме того, при помощи усилительной аппаратуры можно повысить чувствительность измерений pH в 50–60 раз по сравнению с обычным глазным мерным считыванием показаний по шкале pH-метра (при условии непрерывной регистрации процесса). Последнее обстоятельство позволяет определить интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания водных растений в чувствительных муту.

Экспресс-анализ важнейших физиологических функций растений, возможность быстрого определения изменения или нарушения этих функций, вызванных целенаправленными воздействиями, – одно из главных достоинств этого метода. Как и любой другой метод, он не лишен недостатков, но они в значительной мере нивелируются возможностью краткосрочных измерений фотосинтеза водных растений при непрерывной регистрации процесса.

Экспериментальная установка для описываемых исследований представляет собой несложную конструкцию, созданную на базе распространенных отечественных приборов (рис.1). Электроды pH-метра вмонтированы в резиновую пробку, плотно закрывающую стеклянную колбу с исследуемой водой и растением. Колба помещена в прозрачный плексиглазовый сосуд большего размера, в котором циркулиру-

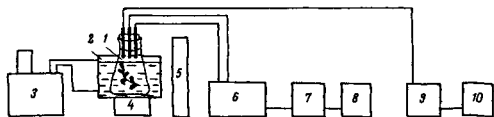


Рис.1. Схема экспериментальной установки.

1 - колба для опытов, 2 - термостатирующая ячейка, 3 - термостат, 4 - магнитная мешалка, 5 - люминостат, 6 - pH-метр, 7 - усилитель постоянного тока измерительный, 8 - миллиамперметр самонапряжения, 9, 10 - блок автоматической регистрации температуры в колбе.

ет вода из термостата для поддержания заданного режима температуры воды в колбе с растением. Сосуд вместе с колбой установлен на магнитную мешалку, при помощи которой вода в колбе постоянно перемешивается. Вблизи сосуда установлен люминостат на базе лампы дневного света, позволяющий создать освещенность в колбе порядка 20-40 тыс.лк. К выходу pH-метра подключен усилитель постоянного тока, соединенный с самопишущим миллиамперметром для регистрации изменений pH. Контроль температурного режима в исследуемой воде осуществляется самопишущим миллиамперметром через промежуточный блок и датчик, вмонтированный в пробку вместе с электродами pH-метра. Контролем в опытах служит аналогичная запись изменений pH в воде без растений. Если желательно вести контроль одновременно с опытом, то параллельно устанавливается еще один комплект аппаратуры. Имея трехканальную аппаратуру или 3 комплекта перечисленных выше приборов, можно одновременно записать фотосинтез, дыхание и контроль при условии подбора физиологически равновесных растений для световой и темновой экспозиции. При наличии одного комплекта аппаратуры эти записи производятся поочередно. Значения pH могут быть переведены в CO_2 или C, если воду используемую в опытах, титровать слабым раствором HCl или NaOH известной концентрации (Vollenweider, 1969).

Применяемая нами аппаратура обладает максимальной чувствительностью порядка 0,0005 ед. pH на непрерывное изменение активной реакции воды, что в нормальных условиях позволяет отчетливо обнаруживать процесс фотосинтеза или дыхания водных сосудистых растений в течение 30-80 с. Регистрируемое на свету увеличение pH воды, в которой находятся растения, отражает нетто-фотосинтез, так как световое дыхание при этом автоматически вычитается. Для определения валового фотосинтеза необходимо к значению нетто-фотосинтеза прибавить, как это принято, величину темнового дыхания растений.

Перед измерениями температурной зависимости фотосинтеза и дыхания макрофитов нами были проведены опыты по выяснению возможности работы со срезаемыми растениями, выбору освещенности и длительности экспозиции.

Влияние среза на нетто-фотосинтез определялось следующим образом. Целый экземпляр рдеста (*Potamogeton perfoliatus*) укореняли в аквариуме и оставляли приживаться к нему на несколько дней. Перед опытом укорененный стебель рдеста приподнимали над аквариумом, а его верхнюю часть опускали в находящийся рядом с аквариумом колбу для опытов, в которой пробка на этот период была несколько выдвинута. Это позволяло измерять фотосинтез отдельной верхней части растения, основная масса и корни которого оставались в аквариуме. После первых 10 мин экспозиции стебель был срезан на середине длины, еще через 10 мин от стебля была отрезана верхушка, находившаяся в колбе. Повторная 10-минутная запись фотосинтеза этой же верхушки была произведена через сутки. Результаты показали, что для опытов по теплоустойчивости можно пренебречь незначительным увеличением интенсивности фотосинтеза, наблюдавшимся сразу после среза стебля растения.

Выбор освещенности, не лимитирующей фотосинтез погруженных растений, производился в опытах с элодеи (*Elodea canadensis*). Постепенное увеличение освещенности активировало фотосинтез до определенного предела, после которого наступало его световое насыщение (рис.2). Исходя из этого для всех последующих опытов поддерживалась постоянная освещенность 25 тыс.лк.

Характер изменения pH при длительной экспозиции различного количества растений показал (рис.3), что интенсивность фотосинтеза не меняется в течение первых 1-2 ч. При постоянных температуре и освещенности длительность прямолинейного участка кривой зависит от концентрации растений в колбе. Не останавливаясь здесь на причинах дальнейшего снижения скорости нарастания pH, отметим, что в опытах выбиралась такая концентрация растений, чтобы их экспозиция по времени не выходила за пределы прямолинейной скорости изменения pH.

Так как имеется возможность вести непрерывное наблюдение за фотосинтезом растений, мы сочли более целесообразным применять их краткосрочный 5-минутный нагрев растений, как это принято цитологами, а постоянное повышение температуры воды со скоростью 20° в час и с обязательным контролем изменений pH в воде без растений. При таком нагреве опыт длится от 15 до 90 мин в зависимости от выбора исходной температуры. Возможно, что за это время и происходит релаксация теплового повреждения, при этом несколько изменяется граница теплоустойчивости. Тем не менее нам кажется, что такой подход больше соответствует задачам исследования экологии растений.

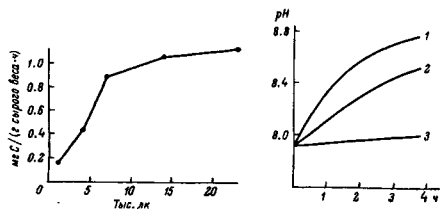


Рис.2. Зависимость фотосинтеза *Elodea canadensis* от освещенности.

По оси ординат - фотосинтез; по оси абсцисс - освещенность.

Рис.3. Влияние длительной экспозиции *Elodea canadensis* на изменение pH воды в колбе.

1 - сырой вес 2 г, 2 - сырой вес 1 г, 3 - вода без растений; по оси ординат - pH воды, по оси абсцисс - время.

Результаты

Так как на свету одновременно идут два разнонаправленных процесса - поглощения и выделения CO_2 , преобладание первого из них (рис.4) регистрируется нами как нетто-фотосинтез. При постоянной температуре он идет с неизменной скоростью, а при нагреве интенсивность его меняется. Как известно, нетто-фотосинтез тесно связан с продуктивностью растений, поэтому анализ его изменений более всего соответствует нашим задачам.

На кривой изменения нетто-фотосинтеза по скоростным характеристикам выделяются 4 кардинальные точки. В трех экспериментальных сериях с другими экземплярами этого вида, взятыми из одного и того же биотопа, местоположение этих точек на температурной кривой совпадает. Заметно, что до точки „а“ (27-28°) интенсивность фотосинтеза следует за изменением температуры. Дальнейшее повышение температуры до 31-32° не изменяет максимальной интенсивности нетто-фотосинтеза („а“-„б“); после этого нагрев начинает снижать интенсивность процесса вплоть до переломной точки „в“ (39°), когда потребление и выделение CO_2 уравниваются (точка компенсации). Затем выделение CO_2 на свету начинает преобладать и по интенсивности сравнивается с темновым дыханием („в“, „г“). При дальнейшем повышении температуры (44-50°) скорость выделенного CO_2 не изменяется и превышает таковую в темноте. Уси-

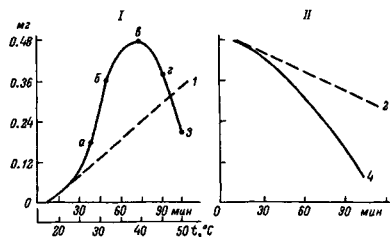


Рис.4. Зависимость нетто-фотосинтеза и дыхания *Potamogeton perfoliatus* от температуры.

I - на свету, II - в темноте; 1, 2 - при постоянной температуре 20°; 3, 4 - при нарастающей температуре со скоростью 20°/час (начальная 18°); а-г - зоны различной интенсивности и направленности процесса; по оси ординат - потребление и выделение C ; по оси абсцисс - время и температура.

ние дыхания растений при их освещении в данном интервале температуры отмечалось неоднократно.

В целом характер кривой показывает, что для рдеста произвольного зона температурного оптимума нетто-фотосинтеза (или первичной продукции) находится в пределах 27-32°. Более высокие температуры начинают сказываться на первичной продукции, значительно ее снижая.

Связь перегиба кривой нетто-фотосинтеза с теплоустойчивостью мы определяли по дополнительным опытам, суть которых сводилась к тому, что в разных точках перегиба кривой нагрев прекращался, вода быстро охлаждалась до 25° и при этой постоянной температуре производились контрольные измерения фотосинтеза и дыхания в течение 10-15 мин. Таким способом было установлено, что возвращение растений в нормальные температурные условия из участка кривой „б“-„в“ практически полностью восстанавливает их исходную интенсивность фотосинтеза и дыхания за время охлаждения воды в колбе (20-30 мин). Растения, находившиеся в температурном режиме зоны „в“, „г“, частично или полностью утрачивали на некоторое время исходную интенсивность фотосинтеза, а затем ее восстанавливали. Время репарации в зависимости от продолжительности нагрева и прочих условий отдельно не исследовалось, но было отмечено, что температуры, превышающие зону „в“, „г“ на 1-2°, приводят уже к необратимой остановке фотосинтеза. Характерный признак глубокого термического повреждения - наличие в нормаль-

ных температурных условиях „обратной реакции“, когда происходит более интенсивное падение величины pH при освещении растений.

Из вышеизложенного следует, что верхняя точка перегиба кривой нетто-фотосинтеза („a“) соответствует нижнему порогу теплового повреждения растений (первичная теплоустойчивость), а точка „г“, после которой выделение CO_2 резко возрастает и затем стабилизируется, соответствует верхнему порогу повреждения (общая теплоустойчивость).

Возможность оценки первичной теплоустойчивости по перегибу кривой нетто-фотосинтеза растений проверялась нами и путем сравнения с результатами, полученными другим методом. Для этих целей первичная теплоустойчивость элодей определялась pH-методом и параллельно по остановке движения протоплазмы в клетках листьев (рис.5). Найденная температура остановки движения протоплазмы в клетках элодей (41°) оказалась тоже весьма близкой температуре нулевого значения нетто-фотосинтеза (40°). Это сходство результатов подтверждает правильность оценки первичной теплоустойчивости. Полного совпадения ожидать не приходится, так как значение порога первичной теплоустойчивости зависит от выбора функции, по которой его определяют (Александров, 1975).

Точность определения порога теплоустойчивости методом измерения pH составляет 0,5–1°, что достаточно для экологических исследований.

Полученные нами данные по первичной теплоустойчивости некоторых видов высших водных растений показывают, что различия пороговых температур в среднем невелики.

Вид	Температура воды, °C
<i>Callitriche autumnalis</i>	38,0
<i>Ceratophyllum demersum</i>	43,0
<i>Elodea canadensis</i>	40,0
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	44,0
<i>Lemnae minor</i>	41,5
<i>Myriophyllum spicatum</i>	39,0
<i>Nimphaea candida</i>	38,5
<i>Polygonum amphybiun</i>	42,0
<i>Potamogeton lucens</i>	39,5
<i>P. pectinatus</i>	39,0
<i>P. perfoliatus</i>	39,5
<i>P. heterophyllum</i>	42,0
<i>Sagittaria saggitifolia</i>	41,0

Отсюда следует, что непосредственное тепловое повреждение в подогретых водах электростанций маловероятно, так как даже в самое теплое время года в южных районах страны температура воды в водохранилищах-охладителях редко превышает 33° (Пидгайко, 1971).

По сравнению со стрессовыми воздействиями температуры определение температурного оптимума жизнедеятельности растений – задача гораздо более сложная, так как различные физиологические функции (фотосинтез, рост, накопление биомассы, цветение и т.д.) имеют свои оптимумы, которые могут не совпадать. Вряд ли целесообразно пытаться однозначно назвать некоторую оптимальную температуру для жизни растений, так как они обладают адаптационными возможностями, позволяющими наиболее эффективно использовать меняющиеся условия среды, в том числе и температурные. С точки зрения термоэкологии наибольший интерес представляет взаимосвязь оптимумов первичной продукции, вегетативного роста и накопления биомассы, так как это связано с процессами эвтрофирования и конкурентной борьбой растений в фитозенозах. В экспериментальных условиях эта задача решалась следующим образом.

На берегу р.Сунога (Рыбинское водохранилище) в районе экспериментальной прудовой базы Института биологии внутренних вод АН СССР были установлены четыре 50-литровых проточных аквариума, в которые непрерывно подавалась вода со скоростью 0,3 л/мин. На пути к аквариумам вода нагревалась или охлаждалась до заданной температуры. Процесс поддержания и регистрации температурного режима воды в аквариумах был автоматизирован. В 3 аквариумах он был постоянным (18, 23 и 28°), в четвертом – переменным, тралещедельной формы, от 18 до 28° (в полуденные часы – 28°, в полные – 18°). Для опытов по вегетативному росту и накоплению биомассы в аквариум было помещено по 30 экз. *Elodea canadensis*, которые затем ежедневно измерялись и взвешивались, а результаты подвергались стандартной статистической обработке. Опыт непрерывно длился 3 недели, с 28 августа по 20 сентября 1979 г.

Во всех аквариумах наблюдались статистически достоверные различия темпов роста растений и накопления биомассы элодей в зависимости от температурного режима (рис.6). При круглосуточной постоянной температур. 28° вегетативный прирост был наиболее высок, тогда как максимальной биомассы достигли растения, находившиеся при постоянной температуре 23°. Зона оптимума нетто-фотосинтеза элодей находится в интервале 30–35° (рис.5), но в темное время суток при повышенной температуре воды происходят и повышенные потери веществ на интенсивное дыхание, что и отражается в более низком урожае. Для элодей постоянную круглосуточную температуру, близкую к 23°, можно считать оптимальной с энергетической точки зрения, так как при максимальном накоплении биомассы интенсивность вегетативного роста достаточно высока.

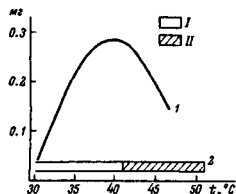


Рис.5. Зависимость нетто-фотосинтеза и движения протоплазмы от температуры.

I — движение есть, II — движения нет; 1 — нетто-фотосинтез, 2 — движение протоплазмы; по оси ординат — потребление C_0 ; по оси абсцисс — температура.

Сравнение прироста биомассы растений, содержащихся при постоянной температуре 16 и 28° и при температуре, колеблющейся между этими значениями, показывает, что даже такая неестественно большая амплитуда более благоприятно сказывается на конечном урожае, чем крайние постоянные значения.

Описанных вариантов выращивания растений в аквариумах с различным термическим режимом пока недостаточно, чтобы более конкретно определять зону температурного оптимума продукции в условиях колеблющихся температур, но ясно, что постоянно повышенная температура воды до 28–30° в водоемах-охладителях должна снижать чистую первичную продукцию погруженных растений, стимулируя в то же время их вегетативный рост. Последнее обстоятельство и объясняет известный факт, что погруженные растения в подогретых водах раньше начинают вегетировать, раньше достигают поверхности воды, раньше зацветают и т.д. Сдвиг фенологических фаз развития растений приводит и к сдвигу сезонного хода накопления биомассы (Бючничо, 1974). При этом в подогретых водах биомасса погруженных растений в период их максимального развития бывает ниже, чем максимум биомассы этих видов при естественном температурном режиме. Уменьшение среднесезонного урожая погруженных растений в подогретых водах зависит, конечно, от длительности периода максимального и постоянного нагрева.

Прибрежные, выступающие над поверхностью воды растения растут обычно на мелководных участках, более подверженных действию температуры воздуха, поэтому они в меньшей степени зависят от сброса подогретых вод или почти не зависят, если большая часть стеблей и листьев непосредственно с водой не контактирует.

Проведенные исследования показали, что для экспериментального изучения действия температуры на фотосинтез водных сосудистых растений можно использовать pH-метод повышенной чувствительности, основной отличительной особенностью которого являются скорость и непрерывность получаемых результатов.

Изменения нетто-фотосинтеза в процессе повышения температуры (влияние с теплоустойчивостью таким образом, что по характеру кривой

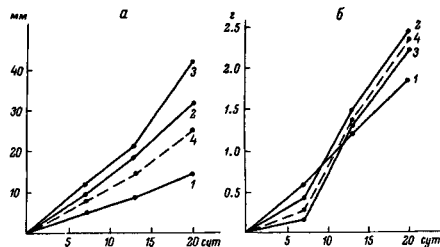


Рис.6. Зависимость вегетативного роста и накопления биомассы *Elodea canadensis* от температурного режима.

1, 2, 3 — постоянные температуры 16, 23 и 28° соответственно, 4 — переменная температура 16–28°; по оси ординат: а — длина, б — сырой вес; по оси абсцисс — время.

вой нетто-фотосинтеза можно определить пороги первичной и общей теплоустойчивости растений.

Пороги первичной теплоустойчивости водных сосудистых растений по температуре значительно выше реальных температур, наблюдаемых в водохранилищах-охладителях. Поэтому непосредственно повреждающее действие сбросных подогретых вод ГРЭС на высшие водные растения маловероятно.

Постоянно повышенная температура воды (до 28–30°) оказывает стимулирующее влияние на процессы вегетативного роста и фотосинтетического усвоения CO_2 , но при этом растения накапливают меньшую биомассу из-за интенсивного ночного дыхания. При длине дня 13–14 ч погруженные растения (*Elodea canadensis*) достигают наивысшей продуктивности фотосинтеза при постоянной температуре около 23°.

Л и т е р а т у р а

- А л е к с а н д р о в В.Д. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975, с.13–102.
Б и о ч и к о А.А. Высшая водная растительность в зоне подогретых вод Конаковской ГРЭС в 1972 г. — В кн.: Влияние тепловых электростанций на гидрологию и биологию водоемов. Борок, 1974, с.3–16.
В и б е р г Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1980, с.58–126.

- К а т а н с к а я В.М. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. Л., 1979, с.250-258.
- М о р д у х а й-Б о л т о в с к о й Ф.П. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с.46-69.
- П и д г а й к о М.Л. Материалы к сравнительной физико-географической характеристике водоемов-охладителей электростанций Украины. - В кн.: Гидрохимия и гидробиология водоемов-охладителей ТЭС СССР. Киев, 1971, с.19-36.
- О д у м Ю. Основы экологии. М., 1975, с.77-85.
- V e r d u i n J. Photosynthesis in naturally reared aquatic communitiens. - *Plant Physiol.*, 1951, vol.26, p.45-48.
- V o l l e n w e i d e r R.A. Methods for measuring production rates. - In: *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. IBP Handbook, 1969, N 12, p. 41-48.
- W e t z e l R.A. Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. - *Mem. Ist. Ital. idrobiol.*, "Dott. M. Marchi", 1965, vol.18, p.249-267.

З.М. Мыльникова

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ИНФУЗОРИЙ В ОБРАСТАНИЯХ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 1979 г.

В настоящее время в литературе накопилось немало сведений об инфузориях, составляющих существенный компонент зоопланктона и зообентоса морских и пресных водоемов. Однако данных о перифитонных инфузориях крайне мало. Следует упомянуть работы (Дуплаков, 1925, 1933; Kralik, 1957-1958; Сладечкова, 1964; Wilbert, 1969; Cairns e.a., 1969, 1973), в которых рассматриваются факторы, влияющие на появление и распределение в обрастаниях прикрепленных простейших. Сведения по перифитонным инфузориям Рыбинского водохранилища в литературе почти отсутствуют. В связи с этим перед нами стояла задача - изучить эту группу организмов в сообществе обрастаний на искусственных субстратах. Исследовался видовой состав инфузорий, их сезонная динамика, особенности развития в зависимости от положения субстрата в воде.

Работы проводились с мая по октябрь 1979 г. на двух прибрежных станциях Рыбинского водохранилища - в закрытом и открытом прибрежье вблизи пос.Борок. В качестве субстрата использовались предметные стекла, укреплявшиеся в специальные рамки в вертикальном и горизонтальном положении на глубине 50 см. Рамки со стеклами устанавливались заново ежемесячно, а стекла, прикрепленные к пенопласту в вертикальном положении, жспонировались непрерывно в течение всего вегетационного периода. Станции находились на глубине 2,5 м. Материал в первые 3-4 дня после постановки опыта собирался ежедневно, а затем через 3-7 дней. Обросшие стекла помещались в банки с профильтрованной водой, доставлялись в лабораторию и сразу же изучались под микроскопом. Определение видового состава инфузорий проводилось в живом состоянии. При обработке стекол, находившихся в воде в горизонтальном положении, изучались их верхняя и нижняя стороны.

Всего собрано и обработано 200 проб, в которых обнаружено 64 вида инфузорий (Ciliophora) и 3 вида саркодовых (Testacea). Распределение по систематическим группам следующее: из класса

Kinetofragminophora найден 31 вид инфузорий, из класса Oligohymenophora - 21, из класса Polyhymenophora - 12 видов. Наиболее разнообразен видовой состав перитрих (Peritrichida) - 15 и сукторий (Suctorida) - 12 видов.

В 1979 г. обнаружено на 9 видов больше (64 вида), чем в 1978 г. (55 видов); это следующие инфузории: *Zoothamnium arbuscula*, *Chilodontopsis caudata*, *Dendrosoma radians*, три вида из рода *Epistylis*, которые пока еще не определены, *Ophrydium versatile*, *Aspidisca lynceus*, *Vaginicola sp.*

За период исследований найдены новые, ранее не отмечавшиеся для Рыбинского водохранилища и для р. Волги виды, это *Cinetochillum margaritaceum*, *Cyclidium glaucoma*, *Chilodontopsis caudata*, *Ch. depressa*, *Gastronauta membranacea*, *Dysteria navicula*.

Заселение субстрата инфузориями начиналось сразу же после погружения стекол в воду. В весенне-летний период через сутки по-являлись 1-2 вида, через 2 суток - 4-8. В дальнейшем, по мере увеличения экспозиции стекол, увеличивалось и число видов инфузорий, достигая максимума на 9-11-е сутки, затем наблюдалось обеднение видового состава. В сентябре-октябре процесс формирования видового состава инфузорий замедлялся. Наибольшее число видов отмечалось только на 22-е сутки. Медленный процесс заселения стекол инфузориями совпадает с низкими температурами в этот период.

В зоне закрытого побережья отмечено максимальное видовое разнообразие (64 вида). В мае-июне здесь наблюдалось наибольшее число видов (27). Развивались весенние формы: *Frontonia acuminata*, *Dileptus anser*, *Carchesium polypinum*. В это время на вертикальных стеклах и верхней стороне горизонтально ориентированных стекол по числу видов преобладали подвижные инфузории по сравнению с прикрепленными формами. В июне-июле число видов инфузорий несколько сократилось (23 вида). На субстратах развивались в большом количестве прикрепленные формы (Peritrichida и Suctorida). Из состава перитрихона исчезли весенние формы. В конце июня появились *Zoothamnium arbuscula*, *Vorticella sp.*, *Ophrydium versatile*, в июле - *Acinetia grandis*, *Dendrosoma radians*, *Vaginicola crystallina*, *Epistylis sp.* В августе состав фауны инфузорий мало изменился по сравнению с июлем. В сентябре-октябре в связи с охлаждением воды видовое разнообразие уменьшилось (13 видов). Вновь, как и весной, был обнаружен *Carchesium polypinum*, а также *Chilodontopsis caudata*, отмеченный только в октябре. Осенью на вертикальных и верхней стороне горизонтально экспонированных стекол наблюдалось доминирование подвижных форм инфузорий над прикрепленными. Следует отметить, что на нижней стороне стекол, находившихся в горизонтальном положении, в течение всего сезона с мая по октябрь по числу видов преобладали прикрепленные формы.

Наблюдения за изменением видового состава инфузорий, населяющих обростания, позволяют выделить некоторые сезонные группировки. Такие виды, как *Vorticella campanula*, *V. convallaria*, *Oxytricha pelionella*, *Chilodonella cucullulus*, *Cinetochillum margaritaceum*, встречались в течение всего периода, с мая по октябрь. Только весной и осенью развивались *Carchesium polypinum*, *Frontonia acuminata*, *Chilodontopsis caudata*. Летом встречались *Vaginicola crystallina*, *Epistylis spp.*, *Ophrydium versatile*, *Zoothamnium arbuscula*.

Численность инфузорий как в открытом, так и в закрытом прибрежье заметно изменялась в сезонном аспекте и в зависимости от положения стекол.

В мае-июне в закрытом прибрежье на стеклах, экспонированных в воде в вертикальном положении, в первые 2-3 недели инфузории развивались слабо, их численность колебалась в пределах 0,008-0,22 млн. экз./м². В конце июня она резко возросла, до 3,77 млн. экз./м² (рис.1). Наиболее многочисленными были *Aspidisca costata*, *Oxytricha pelionella* и *Vorticella campanula*.

В июне-июле по сравнению с предыдущим сроком наблюдений темпы развития инфузорий в обростаниях значительно возрастали и уже на 7-е сутки их численность составляла 0,8 млн. экз./м² за счет развития *Acinetia grandis*. В дальнейшем она продолжала увеличиваться и, хотя отмечались некоторые ее колебания, все же оставалась на довольно высоком уровне (0,8-1,9 млн. экз./м²); доминировала *Vorticella campanula*. Самая высокая за сезон численность инфузорий (17 млн. экз./м²) отмечалась в конце августа-начале сентября. Преобладала в это время *V. campanula*.

В сентябре-октябре инфузорий стало значительно меньше - 0,5 млн. экз./м². Доминировали *Chilodontopsis caudata* и *Vorticella campanula*. На нижней стороне горизонтально экспонированных стекол численность инфузорий была в 1,5-2 раза меньше (рис.2), чем на вертикальных стеклах. Наибольшая их численность отмечалась, так же как и на вертикальных стеклах, в июне (2,4 млн. экз./м²) за счет развития *Heliothrix collini*, и в августе-сентябре (9,4 млн. экз./м²) преобладала *Vorticella campanula*.

На верхней стороне стекол, находившихся в горизонтальном положении, численность инфузорий гораздо меньше, чем на нижней стороне и вертикальных стеклах (рис.3). В течение всего сезона она колебалась от 0,006 до 0,38 млн. экз./м² и лишь в августе-сентябре отмечалось заметное увеличение численности, обусловленное массовым развитием *Vorticella campanula*. Вероятно, на развитие инфузорий отрицательное влияние оказывает осадок, скапливающийся на верхней стороне горизонтальных стекол.

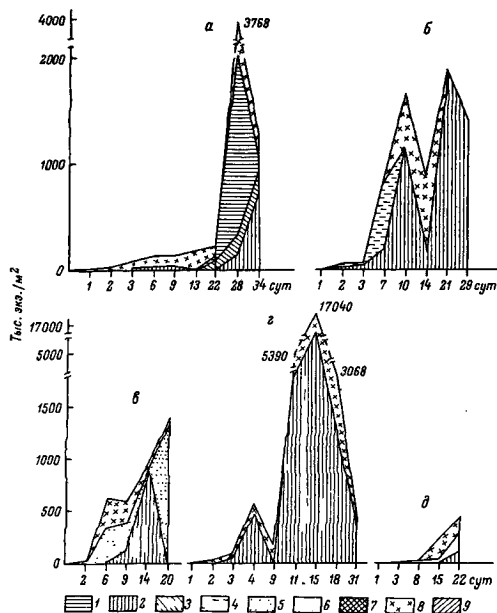


Рис. 1. Численность инфузорий на вертикальных стеклах в закрытом прибрежье.

а - май-июнь, б - июнь-июль, в - июль-август, г - август-сентябрь, д - сентябрь-октябрь; 1 - *Aspidisca costata*, 2 - *Vorticella campanula*, 3 - *Oxytricha pelionella*, 4 - *Acinetopsia grandis*, 5 - *Vorticella convallaria*, 6 - *Chilodonopsis caudata*, 7 - *Acineta* sp., 8 - прочие инфузории, 9 - *Heterophria collini*.

оси ординат - численность инфузорий; по оси абсцисс - экспозиция.

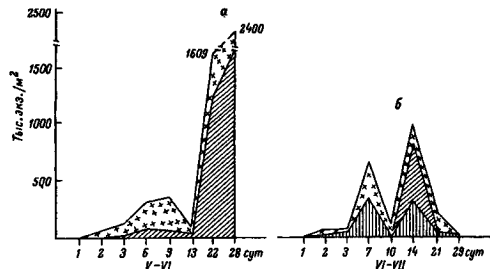


Рис. 2. Численность инфузорий на нижней стороне горизонтально ориентированных стекол в закрытом прибрежье.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

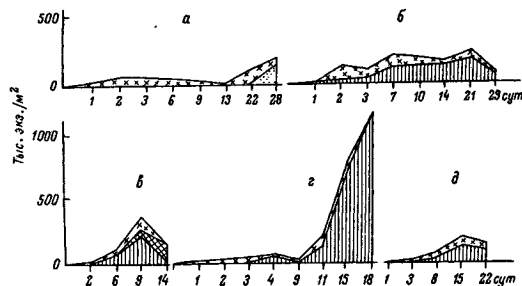


Рис. 3. Численность инфузорий на верхней стороне горизонтально ориентированных стекол в закрытом прибрежье.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

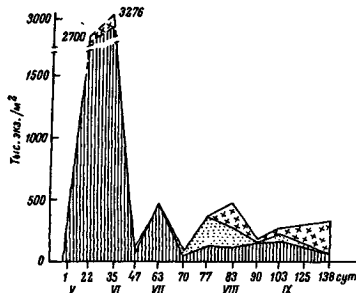


Рис.4. Численность инфузорий на вертикальных стеклах, непрерывно экспонировавшихся в течение всего сезона в закрытом прибрежье. Обозначения те же, что и в рис.1.

На вертикальных стеклах, непрерывно экспонировавшихся в воде в течение сезона, динамика состава и численности инфузорий отличалась от таковой на стеклах, заменявшихся ежемесячно. Максимум (3,27 млн. экз./м²) в развитии инфузорий был отмечен только в июне (рис.4). Массовое развитие в это время получила *Vorticella campanula*. В последующий период колебания численности инфузорий были незначительными — от 0,1 до 0,5 млн. экз./м². Состав инфузорий был примерно таким же, как и на стеклах, заменявшихся ежемесячно.

В открытом прибрежье отмечается постоянное и довольно сильное волнение, прогрев воды весной происходит медленнее, чем в закрытом. Все это несомненно оказывало влияние на развитие перифитонных инфузорий.

Видовой состав их оказался значительно беднее по сравнению с закрытым прибрежьем, обнаружено всего 22 вида, а численность — ниже. На вертикально и горизонтально экспонированных стеклах в течение сезона по числу видов прикрепленные формы преобладали над свободноплавающими.

При ежемесячной замене вертикальных и горизонтальных стекол в открытом прибрежье наблюдались также 2 пика численности, но эсь они отмечались на месяц позже, чем в закрытом. Первый пик (0,7-0,8 млн. экз./м²) наблюдался в июне за счет развития *Vorticella campanula* и *Chilodonella cucullulus*, второй пик (0,9 млн. экз./м²) — в сентябре, он обусловлен массовым раз-

витием *Ch. cucullulus*. На верхней стороне горизонтально экспонированных стекол численность инфузорий была гораздо меньше, чем на других субстратах, она не превышала 0,4 млн. экз./м².

На непрерывно экспонировавшихся в течение сезона стеклах численность инфузорий колебалась от 0,002 млн. экз./м² в июне до 1 млн. экз./м² в августе. Доминировали те же виды, что и на ежемесячно заменявшихся стеклах. Доминировали же виды, что и на ежемесячно заменявшихся стеклах. Доминировали же виды, что и на ежемесячно заменявшихся стеклах. Доминировали же виды, что и на ежемесячно заменявшихся стеклах.

Таким образом, видовой состав инфузорий в открытом прибрежье значительно беднее, а численность гораздо меньше, чем в закрытом. Состав доминирующих форм в этих зонах примерно одинаков.

Наибольшая численность отмечалась на вертикальных стеклах в течение всего сезона, наименьшая — на верхней стороне горизонтально ориентированных стекол.

В открытом и закрытом прибрежье динамика развития инфузорий на стеклах, заменявшихся ежемесячно, была сходной; в обеих зонах наблюдались 2 пика численности — весенне-летний и осенний. Однако в открытом прибрежье они наступали на месяц позже, чем в закрытом. Для непрерывно экспонировавшихся стекол характерен 1 пик численности. Максимум численности обусловлен развитием 2-3 доминирующих видов.

Л и т е р а т у р а

- Дуплаков С.Н. Исследование процесса обростания в Глубоком озере. — Тр. Гидробиол. ст. на Глубоком оз., 1925, т.8, вып. 2-3, с.20-35.
- Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1933, т.16, с.5-160.
- Сладечкова А. Факторы, действующие на появление и распределение прикрепленных простейших в водохранилищах. — Sb. Vysoké školy chemtechol. Praze, technol. vody, 1964 (1965), sv.8, № 1, s. 483-490.
- Cairns J., Dahlberg M.-L., Dickson K., Smith N., Waller W.T. The relationship of fresh-water protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model. — Amer. Naturalist, 1969, vol.103, N 933, p.439-454.
- Cairns J., Vonguc W.H., Bostin H. The relationship between number of protozoan species and duration of habitat immersion. — Rev. biol., 1973, vol. 9, N 1-4, p. 35-42.

- K r a l i k Ute, Untersuchungen über den Bewuchs von peritrichen Ciliaten in einigen Fließgewässern bei Leipzig. - Wiss. Z. Karl-Marx-Univ. Leipzig, Math.-naturwiss. R., 1957-1958, Bd 7, N 2-3, S.309-328.
- W i l b e r t N., Ökologische Untersuchungen der Aufwuchs- und Planktonciliaten eines eutrophen Weihers. - Arch.Hydrobiol., 1969, Bd 35, N 4, S.411-518.

И.А. С к а л ь с к а я

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СУКЦЕССИЯ ЗООПЕРИФИТОНА В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Первые сведения о фауне обростаний в Рыбинском водохранилище содержатся в работах Ф.Д.Мордухай-Болтовского (1855) и Н.Ю. Соколовой (1939). Основное внимание в них уделялось фауне обростаний затопленных лесов как дополнительному источнику питания бентосоядных рыб. Отмечалось довольно большое разнообразие форм, входящих в зооценоз обростаний. Позднее в работах В.П. Луферова (1962а, 1962б, 1963, 1965а, 1965б, 1966) эпифауна мертвых лесов исследовалась более подробно. С помощью искусственных субстратов изучались сезонные изменения состава эпифауны, интенсивность процессов обростания. Экспериментальные наблюдения проводились автором в 1960-1961 гг. всего на одной станции в закрытом прибрежье, а в 1961-1962 гг. - в открытом прибрежье.

Цель наших исследований, проведенных спустя 17 лет, заключалась в изучении структуры, внешних и внутренних связей в сообществе обростателей на искусственных субстратах. Исследовались закономерности сукцессии перифитонных сообществ на качественно различных субстратах в разных зонах прибрежья Рыбинского водохранилища.

М е т о д и к а

В 1977 г. исследования проводились на 2 станциях закрытого и открытого прибрежья вблизи пос. Борок, а в 1978 г. - на 3 станциях. Все они располагались на 2,5-метровой глубине, примерно в 50-150 м от берега и различались характером грунта, степенью разветвления макрофитов, интенсивностью ветровых перемещений воды, температурным и гидрохимическим режимами. Эта группа факторов в основном и определяла внешние связи в зооценозе обростаний и оказывала сильное влияние на весь ход сукцессии сообщества.

Станция 1, расположенная в закрытом прибрежье, характеризовалась заросшим дном, летом у берегов сильно развивались макрофиты — ряссы, стрелолист, куртины камыша озерного и другие растения. На станции 3 дно песчаное, слабо заросшее, макрофитов мало. Фауна обрестаний формировалась здесь не только за счет местных перифитонных форм, содержащихся в толще воды, но и за счет форм, поступающих сюда вместе с биостоком с верховьев р. Шумовки. В закрытом прибрежье ветровое волнение незначительное. На станции 2 в открытом прибрежье дно песчаное, заросли макрофитов отсутствовали. На этой станции, с трех сторон открытой ветрам, часто отмечалось довольно сильное волнение, иногда штормы.

В качестве субстратов использовались деревянные брусья размером 4 x 7,5 x 300 см и предметные стекла. В 1977 г. в середине мая на станциях 1 и 2 было забито в грунт по 25 деревянных брусьев. Через каждую неделю с конца мая по октябрь извлекали по одному брусу, распиливали его на отдельные части и собирали с них фауну на глубинах, соответствующих 0,5 и 1,5 м от поверхности воды.

С помощью предметных стекол мы получали данные о зооценозах, сформированных на них в течение каждого месяца, а также в течение всего вегетационного периода. Для этого стекла закрепляли в специальных деревянных рамках и в пенопласт. Рамки со стеклами, укрепленными в них в вертикальном и горизонтальном положениях (по 8 рамок на каждую станцию), заменялись ежемесячно, а пенопластовые установки с вертикально укрепленными в них стеклами (по 200 стекол на каждую станцию) находились в воде весь сезон. Рамки и пенопластовые установки со стеклами укреплялись на 0,5-метровой глубине от поверхности воды с таким расчетом, чтобы они постоянно находились на этой глубине независимо от колебаний уровня воды во всем водохранилище. При отборе проб с пенопластовых установок поплавок осторожно поднимали к поверхности воды, снимали с них по 4 стекла и снова опускали на прежнюю глубину. Извлеченные стекла и деревянные чурки в сосудах с водой перевозили в лабораторию. Животных снимали с обросших поверхностей кисточкой, а затем пинцетом. Осадок концентрировали и всю пробу фиксировали 4%-ным формалином или 70%-ным спиртом. Одновременно для каждой пробы использовали 2-4, а иногда 7-8 стекол.

Численность и биомасса зооперифитонных животных рассчитаны на 1 м². Учитывалась макро- и мейофауна. Всего собрано и обработано 620 количественных проб.

Для оценки видового разнообразия сообществ, формировавшихся на непрерывно экспонированных субстратах, были произведены расчеты индекса видового разнообразия Шеннона (H') по формуле

$$H' = - \left(\frac{n_i}{N} \right) \log_2 \left(\frac{n_i}{N} \right),$$

где n_i — оценка „значительности“ для каждого вида, N — общая оценка „значительности“.

Величина индекса получалась в „битах на особь“. Индекс видового разнообразия рассчитан по численности и биомассе обрестелей. Явное преимущество этого индекса заключается в том, что он не зависит от количества взятых проб.

Видовое разнообразие сообществ обрестелей

Видовое разнообразие сообществ можно рассматривать с разных точек зрения. Во-первых, как список видов, обнаруженных на исследуемом участке водоема; при этом оно будет тем больше, чем больше число видов. Во-вторых, при изучения разнообразия сообществ можно учитывать также относительную численность и биомассу гидробионтов.

На протяжении 1977-1978 гг. в составе зооперифитона были обнаружены следующие формы.

Организмы	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
<i>Spongia</i>		
<i>Ephydatia fluviatilis</i>	+	-
<i>Hydroidea</i>		
<i>Hydra vulgaris</i> (Pallas)	+	-
<i>H. oligactis</i> (Pallas)	+	+
<i>Nematoda</i>		
<i>Monchystera vulgaris</i> (De Man)	+	-
<i>Tobrilus helveticus</i> (Hofmänner)	+	-
<i>Oligochaeta</i>		
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruith.)	+	+
<i>Ch. sp.</i>	+	+
<i>Nais barbata</i> Müll	+	+
<i>N. variabilis</i> Piguët	+	-
<i>N. communis</i> Piguët	+	-
<i>N. pseudobtusa</i> Piguët	+	+
<i>Ripistes parvita</i> O. Schm.	+	+
<i>Stylaria lacustris</i> L.	+	+
<i>Ophidonais serpentina</i> (Müll)	+	-
<i>Hirudinea</i>		
<i>Pisicola geometra</i> (L.)	+	+
<i>Crustacea</i>		
<i>Sida crystallina</i> (Müll.)	+	+
<i>Ephemeroptera</i>		
<i>Caenis horaria</i> (L.)	+	-

Организмы	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
Trichoptera		
<i>Agraylea multipunctata</i> Curt.	+	-
<i>Oxyetira costalis</i> Curt.	+	-
<i>Oecetis furva</i> Ramb.	-	+
<i>Ortotrichia tensilis</i> Kolbe	+	-
<i>Mystacides longicornis</i> L.	-	+
Chironomidae		
<i>Tanytarsus holochlorus</i> Edw.	+	-
<i>T. sp.</i>	+	-
<i>Cladotanytarsus sp.</i>	+	-
<i>Paratanytarsus guntuplex</i> Kieff.	+	+
<i>P. sp.</i>	+	+
<i>Glyptotendipes glaucus</i> Mg.	+	+
<i>G. viridis</i> Macg.	+	-
<i>G. manciunianus</i> Edw.	+	-
<i>G. varipes</i> Goetgh.	+	-
<i>Limnochironomus nervosus</i> (Staeg.)	+	+
<i>Polypedium gr. convictum</i> (Walk.)	+	-
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	+	+
<i>Tendipedini gen. macrophthalma</i> Tsher.	+	-
<i>Pentapedilum exsectum</i> Kieff.	-	+
<i>Micropsectra sp.</i>	-	+
<i>Cricotopus gr. silvestris</i> (F.)	+	+
<i>C. latidentatus</i> Tsch.	+	+
<i>C. algarum</i> Kieff.	+	+
<i>Orthocladus consobrinus</i> (Holmg.)	+	+
<i>O. gr. saxicola</i> Kieff.	-	+
<i>O. sp.</i>	+	+
<i>Parakiefferiella bathophila</i> (K.)	+	+
<i>Microcricotopus bicolor</i> (Zett.)	+	+
<i>Parachironomus arcuatus</i> Goetgh.	+	+
<i>P. biannulatus</i> Staeg.	+	-
<i>Psectrocladius gr. psilopterus</i> Kieff.	+	+
<i>P. dilatatus</i> Wulp.	+	-
<i>Corynoneura scutellata</i> Winn.	+	+
<i>Ablesmyia monilis</i> L.	+	+
<i>Procladius sp.</i>	+	-
Diptera		
<i>Bezzia sp.</i>	+	-
Mollusca		
<i>Limnea auricularia</i> (L.)	+	-
<i>L. lagotis</i> (Schrank)	+	-
<i>Valvata sp. (juv.)</i>	+	-

Организмы	Закрытое прибрежье	Открытое прибрежье
<i>Viviparus contectus</i> (Millet.)	-	+
<i>Dreissena polymorpha</i> Pall.	+	+
Bryozoa		
<i>Plumatella fungosa</i> (Pall.)	+	-
<i>P. emarginata</i> Allm.	+	-
<i>Cristatella mucedo</i> Cuvier	+	-
<i>Bryozoa (sp.)</i>	+	-

П р и м е ч а н и е. Знак "+" - организмы встречались, знак "-" - организмы отсутствовали.

На древесных субстратах в летнее время в большом количестве обнаруживались кладки водных животных - хирономид, моллюсков, клещей и других беспозвоночных.

Видовой состав фауны обростаний в зоне закрытого и открытого побережья неодинаков. В первом случае было встречено 54 формы, во втором - только 33. В зоне открытого побережья отсутствовали губки, мшанки, нематоды, некоторые формы личинок хирономид и моллюсков. Но и в закрытом побережье все перечисленные формы, за исключением мшанок, встречались редко и не играли заметной роли в обростаниях.

В зоне закрытого побережья на ст.1 мшанки поселялись и на стеклах, и на древесных субстратах. Особенно часто встречались крупные колонии мшанок на древесных субстратах, от поверхности воды до дна.

Внутри крупных колоний *Plumatella fungosa* обнаруживались личинки хирономид *Glyptotendipes varipes*, которые, согласно данным А.И.Шиловой и Т.Н.Куражковской (1968), вне колоний не встречаются.

Среди обростателей доминировали личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Cricotopus gr. silvestris*, наядиды - *Nais barbata*, *Stylaria lacustris*, из моллюсков - *Dreissena polymorpha*.

В списке видов, данном В.П. Луферовым (1962б), в эпифауне затопленных лесов было найдено почти вдвое больше беспозвоночных. Однако из этого не следует, что произошло сокращение числа видов, входящих в сообщество обростателей. Дело в том, что эпифауна затопленных лесов изучалась В.П. Луферовым по всему водохранилищу, и, кроме того, в опубликованном им списке имеются формы типично бентосные, которые не являются обростателями. Так, например, случайными формами оказались олигохеты - *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, моллюски - *Sphaerium solidum*, *S. scaldianum*, 5 видов жуков, водяной ос-

лик и другие беспозвоночные. По данным В.П. Луферова (1965а, 1965б), наряду с личинками хирономид *Glyptotendipes glaucus*, *Endochironomus albipennis*, *Cricotopus gr. silvestris*, *Limnochironomus nervosus* осенью в обрестаниях многочисленны были пиявки, главным образом *Helobdella stagnalis*. Вообще в эпифауне затопленных лесов автор приводит 7 видов пиявок.

По нашим данным, личинки *Limnochironomus nervosus* в состав доминирующих форм не входили, встречались они в небольшом количестве и непостоянно. За исключением паразитической пиявки *Pisicicola geometra*, случайной попадавшей в обрестания, других видов пиявок нами не обнаружено. В бентосе водохранилища в последнее время также отмечалось сокращение, а на отдельных биотопах и полное отсутствие пиявок (Рыбнское водохранилище, 1972). Встреченные нами губки — *Ephydatia fluviatilis*, мшанки — *Plumatella fungosa*, личинки ручейников — *Mystacides longicornis*, *Oxyethira costalis*, *Orthotrichia tetensis*, личинки хирономид — *Glyptotendipes viridis*, *G. varipes*, *G. mancunianus* и другие в 60-х годах в обрестаниях не отмечались. Дрейссена — один из главных компонентов и бентоса, и обрестания. В Рыбнском водохранилище она впервые была обнаружена в 1954 г. (Поддубная, 1968). В начале 60-х годов в обрестаниях новых субстратов дрейссена появлялась в августе. В настоящее время дрейссена освоила все биотопы водохранилища. В обрестаниях новых субстратов она поселяется начиная с июня-июля и до конца августа.

Формирование сообществ обрестателей на различных субстратах

1977 г.

Наиболее интенсивно процессы обрестания как в зоне закрытого, так и в зоне открытого побережья происходили в июне-августе при максимальном прогреве водоема до 22-24° (рис.1). Рассмотрим более подробно динамику обрестаний искусственных субстратов в разных зонах побережья.

Зона закрытого побережья, станция 1. Предметные стекла. В мае водоем был еще недостаточно прогрет. В середине месяца хотя и отмечалось кратковременное повышение температуры воды до 20°, но к концу мая она понизилась до 12.5°. Фауна в этот период состояла почти исключительно из личинок хирономид, а ее численность и биомасса на стеклах, находившихся в вертикальном положении в течение 2 недель, составили соответственно 12000 экз./м² и 10.7 г/м² (рис.2). По численности доминировали личинки *Cricotopus gr. silvestris*, составлявшие 68% от общей численности, а по биомассе — крупные, но немногочисленные личинки *Glyptotendipes glaucus*.

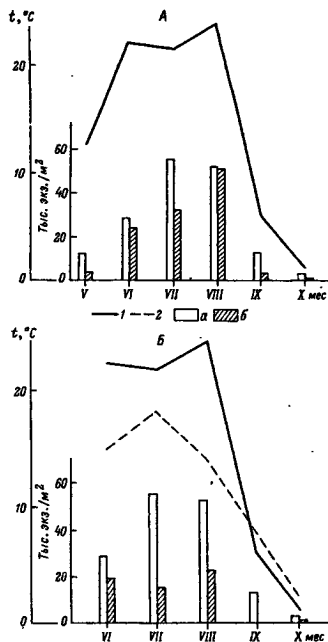


Рис.1. Температура воды (1, 2) и численность (а, б) обрестателей при ежемесячной 2-недельной экспозиции стекол в горизонтальном положении.

А — 1977 г.; а — ст.1, закрытое побережье; б — ст.2, открытое побережье. Б — ст.1; 1, а — 1977 г.; 2, б — 1978 г. По оси ординат: слева направо — температура и численность; по оси абсцисс — время.

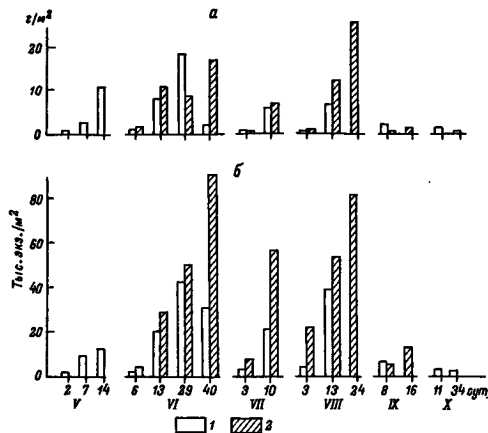


Рис.2. Биомасса (а) и численность (б) обростателей на стеклах, заменявшихся ежемесячно на ст.1.

1 - вертикальное, 2 - горизонтальное положение стекол; по оси ординат - биомасса, численность, по оси абсцисс - длительность экспозиции.

численные личинки *Glyptotendipes glaucus* (70% от общей биомассы).

В июне при прогреве водоема с 14 до 22,5° видовой состав фауны стал разнообразнее. На субстратах появились наидиды, а во второй половине месяца и дрейссены. Численность и биомасса обростателей к концу месяца достигли на вертикально ориентированных стеклах 42 700 экз./м² и 18,2 г/м², на горизонтальных соответственно - 49 800 экз./м² и 8,4 г/м². В первом случае преобладали более крупные личинки хирономид, давшие высокую биомассу. В большинстве же случаев фауна на горизонтальных стеклах оказывалась более обильной, чем на вертикальных. Особенно заметны были отличия в заселении дрейсенной стеклом, находившихся в воде в вертикальном и горизонтальном положениях. Например, в конце июня на вертикальных стеклах ее численность составляла 130 экз./м²,

а на горизонтальных - 10100 экз./м². Это объясняется прежде всего тем, что молодым оседающим личинкам дрейссены трудно удерживаться на вертикальных поверхностях с помощью ног. Биссусные нити, которыми они прочно прикрепляются к субстрату, моллюски выделяют, видимо, только после того, как будет найден подходящий субстрат, а условия окружающей среды будут соответствовать их требованиям. Для наидид ориентация субстратов в пространстве оказалась не так важна. Они хорошо удерживались на любых поверхностях с помощью щетинок, некоторые из них (*Ripistes parasilis*) жили в специальных трубках или занимали покинутые хирономидами домики.

В июле температура воды колебалась от 20 до 21,6°. Темпы обростаний возрастали. На горизонтальных стеклах уже при 10-суточной экспозиции численность и биомасса обростателей оказались равными 46 800 экз./м² и 6,5 г/м². На вертикальных стеклах эти показатели были почти в 2 раза ниже. Доминировали личинки хирономид, на долю которых приходилось до 84% общей численности и до 98% общей биомассы. Среди них преобладали *Endochironomus albipennis* и вышедшие из кладок личинки хирономид I возраста. Личинки *Cricotopus gr. silvestris* были немногочисленными.

В начале августа была зарегистрирована максимальная за сезон температура воды 24,2°, к середине месяца она понизилась до 17,8°, а к концу - до 15,8°. В течение месяца численность и биомасса фауны непрерывно возрастали и к концу августа показатели обилия фауны на стеклах, находившихся в горизонтальном положении, оказались равными соответственно 81 100 экз./м² и 22,2 г/м²; из них 70-82% общей численности и 88% биомассы составляли личинки хирономид. Произошла смена доминирующих форм личинок хирономид, среди которых стали преобладать *Glyptotendipes glaucus* и личинки I возраста. Поселялась на субстратах и дрейссена.

В сентябре в результате похолодания температура воды к концу месяца упала до 5,2°. Интенсивность процессов обростаний понизилась. Прекратила заселение новых субстратов дрейссена. Основными представителями фауны оставались личинки хирономид. При 16-суточной экспозиции численность фауны на горизонтальных стеклах составляла 11 400 экз./м², биомасса - 1,3 г/м². На долю личинок хирономид приходилось 91% общей численности и 84% общей биомассы. Среди них доминировали *Endochironomus albipennis* и *Cricotopus gr. silvestris*.

В начале октября температура воды понизилась до 1,2° и заселение новых субстратов животными практически прекратилось. В конце месяца на стеклах встречались лишь единичные экземпляры личинок хирономид.

Формирование сообществ обростателей на непрерывно экспонированных субстратах происходило иначе, чем на субстратах, сменявшихся каждый месяц. Если на последних они формировались только за счет перифитонных форм, содержащихся в толще воды на данном промежутке времени, то при непрерывной экспозиции изменения

в сообществах определялись состоянием поверхности субстратов и предыдущим уровнем развития данного сообщества.

Установки с вертикально укрепленными стеклами были погружены в водоем 25 мая. В течение последующих 2 мес происходило непрерывное увеличение численности беспозвоночных до $69\,900 \text{ экз./м}^2$, биомасса колебалась незначительно и не превышала 5 г/м^2 (рис.3). В этот период основную часть фауны составляли личинки хирономид. К середине августа численность обростателей снижалась, главным образом вследствие вылета имаго хирономид, а затем с поселением новых поколений возрастала. С появлением дрейссены относительная роль личинок хирономид в обростаниях снижалась. Начиная с середины августа дрейссена по биомассе становилась безраздельным доминантом (86% общей биомассы). В сформированном за сезон сообществе, длительность существования которого была равна 161 суткам, численность гидробионтов составила $68\,800 \text{ экз./м}^2$, биомасса — 287.3 г/м^2 , причем на долю дрейссены приходилось 42% общей численности и 95% биомассы.

Смена доминирующих форм личинок хирономид в данном сообществе происходила в общих чертах так же, как и при ежемесячной смене субстратов. В июне преобладали личинки *Cricotopus gr. silvestris* и *Endochironomus albipennis*, в июле — *Endochironomus albipennis* (рис.4). С конца июля по август включительно доминировали личинки *Glyptotendipes glaucus* и личинки I возраста. В сообществе, сформированном за весь вегетационный период, в ноябре наряду с личинками *G. glaucus* в большом количестве встречались *Cricotopus gr. silvestris*.

Среди доминировавших форм личинок хирономид *Cricotopus gr. silvestris* являются и обростателями и фитодилами. Наибольшая их численность отмечалась в мае-июне и осенью. По-видимому, весной и в начале лета, когда макрофиты были еще слабо развиты, личинки поселялись на различных предметах, находившихся в толще воды. С развитием макрофитов личинки преимущественно жили в их зарослях, а осенью часть личинок вместе с отмирающими растениями оставалась на дне, а часть — мигрировала на новые субстраты.

Личинки *Glyptotendipes glaucus* ведут жизнь тиличных минеров (Калутина, 1959а). Они минируют и свежие части макрофитов, и отмершие растения, и мягкие слои разлагающейся в воде древесины. Личинки-минеры используют свои мины в основном лишь как убежище, питаются же они фильтратционным способом или обскребывают поверхность субстрата вблизи выхода из мины. При отсутствии подходящего для минирования субстрата они строят паутиный домик того же типа, что и личинки *Endochironomus albipennis*.

Личинки *Endochironomus albipennis*, по наблюдениям Н.С.Калутиной (1959а), строят домики-трубки на поверхности различных погруженных предметов, а также на отмерших и живых макрофитах. Зимуют личинки в капсулах. Личинки не обноруживают силь-

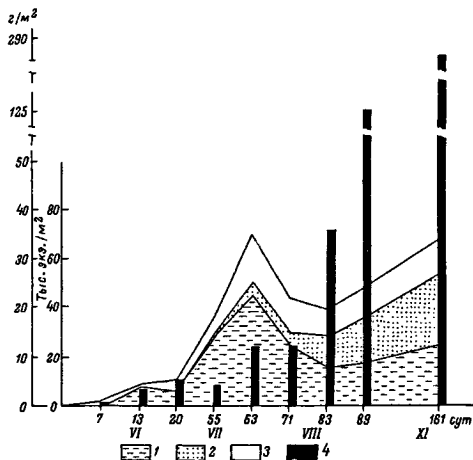


Рис.3. Биомасса и численность обростателей на стеклах, непрерывно экспонировавшихся в воде на ст.1.

1 — личинки хирономид, 2 — дрейссены, 3 — наидиды + прочие, 4 — общая биомасса; по оси ординат слева направо — биомасса, численность, по оси абсцисс — длительность экспозиции.

ной привязанности к какому-либо месту и в течение жизни нередко меняют места обитания, что объясняется их своеобразной реакцией на внешнее раздражение. Они покидают домики при малейшей тревоге и отыскивают более благоприятные места. Эти личинки особенно многочисленны в июле (рис.4). С появлением личинок *Glyptotendipes glaucus* численность личинок *Endochironomus albipennis* резко снижалась, в дальнейшем они уже не входили в число доминирующих форм. На обилие в обростаниях во второй половине лета личинок *Glyptotendipes glaucus* указывал В.П. Луперов (1962б, 1963).

После зимовки личинки, видимо, еще долго оставались в минах и до появления в толще воды личинок I возраста их расселение по

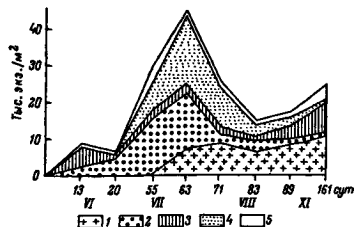


Рис.4. Численность личинок хирономид на стеклах, непрерывно экспонировавшихся в воде на ст.1.

1 - *Glyptotendipes glaucus*, 2 - *Endochironomus albipennis*, 3 - *Cricotopus gr. silvestris*, 4 - личинки I возраста, 5 - прочие; по оси ординат - численность, по оси абсцисс - длительность экспозиции.

водоему шло очень медленно. После первого вылета имаго и появления личинок I возраста начиналось освоение ими новых биотопов. Планктонный образ жизни личинок хирономид I стадии, в том числе и *Glyptotendipes glaucus*, хорошо известен (Мордухай-Болтовской, Шалова, 1955). В сентябре личинки *Glyptotendipes glaucus* в обростаниях новых субстратов, заменявшихся ежемесячно, встречались уже в небольшом количестве, т.е. практически прекращали расселение по водоему. Однако на субстратах, экспонировавшихся весь сезон в воде, личинки *Glyptotendipes glaucus*, осевшие на субстраты еще в августе, оставались на них в большом количестве и осенью, в то время как численность личинок *Endochironomus albipennis* оказалась невысокой, хотя они еще продолжали заселение новых субстратов. Возможно, что между этими видами существует конкуренция за место прикрепления, и поскольку личинки *Endochironomus albipennis* более подвижны и менее связаны с субстратом, чем личинки *Glyptotendipes glaucus*, то первые оказывались вытесненными.

Деревянные субстраты. Видовой состав обростателей на деревянных субстратах и предметных стеклах сходен, но интенсивность процессов обростания на этих качественно различных поверхностях неодинакова. Дерево - природный субстрат, подверженный гниению и разложению в воде. Деревянные субстраты заселяли многочисленные личинки хирономид, которые не только обростали, но и микрировали древесину. Шероховатая поверхность деревянных брусков в значительной степени облегчала животным возможность удерживаться на них.

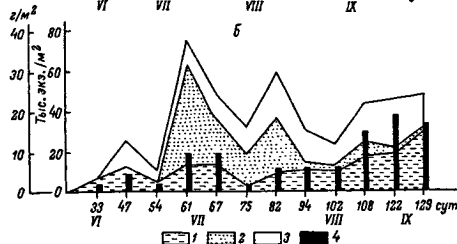
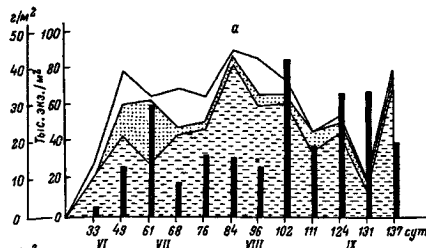


Рис.5. Средняя по двум горизонтам биомасса и численность обростателей на деревянных субстратах на ст.1 (а) и на ст.2 (б) в 1971 г. Обозначения осей те же, что и на рис.3.

В течение всего периода наблюдений на непрерывно экспонировавшихся деревянных субстратах подавляющую часть обростаний составляли личинки хирономид (рис.5). Численность и биомасса обростателей на протяжении всего периода наблюдений испытывали спады и подъемы, связанные в основном с биологическими циклами хирономид. Преобладали личинки *Glyptotendipes glaucus* и *Cricotopus gr. silvestris*. Численность личинок *Endochironomus albipennis* была очень низкой, и они не входили в состав доминирующих форм.

На деревянных субстратах, представлявших собой большое многообразие биотопов по вертикали, дрейссена поселялась в июне-августе преимущественно на глубинах ниже 0,5 м. В период освоения новых субстратов численность молоди дрейссены на глубине 1,5 м составляла 32 300 экз./м². Осенью моллюски скапливались в самых

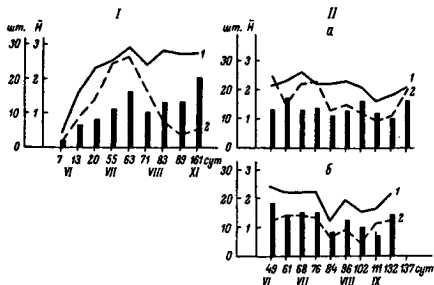


Рис.6. Индекс видового разнообразия Шеннона (H) и число видов в сообществе обитателей на предметных стеклах (I) и древесных субстратах (II) на глубинах 0,5 м (а) и 1,5 м (б) на ст.1 в 1977 г.

1 - \bar{H} по численности, биты на особь; 2 - \bar{H} по биомассе, биты на грамм; столбики - число видов; по оси ординат слева направо - число видов, индекс Шеннона, по оси абсцисс - длительность экспозиции.

нижних горизонтах непосредственно у дна. В сформированном за вегетационный период сообществе на 1,5-метровом горизонте численность дрейссены была всего 4600 экз./м². Доминировали личинки хирономид, составлявшие 73,5% общей численности и 56,4% общей биомассы.

Показатель видового разнообразия по численности и биомассе обитателей, так же как и число видов в сообществе, формировавшемся весь сезон на предметных стеклах, на протяжении июня-июля непрерывно увеличивались (рис.6). Затем в сообществе чрезвычайно сильно возрастала роль дрейссены, которая в конце сезона по биомассе становилась безраздельным доминантом. В данном случае наиболее значительные изменения в сообществе происходили в первую половину лета, затем отмечалось его более или менее стабильное состояние.

На древесных субстратах формирование сообщества происходило иначе. Сборы материала были начаты сравнительно поздно, спустя 1-1,5 мес от начала опыта. К этому времени видовое разнообразие зооценоза по численности и биомассе достигло больших величин на обоих горизонтах (рис.6). В последующий период эти показатели колебались, т.е. сообщество находилось в стадии формирования.

Зона открытого прибрежья, станция 2. В 1977 г. температурный режим был сходен с таковым закрытого прибрежья (ст.1). Однако из-за большого объема воды и больших глубин прогрев и охлаждение водных масс происходили медленнее, чем в закрытом прибрежье. В результате в середине мая температура воды на ст.2 (15,5°) была ниже, чем на ст.1, а в начале октября - на 2,2° выше. В остальное время температура на этих станциях отличалась не более чем на 1°.

Предметные стекла. Фауна обитателей на предметных стеклах, располагавшихся в вертикальном и горизонтальном положениях, была беднее. В первую очередь это связано с тем, что в открытом прибрежье отсутствовали макрофиты - один из основных источников перифитонных форм, и, кроме того, сильное волнение на этом участке мешало заселению субстратов гидробионтами.

В мае на горизонтальных стеклах поселились только личинки хирономид, в основном *Cricotopus gr. silvestris*, на вертикальных, кроме них, встречались рачки *Sida crystallina*. В конце мая численность и биомасса фауны оказались равными соответственно 3700 экз./м² и 2,5 г/м². В июне процессы заселения усилились. К концу месяца численность и биомасса гидробионтов составили соответственно 21800 экз./м² и 8,2 г/м². В первые 2 недели в обитателях по численности преобладали личинки хирономид, а в дальнейшем - наидиды и осыщая молодь дрейссены. Однако по биомассе доминировали личинки хирономид *Endochironomus albipennis* и *Orthocladus consobrinus* (80-90% общей биомассы). Последний вид в закрытом прибрежье был малочислен.

В июле состав обитателей не изменился. Численность фауны на горизонтальных стеклах составляла 40100 экз./м², биомасса - 9 г/м². В августе численность личинок хирономид была меньше, но дрейссены отмечалось гораздо больше, чем в закрытом прибрежье. В сентябре-октябре процессы обитания происходили медленно. При экспозиции более 1 месяца численность фауны была равна всего лишь 2500-3200 экз./м², биомасса - 0,4-1,0 г/м². В отличие от зоны закрытого прибрежья личинки *Glyptotendipes glaucus* в число доминирующих форм в обитателях на предметных стеклах не входили.

Древесные субстраты. На древесных субстратах процессы обитания, так же как и на стеклах, протекали слабее, чем в зоне закрытого прибрежья (рис.5). Общая численность фауны на протяжении периода исследований довольно сильно колебалась, особенно во время поселения на субстратах молодь дрейссены. Как и в зоне закрытого прибрежья, наибольшая численность дрейссены отмечалась только в период заселения ими новых субстратов, осенью моллюски мигрировали в придонные слои.

Среди личинок хирономид в первую половину лета доминировали *Endochironomus albipennis*, в последующий период - *Glyptotendipes glaucus*.

Как и в закрытом прибрежье, в формировавшихся сообществах индекс видового разнообразия Шеннона (H) по численности и биомассе

се испытывал значительные колебания, свидетельствовавшие о постоянных перестройках в сообществе и отсутствии стабильности в нем.

1978 г.

Вегетационный период 1978 г. в отличие от 1977 г. характеризовался частыми дождями, высоким уровнем воды и сравнительно низкими температурами, что несомненно отразилось на жизни водоема. Высокий уровень привел к более разреженной концентрации перифитонных форм в толще воды и вымыванию организмов с мест их зимовки. Вследствие неблагоприятных погодных условий для размножения хирономид на всех участках прибрежной зоны значительно снизилась роль их личинок в обростаниях. В 1978 г. в качестве субстратов для обростаний использовались только предметные стекла.

Зона закрытого побережья, стации 1 и 3. На ст.1 в течение всего вегетационного периода температура воды была ниже, чем в 1977 г.

	Температура воды, °C	
	1977 г.	1978 г.
Май	12,5-20,0	10,0-16,0
Июнь	14,0-22,5	12,5-18,1
Июль	20,0-21,6	18,0-19,5
Август	14,0-24,2	14,2-21,0
Сентябрь	5,2-17,0	-
Октябрь	1,2	2,3

Высокий уровень воды в течение всего сезона и сравнительно низкая температура привели к тому, что макрофиты появились позже, а площади их зарослей были меньше, чем в 1977 г. Это сказалось и на численности обростателей, которая при ежемесячной 2-недельной экспозиции стекол оказалась значительно ниже, чем в 1977 г. (рис.1).

Предметные стекла, заменявшиеся ежемесячно. При слабом прогреве водоема в мае интенсивность заселения вертикальных стекол была слабой, встречались только единичные экземпляры личинок хирономид и наидид.

На протяжении июня процессы обростания усилились, и к концу месяца численность гидробионтов достигла 33 700 экз./м², биомасса - 2,9 г/м²; при этом 88% численности и 60% биомассы составляли наидиды *Nais barbata* и *Stylaria lacustris*. Из личинок хирономид встречались в основном *Cricotopus gr. silvestris*.

В июле численность фауны оставалась невысокой - 11 400 экз./м², а биомасса повысилась до 6,9 г/м². Сменился состав доминирую-

щих форм, по численности преобладали личинки хирономид *Cricotopus gr. silvestris*, по биомассе - *Glyptotendipes glaucus*. Наидид в обростаниях было сравнительно мало.

В августе количество животных было невелико. В обростаниях по численности и биомассе доминировали личинки хирономид - *Eudochironomus albipennis*. В конце месяца численность фауны составила 7600 экз./м², а биомасса - 8,6 г/м². Следует отметить, что на вертикальных стеклах, заменявшихся ежемесячно, встречались только единичные экземпляры осевшей молодки дрейсены.

На горизонтальных стеклах в мае-июне характер заселения субстратов, состав фауны и ее численность были близки к тому, что наблюдалось на стеклах, экспонировавшихся в вертикальном положении, и лишь в июле и августе состав обростателей был значительно богаче.

Предметные стекла, непрерывно экспонировавшиеся в воде. На протяжении июня-июля по численности в обростаниях преобладали наидиды, в основном, *Nais barbata*, и личинки хирономид (рис.7). С середины августа численность наидид упала, а личинок хирономид выросла, среди последних преобладали *Cricotopus gr. silvestris* и *Glyptotendipes glaucus*. Численность и биомасса гидробионтов в течение всего периода наблюдений испытывали значительные колебания. В конце октября при экспозиции в течение 189 суток численность фауны составила 10 800 экз./м², а биомасса - 20,9 г/м², т.е. оказалась соответственно в 6 и 10 раз меньше, чем при такой же экспозиции в 1977 г. В сообществе по численности преобладали личинки хирономид - *Cricotopus gr. silvestris*, по биомассе - крупные, но немногочисленные особи дрейсены.

В 1978 г. формирование сообщества обростателей на стеклах существенно отличалось от хода сукцессии данного сообщества в 1977 г. В 1978 г. снизилась роль дрейсены как одного из главных компонентов, дающих высокую биомассу. Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности и биомассе обростателей, в течение сезона колебался, особенно в начале и конце вегетационного периода (рис.8). Стабилизации сообщества во второй половине сезона мы не наблюдали.

На ст.3, располагавшейся в зоне закрытого побережья в устье р.Шуморовка, формирование сообщества обростателей происходило иначе, чем на ст.1.

Предметные стекла, заменявшиеся ежемесячно. На протяжении июня фауна обростаний на вертикальных стеклах постепенно обогащалась и в конце месяца оказалась равной 7200 экз./м², биомасса составляла 1 г/м². Среди обростателей по численности доминировали наидиды - *Nais barbata* и *Stylaria lacustris*, по биомассе - *Sida crystallina*. В июле на субстратах оседала дрейсена, причем в гораздо большем количестве, чем на ст.1. Численность фауны к концу месяца составляла 81 500 экз./м², биомасса - 31,1 г/м². Преоб-

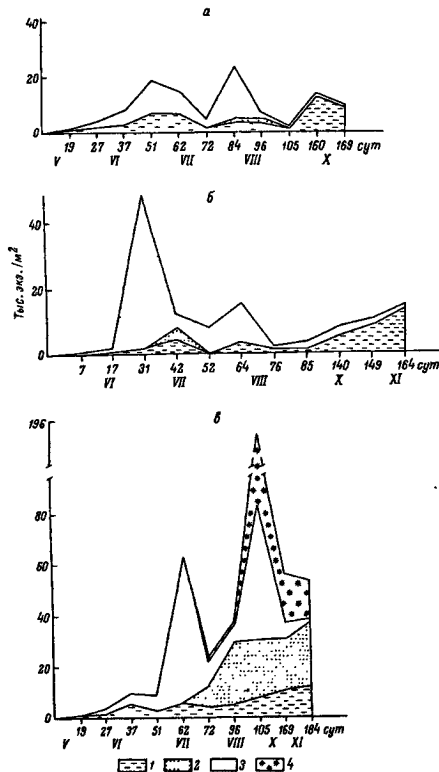


Рис.7. Численность обростателей на стеклах, непрерывно экспонировавшихся в воде на ст.1 (а), ст.2 (б) и на ст.3 (в) в 1978 г.

Обозначения те же, что и на рис.3.

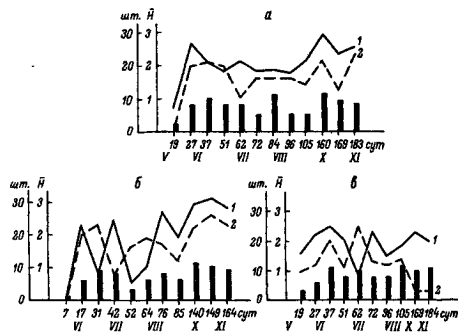


Рис.8. Индекс видового разнообразия Шеннона (\bar{H}) и число видов в сообществе обростателей на предметных стеклах на ст.1 (а), ст.2 (б) и ст.3 (в) в 1978 г.

Обозначения те же, что и на рис.6.

падала *Hydra vulgaris*, на долю которой приходилось 52,6% от общей численности и 60,6% от общей биомассы. К числу доминирующих форм относились также и дрейссены. Вспышка численности гидр в обростаниях продолжалась недолго. В августе в обростаниях на новых субстратах их уже не было. Численность фауны составляла 11000 экз./м², биомасса – 3,7 г/м². Доминировали личинки хирономид – *Glyptotendipes gausculus* и частично наидиды, в основном *Stylaria lacustris*.

На горизонтальных стеклах в июне численность и биомасса обростателей более чем в 3 раза превышали эти показатели на вертикальных стеклах. По численности преобладали наидиды *Nais bartschii*, а по биомассе – немногочисленные, но крупные личинки хирономид – *Glyptotendipes gausculus*.

В июле основную часть обростаний составили дрейссены и наидиды, доминировавшие по численности, а по биомассе наряду с дрейссеной преобладали личинки *Glyptotendipes gausculus*. Гидры встречались единично.

В августе численность фауны достигала 27900 экз./м², биомасса – 11,8 г/м², значительно больше, чем на вертикальных стеклах. Дрейссены поселялись единично, основную часть фауны составляли *Glyptotendipes gausculus* и личинки хирономид I возраста.

В октябре-ноябре обростание новых субстратов прекратилось.

На вертикальных стеклах, находившихся в воде весь сезон, с первой декады мая до конца июня численность фауны постепенно увеличивалась (рис.7). В этот период преобладали по численности наидиды — *Nais barbata*, а по биомассе — крупные личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus*. В первой декаде июля численность фауны резко возросла, до 63 000 экз./м², биомасса составила 8,1 г/м². По численности доминировали наидиды — *Nais barbata* (88,5%), по биомассе — личинки хирономид *Cricotopus gr. silvestris*. В конце августа численность обростателей достигла максимальных за сезон величин — 186 400 экз./м², биомасса — 105,7 г/м². В сообществе доминировала *Hydra vulgaris*, составлявшая 58,4% от общей численности, 55,8% от общей биомассы. На долю дрейсены приходилось 11,4% от общей численности и 37% от общей биомассы. Следует отметить, что заселение новых субстратов гидрами проходило только в июле. На субстратах, непрерывно экспонировавшихся в воде весь сезон, осевшие в июле гидры продолжали жить и размножаться на них до конца вегетационного периода.

В конце октября при экспозиции в течение 169 суток численность фауны составила 55 200 экз./м², биомасса — 248,6 г/м². На долю дрейсены приходилось 35,7% от общей численности и 98,5% от общей биомассы.

В данном сообществе в первые 4–5 недель индекс видового разнообразия по численности и биомассе обростателей увеличивался, а затем отмечались его довольно значительные колебания (рис.8). К осени индекс видового разнообразия по численности находился на довольно высоком уровне, а по биомассе он оказался наименьшим. Подобную картину мы наблюдали на ст.1 в 1977 г., когда относительная стабилизация в сообществе достигалась абсолютным доминированием дрейсены по биомассе.

Зона открытого прибрежья, станция 2. Предметные стекла, заменявшиеся ежемесячно. В июне на вертикальных стеклах были отмечены довольно высокие численность и биомасса фауны — 47 700 экз./м² и 65,4 г/м². Доминировали наидиды, в основном *Nais barbata* (5,5% от общей численности и 35,8% от общей биомассы). Среди личинок хирономид по биомассе преобладали *Cricotopus gr. silvestris*. В июле и августе темпы обростаний значительно снизились. Доминировали те же формы, что и в июне. В конце июля в обростаниях в небольшом количестве поселялась дрейсена. В октябре заселение субстратов прекратилось. Ход заселения горизонтально ориентированных стекол был примерно таким же.

Стекла, непрерывно экспонировавшиеся в воде. Максимальная численность животных была отмечена в конце июня (рис.7). В дальнейшем происходили и значительные изменения фауны. С июня до середины августа преобладали наидиды (84,5% от общей численности и 28,4% от общей

биомассы) и личинки хирономид *Cricotopus gr. silvestris* (до 40,5% от общей биомассы). В октябре наибольшую численность имели личинки хирономид. Роль наидид в обростаниях снизилась. На долю дрейсены приходилось только 21,7% от общей биомассы.

Индекс видового разнообразия по численности и биомассе в течение сезона испытывал значительные колебания (рис.8). К осени эти показатели оказались наиболее высокими.

Таким образом, суровые условия вегетационного периода 1978 г. существенно отразились на процессах обростания. В первую очередь они отрицательно влияли на жизненные циклы основных обростателей — личинок хирономид и дрейсены. На субстратах, не занятых ими, в большом количестве поселялись наидиды — в основном *Nais barbata*.

Распределение обростателей в зависимости от глубины и качества субстрата

Значительный интерес представляет распределение обростателей на древесных субстратах, имевших относительно большую поверхность с градиентами абиотических условий от поверхности до дна. На них животные могли поселяться из всей толщи воды в соответствии с их требованиями к освещенности, химизму воды, концентрации пищи и т.д.

В зоне закрытого прибрежья состав фауны на 0,5 и 1,5-метровой глубине сходен (рис.9). Основную часть обростаний в течение всего сезона составляли личинки хирономид. Большое значение имела дрейсена — один из основных обростателей, постоянно связанных с субстратом. Распределение дрейсены имеет ряд особенностей. На стадии оседающего вилгера дрейсена заселяла все доступные ей поверхности, но предпочитала горизонты ниже 0,5 м. На древесных субстратах в 1977 г. осевшие моллюски появились в конце июня. Их численность на 1,5-метровой глубине была довольно высокой вплоть до середины июля. В последующий период численность дрейсены резко сократилась, так как оседание моллюсков из толщи воды прекратилось, а те особи, которые осели еще в июне-начале июля, мигрировали в придонные слои. Вокруг бруска, непосредственно над грунтом, образовалось большое скопление дрейсены, численность которой к середине августа достигла 58 300 экз./м², биомасса — 611,5 г/м². Моллюски оседали на субстраты, имея размеры 0,2–0,3 мм. За полтора месяца с момента их появления моллюски сильно выросли, их средний размер составил 4,5 мм, а максимальный — 9 мм. Наиболее вероятной причиной миграции моллюсков, по-видимому, следует считать поиск наилучших условий обитания, причем ориентировались они, вероятно, по градиенту концентрации пищи.

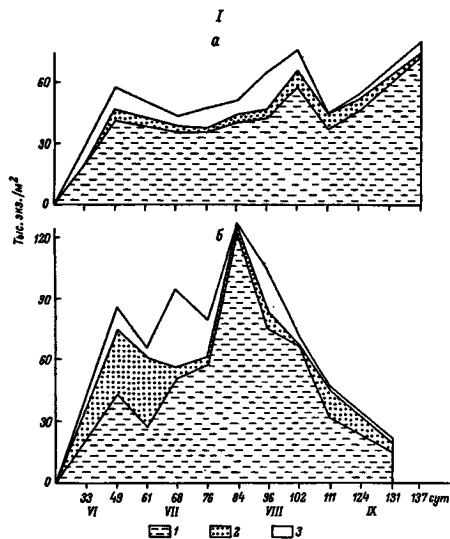


Рис.8. Численность обростателей на древесных субстратах на глубине 0,5 м (а) и 1,5 м (б) на ст.1 - I и ст.2 - II в 1977 г. Обозначения те же, что и на рис.3.

Распределение личинок хирономид по горизонтам зависит прежде всего от их фотореакции. Так, например, светополубные личинки *Cricotopus gr. silvestris* поселялись преимущественно на 0,5-метровой глубине; в менее освещенных горизонтах их численность оказывалась низкой. В обростаниях на зетопленных деревьях эти личинки образовывали скопления даже у самой поверхности воды (Лыферов, 1982а).

Личинки *Glyptotendipes glaucus* индифферентны к свету и распределялись на всех горизонтах более или менее равномерно. Они строили домики примерно на одинаковом расстоянии друг

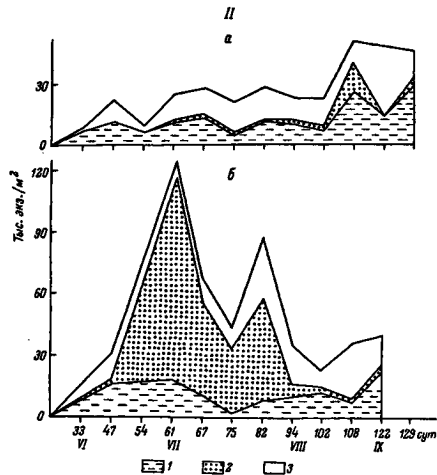


Рис.9 (продолжение).

от друга, причем располагали их вертикально вдоль бруска. По данным Н.С.Калугиной (1959б), минимальным расстоянием между чехликами личинок является длина тела большей из соседних личинок. Объясняется это тем, что новорожденные личинки питаются, интенсивно обскребывая субстрат вокруг своих домиков. Питаясь таким способом, каждая личинка мешает другим заново построить домики в пределах сферы своей деятельности.

На стеклах домики личинок хирономид не всегда строились на строго определенном расстоянии. В ряде случаев у личинок *Ecdochironomus albipennis* старших возрастных групп они располагались по 3-10 домиков вместе. Эти личинки питались в основном фильтратционным способом, и поэтому тесное соседство не препятствовало добыванию пищи. Соседние домики служили личинкам своеобразным укрытием от врагов.

На качественно различных субстратах - стекле и дереве - поселялись одни и те же виды беспозвоночных, имелись лишь отличия в их численности. На древесных субстратах численность дрексыны

на глубине 0,5 м в течение всего сезона была низкой, а на стеклах — непрерывно возрастала, и уже в конце августа она оказалась в числе доминирующих форм. Если в первом случае моллюски имели возможность мигрировать в нижележащие горизонты, то во втором — их возможности к перемещению были ограничены площадью стекла.

Распределение личинок хирономид на этих субстратах тоже различно. На древесных субстратах численность личинок хирономид непрерывно возрастала, а на стеклах, после достижения максимума, отмеченного в конце июля, понижалась. Из личинок хирономид на дереве преобладали миеры дрейссены — *Glyptotendipes glaucus*. Значительно меньше было этих личинок на поверхности стекла, причем они жили в обычных для хирономид домиках. Личинки *Endochironomus albipennis*, наоборот, в большом количестве поселялись на предметных стеклах, а на дереве их оказалось меньше.

Расчет удельной численности личинок хирономид (экз./см²) для качественно различных субстратов показал, что на предметных стеклах наибольшая их плотность отмечалась в августе и составляла 5 экз./см², преобладали личинки размером 1,5–3 мм. На древесных субстратах на 0,5-метровом горизонте максимальная плотность личинок — 7 экз./см² — наблюдалась осенью, преобладали личинки тех же размеров. Самая высокая плотность личинок хирономид (12 экз./см²) была зарегистрирована на древесных субстратах в августе на глубине 1,5 м. Преобладали *Glyptotendipes glaucus* и личинки I возраста размером 1–1,5 мм; последние составляли около 40% общей численности личинок хирономид.

В зоне открытого побережья наибольшая численность фауны на древесных субстратах наблюдалась на 1,5-метровую глубину в период оседания дрейссены (рис.9). В дальнейшем численность обростателей понижалась главным образом вследствие миграции моллюсков в придонный горизонт. На 0,5-метровом горизонте поселялось очень мало дрейссены. Здесь преобладали личинки хирономид и наидиды, численность которых не испытывала резких колебаний в течение сезона. Личинки хирономид распределялись по горизонтам более или менее равномерно. Максимальная их плотность не превышала 3 экз./см² и была гораздо меньше, чем в закрытом побережье. В этой зоне вообще условия для формирования обростаний менее благоприятны, чем в закрытом побережье.

Таким образом, двухлетнее изучение сообществ обростателей на твердых субстратах в прибрежье Рыбинского водохранилища показало, что за последние 17 лет состав доминирующих форм в них изменился мало. По-прежнему в обростаниях преобладали личинки хирономид *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus gr. silvestris*, *Endochironomus albipennis*, наидиды — *Nais barbata*, *Stylaria lacustris* и дрейссена.

Состав обростателей в зоне закрытого и открытого побережья неодинаков, но состав доминирующих форм сходен. В закрытом побережье число видов обростателей больше, а процессы обростания шли значительно интенсивнее, чем в зоне открытого побережья.

Наибольшая численность и биомасса обростателей на субстратах, заменявшихся ежемесячно, отмечались в период максимального прогрева водоема (июнь–август).

На интенсивность процессов обростания наряду с температурой большое влияние оказывали ежегодные колебания уровня воды в водохранилище, степень развития макрофитов и фауны, связанной с ними, как источника перифитонных форм.

Состав фауны на качественно различных субстратах — стекле и дереве — одинаков, но обростание происходило с разной интенсивностью, что связано с межвидовыми связями и неодинаковым отношением перифитонных животных к обростающей поверхности.

На субстратах, заменявшихся ежемесячно и экспонированных в течение всего периода наблюдений, состав фауны сходен. Отличия наблюдались в основном лишь в развитии на них дрейссены и гилд, которые появлялись в толще воды эпизодически. Значительное накопление биомассы обростаний на субстратах с длительной экспозицией отмечалось только на отдельных биотопах, где доминировала дрейссена.

На древесных субстратах, сравнительно больших по площади биотопах, зооценоз не достигал стабильного состояния, видовое разнообразие в сообществах обростателей на разных горизонтах изменялось в течение всего вегетационного периода. На территориально ограниченных микробиотопах (предметные стекла) относительная стабилизация сообщества достигалась к середине вегетационного периода при доминировании в них дрейссены. В сообществах, в которых дрейссены было мало и состоявших в основном из личинок хирономид и наидид, стабилизации не наблюдалось. Такие зооценозы в течение вегетационного периода испытывали постоянные перестройки.

Процессы обростания в р.Шумовка, впадающей в водохранилище, отличаются от таковых на других участках прибрежной зоны. Фауна обростаний здесь заслуживает внимания и дальнейшего изучения.

Л и т е р а т у р а

- К а л у г и н а Н.С. Места обитания личинок и смена поколений у семи видов *Glyptotendipes* Kieff и *Endochironomus* Kieff (Diptera, Chironomidae) из Учинского водохранилища. — В кн.: Учинское и Можайское водохранилища. М., 1959а, с.173–212.
- К а л у г и н а Н.С. О некоторых возрастных изменениях в строении и биологии личинок хирономид (Diptera, Chironomidae). — Тр. ВГО, 1959б, т.8, с.85–107.
- Л у ф е р о в В.П. Вертикальное распределение личинок (Chironomidae, Diptera), заселяющих затопленные деревья. — Информ. бюл. „Биол.внутр.вод“, 1962а, № 12, с.35–38.

- Л у ф е р о в В.П. Биотопы затопленных лесов Рыбинского водохранилища и их фауна. - *Вопр. экологии*, 1962б, т.5, с.119-121.
- Л у ф е р о в В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища. - В кн.: *Биологические аспекты изучения водохранилищ*. М.; Л., 1963, с.123-129.
- Л у ф е р о в В.П. Заселение древесного субстрата из толщи воды. - В кн.: *Экология и биология пресноводных беспозвоночных*. М.; Л., 1965а, с.140-143.
- Л у ф е р о в В.П. Сезонные изменения скорости заселения эпифитами затопленных деревьев в прибрежье Рыбинского водохранилища. - В кн.: *Экология и биология пресноводных беспозвоночных*. М.; Л., 1965б, с.144-150.
- Л у ф е р о в В.П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ. - В кн.: *Планктон и бентос внутренних водоемов*. М.; Л., 1966, с.16-20.
- М о р д у х а я - Б о л т о в с к о й Ф.Д. Распределение бентоса в Рыбинском водохранилище. - *Тр. Бюл. ст. Борок*, 1955, вып.2, с.32-88.
- М о р д у х а я - Б о л т о в с к о й Ф.Д., Ш и л о в а А.И. О временном планктонном образе жизни личинок *Glyptotendipes* (Diptera, Tendipedidae). - *ДАН СССР*, 1955, т.105, № 1, с.163-165.
- П о д д у б а я Т.Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953-1955 гг. - *Тр. Бюл. ст. Борок*, 1958, вып.3, с.195-213.
- Р ы б и н с к о е водохранилище. Л., 1972, с.193-201.
- С о к о л о в а Н.Ю. О фауне обростаний водохранилищ и водоемов. - *Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод*. М.; Л., 1959, с.589-596.
- Ш и л о в а А.И., К у р а ж к о в с к а я Т.Н. Сожительство *Glyptotendipes varipes* Goetgh и мшанки *Plumatella fungosa* Pall. - *Информ. бюл. "Бюл. внутр. вод"*, 1969, № 3, с.32-33.

Н.Н. Ж г а р е в а

О ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ НАСЕЛЕНИЯ ЗАРОСЛЕЙ РДСТА РАЗНОЛИСТНОГО

Изучение вертикального распределения населения макрофитов необходимо для понимания видовой структуры, биоценологических отношений, а также правильной оценки продуктивности биоценозов прибрежной зоны.

Пространственно-временные аспекты распределения организмов в зарослях рассматриваются в ряде работ. Исследованиями на польских озерах показано, что численность и биомасса беспозвоночных на погруженных макрофитах (рдсте блестящем, рдсте произрастном и эпидее) изменяются во времени и пространстве, видовой же состав животных на различных макрофитах отличается мало. Наиболее массовые виды многочисленны на глубине до 1 м, а на глубине 3 м и более (до 6 м) фауна беднее (Soszka, 1975).

Применяя методику дифференцированного учета фауны зарослей в озерах Туркмении, удалось установить, что биомасса животных колеблется не только между отдельными растительными биотопами, но и в пределах одного и того же биотопа по его вертикали, и наибольшая биомасса сосредоточена на 2-метровой глубине. Отмечено изменение видового состава личинок хирономид по отдельным вертикальным зонам - ярусам, от поверхности до дна на глубине 4 м (Старостин, 1958). В прибрежье Рыбинского водохранилища при исследовании вертикального распределения организмов в зарослях на глубине до 1,5 м Г.Л. Марголиной (1958) был сделан вывод об отсутствии ярусности.

При изучении распределения зоопланктона в различных экологических условиях показано, что среди погруженной растительности увеличение численности в приповерхностном слое происходит в ночные часы. Среди зоопланктона зарослей закономерные суточные перемещения наименее четко выражены у фитотильных видов, как экологически наиболее тесно связанных с водной растительностью (Зинблевская, 1972). Однако автор обращает внимание на то, что некоторые расхождения численности могут быть связаны с неточностью отбора проб и их подсчета.

В литературе приводятся данные о миграциях к поверхности воды личинок фитотфильных хищников. Эти перемещения зависят от освещенности и температуры среды (Луффер, 1886). Выводы об изменении размерной и видовой структуры сообществ личинок фитотфильных хищников и наличии их миграций в течение суток, сделанные В.М.Садыриным (1975), основаны на анализе проб, отобранных в поверхностном слое.

Во всех упомянутых исследованиях применялись различные методы сбора материала, которые не всегда позволяют получить пробу с определенного горизонта и проследить вертикальное распределение отдельных групп и видов.

Целью настоящей работы было выяснение вертикальной структуры биоценоза рдеста разнолистного - *Potamogeton heterophyllus* Schreb., определение роли отдельных видов, а также уточнение методики сбора материала.¹

Для детального изучения вертикального распределения организмов применялись садки, представляющие собой полиэтиленовые цилиндрические мешки длиной 1 м с диаметром отверстия 0,16 м (площадь отверстия 0,02 м², объем мешка 1/50 м³). На дно садка, укрепленного с помощью груза на грунте водоема, высаживалось растение. Во время экспозиции стенки садка были присобраны и опущены на дно, что обеспечивало нормальную вегетацию растения. Металлическое кольцо, ограничивающее отверстие садка, не позволяло стенкам спадать или всплывать к поверхности воды. Местонахождение садка отмечалось поплавком, который был прикреплен капроновой нитью к металлическому кольцу. Для взятия пробы металлическое кольцо с помощью нити поднималось к поверхности воды, и стенки расправлялись. Растение с населяющими его организмами оказывается внутри садка, который посередине стягивается петлей, что разделяет пробу на два горизонта - поверхностный и придонный (по 0,5 м).

С помощью описанной методики в июне-августе 1976 г. изучались биоценозы рдеста разнолистного в экспериментальном пруду и в прибрежье Рыбинского водохранилища. Рдесты были высажены в садки 8 июня на глубине 1 м. В пруду и прибрежье было поставлено по 17 серий опытов. До 10 августа на растениях формировались фитотфильные биоценозы. В течение двух суток (с 10 до 12 VII) с интервалом в 3 часа брались пробы с поверхностного и придонного горизонтов. В эти же сроки определялись температура воды и содержание в ней кислорода методом Винклера.

В прибрежье водохранилища рядом с осадками находились ассоциации воща и мняника, к августу развились в большом количестве нитчатки. В пруду биоценоз развивался в монодоминантных за-

рослях рдеста, более разреженных, чем в прибрежье; кроме того, здесь исключались влияние на биоценоз рыб и водопадающих птиц и иммиграция фауны с окружающих макрофитов. К периоду наблюдений установившаяся пасмурная, с осадками погода. Температура воды упала с 17 до 14,2°. Средняя температура в пруду была 14,8-15°, в прибрежье водохранилища она была несколько выше - 15,6-15,7°. Содержание кислорода не изменялось по горизонтам и в среднем составляло: в пруду - 6,8 мг/л у поверхности и 6,5 мг/л - в придонном слое; в прибрежье соответственно - 7,6 и 7,3 мг/л. Четко выраженных суточных колебаний температуры или содержания кислорода не обнаружено.

Как известно, фитотфильная фауна погруженных макрофитов наиболее разнообразна по видовому составу и богата населяющими ее организмами. Обнаружено 85 таксонов беспозвоночных, относящихся к макро- и мейофауне. В группе ostracod, турбеллярий и клещей видовой состав не выявлен.

Обследованный в пруду и прибрежье биоценоз рдеста разнолистного населяли типичные фитотфильные виды из макрофауны: мшанки, гидры, олигохеты сем. Naididae, лиявки, водяные клещи, жуки, клопы, личинки хищников, стрекоз, поленок, ручейников. Из моллюсков преобладали прудовики, катушки и молоды дрейсены. В состав мейофауны вошли фитотфильные Cladocera, Ostracoda, Copepoda. Кроме типичных фитотфилов в биоценозе рдеста присутствовали прибрежно-планктонные и некоторые бентические виды (например, пелоподный *Chironomus f. l. thummi*). Всего обнаружено более 80 видов беспозвоночных. Видовой состав организмов прибрежья и пруда был сходным. Коэффициент видовой схожести составлял 78-88%. Однако сам состав растительности, являющейся субстратом для поселения эпифауны, а также численность и биомасса животного населения в прибрежье и пруду были различными. В пруду в отсутствие волнобоа заросли развились обильнее. Вес одного растения рдеста составлял в среднем 13,5 г.

Здесь, в биоценозе рдеста разнолистного на 1 кг субстрата плотность поселения животных была в среднем 340 тыс. экз., а биомасса - 188,8 г/кг. Организмы мейофауны доминировали по численности (72,7%) и биомассе (66,6%).

В прибрежье водохранилища при меньшей фитомассе рдеста (всего 6,8 г) животное население оказалось более концентрированным, его плотность была в среднем в 3 с лишним раза больше (1180 тыс. экз./кг), а биомасса в 1,5 раза больше (282 г/кг), чем в пруду. Здесь по численности доминировали организмы мейофауны (59,5%), а по биомассе - макрофауны (85,4%). При пересчете на объем пруд оказывается более продуктивным - 134 г/м³, тогда как в прибрежье биомасса в среднем составляла всего 96 г/м³.

По вертикали зарослей от поверхности до дна животные распределены неравномерно, как правило, их всегда было больше в поверхностном слое (см. таблицу; рис.1).

¹ Большую помощь в выполнении данной работы оказала студентка Красноярского университета И.В.Кривоногова.

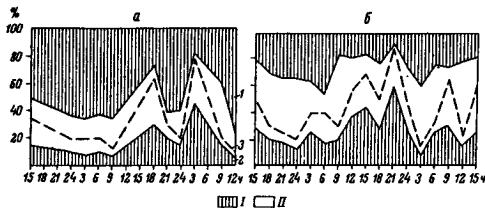


Рис.1. Динамика распределения организмов обрестания (I) и зарослевого планктона (II) в прибрежье Рыбинского водохранилища (а) и в экспериментальном пруду (б) в разное время суток.

1 - поверхностный слой, 2 - придонный слой, 3 - граница между горизонтами; но ось ординат - индекс плотности, но ось абсцисс - время.

Распределение фауны рдеста разнолистного по горизонтам (в среднем на 1 растение)

	Численность, экз.			Биомасса, г		
	поверх-ность	дно	всего	поверх-ность	дно	всего

П р у д

Макрофауна	971	459	1430	0.550	0.347	0.897
Мелкофауна	2133	1912	4045	0.916	0.871	1.787
Всего	3104	2371	5475	1.466	1.218	2.684

П р и б р е жье

Макрофауна	2768	589	3357	1.140	0.583	1.723
Мелкофауна	2583	2893	5476	0.133	0.172	0.305
Всего	5351	3282	8633	1.273	0.755	2.028

П р и м е ч а н и е. Для пересчета на 1 м³ приведенные величины следует умножить на 50.

Степень сходства видового состава поверхностного и придонного горизонтов по индексу Сёрсенена в прибрежье и в экспериментальном пруду достаточно высокая и в течение суток колеблется соответственно от 73 до 86% и от 80 до 89%. Из этого следует, что оба горизонта являются частями одного биоценоза, но полного видового сходства между ними не наблюдается, так как некоторые виды в определенное время суток находятся только в том или ином горизонте. Для более детального анализа вертикальной структуры населения зарослей и для определения значимости отдельных видов вычислялся индекс плотности (V_{ab}) вида по численности (а) и биомассе (б) в поверхностном и придонном слоях. Все показатели приводятся в пересчете на одно среднее растение (рис.1).

В прибрежье ближе к поверхности значимость организмов обрестания намного больше, чем в придонном слое и чем значимость зарослевого планктона. В пруду, наоборот, организмов обрестания меньше, чем зарослевого планктона, хотя фитомасса растений в 2 раза больше. Здесь, вероятно, в большей степени сказывается влияние развития мшанок на другие организмы, так как мшанки *Cristatella muscoides* занимают большие поверхности растения-субстрата, ограничивая развитие других обрестаний. Кроме того, в пруду плотность зарастания намного меньше, поэтому значение зарослевого планктона возрастает. Вероятно, определенное значение имеет отсутствие в пруду молоди рыб.

По индексу плотности были выделены доминирующие виды в общем биоценозе, а также в разных его слоях. По ним был вычислен коэффициент обности видового состава. Оказалось, что он колеблется от 0 до 50%, т.е. всегда меньше, чем коэффициент по общему числу видов. Следовательно, в поверхностном и придонном горизонтах доминируют разные виды.

Например, анализ распределения личинок хирономид в пруду показывает, что в поверхностном слое большее значение имеет фитодоминирующий вид *Endochironomus albipennis*, а *Cricotopus silvestris*, *Tanytarsus* и *Glyptotendipes* являются характерными видами. В придонном слое доминирует пеллофильный вид *Chironomus f. l. thummi* (рис.2).

Из анализа распределения группы *Cladocera* следует, что *Sida crystallina* приурочена к поверхностному слою, где располагается основная фитомасса. *Simoccephalus vetulus* встречается в большом количестве от поверхности до дна (рис.3).

В прибрежье в биоценозе рдеста доминируют организмы обрестания, по индексу плотности они составляют 75.5% (в пруду всего 35.8%), причем ведущее положение занимает олигохотно-хирономидный комплекс (рис.4): крупные олигохеты - *Stylaria lacustris*, *Cheetogaster diaphanus*, *Ophidioneis serpentina* и *Nais barbata* и хирономиды - *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes glaucus*, *Cricotopus silvestris*, *Polypedium nubeculosum*, *Corynoneura celeripes*, *Abalabesmyia monilis*.

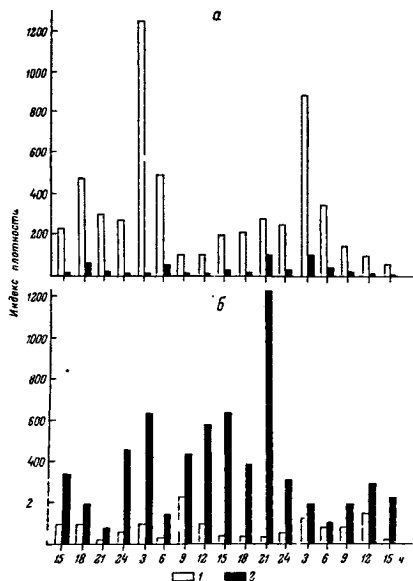


Рис.2. Распределение доминирующих видов *Endochironomus albipennis* (а) и *Chironomus f. l. thummi* (б) в биопленке рдеста в экспериментальном пруду в разное время суток.

1 – поверхностный слой, 2 – придонный слой: по оси ординат – индекс плотности, относительные единицы, по оси абсцисс – время.

Моллюски распределены более агрегированно, и большие скопления образуют только молодые *Planorbidae*, недавно вышедшие из кладок. В зарослевом планктоне доминирующее положение (24.5%) занимают *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia* циклопы – *Acanthocyclops vernalis*, *Macrocyclus albidus*, *Mesocyclops leuckarti* и группа *Ostracoda*.

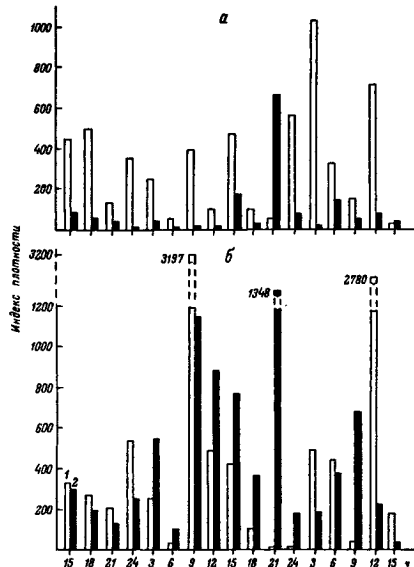


Рис.3. Распределение *Sida crystallina* (а) и *Simocephalus vetulus* (б) в биопленке рдеста в экспериментальном пруду в разное время суток.

Обозначения те же, что и на рис.2.

Таким образом, можно заключить, что среди зарослей погруженных макрофитов (на примере рдеста разнолиственного) имеется ярусность распределения организмов даже на небольших глубинах (до 1 м), поэтому пробы, взятые только в поверхностном горизонте, не дают полного представления о биопленке в целом и его продуктивности.

В поверхностном и придонном горизонтах доминируют разные виды, и, кроме того, организмы мигрируют по вертикали в течение суток.

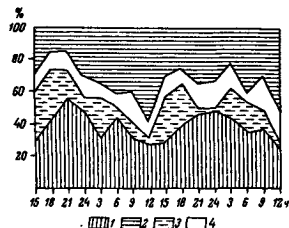


Рис.4. Соотношение групп организмов обрастания в биопленке рдеста в прибрежье Рыбинского водохранилища в разное время суток.

1 - Chironomidae, 2 - Oligochaeta, 3 - Mollusca, 4 - Varia. Обозначения осей те же, что и на рис.1.

Выедание хищниками (молодь рыб) беспозвоночных, вероятно, оказывает заметное влияние на структуру биопленки.

Л и т е р а т у р а

- Зимбалевская Л.Н. Некоторые черты поведения зоопланктона в течение суток в зарослях высшей водной растительности. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных, Борок, 1972, с.52-59.
- Луферов В.П. Подъем личинок Chironomidae к поверхности воды в зависимости от освещенности. - В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л., 1966, с.251-254.
- Марголина Г.Л. Сравнительная характеристика зарослей высшей водной растительности Рыбинского водохранилища. - Информ. бюл. "Бiol. внутр. вод.", 1958, № 2, с.20-24.
- Садурин В.М. Суточные изменения размерной и трофической структуры в сообществе фитопильных хирономид. - В кн.: Пути повышения рыбопродуктивности прудов. М., 1975, вып.13, с.183-191.
- Старостин И.В. Капканный зарослечерпатель. (К методике количественного учета фауны зарослей). - Тр. Мургабской гидробиол. ст., 1958, вып.4, с.233-237.
- Soszka G.J. Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. - Ekol. polska, t.23, N 3, 1975, s.393-415.

И.К.Р и в е р

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРИОДА ЛЕТНЕЙ СТАГНАЦИИ НА ОЗ.СИВЕРСКОМ

При изучении вертикального распределения зоопланктона в водоеме с четко выраженной стратификацией проявляются некоторые экологические характеристики групп, а также отдельных видов, иногда очень близких морфологически. Изменение экологической обстановки влияет на распределение видов. С другой стороны, большие скопления зоопланктона в определенных слоях могут изменять газовый режим, прозрачность и т.д.

Вертикальное распределение ракообразных в оз.Сиверском наблюдалось в июле-августе 1973-1977 гг. Летом в этом глубоком водоеме (25 м) температурная стратификация выражена отчетливо (рис. 1). Слой температурного скачка в периоды исследований залегал на разной глубине.

Дата	Глубина залегания металимниона, м	Перепад температуры в металимнионе на 1 м, °C
2 VIII 1973	9-10	1.3
13 VIII 1974	8-9	2.2
22 VII 1975	13-14	1.3
4 VIII 1976	5-6	3.5
8 VIII 1977	6-7	2.2

Распределение кислорода в толще воды также было крайне неравномерным. В металимнионе его содержание обычно резко снижалось, и у дна кислорода почти не было (рис.1). В течение 1973-1976 гг. термоклин располагался в аэробной зоне, что характерно для озер олиготрофного и мезотрофного типов.

Отдельные группы и виды зоопланктона распределялись в разных слоях воды. Эпилимнион заселяли Rotatoria, Cladocera, Eudiatomus и теплолюбивые циклопы.

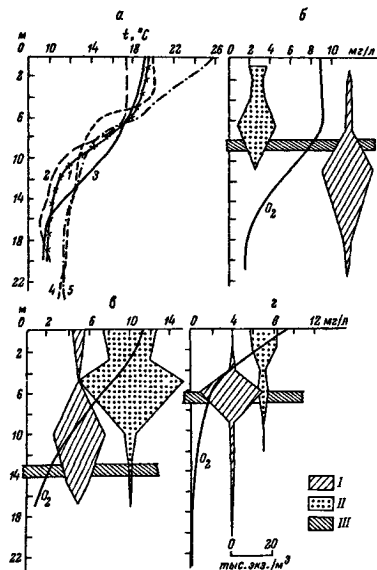


Рис.1. Вертикальное распределение температуры, кислорода и массовых форм циклопов *Cyclops scutifer scutifer* и *Mesocyclops leuckarti* в оз.Сиверском летом.

а - температура, 1 - 2 августа 1973 г., 2 - 13 августа 1974 г., 3 - 22 июля 1975 г., 4 - 4 августа 1976 г., 5 - 8 августа 1977 г.; по оси ординат - глубина, по оси абсцисс - температура; б - кислород, циклопы, металимнион 13 августа 1974 г., а - то же 22 августа 1975 г., г - то же 8 августа 1977 г.; I - *Cyclops scutifer*, II - *Mesocyclops leuckarti*, III - металимнион; по оси ординат - глубина, по оси абсцисс - содержание кислорода.

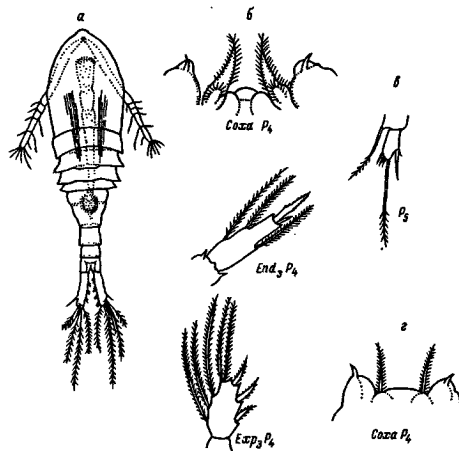


Рис.2. *Cyclops scutifer scutifer* Sars.

а - взрослая самка из оз.Сиверского; б - элементы строения 4-й пары грудных ног (P_4); в - строение 5-й пары грудных ног (P_5); г - кокоподит 4-й пары грудных ног *Cyclops scutifer* из оз. Дальнего на Камчатке. Последний членик: End_3P_4 - эндоподит, ExP_3 - экзоподит; $CoxP_4$ - коксиподит.

Глубже прочих ракообразных, заселяя значительную толщу воды у слоя температурного скачка, опускался *Cyclops scutifer*, впервые обнаруженный в Сиверском озере в 1973 г. Это европейский подвид *C. scutifer scutifer* Sars, значительно отличающийся по строению кокоподита четвертой пары ног от *C. scutifer* из озера Камчатки (рис.2).

Приуроченность *C. scutifer* к гипolimниону отмечал ранее В.М. Рылов (1948); в летнее время это четко прослежено на озерах Камчатки (Кожеников, 1968; Носова, 1968; Белоусова, 1968) и подтверждается новейшими наблюдениями (Halvorsen, Elgtork, 1976) над вертикальным распределением циклопов в двух олиготрофных озерах Южной Норвегии, где циклопы днем держатся в гипolimнионе при температуре ниже 10°C .

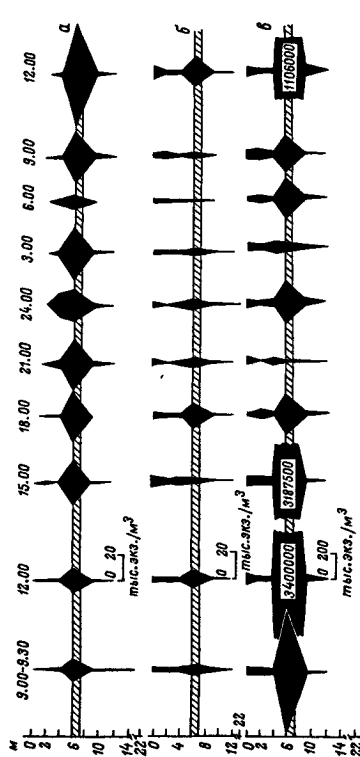


Рис.3. Вертикальное распределение *Cyclops scutifer* в течение суток.

а - взрослые особи, б - Copepodit Cyclops, в - Nauplii Cyclops; по оси ординат - глубина, Металимнион заштрихован.

В оз.Сиверском вертикальное распределение *C. scutifer* зависит не столько от расположения металимниона, сколько от сочетания двух факторов среды - температуры и содержания кислорода. В нижних горизонтах гипolimниона, где наблюдаются температуры около 10° , в период летней стагнации всегда отмечается дефицит кислорода при концентрации его от 1,82 до 0,18-0,12 мг/л. В таких условиях зоопланктон отсутствует. Отдельные особи *C. scutifer* проникают в гипolimний, но встречаются в его верхних слоях при содержании кислорода не менее 2-3 мг/л.

В годы, характеризующиеся интенсивным перемешиванием и незначительным прогревом эпимимниона (не выше 20°), глубоким залеганием металимниона и благоприятным кислородным режимом, зоопланктон занимал значительную часть толщи воды. В эпимимнионе были сосредоточены ветвистоусые, теплолюбивые циклопы и диатомы. Популяция *C. scutifer* распределялась на глубину 10-16 м, скопления циклопов были обнаружены ниже (1874 г.) или выше (1875 г.) слоя температурного скачка.

Иная картина наблюдалась 8-9 августа 1977 г. Прогрев поверхностных слоев достиг $25-28^{\circ}$. В пределах эпимимниона температура воды снижалась на 8° , а содержание кислорода - с 9,28 до 2,46 мг/л. Слой скачка располагался на глубине 6-7 м (рис.1). Ниже слоя скачка и до дна кислород почти отсутствовал, на глубине 17 м его было уже 0,12 мг/л. Среди ракообразных здесь встречались лишь умершие особи. В озере отмечалась гибель снетка. Подобные явления в середине лета характерны для эвтрофирующегося водоема. В таких условиях весь зоопланктон был сконцентрирован в эпимимнионе и верхних слоях металимниона. Отдельные виды и возрастные стадии ракообразных были распределены по тонким слоям эпимимниона; в течение суток обнаружены только небольшие вертикальные перемещения¹ зоопланктонов.

Распределение *Cyclops scutifer* в течение суток оставалось стабильным (рис.3). Вся половозрелая часть популяции была сосредоточена на границе эпи- и металимниона на глубине 6 м. Лишь в 24 ч наблюдался небольшой подъем раков в горизонт 4 м. Заметное снижение численности, которое происходило в 6 ч, по-видимому, связано с методическими ошибками.

Период наблюдений совпал с интенсивным размножением *C. Scutifer*. Почти половину взрослой части популяции составляли самки с явными мешками; 29,4% - с наполненными яичниками и 29,6% -

¹ Сбор материала производился с 9 ч 8 VIII до 12 ч 9 VIII, через каждые 3 ч планктотометром (объемом 10 л); облавливались горизонты 0, 2, 4, 6, 8, 12 и 20 м. Пробы обрабатывались по стандартной методике.

Таблица 1

Соотношение различных самок *Cyclops scutifer* в течение суток

Срок наблюдений, ч	Горизонт, м	Число самок		
		с пустыми яичниками	с наполненными яичниками	с яйцевыми мешками
15	6	27	33	40
18	6	43	10	47
21	6	32	28	40
24	4	37	56	7
24	6	26	22	52
3	6	39	25	36
6	6	24	37	39
9	6	26	36	38
12	6	22	28	50

Примечание. Группы самок рассчитывались исходя только из общего количества самок без учета самцов.

самки без яиц и с пустыми яичниками. Это, по-видимому, старые особи либо самки в состоянии диапаузы (табл.1). Самцов было постоянно меньше, чем самок; их количество колебалось от 8 до 20% от половозрелой части популяции.

Яйценогие самки присутствовали в популяции в любое время суток. Видимо, для *Cyclops scutifer* не характерна приуроченность вылупления науплиев к какому-то определенному времени. В полночь происходило небольшое перемещение части самок вверх на горизонт 4 м, в котором участвовали лишь особи без яйцевых мешков с наполненными яичниками. Самки с яйцами скапливались на глубине 6 м.

Распределение морфологически и экологически близких видов *Mesocyclops leuckarti*, *Termocyclops crassus* и *Termocyclops oithonoides* было различным. *Mesocyclops leuckarti* приурочен к верхнему метровому слою, на глубине 4 м его численность снижалась, и на глубине 6 м встречались единичные экземпляры.

Termocyclops crassus был равномерно распределен и в эпи- и металимнионе, тогда как *Termocyclops oithonoides* не проникал глубже 5 м (рис.4). Заметных колебаний численности в разные сроки у этих видов не наблюдалось.

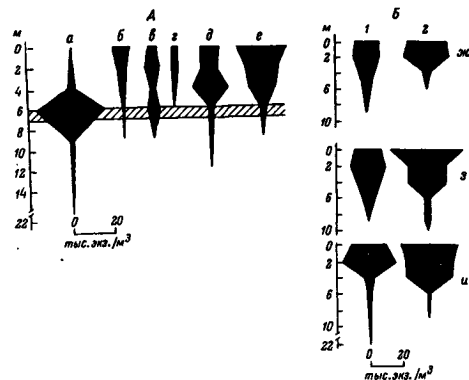


Рис.4. Осредненные картины вертикального распределения ракообразных.

А — за сутки; Б, 1 — за дневное (6, 9, 12, 15 ч) и Б, 2 — за ночное (21, 24, 3 ч) время суток. а — *Cyclops scutifer*, б — *Mesocyclops leuckarti*, в — *Termocyclops crassus*, г — *T.oithonoides*, д — *Eudiaptomus gracilis*, е — *Copepodit Eudiaptomus*, ж — *Diaphanosoma brachium*, з — *Daphnia cucullata*, и — *Bosmina coregoni*. Остальные обозначения те же, что и на рис.3.

Основная масса копепоидов¹ циклопов в течение суток также держалась в горизонте 4-6 м. Здесь же концентрировались и науплиальные стадии, численность которых от срока к сроку наблюдения изменялась в 70-350 раз. Общая их численность (до 3,5 млн. экз./м³) связана с интенсивным размножением *Cyclops scutifer*. Видимо, промежутки между яйценошиями при температуре 17-18° непродолжительны. Максимальная численность науплиев в горизонте 6 м отмечалась в самое светлое время суток (12 и 15 ч), в темноте они, вероятно, поднимались в горизонт 5 м, который не обследовался (рис.3). Взрослые особи *Eudiaptomus gracilis* распре-

¹ Основная часть копепоидов — копепоиды *S. scutifer*.

нялись от поверхности до горизонта 6 м. Больше всего их было на глубине 2-4 м, тогда как их копепоиды скапливались у самой поверхности. Миграции у диапомфосов были слабо выражены. Осредненные картины распределения взрослых особей и копепоидов значительно различались (рис.4).

Основная часть ветвистоусых ракообразных была сосредоточена в эпилимнионе. Ближе к поверхности скапливался *Chydorus sphaericus*, что связано с образованием пленки синезеленых при длительной штглевой погоде. При максимальной освещенности часть особей иногда проникала несколько глубже 4 м.

Diaphanosoma brachyurum, *Bosmina coregoni* и *Daphnia cucullata* в светлое время суток (8, 9, 12 и 15 ч) распространялись вглубь до 4, 6 и даже 9 м, в темноте (21, 24 и 3 ч) они уходили из глубоких слоев и скапливались у поверхности на горизонте 2-4 м. Наиболее ярко это прослеживается при осреднении данных по вертикальному распределению в темное и светлое время суток (рис.4).

Таким образом, весь зоопланктон был сосредоточен до глубины 6-7 м, миграции почти отсутствовали, а основная толща воды, лишенная кислорода, была фактически необитаема.

Необычно большое количество зоопланктона (табл.2), сосредоточенного круглосуточно в верхних 6 м толщи воды на Сиверском озере, позволяет предположить, что ракообразные потребляют значительное количество кислорода.

Поглощение кислорода в водной толще связывают главным образом с жизнедеятельностью бактерий. Так, в металимнионе наблюдается хорошо выраженный дефицит кислорода и максимальное содержание бактерий (рис.5). Исходя из средней концентрации бактерий в литре и интенсивности поглощения ими кислорода, было подсчитано, что при 2 млн./куб.м бактерии поглощают в сутки около 0,24 мг O_2 /л (Кузнецов, 1939; Хатчинсон, 1969).

Влияние зоопланктона на кислородный режим оз.Вашингтон прослежено Шапиро (Shapiro, 1960). Исследование вертикального распределения зоопланктона и содержания кислорода производилось дважды в месяц. Весной при распределении копепоид в широком горизонте убыль кислорода в слое их максимальной численности была незначительной. Летом общее количество рачков увеличилось более чем в 2 раза, они скопились в узком горизонте, где отмечалось заметное уменьшение содержания кислорода (рис.5).

Исходя из экспериментальных данных по потреблению O_2 на одну особь определенного веса (Сушеня, 1975), было рассчитано поглощение кислорода ракообразными в оз.Сиверском в течение суток 8-9 августа 1977 г. раздельно для *Copepoda* и *Cladocera*. В фотическом слое, равном 4 м (прозрачность озера около 205 см), где интенсивно идет фотосинтез, потребление кислорода ракообразными было не столь велико и колебалось от 0,36 до 0,415 мг/л-сут (табл.3, рис.5). В горизонте 8 м оно достигало 1,02 мг/л-сут.). На глубине 5-6 м содержалось около 2,5 мг/л кислорода. Значитель-

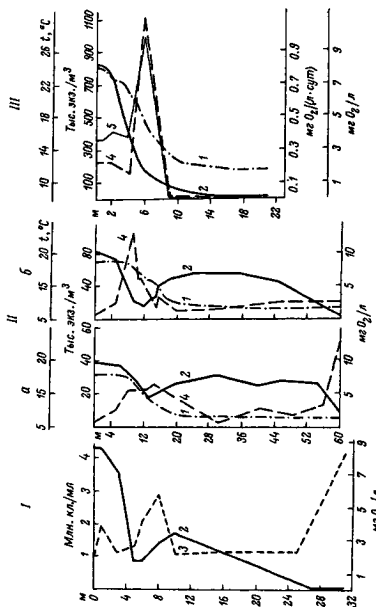


Рис.5. Вертикальное распределение температуры, кислорода, бактерий и зоопланктона в озерах в период летней стратификации.

I - оз.Глубокое (по: Карзинкина, Кузнецов, 1931), II - оз.Вашингтон, а - весна, б - лето (по: Shapiro, 1960), III - оз.Сиверское; 1 - температура, 2 - кислород, 3 - бактерии, 4 - ракообразные, 5 - потребление кислорода ракообразными; по оси ординат - глубина; по оси абсцисс: сверху - количество бактерий (л/л), температура воды (верхняя ось) и численность ракообразных (нижняя ось) (II, III), внизу - содержание кислорода (нижняя ось) и потребление кислорода ракообразными (верхняя ось) (III).

Таблица 2

Вертикальное распределение биомассы зоопланктона (г/м³)
на оз.Сиверском 8-8 августа 1977 г.

Горизонт, м	Время суток, ч				
	8	12	15	18	21
0	-	9,290	4,621	5,023	6,433
2	5,095	9,523	12,444	6,470	-
4	4,748	5,847	5,935	6,314	7,348
6	2,816	4,271	6,748	5,378	4,465
9	0,177	0,036	0,125	0,029	0,083
12	0,089	-	-	-	-
20	0,036	-	-	-	-

Горизонт, м	Время суток, ч				
	24	3	6	9	12
0	8,319	4,466	1,786	3,299	3,091
2	6,916	5,082	4,327	4,606	4,803
4	5,700	7,534	2,997	2,390	3,135
6	2,543	3,614	1,163	5,466	9,545
9	0,126	0,058	0,077	0,161	0,133
12	0,007	-	-	-	-
20	-	-	-	-	-

ное потребление его ракообразными не может компенсироваться за счет очень медленно идущей диффузии, а также за счет фотосинтеза, интенсивность которого здесь резко снижена.

Таким образом, популяция *Cyclops scutiger* в период летней стагнации держится на разной глубине, выше или ниже слоя скачка при температуре от 10 до 18°, но при содержании кислорода не менее 2 мг/л, проявляя большую пластичность в отношении температуры.

При прогреве поверхностных слоев до 25-26° и резком падении кислорода уже в пределах эпилимниона почти все ракообразные в течение суток сосредоточены в поверхностном слое до 4 м, а по-

Таблица 3

Потребление кислорода ракообразными в течение суток на различной глубине оз.Сиверского в зависимости от веса особей и их плотности

Глубина, м	Средний вес 1 экз., г		Число экз./л		Потребление O ₂ , мг/(л-сут)	
	Copepoda	Cladocera	Copepoda	Cladocera	Copepoda	Cladocera
0	14 · 10 ⁻⁶	34 · 10 ⁻⁶	114	89	0,2	0,16
2	16 · 10 ⁻⁶	45 · 10 ⁻⁶	122	101	0,185	0,23
4	20 · 10 ⁻⁶	60 · 10 ⁻⁶	101	61	0,2	0,183
6	9 · 10 ⁻⁶	70 · 10 ⁻⁶	1112	10	0,687	0,085
8	8 · 10 ⁻⁶	50 · 10 ⁻⁶	20	1,0	0,017	0,003
12	10 · 10 ⁻⁶	35 · 10 ⁻⁶	5	0,5	0,005	0,001
20	17 · 10 ⁻⁶	73 · 10 ⁻⁶	1,0	0,3	0,002	0,001

пуляции *C. scutiger* — вблизи металимниона, на глубине 6 м. Вертикальные миграции у ракообразных почти не выражены.

Плотные постоянные скопления ракообразных в пределах эпиметалимниона и верхней части металимниона могут способствовать образованию дефицита кислорода, особенно заметного за пределами фотической зоны.

Л и т е р а т у р а

- Белоусова С.П. Суточные миграции планктонных ракообразных в озере Азабачьем. — Изв.ТИНРО, 1968, т.64, с.169-181.
- Карзинкина Г.С., Кузнецов С.И. Новые методы в лимнологии. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1931, вып.13-14, с.62.
- Кожеников Б.П. К вопросу о суточных вертикальных миграциях зоопланктона оз.Дальнего. — Изв.ТИНРО, 1968, т.64, с.139-151.
- Кузнецов С.И. Определение интенсивности поглощения кислорода из водной массы озера за счет бактериологических процессов. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1939, вып.22, с.53-74.
- Носова И.А. Вертикальное распределение зоопланктона Курьинского озера. — Изв. ТИНРО, 1968, т.64, с.151-167.
- Рылов В.М. Cyclopoida пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные, 1948, т.3, вып.3, с.200-204.
- Сушеня Л.М. Величина пищевого рациона у ракообразных. — В кн.: Количественные закономерности питания ракообразных. Киев, 1975, с.153-163.
- Хатчинсон Д. Поглощение кислорода в водной массе. — В кн.: Лимнология, М., 1969, с.281-286.
- H a l v o r s e n D., E l g m o r k K. Vertical distribution and seasonal cycle of Cyclops scutiger Sars (Crustacea, Copepoda) in two oligotrophic lakes in southern Norway Norw. — J.Zool., 1976, vol. 24, N 2, p.143-160.
- S h a p i r o J. The cause of a metalimnetic minimum of dissolved oxygen. — Limnol. a. oceanogr., 1960, vol.5, N2, p.216-227.

И.К. Ривьер, И.М. Лебедева,
Н.К. Овчинникова

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Изучение зоопланктона Рыбинского водохранилища началось с 1952 г. Уже в 1953-1954 гг. было установлено, что кривая динамики численности зоопланктона носит дувершинный характер с максимумами весной и осенью и периодом депрессии в середине лета. Это было показано на примере массовых видов — дафний и босмин (Мануйлова, 1958; Луферова, Монаков, 1966; Семенова, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972).

Подобный характер сезонной динамики оказался устойчивым и в последующие 1958-1964 гг., хотя соотношение видов, сроки их появления в водоеме, а также величины численности и биомассы испытывали ежегодные флуктуации. Количественные показатели зоопланктона в среднем для водоема оставались на невысоком уровне. Она связаны с климатическими и ландшафтными особенностями региона и условиями питания гидробионтов (Мордухай-Болтовской 1965).

В последующий период была замечена тенденция уменьшения биомассы зоопланктона в годы с высоким уровнем (Мордухай-Болтовской, 1965), однако в дальнейшем это положение не подтвердилось. Коэффициент корреляции между величиной биомассы и объемом водохранилища оказался недостоверным (Рыбинское водохранилище, 1972).

Настоящая работа представляет собой попытку на многолетних материалах 1971-1978 гг. установить связь между составом, обилием и характером сезонной динамики зоопланктона с температурой, прозрачностью, водностью, ветровой деятельностью, а также с бактерио- и фитопланктоном.

Материалом послужили сборы зоопланктона на 8 стандартных станциях, расположенных в пелагической части водохранилища в период с мая по октябрь.

Сбор материала производился планктонобатометром Дьяченко-Коженикова (объем 10 л) по горизонтам через каждые 2 м. На станции содержание каждого батометра связывалось в одну склянку.

Такая проба принималась как средняя для всей толщи воды на данной станции. Обработка проб в лаборатории велась по общепринятой методике. В общей сложности обработано 520 проб.

Рыбинское водохранилище лежит в зоне избыточного увлажнения европейской части СССР, в которой циркуляционная эпоха, начавшаяся в 1949 г., подразделяется на 2 периода: 1949–1963 и 1964–1973 гг. (Изотова, 1977). Первый – многоводный, характеризуется преобладанием западной формы атмосферной циркуляции (W), второй – маловодный, с доминированием восточной формы (E). Рассматриваемый нами период 1971–1978 гг. входит частично в теплую мало-водную фазу (1971–1974 гг.), а сравнительный материал (1956–1963 гг.)¹ – в многоводную холодную фазу. Однако в холодный период некоторые годы отличались повышенными температурами в маловодностью (например, 1960), а в теплый – наоборот. Так, 1966 г. характеризовался преобладанием (в процентах) западной циркуляции и значительно отличался от 1972 г. (по: Изотова, 1977).

	W	E
1966 г.	21	58
1972 г.	14	68

Объем (км³) Рыбинского водохранилища в указанные периоды представлен ниже:

1956 г.	23.5	1961 г.	25.6	1973 г.	16.87
1957 г.	25.8	1962 г.	25.9	1974 г.	17.34
1958 г.	23.5	1963 г.	19.7	1975 г.	15.58
1959 г.	25.6	1971 г.	17.75	1976 г.	16.05
1960 г.	18.4	1972 г.	15.1	1977 г.	16.89
				1978 г.	24.24

В первом 8-летнем периоде объем водохранилища составлял в среднем 23.5 км³, наблюдалось всего два маловодных года – 1960 и 1963. Во втором 8-летнем периоде средний объем водохранилища был несравненно ниже – 17.45 км³, и наблюдался всего один маловодный год – 1978.

При наблюдении за ходом температуры² в 1971–1978 гг. оказалось, что первые 4 года отличаются более плавным прогревом во-

¹ 1956–1963 гг. – 8-летний период; развитие зоопланктона в эти годы было наиболее подробно освещено в печати (Луфрова, Монаков, 1966).

² Данные по температуре воды получены на всех стандартных станциях одновременно со сбором зоопланктона.

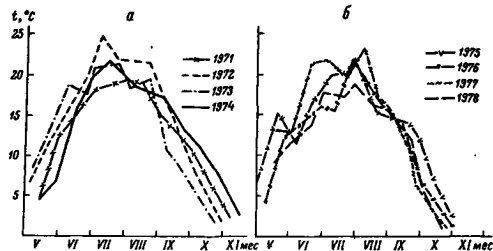
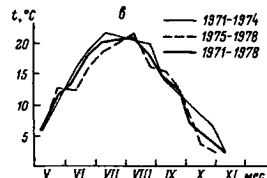


Рис.1. Температура воды открытого плеса на акватории стандартных станций.

а – температурные кривые за 1971–1974 гг., б – то же за 1975–1978 гг., в – среднепогодные температурные кривые; по оси ординат – температура, по оси абсцисс – время.



дохранилища и более высокими температурами, чем последующие (рис.1). Кривые, относящиеся к первому 4-летнему периоду, имеют плавный ход, за исключением 1973 г., когда наблюдался скачкообразный прогрев. В конце июня отмечалось падение температуры на 1.3°, с дальнейшим быстрым увеличением ее на 3°. В августе произошло резкое похолодание на 4° и последующее потепление на 1.5°. Годы с 1975-го по 1978-й характеризуются резкими длительными похолоданиями. Быстрый и необычайно интенсивный прогрев водохранилища до 15° в мае 1975 г. сменился похолоданием на 11° в июне, и лишь в конце этого месяца температура достигла 15°. Но наиболее холодными были 1976 и особенно 1978 гг. В 1978 г. температура воды ни разу не превышала 19°.

При осреднении данных по температуре прослеживается четкая картина: температурная кривая первого 4-летнего периода располагается выше, чем 2-го, по сравнению со среднепогодной кривой за все 8 лет наблюдений. При сравнении этих 4-летних периодов картина становится еще более наглядной.

Среднепогодные (VI–VII) температуры за 1-й период составляли 19.3°, а за 2-й – всего 17.32°. Таким образом, по температурным данным, 1-й период был более теплым, чем 2-й.

Прозрачность в наибольшей степени отражает ветровую деятельность и взмучиваемость водоема, которые снижают интенсивность развития зоо- и фитопланктона (Фортунатов, 1959; Шербаков, 1967; Николаев, 1978).

На стандартных станциях, расположенных в открытых частях водохранилища, падение прозрачности даже весной более связано с ветровой деятельностью, чем со склоновым стоком и поступлением взвесей с речными паводковыми водами.

В длительные периоды летних штилей создаются условия для интенсивного размножения синезеленых водорослей, вследствие чего прозрачность падает. Однако их развитие (а в Рыбинском водохранилище это в основном формы, образующие крупные колонии) в меньшей степени снижает прозрачность, чем взмучиваемые мелкие минеральные частицы (Румянцев, 1977). Глубина водохранилища, зависящая от уровня, влияет на величину прозрачности, но это также менее существенный фактор по сравнению с интенсивностью ветровой деятельности. В 1972-1973 гг., когда уровень воды в водохранилище был минимальным за всю историю его существования и наблюдалась высокая численность синезеленых, прозрачность воды оказалась максимальной. Эти годы (1972-1974), кроме повышенного температурного фона, характеризовались ослабленным ветровым режимом (Исотова, 1977), что в основном и отражалось на величине прозрачности.

В течение каждого сезона прозрачность возрастает от весны к лету и снижается осенью (рис.2). В 1971-1974 гг. прозрачность водохранилища была постоянно выше, чем в последующие 4 года, а также выше по сравнению со среднемноголетней кривой. Наивысшие ее показатели наблюдались в июне-июле самых теплых 1972-1974 гг., самые низкие - в наиболее холодные и ветреные 1976 и 1978 гг.

Таким образом, 1971-1974 гг. по многим абioticеским показателям значительно отличаются от 1975-1978 гг. Первые 4 года характеризовались повышенными среднесезонными температурами, сильным прогревом водохранилища, более теплым летом со значительно сниженной ветровой деятельностью и большой прозрачностью воды.

Колебания развития отдельных групп зоопланктона отмечались и ранее (Луферова, Монаков, 1966; Владимирова, 1974). Наиболее значительны они у коловраток; численность ракообразных (тыс.экз./м³) изменяется меньше.

Год	Rotatoria	Copepoda + Cladocera
1966	67,6	24,6
1967	39,4	22,2
1968	110,8	28,5
1969	73,3	24,4

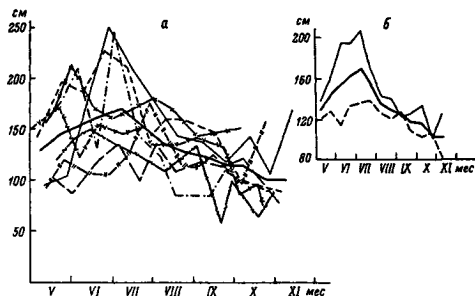


Рис.2. Прозрачность воды на акватории стандартных станций.

а - кривые изменения прозрачности за 1971-1978 гг., б - среднемноголетние изменения прозрачности; по оси ординат - прозрачность, по оси абсцисс - время. Остальные обозначения те же, что и на рис.1.

Год	Rotatoria	Copepoda + Cladocera
1960	107,1	38,9
1961	75,5	36,7
1962	54,5	32,6
1963	58,7	34,6
1964	92,7	36,6
1965	36,5	28,9

При сравнении общих кривых динамики численности и изменений биомассы зоопланктона за 1956-1963 гг. оказалось, что в 1960 г. (маловодном и теплом) величина численности немного превышала величину биомассы, тогда как в 1957 г. (многоводном, холодном) это соотношение стало обратным (рис.3).

При сопоставлении подобных кривых за 1971-1978 гг. выяснилось, что 1971-1973 гг. характеризовались высокой численностью зоопланктона. В дальнейшем она резко снизилась, особенно в 1976-1978 гг., тогда как биомасса осталась приблизительно на том же уровне (рис.3).

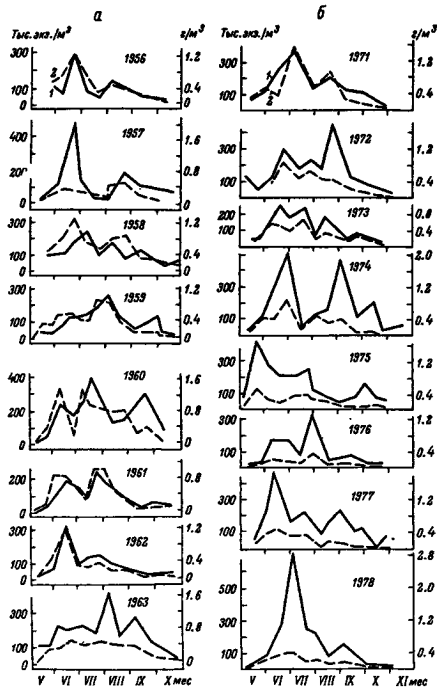


Рис.3. Общая численность и биомасса зоопланктона (средняя по 6 стандартным станциям).

а - 1956-1963 гг. (по: Луферова, Монахов, 1966), б - 1971-1978 гг.; 1 - биомасса, 2 - численность; по оси ординат: слева - численность, справа - биомасса; по оси абсцисс - время.

Среднесезонная численность и биомасса основных групп зоопланктона

Год	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Copepoda + Cladocera	Общий зоопланктон
1971	$\frac{100.31}{0.18}$	$\frac{18.88}{0.22}$	$\frac{12.44}{0.28}$	$\frac{31.32}{0.50}$	$\frac{131.62}{0.68}$
1972	$\frac{77.46}{0.21}$	$\frac{20.40}{0.22}$	$\frac{13.18}{0.37}$	$\frac{33.58}{0.59}$	$\frac{111.04}{0.80}$
1973	$\frac{58.14}{0.14}$	$\frac{11.41}{0.14}$	$\frac{11.99}{0.22}$	$\frac{23.40}{0.36}$	$\frac{81.51}{0.49}$
1974	$\frac{46.17}{0.19}$	$\frac{16.54}{0.21}$	$\frac{11.64}{0.43}$	$\frac{28.18}{0.64}$	$\frac{74.2}{0.83}$
1975	$\frac{21.17}{0.05}$	$\frac{19.23}{0.28}$	$\frac{9.24}{0.35}$	$\frac{28.47}{0.63}$	$\frac{49.7}{0.68}$
1976	$\frac{12.18}{0.04}$	$\frac{10.52}{0.11}$	$\frac{5.26}{0.22}$	$\frac{15.78}{0.33}$	$\frac{28.0}{0.37}$
1977	$\frac{12.91}{0.05}$	$\frac{19.02}{0.22}$	$\frac{7.05}{0.34}$	$\frac{26.07}{0.56}$	$\frac{38.98}{0.61}$
1978	$\frac{21.81}{0.06}$	$\frac{16.07}{0.18}$	$\frac{7.86}{0.54}$	$\frac{23.93}{0.72}$	$\frac{45.74}{0.78}$

Примечания. Здесь и ниже над чертой - численность (тыс. экз./м³), под чертой - биомасса (г/м³).

Изменения численности зоопланктона по годам четко прослеживаются на каждой стандартной станции в течение летнего периода. Начиная с 1975 г. показатели численности снижаются настолько, что величина биомассы оказывается выше. Эти соотношения несколько колеблются в течение одного сезона на разных станциях, но особенно четко изменяются по годам средние величины.

Уменьшение численности зоопланктона при небольших изменениях биомассы связано со снижением количества массовых мелких форм - коловраток. Численность ракообразных (Copepoda + Cladocera) за весь период исследований изменялась меньше, чем численность Rotatoria (см. таблицу).

Эти материалы подтверждают, что пульсации численности зоопланктона определяются колебаниями количества коловраток по годам. Снижение и увеличение их численности мало отражаются на величине общей биомассы, так как основу последней образуют ракообразные.

Среднелетние и среднесезонные показатели за каждый из 4-летних периодов значительно различались. В первый - численность зоопланктона была в 2 раза выше.

	Численность биомасса	
	среднесезонные (Y-X)	среднелетние (VI-VIII)
1971-1974 гг.	$\frac{99,6}{0,72}$	$\frac{145,0}{0,92}$
1975-1978 гг.	$\frac{40,6}{0,60}$	$\frac{80,0}{0,85}$

Таким образом, более теплый первый 4-летний период характеризовался преобладанием коловраток.

При рассмотрении видового состава зоопланктона за весь период исследований по среднелетним величинам оказалось, что в 1971-1974 гг. по всему водохранилищу доминировал *Conochilus*,¹ количество (тыс. экз./м³) которого в последующий период резко сократилось.

Год	Численность (VI-VIII) в том числе	
	общая зоопланктона	<i>Conochilus</i>
1971	207,2	150,5
1972	150,1	80,35
1973	92,0	29,8
1974	114,0	49,7
1975	63,8	15,1
1976	45,4	12,3
1977	65,9	4,9
1978	64,8	15,2

При исследовании сезонной динамики *Conochilus* по отдельным годам выявленная картина подтвердилась (рис.4). В 1971-1974 гг. вид достигал наибольшего развития, хотя в 1973 г. его было несколько меньше. В эти годы он давал либо 2 пика, сохраняясь в планктоне в течение всего лета, либо от мая до конца августа численность его постоянно была очень высокой. В дальнейшем численность *Conochilus* была ниже, и он рано исчезал из

¹ В Рыбинском водохранилище встречаются оба вида: *Conochilus* - *C. unicornis* и *C. hippocrepis*; численность этих близких видов суммировала.

планктона - в конце июля (1977, 1978 гг.) либо в середине августа (1978 г.). Только в 1975 г., отличающемся наиболее теплой осенью, наблюдалось вторичное увеличение численности этого вида (рис.1 и 4).

Осредненные картины сезонной динамики численности *Conochilus* наглядно подтверждают его приуроченность к теплому 1-му периоду. Длительная безветренная погода наиболее благоприятна для этого вида, при сильном волнении колонии сначала мигрируют в более глубокие слои, а затем отдельные особи прятутся в слизистую капсулу и перестают питаться. После сильных штормов численность *Conochilus* резко сокращается (Николаев, Ривьер, 1978).

Рассмотрим сезонную динамику массовых видов зоопланктона. Размножение *Keratella quadrata* происходило значительно более интенсивно в теплый период. Несмотря на то что в 1973 г. численность *K. quadrata* (как и *Conochilus*) была минимальна для первого 4-летнего периода, однако она превышала максимальную в последующие годы. Осредненная сезонная динамика численности *K. quadrata* за первый и второй периоды четко различалась, хотя характер ее изменений в течение сезона сохранялся: максимум - в конце мая-начале июня, затем резкий спад в июле и присутствие в планктоне в течение всего периода открытой воды (рис.4). Такая картина типична для этого вида (Луферова, Монахов, 1968).

Численность *Bosmina coregoni* за первый период была больше, кривые ее сезонной динамики располагались значительно выше. Осредненная кривая имела хорошо выраженный двуволнистый ход (рис.4), что обычно для этого вида (Семенова, 1968). В 1975-1978 гг. второй пик не наблюдался.

Величина численности и биомассы *B. coregoni* (средние показатели за сезон по всем станциям) колебалась по годам более чем в 10 раз, а для *Chydorus sphaericus* максимум численности приходился на жаркие и маловодные 1972-1973 гг.; количество его в последующие годы было в 5-60 раз ниже.

Год	Численность биомасса	
	<i>Bosmina coregoni</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>
1971	$\frac{5,30}{0,216}$	$\frac{3,01}{0,025}$
1972	$\frac{5,61}{0,102}$	$\frac{4,45}{0,037}$
1973	$\frac{5,83}{0,126}$	$\frac{6,82}{0,066}$
1974	$\frac{3,45}{0,219}$	$\frac{2,31}{0,039}$

Год	Численность биомасса	
	<i>Bosmina coregoni</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>
1975	$\frac{0.50}{0.013}$	$\frac{1.00}{0.012}$
1976	$\frac{0.80}{0.01}$	$\frac{0.13}{0.001}$
1977	$\frac{1.66}{0.1}$	$\frac{1.38}{0.007}$
1978	$\frac{1.66}{0.056}$	$\frac{0.53}{0.0035}$

Резкие отличия интенсивности развития этих видов в каждый из 4 первых лет от каждого из последующих позволяют усреднить показатели численности отдельно за каждый из периодов (рис.4). Сезонная динамика характерна для *Chydorus*: появление в начале мая, медленное размножение в течение мая-июня и затем резкое возрастание численности, особенно в конце лета (конец августа-начало сентября), когда другие *Cladocera* идут на убыль. Наиболее благоприятные условия для развития хидоруса складываются в период "цветения" синезелеными, которое обычно наблюдается в Рыбинском водохранилище в конце лета. Интенсивное размножение рачков всегда связано с длительными периодами летних штилей, что и наблюдалось в 1972-1974 гг.

Массовые виды кормового рачкового зоопланктона *Daphnia longispina* и *Daphnia cucullata* обнаруживают некоторые колебания по годам. Однако размах колебаний у *D.cucullata* не так велик. Это прослеживается по среднесезонным показателям численности (тыс.экз./м³) по всему водохранилищу.

Год	<i>Daphnia cucullata</i>	<i>Daphnia longispina</i>
1971	2.40	0.50
1972	1.30	1.04
1973	1.90	0.71
1974	2.80	0.94
1 75	3.10	0.91
1976	1.39	0.06
1977	1.18	0.14
1978	1.03	1.53

Годы максимального размножения этих видов дафний обычно не совпадают. *D. cucullata* относится к группе широко распространенных озерных видов, характерных для олиготрофных вод, и обладает более узкой приспособляемостью по сравнению с *D. longispina*. Наименьшее количество *D. cucullata* отмечалось в жаркие мало-водные 1972 и 1973 гг., а также в самые холодные и ветреные 1976 и 1978 гг. В 1974 и 1975 гг. *D. cucullata* была наиболее многочисленна, характеризовалась двумя периодами размножения и держалась в водохранилище в течение 3 месяцев. Возможно, это было связано с поднятием уровня в 1974 г., когда после засушливых 1972-1973 гг. были залиты заросшие наземной растительностью площади и наблюдался эффект "летования" и повышенная численность бактерий (мл.кл./мл):

1971 г.	1.11	1975 г.	1.63
1972 г.	1.66	1976 г.	1.35
1973 г.	0.98	1977 г.	2.18
1974 г.	1.73	1978 г.	1.72

Количество *D. longispina* колеблется по годам очень значительно - от 1.04 до 0.06 тыс.экз./м³. В 1976 и 1977 гг. ее почти не было, а в холодном 1978 г. численность *D. longispina* превышала таковую других *Cladocera* (*Daphia cucullata*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*). Многочисленные наблюдения за развитием *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище показывают, что изменения ее численности в большей степени обусловлены пищевым фактором по сравнению с температурным. При обильной бактериальной пище *D. longispina* достигает высокой численности при низких температурах и даже подо льдом (Мануйлова, 1955, 1984).

Численность *Bosmina longispina* в противоположность рассмотренным видам была наиболее высокой во 2-м, холодном, периоде. В 1971-1973 гг. ее количество в водохранилище было ничтожно мало, и только начиная с 1974 г. численность *B. longispina* начала возрастать, а кривая сезонной динамики приобрела двупековый характер (рис.5). *B. longispina* принадлежит к северозападному озерному комплексу, и, видимо, температурный оптимум для этого вида значительно ниже. Наибольшее количество *B. longispina* наблюдалось в самые холодные 1976 и 1978 гг.

Среди копепоид исследована сезонная динамика *Mesocyclops leuckarti*; численность *Termocyclops oithonoides* и *Termocyclops crassus* значительно ниже. Все это - теплолюбивые летние формы. Копепоиды У стадии *M. leuckarti* появляются в планктоне вскоре после таяния льдов в середине мая при температуре 5-7°; при 13° обнаруживаются уже зрелые самцы и самки.

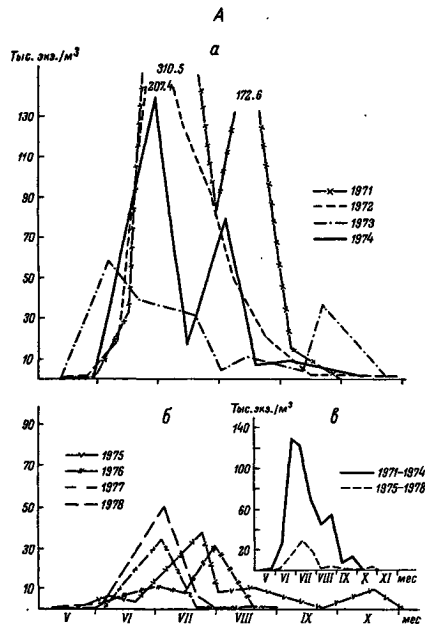


Рис.4. Сезонная динамика численности массовых видов зоопланктона (по 6 стандартным станциям).

А - *Conochilus*, Б - *Bosmina coregoni*, В - *Keratella* (1971-1978 гг.), Г - *Chydorus sphaericus* (1971-1978 гг.); а - кривые сезонной динамики в 1971-1974 гг., б - то же в 1975-1978 гг., в - среднепоголетные кривые динамики. По оси ординат - численность, по оси абсцисс - время.

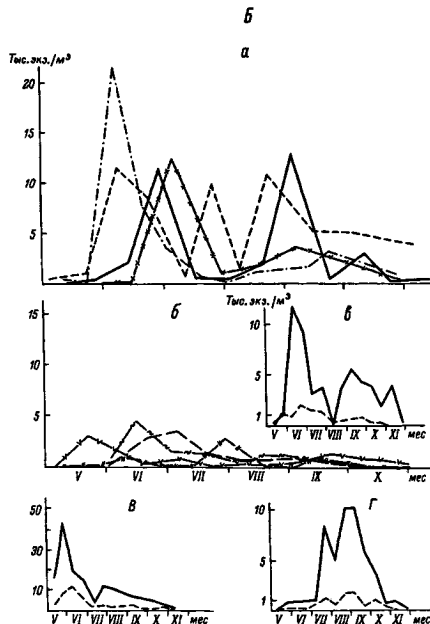


Рис.4 (продолжение).

Численность половозрелых особей быстро растет, и первый максимум наблюдается в конце мая-начале июня, иногда (1975 г.) в середине мая при ранней весне и интенсивном прогреве водохранилища. Первый пик численности прослеживается ежегодно более или менее четко, он хорошо различим и на осредненных кривых динамики (рис.6). Затем следует спад, связанный с отмиранием перезимовавшей генерации. В течение лета иногда отмечается несколько незначительных повышений и спадов численности. В июле-авгус-

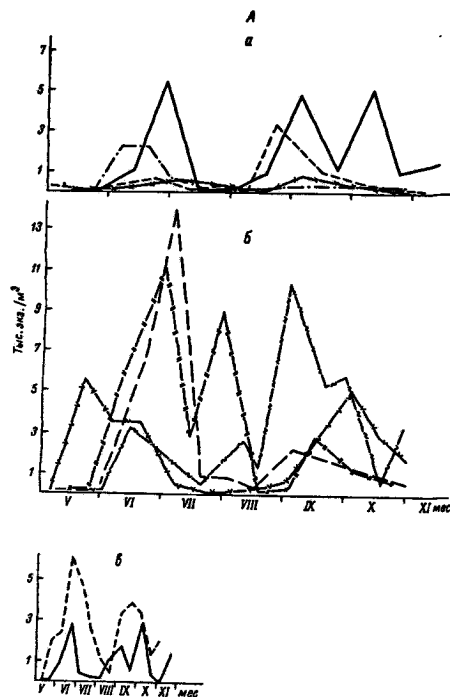


Рис.5. Сезонная динамика численности *Bosmina longispina* (А) и *Eudiaptomus* (Б).

Обозначения те же, что и на рис.4.

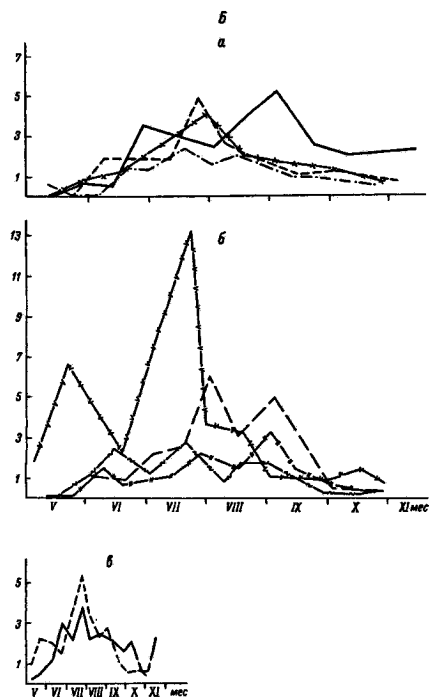


Рис.5 (продолжение).

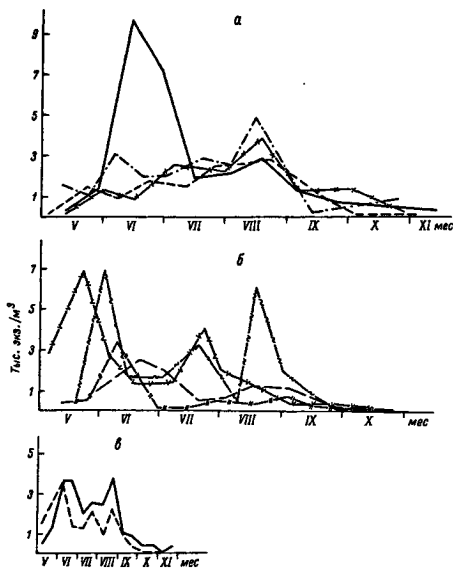


Рис.6. Сезонная динамика численности *Mesocyclops leuckarti*. Обозначения те же, что и на рис.4.

те наблюдается 2-й максимум. Продолжительность метаморфоза *Mesocyclops leuckarti* при 18–20° составляет около 20 дней (Монаков, 1958). Таким образом, в течение лета циклоп может образовывать 2 генерации. Осредненные кривые сезонной динамики имеют отчетливо выраженный двугорбный ход, что типично для этого вида в Рыбинском водохранилище (Монаков, 1959). В самые холодные 1976 и 1978 гг. и самые жаркие и засушливые 1972–1973 гг. численность *Mesocyclops* была пониженной.

Eudiaptomus gracilis в Рыбинском водохранилище имеет 2 генерации: летнюю и зимнюю, как это наблюдается в озерах Глубоком (Шербаков, 1967) и Плещеево. Особи зимней генерации активно размножаются с декабря по март. К весне, еще подо льдом, численность диаптомид снижается, и в начале мая они отмирают. С середины мая из яиц появляются молодые поколения *Eudiaptomus*. Рачки созревают, интенсивно размножаются. В течение лета и до октября количество диаптомид остается высоким (рис.5).

Максимальная численность диаптомиды достигают в середине лета, во 2-й половине июля. Наибольшие количества *Eudiaptomus* наблюдались в 1974 и 1975 гг., возможно, вследствие повышенного количества бактерий и особенно органического дегрита, играющего существенную роль в их питании (Маловицкая, Сорокин, 1961; Монаков, 1976).

При сравнении данных за 1971–1978 гг. и 1956–1963 гг. обнаруживается большое сходство зоопланктона в годы, когда экологические условия были наиболее близкими.

Так, 1957 г. характеризовался высоким уровнем, близким к НПУ (объем водохранилища 25,8 км³), и холодным летом. По данным Л.А. Луферовой и А.В. Монакова (1966), количество *Keratella quadrata* и *Conochilus* в этом году было ничтожно, *Chydorus* отсутствовал все лето и лишь в конце сентября появился на короткое время в планктоне. Значительную биомассу образовывали *Daphnia longispina* и *Bosmina longispina*.

В 1961 г. наблюдались высокий уровень воды в водохранилище, но более теплое лето. В таких условиях *Conochilus* размножился в массовом количестве, значительно больше было *Keratella*, *Chydorus* присутствовал все лето, *Bosmina coregoni* имела 2 периода максимальной численности.

Особенно теплым летом и низким уровнем (объем водохранилища 18,4 км³) отличался 1960 г. В течение мая–августа температура воды на 1,5° превышала среднееголетние показатели. В зоопланктоне в течение всего сезона доминировали по численности коловратки (*Conochilus*, *Keratella*) – 107,1 тыс. экз./м³, ракообразные составляли 38,9 тыс. экз./м³ (Владимирова, 1974).

Таким образом, развитие зоопланктона в различные по водности и относительно теплые 1960 и 1961 гг. происходило в основном так же, как в 1971–1974 гг., а состояние зоопланктона в холодном, многоводном 1957 г. было сходным с тем, что наблюдалось в холодные 1976 и 1978 гг., хотя последние значительно различались по водности.

Сопоставление всех имеющихся материалов проясняет особенности развития зоопланктона в определенных условиях и позволяет сделать некоторые предположения. Так, в теплые годы с повышенной инсоляцией и пониженным ветровым перемешиванием (что в нашей климатической зоне связано с преобладанием восточной атмосферной циркуляции) в Рыбинском водохранилище отмечается низкий

уровень, более плавный прогрев, более высокая температура воды, большая ее прозрачность и интенсивное размножение синезеленых водорослей. В такие годы по всему водоему создаются благоприятные условия для размножения *Conochilus*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, наблюдается повышенная численность *Keratella*. В теплые годы, но с более высоким уровнем, обильно характер развития зоопланктона (преобладание коловраток, и среди них *Conochilus*) сохраняется. Видимо, температура воды и ветровое перемешивание – наиболее важные факторы, определяющие тот или иной тип развития зоопланктона.

Годы, отличающиеся холодным летом и резкими колебаниями температуры воды, связанными с интенсивной ветровой деятельностью и пониженной инсоляцией (преобладанием западного переноса), имеют много общего в характере развития зоопланктона, хотя уровень водоема может различаться. В такие периоды количество коловраток сокращается на порядок, в зоопланктоне доминируют крупные холодолюбивые ракообразные: *Bosmina longispina*, *Daphnia longispina*, гетерокопа, диапомусы.

Поступление повышенных количеств органического детрита от разлагающейся наземной растительности после заливания осушительной зоны способствует интенсивному развитию микрофлоры и благоприятно сказывается на таких видах, как *Daphnia cucullata*, *Daphnia longispina*, *Eudiaptomus*.

Несмотря на значительные флуктуации численности и соотношения видов, биомасса зоопланктона в 1971–1973 гг. не испытывала больших колебаний. Это связано, как уже отмечалось, с более устойчивым уровнем развития ракообразных: *Copepoda* и *Cladocera*, хотя соотношение этих групп между собой в отдельные годы подвержено значительным колебаниям. Ракообразные образуют основную массу животного планктона и служат пищей планктонных рыб. Колебания численности коловраток по годам изменяют условия питания личинок и молоди рыб. Снижение численности *Rotatoria* уменьшает самоочищающую способность водоема, так как коловратки (совместно с простейшими) – основные потребители бактериопланктона.

Установленные общие закономерности развития зоопланктона в зависимости от колебаний погодных условий, изменений абиотических факторов водной среды в дальнейшем могут быть уточнены количественно как в отношении зоопланктона в целом, так и отдельных входящих в его состав видов.

Л и т е р а т у р а

Владимирова Т.М. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища. – В кн.: Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л., 1974, с.37–42.

Изотова А.Ф. Осадки и испарения. – В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч.1, с.77–85.

Луферова Л.А., Можаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. – В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. Л., 1966, с.40–55.

Маловицкая Л.М., Сорокин Ю.И. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (*Crustacea*, *Copepoda*) с помощью C14. – Тр. Ин-та биол.водохр. АН СССР, 1981, вып. 4(7), с.262–272.

Мануйлова Е.Ф. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков. – Тр.биол. ст. „Борок“ АН СССР, 1955, вып.2, с.89–107.

Мануйлова Е.Ф. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище. – Тр.биол. ст. „Борок“ АН СССР, 1958, вып.3, с.236–249.

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.; Л., 1964. 327 с.

Можаков А.В. Жизненный цикл *Mesocyclops leuckarti* Claus (*Copepoda*, *Cyclopoida*). – ДАН СССР, 1958, т.120, № 2, с.419–421.

Можаков А.В. Основные черты биологии циклопов *Mesocyclops leuckarti* (Jur.) и *Acanthocyclops virens* Claus (*Copepoda*, *Cyclopoida*). – Автореф.канд.дис., М., 1959, с.1–15.

Можаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных циклопов. Л., 1976. 170 с.

Мордужай – Болтовской Ф.Д. Итоги работы по изучению зоопланктона, зообентоса и биологии водных беспозвоночных. – В кн.: Биологические процессы во внутренних водоемах. Л., 1965, с.48–77.

Николаев И.И. Предварительные результаты исследований на оз.Белом. – Тез. докл. „Биологические ресурсы водоемов Волгоградской обл., их охрана и рациональное использование“, Волгоград, 1978, с.5–8.

Николаев И.И., Ривьер И.К. Вспышки численности *Conochilus hippocrepis* в планктоне Белого озера. – Информ. бюл. „Биол.внутр.вод“, 1979, № 43, с.15–17.

Румянцев В.В. Прозрачность воды. – В кн.: Оз.Кубенское. Л., 1977, ч.1, с.168–175.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 360 с.

Семенова Л.М. Некоторые данные по биологии *Bosmina coregoni* Baird. в Рыбинском водохранилище. – В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с.21–26.

Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища, как показатели его режима. – Тр. Ин-та биол.водохр. АН СССР, 1959, вып.2(5), с.246–367.

Щербаков А.П. Оз.Глубокое. М., 1967. 379 с.

Ф.Д. Мордухай-Болтовской,
В.Н. Столбунова

О НЕРАВНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Как известно, водные беспозвоночные в водоеме распределены неравномерно. Некоторые представители планктона образуют скопления, величина, условия и причины возникновения которых часто не выяснены. Одним из примеров этой неравномерности является колебание в 2-4 раза количества кладозер в разных местах маленького пруда, площадью в доли гектара (Мордухай-Болтовской, 1955). В Рыбинском водохранилище при 3 синхронных (однодневных) «съемках» зоопланктона, выполнявшихся с 4 одновременно работавших судов, было обнаружено крайне неравномерное распределение планктонных кладоцер-фильтраторов. Численность их колебалась в 40-75 раз (Моваков, Семенова, 1966). Тщательный учет экологических факторов (глубина, температура, течение, прозрачность, количество взвешей, газовый режим, «сгон» или «нагон» планктона) не выявил причин столь сильных изменений количества дафний и босмин. Вероятно, планктонные рачки образовывали разных размеров агрегации вследствие каких-то поведенческих актов (Мордухай-Болтовской, 1974).

По данным И.П.Дьяченко (1963), в Рыбинском водохранилище при последовательном лове зоопланктона в одной точке одним орудием лова количество живых животных изменяется в 10-14 раз. Подобные результаты в какой-то степени отражают неравномерность распределения зоопланктона и способность многих форм образовывать агрегации, что наблюдалось у многих гидробионтов, например «брачные рои» у бентосных кумовых раков (Мордухай-Болтовской, 1960). Известны стаи и пресноводные кладозеры *Polyphemus pediculus* (Бутория, 1960, 1972). Образование агрегаций отмечалось у *Ceriodaphnia affinis* (Brandt, Fernando, 1871), и у *Moina* (Johnson, Chua, 1973; Ratzlaff, 1974).

На неравномерное распределение зоопланктона в Волгоградском водохранилище указывала В.П.Вьюшкова (1972), а в Шекснинском - В.П. Луферов (1970). Особенности распределения отдельных видов в толще воды позволяют получить ряд сведений по экологии и экологии изучаемых организмов, на основании которых можно произ-

вести усовершенствование методики количественного и качественного сборов зоопланктона.

Между тем многие исследователи не принимают во внимание агрегированность зоопланктона и для оценки обилия населения водоемов используют небольшое число проб, а при сравнении по средним величинам биомассы придают значение различиям в десятые доли грамма.

Зоопланктон прибрежной зоны распределен наиболее неравномерно. Целью нашего исследования было дать его сравнительную оценку в различных участках этой зоны и за ее пределами, а также выяснить, насколько неравномерно распределены весь зоопланктон, его отдельные группы и формы, зависит ли его агрегированность от условий среды (глубины, освещенности, времени суток) и характера биоты (литорали, пелагиали). Для этого прежде всего необходимо было выявить различия между величинами численности зоопланктона, полученными по разному количеству проб, и определить их достоверность.

В 1975-1977 гг. проведены специальные сборы зоопланктона пелагиали и литорали Иваньковского и Рыбинского водохранилищ на участках с однородными экологическими условиями. По одной линии через равные промежутки (4-7 м) отбирали по 30 проб. В литорали на глубине 0,5 м отбор проб производили 10-литровым мерным сосудом, а на глубине 1-2 м и в пелагиали - видоизмененной моделью планктонобтатора ДК по 2 пробы в одной точке (Столбунова, Кожеников, 1977). Пробы концентрировались до такой плотности организмов, чтобы в одной штемпель-пипетке при подсчете было не менее нескольких десятков экземпляров каждого вида рачков. Это позволяет считать результаты подсчета достаточно надежными. Большинство проб отбиралось по три раза штемпель-пипеткой объемом 2 см³ и просчитывалось. В ряде случаев подсчет рачков производился тотально. Всего обработано 600 проб зоопланктона. Их статистические характеристики представлены в табл.1-5. Для оценки характера распределения доминирующих видов зоопланктона был использован коэффициент дисперсии

$$D = \frac{s^2}{\bar{x}},$$

где s - среднеквадратичное отклонение от средней численности (Comita, Comita, 1957).

По данным этих авторов, соотношение дисперсии (D) и среднего арифметического (\bar{x}) позволяет получить некоторую информацию о характере распределения данного вида в водоеме. Если дисперсия $D < 1$, распределение равномерное и организмы имеют тенденцию к избеганию друг друга. При $D = 1$ распределение случайное, а при $D > 1$ организмы склонны к образованию агрегаций. Таким образом, данное соотношение дисперсии служит показателем равномерного, случайного и агрегированного («пятнистого») распределения.

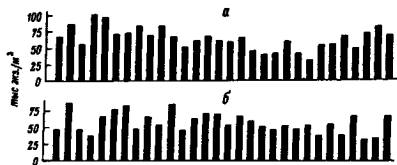


Рис.1. Распределение науплиев в прибрежье Ивановского водохранилища в июне (а) и августе (б) 1975 г.

По оси ординат - численность, по оси абсцисс - отдельные лова через 4 м.

При исследовании обнаружена большая неравномерность в распределении организмов зоопланктона как в литорали, так и в пелагиали. Численность клadoцeр в прибрежье Ивановского водохранилища колебалась гораздо больше, чем копеподитов и рачков глубоководья (табл.1, рис.1-3). Но коэффициент дисперсии во всех случаях оставался выше 1, что позволяет предположить, что у организмов зоопланктона существует тенденция к образованию скоплений.

Распределение пелагического зоопланктона в разное время суток в поверхностном слое и на глубине (горизонт 2 м) в условиях штиля характеризуется сборами проб, выполненными в Волжском плесе (у Шуморовского острова) Рыбинского водохранилища в июне 1977 г. На глубине 2 м колебания численности клadoцeр меньше в полдень, но коэффициенты вариации и дисперсии непоказательны как для доминирующих *Bosmina coregoni coregoni* и *Daphnia cucullata*, так и для всех клadoцeр (табл.2). Сборы, выполненные на этих же станциях в полдень в поверхностном слое, свидетельствуют о неизменно большей неравномерности распределения ракообразных, чем на глубине 2 м (табл.2, 3).

Распределение литорального зоопланктона имеет еще большую неравномерность (табл.4): общая численность его изменялась иногда в 10 раз, коэффициенты вариации и дисперсии соответственно до 58% и 123. В зависимости от глубины прибрежной станции меняются агрегированность зоопланктона (табл.5). Она возрастает по мере уменьшения глубины, что особенно отчетливо проявляется у клadoцeр.

Используемые орудия лова могут существенно влиять на результаты. Неравномерность распределения при отборе проб сетью Джудая, планктосборителем "Торпеда", планктоботометром системы ДК и насосом оказалась различной (табл.6). Лучший результат (коэффициент вариации 3%) показал планктоботометр. Большие колебания численности оказались при взятии проб планктосборителем

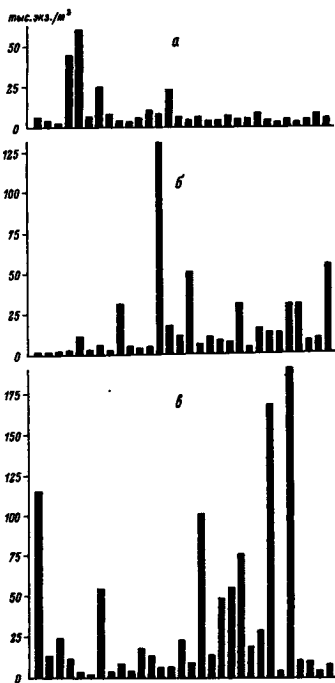


Рис.2. Распределение *Polyphemus pediculus* в июне 1975 г. (а), *Ceriodaphnia pulchella* в августе 1975 г. (б) и *Daphnosoma brachyurum* в августе 1976 г. (в) в прибрежье Ивановского водохранилища.

Обозначения осей те же, что и на рис.1.

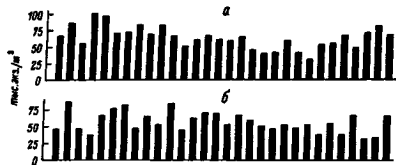


Рис.1. Распределение науплиев в прибрежье Иваньковского водохранилища в июне (а) и августе (б) 1975 г.

По оси ординат – численность, по оси абсцисс – отдельные лова через 4 м.

При исследовании обнаружена большая неравномерность в распределении организмов зоопланктона как в литорали, так и в пелагиали. Численность клadoшер в прибрежье Иваньковского водохранилища колебалась гораздо больше, чем копепоидов и рачков глубоководья (табл.1, рис.1–3). Но коэффициент дисперсии во всех случаях оставался выше 1, что позволяет предположить, что у организмов зоопланктона существует тенденция к образованию скоплений.

Распределение пелагического зоопланктона в разное время суток в поверхностном слое и на глубине (горизонт 2 м) в условиях штиля характеризуется сборами проб, выполненными в Волжском плесе (у Шуморовского острова) Рыбинского водохранилища в июне 1977 г. На глубине 2 м колебания численности клadoшер меньше в полдень, но коэффициенты вариации и дисперсии непостоятельны как для доминирующих *Bosmina coregoni coregoni* и *Daphnia cucullata*, так и для всех клadoшер (табл.2). Сборы, выполненные на этих же станциях в полдень в поверхностном слое, свидетельствуют о неизменно большей неравномерности распределения ракообразных, чем на глубине 2 м (табл.2, 3).

Распределение литорального зоопланктона имеет еще большую неравномерность (табл.4): общая численность его изменялась иногда в 10 раз, коэффициенты вариации и дисперсии соответственно до 58% и 123. В зависимости от глубины прибрежной станции меняется агрегированность зоопланктона (табл.5). Она возрастает по мере уменьшения глубины, что особенно отчетливо проявляется у клadoшер.

Используемые орудия лова могут существенно влиять на результаты. Неравномерность распределения при отборе проб сетью Джуды, планктособирателем „Торпеда“, планктометром системы ДК и насосом оказалась различной (табл.6). Лучший результат (коэффициент вариации 3%) показал планктометр. Большие колебания численности оказались при взятии проб планктособирателем

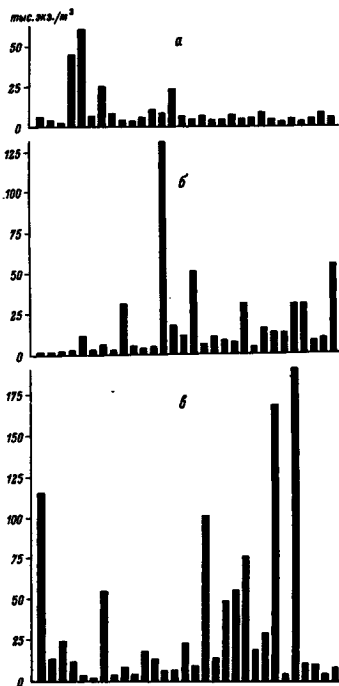


Рис.2. Распределение *Polyphemus pediculus* в июне 1975 г. (а), *Ceriodaphnia pulchella* в августе 1975 г. (б) и *Dia-phanosoma brachyurum* в августе 1978 г. (в) в прибрежье Иваньковского водохранилища.

Обозначения осей те же, что и на рис.1.

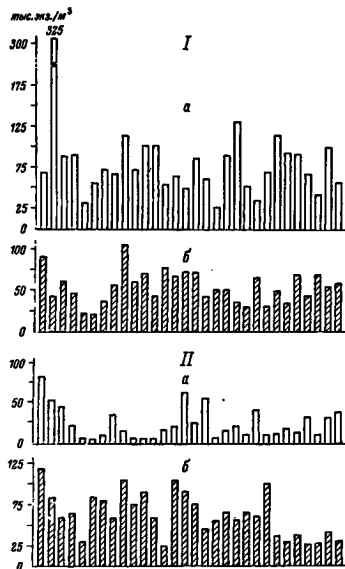


Рис.3. Распределение I - *Bosmina coregoni coregoni* и II - *Daphnia cucullata* в пелагиали Рыбинского водохранилища в июне 1977 г. в поверхностном слое (а) и на глубине 2 м (б).

По оси ординат - численность; по оси абсцисс - отдельные ловы через 7 м.

„Торпеда“ и сеть Джудай; коэффициенты вариации (CV %) 102% и 80%, а колебания численности (x_2/x_1) соответственно в 6 и в 112 раз.

Таким образом, многие планктонные беспозвоночные распределены в водоеме крайне неравномерно. Это очевидное обстоятельство заставляет с большой осторожностью оперировать получаемым исследовательским материалом.

Т а б л и ц а 1

Распределение зоопланктона в Иваньковском водохранилище в 1975 г.

Вид	Д л и т е л ь н о с т ь					
	$x_1 \cdot 10^3$	$x_2 \cdot 10^3$	$\frac{x_2}{x_1}$	$\bar{x} \cdot 10^3$	m_x	$\sigma \cdot 10^3$
<i>Nauplii Cyclopoida</i>	25.0	105.0	4.2	63.7	3376	18.5
<i>Copepodit Cyclopoida</i>	2.5	89.0	35.6	16.7	3011	16.3
<i>Polyphemus pediculus</i>	0.1	58.0	580	7.5	2872	13.0
<i>Ceriodaphnia pulex</i>	0.1	130.0	1300	16.7	4872	25.6
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0.2	197.4	987	34.8	9161	50.2
<i>Daphnia cucullata</i>	7.6	43.3	5.7	19.1	1789	9.8
<i>Bosmina coregoni coregoni</i>	5.8	21.8	3.7	12.1	884	4.9

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2-4, в число проб (n) равно 30. Здесь и в таблице 2-6 \bar{x} - средняя арифметическая и максимальная численности раков в 1 м³ (ряд из 30 проб); σ - среднее арифметическое; m_x - ошибка с $p=0.95$; CV, % - коэффициент вариации; все величины рассчитаны по общепринятым формулам (Плохинский, 1961).

Таблица 2

Распределение пелагического зоопланктона в разное время суток
(Рыбинское водохранилище, VI 1977)

Вид, группа	Время суток, ч	$x_1 \cdot 10^3$	$x_2 \cdot 10^3$	$\frac{x_2}{x_1}$	$\bar{x} \cdot 10^3$	m_x	$\sigma \cdot 10^3$	Δ	CV, %
<i>Bosmina longispina</i>	6	0,2	25,0	125	13,8	4059	22,2	35,7	161
	12	0,2	5,0	25	2,8	368	2,0	1,4	72
	24	5,0	55,0	11	19,6	2552	12,2	7,6	62
<i>B. coregoni coregoni</i>	6	20,0	130,0	6,5	74,3	5460	29,8	12,0	40
	12	20,0	105,0	5,2	53,3	3591	19,7	7,3	37
	24	25,0	170,0	6,8	84,3	7238	34,7	14,2	41
<i>Daphnia cucullata</i> ♀	6	5,0	90,0	18	56,0	3755	20,6	7,6	37
	12	10,0	95,0	9,5	41,3	3586	19,7	9,4	47
	24	25,0	120,0	4,8	72,2	4918	23,4	7,6	33
<i>D. cucullata</i> , молодь	6	10,0	100,0	10	33,4	2483	13,3	5,3	40
	12	10,0	105,0	10,5	46,8	4169	22,8	11,1	49
	24	5,0	70,0	14	31,7	3577	17,0	9,1	53
<i>D. cristata</i>	6	0,2	5,0	25	0,4	60,7	0,3	0,2	90
	12	0,2	15,0	75	2,7	848	3,5	4,5	133
	24	0,2	1,2	6	0,4	80,7	0,3	0,2	78
<i>D. longispina</i>	6	0,2	5,0	25	0,9	164	0,9	0,9	102
	12	0,2	10,0	50	1,5	435	2,4	3,8	162
	24	0,8	3,2	5,3	1,8	147	0,8	0,4	44
<i>Cladocera</i>	6	70,8	332,0	4,7	181,4	10690	58,5	18,8	32
	12	73,0	275,8	3,8	147,0	8060	44,1	13,2	30
	24	118,2	326,8	2,7	216,0	13177	63,2	18,4	29

Таблица 3

Распределение пелагических клadoвер в поверхностном слое в полдень (Рыбинское водохранилище, VI 1977)

Вид, группа	$x_1 \cdot 10^3$	$x_2 \cdot 10^3$	$\frac{x_2}{x_1}$	$\bar{x} \cdot 10^3$	m_x	$\sigma \cdot 10^3$	Δ	CV, %
<i>Bosmina longirostris</i>	5,0	97,5	19,5	30,2	5799	31,8	33,4	106
<i>B. longispina</i>	15,0	375,0	25,0	112,3	18260	89,0	70,5	79
<i>B. coregoni coregoni</i>	25,0	325,0	13,0	81,8	9780	58,5	35,0	85
<i>Daphnia cucullata</i> ♀	0,4	70,0	175	26,8	2872	15,7	9,2	59
<i>D. cucullata</i> , молодь	12,5	110,0	8,8	45,8	4443	24,3	12,8	53
<i>D. longispina</i>	0,2	12,5	6,2	122,1	10620	58,2	29,3	48
<i>D. cristata</i>	0,2	10,0	50,0	1,5	452	2,5	4,1	182
<i>Cladocera</i>	90,8	602,5	6,6	288,8	26226	143,6	71,1	50

Таблица 4

Распределение литорального зоопланктона на глубине 1-2 м (Иваньковское водохранилище, VIII 1976)

Район взятия проб	$x_1 \cdot 10^3$	$x_2 \cdot 10^3$	$\frac{x_2}{x_1}$	$\bar{x} \cdot 10^3$	m_x	$\sigma \cdot 10^3$	Δ	CV, %
Бывш. оз. Видогошь	120,7	632,8	5,1	303,7	31,4	172,0	97,4	57
Зал. Бабия	105,0	1037,5	9,8	356,7	38,4	210,1	123,4	59
Зал. Омуты	163,3	308,3	1,9	240,5	6,8	38,1	6,0	16

Таблица 5

Распределение литорального зоопланктона в зависимости от глубины места обитания (Рыбинское водохранилище, ст. напротив Борка)

	Глубина, м	$x_1 \cdot 10^3$	$x_2 \cdot 10^3$	$\frac{x_2}{x_1}$	$\bar{x} \cdot 10^3$	m_x	$\sigma \cdot 10^3$	Δ	CV, %
Зоопланктон	0,7	350,8	1225,0	3,2	728,2	8290	26,2	0,84	3,6
	2	152,0	357,0	2,4	256,0	2025	8,4	0,18	2,5
<i>Cladocera</i>	0,7	1,0	47,5	47,5	15,3	473	1,5	1,5	9,8
	2	4,0	37,5	9,4	26,3	348	1,1	0,46	4,3

Примечание. Число проб равно 10.

Таблица 6

Распределение пелагического зоопланктона в Иваньковском водохранилище при отборе различными орудиями лова

	$x_1 \cdot 10^3$	$x_2 \cdot 10^3$	$\frac{x_2}{x_1}$	$\bar{x} \cdot 10^3$	m_x	$\sigma \cdot 10^3$	D	CV, %
"Торпед"	6,0	38,0	6	15,2	2831	15,8	102	
Сеть Джудая	1,7	18,7	11,2	7,6	1110	6,1	4,9	80
Насос	5,5	16,0	2,9	8,6	937	5,1	2,7	53
Планктотометр	73,0	275,6	3,8	147,0	803	4,4	0,13	3

Таблица 7

Количество проб, необходимое для получения средней арифметической численности зоопланктона с заданной ошибкой

Станция	Число проб при ошибке, %									
	5	10	20	30	40	50	60	70	80	100

Иваньковское водохранилище (литераль)

Бышоз.Видюгошь	447	112	28	12	7	5	3	2	2	1	-
Зал. Омуты	40	10	3	1	-	-	-	-	-	-	-
Зал. Бабья	562	132	35	15	8	6	4	3	2	2	1

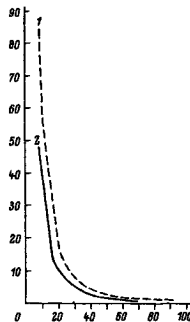
Рыбинское водохранилище (пелагаль)

Молога, поверхность	312	77	20	9	5	3	2	2	1	-	-
Шумеровский о-в; поверхность, рассвет	222	58	14	6	3	2	2	1	-	-	-
" " полночь	189	42	11	5	3	2	1	-	-	-	-
горизонт 2 м, рассвет	166	42	10	5	2	2	1	-	-	-	-
" " полдень	144	38	9	4	2	1	1	-	-	-	-
" " полночь	137	34	8	4	2	1	1	-	-	-	-
Литераль	350	85	22	9	5	4	2	2	1	1	-
Пелагаль	182	48	12	6	3	2	1	1	-	-	-

Примечание. Орудие лова — планктотометр.

Рис.4. Номограмма расчета объема выборки необходимого для получения средней арифметической численности зоопланктона с заданной ошибкой.

1 — литераль, 2 — пелагаль; по оси ординат — число проб, по оси абсцисс — ошибка x , %.



На основании результатов обработки всего материала нами был рассчитан объем выборки (количество отбираемых проб), который необходим для получения средней арифметической численности зоопланктона с заданной ошибкой (точностью) в литеральных и пелагических участках верхневольжских водохранилищ при использовании в качестве орудия лова планктотометра (табл.7). Эти расчеты, выполненные по обобщенным для литерали и пелагали данным, представлены в виде номограммы (рис.4).

Как следует из табл.7 и номограммы, для характеристики зоопланктона литерали всегда требуется большее число проб, чем для оценки зоопланктона пелагали с той же точностью. Например, для определения с 10%-ной ошибкой численности зоопланктона в литерали необходимо 85 проб, а в пелагальных участках — 48, т.е. в 1,8 раза меньше. При увеличении ошибки до 20% требуемый объем выборки существенно сокращается: в литерали — до 22 проб, в пелагали — до 12. Объем выборки можно резко снизить, если допустима ошибка в 30% при вычислении среднего (рис.4).

Таким образом, зоопланктон как в литерали, так и в пелагали распределен крайне неравномерно. Даже при сборах в одной точке общее количество зоопланктона колеблется не менее чем в 2-3 раза. Наибольшая неравномерность распределения наблюдается в прибрежье на поверхности среди кладощер, численность которых может изменяться в 48 раз, а на глубине 2 м — в 9 раз.

Колебания общей численности ветвистоусых всегда меньше, чем таковые отдельных видов. Наиболее плотные скопления образуют *Polyphemus pediculus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*. Их численность может изменяться в 500-1000 раз. Многочисленные скопления зоопланктона обычно состоят из особей одного вида.

В пелагали неравномерность распределения кладощер меньше, их численность иногда колеблется в 6-7 раз в поверхностном слое,

а на горизонте 2 м - в 3-5 раз. Неравномерность распределения обнаруживается при работе с пикным орудием лова (сеть Джудая, планктобаторметр, планктососбиратель "Горшела", насос). Лучший результат дает планктобаторметр (коэффициент вариации 3%). Для характеристики зоопланктона литорали всегда требуется большее число проб, чем для суждения с той же точностью о зоопланктоне пелагиали. Если при вычислении среднего допустима ошибка в 30%, то объем выборки можно резко снизить.

Л и т е р а т у р а

- Б у т о р и н а Л.Г. О причинах образования стай у *Polyphe-mus pediculus*. - Информ. бюл. "Биол.внутр.вод", 1969, № 3, с.68-71.
- Б у т о р и н а Л.Г. Некоторые особенности поведения *Polyphe-mus pediculus* (L.). - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972, с.31-37.
- В ь ю ш к о в а В.П. К вопросу об агрегатности распределения организмов зоопланктона Волгоградского водохранилища. - В кн.: Поведение водных беспозвоночных. Борок, 1972, с.44-48.
- Д ь а ч е н к о И.П. Сравнительный анализ упловистости планктоночерпателя Богорова и планктобаторметра. - В сб.: Матер. по биол. и гидр. волжских водохр. Л., 1968, с.29-35.
- Л у ф е р о в В.П. Агрегатность распределения некоторых ракообразных в Шейснинском водохранилище. - В кн.: Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев, 1970, с.229-230.
- М о н а к о в А.В., С е м е н о в а Л.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок. - Тр.Ия-та биол.водохр. АН СССР, 1966, вып.12(15), с.58-67.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф.Д. О методике количественного учета фауны на временных водоемах и в периодически затопляемых зонах водохранилищ. - Тр.биол.ст."Борок" АН СССР, 1955, вып.2, с.393-406.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л., 1960, с.5-286.
- М о р д у х а й - Б о л т о в с к о й Ф.Д. О значении исследований поведения водных беспозвоночных для решения гидро-биологических задач. - Гидробиол.журн., 1974, т.10, № 3, с.110-117.
- С т о л б у н о в а В.Н., К о ж е в н и к о в А.П. Видоизмененная модель планктобаторметра ДК для работы с лодки. - Информ.бюл. "Биол.внутр.вод", 1977, № 33, с.68-73.
- П л о х и н с к и й Н.А. Биометрия. Новосибирск, 1961, с.85-273.

Brandl Z., Fernando C.H. Microaggregation of the cladoceran *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg with a possible reason for microaggregation of zooplankton. - Can. J. Zool., 1971, vol.49, p.775.

- Comita G.W., Comita L.L. The internal distribution patterns of a calanoid copepod population, and a description of modified Clarke-Bumpus plankton samples. - Limnol. a. Oceanogr., 1957, vol. 2, p. 321-333.
- Johnson D.S., Chua T.S. Remarkable schooling behaviour of a water flea, *Moina* sp. (*Cladocera*). - Crustaceana, 1973, vol.24, p.332-333.
- Ratzlaff W. Swarming in *Moina affinis*. - Limnol. a. Oceanogr., 1974, vol.19, N 6, p.993-995.

Сочетание классического озерного типа и незначительного волнения во многом определяло выбор этого водоема в качестве базового для проведения данной работы.

М а т е р и а л и м е т о д и к а

Исследования проводились в период 1975–1978 гг. на одной и той же станции с глубиной 21–22 м. Летом 1975 г. был сделан один вертикальный разрез. Пробы отбирались с горизонтов 0, 3, 5, 10 и 13 м 10-литровым батометром ДК. В октябре 1976 г. материал собирался на суточной станции с горизонтов 0, 4, 8, 12, 16 и 20 м. Пробы с этих горизонтов собирались тем же батометром через 4 ч. Всего в течение одних суток было собрано 8 серий. В марте 1977 г. вертикальное распределение зоопланктона исследовалось на 7 горизонтах (0, 4, 8, 12, 16, 20 и 21,5 м). Временные интервалы между отдельными сериями оставались те же, что и на суточной станции 16 октября. Пробы зоопланктона собирались уменьшенной моделью планктобатомера объемом 5 л, причем с каждого горизонта отбиралось по 2 батометра. В этот период озеро было покрыто довольно толстым (80 см) льдом и 40-сантиметровым слоем снега. Следующая суточная станция была проведена в августе 1977 г. Сбор проб производился с горизонтов 0, 2, 4, 6, 8 и 12 м. Распределение планктона на глубине от 12 до 22 м не исследовалось, так как в гипolimнионе практически полностью отсутствовал кислород и количество планктонных организмов было ничтожно мало. Временные интервалы между сериями составляли 3 ч. Чтобы уменьшить влияние горизонтальной неоднородности распределения зоопланктона, с каждого горизонта отбирались 2 пробы, которые затем интегрировались. Следующая суточная станция была проведена 16 сентября 1977 г. Сбор материалов на этой суточной станции осуществлялся так же, как и на станции 16 октября 1976 г. В августе 1978 г. на той же станции оз.Сиверского материал собирался еще на 3 суточных станциях. На первой из них (22 VIII) пробы отбирались с 14 горизонтов – 0–2, 3–5, 6–8, 9–11, 12–14, 15–17 и 18–21 м. С каждого горизонта брался один 10-литровый батометр. Пробы соседних горизонтов попарно интегрировались. Интервал между отдельными сериями составлял 2 ч. Всего было собрано 12 серий. Двухсуточные наблюдения за изменением вертикального распределения планктона проводились 24–28 августа. Методика отбора проб была та же, что и 22 августа, однако промежуток между сериями был больше – 6 ч.

При камеральной обработке организмы в пробах просчитывались полностью, за исключением тех случаев, когда численность планктона в одной пробе превышала 300–400 экз. Таким образом, всего за период исследования было собрано и обработано 329 количественных проб зоопланктона.

Г.И.Маркевич

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МАССОВЫХ ФОРМ ЗООПЛАНКТОНА В ОЗ. СИВЕРСКОМ

Вертикальным миграциям и распределению пресноводного планктона в толще воды посвящена обширная литература. Однако причины миграций, их механизмы и роль в функционировании планктонной экосистемы во многом неясны, в связи с чем эти вопросы не потеряли своей актуальности и в настоящее время. Целью нашей работы было выяснение суточной динамики вертикальной структуры зоопланктона¹ в различное время года, а также в один сезон на протяжении ряда лет.

Оз.Сиверское – один из наиболее глубоких водоемов Северо-Двинской системы. Оно имеет термокарстовое происхождение с максимальными глубинами около 28 м. Площадь озера относительно невелика – 6 км². Среди водоемов Северо-Двинской системы оз.Сиверское выделяется повышенной минерализацией и цветностью воды, а также большой прозрачностью. Органическое вещество озера имеет главным образом автохтонное происхождение (Скопичев и др., 1971). Большинство авторов считает это озеро мезотрофным (Кузнецов, Романенко, 1963; Минеева, 1979). Небольшая площадь и значительные глубины приводят к малой перемешиваемости вод и формированию устойчивой летней стратификации. В конце лета толща гипolimниона практически лишается растворенного кислорода и становится неблагоприятной для развития зоопланктона.

Таким образом, оз.Сиверское представляет собой пример типичного для севера европейской части СССР димиктического озера.

¹Постоянное изменение видового, возрастного и полового состава планктонных организмов на различных горизонтах позволяет говорить о 24-часовой динамике структуры зоопланктона. Применение же термина „суточная“ для единичных наблюдений, хотя и не совсем строго, на что справедливо указывал Ю.А.Урджак (1977), во вполне оправдано обширностью такого рода употреблений.

Взятие проб зоопланктона сопровождалось измерением температуры воды и содержания кислорода на различных горизонтах, а также надводной освещенности.

В настоящей статье материал представлен в предложенной нами ранее графической системе (Маркевич, 1980). Графики строились следующим образом. По оси глубины (ординат) откладывались исследуемые горизонты, причем каждый из горизонтов представлялся не точкой, а отрезком оси. Так как исследуемые горизонты не охватывали всю толщу водоема, то промежуточные слои из состава оси глубины исключались. Таким образом, ось ординат представляла группу отрезков, отражающих лишь исследованные горизонты и имеющих равную длину. На оси абсцисс — время сбора проб. На отрезках соответствующих горизонтов откладывались относительные численности организмов во всем столбе воды в той или иной серии. Замена абсолютных значений относительными вызывается необходимостью сравнения вертикального распределения в различное время суток. На необходимость такой замены указывали В.Г.Богород (1939) и Э.П.Битюков (1980). Каждый из отрезков оси, обозначающий соответствующую глубину, разбивался на такое количество еще меньших отрезков, которое соответствовало проценту численности от общего числа организмов в столбе воды; при этом для удобства построения отмечался лишь каждый пятый из процентов. При таком построении каждая из вертикальных осей всех серий оказывалась разделенной на 20 частей. Последовательное соединение соответствующих процентов позволяло представить картину перестройки вертикального распределения в виде 5%-ных изопланкт. Выбор 5%-ного интервала между изопланктами определялся главным образом удобством построения графиков, а также тем, что такая дробность позволяет достаточно полно проследить динамику плотности распределения планктеров в толще воды. Однако, кроме удобства представления большого количества фактического материала, который дают суточные станции, применение данного метода обуславливалось использованием в качестве орудия лова в наших исследованиях планктобатометра. Применение батометра, как и большинства других орудий лова, кроме планктонных ловушек, позволяет судить лишь о плотности планктеров в воде. Говорить о вертикальных перемещениях организмов можно только в случае, если интегральная численность животных во всех сериях фактически одинакова, что на практике бывает крайне редко. В этом случае путем балансовых расчетов нетрудно выявить собственные перемещения организмов либо части их популяции. Численность планктеров в пробах, собранных батометром или количественными сетями, всегда приводится к определенному объему — кубическому метру, литру или же площади — квадратному метру. Несмотря на тривиальность этого положения, оно в большинстве случаев не принимается во внимание, хотя его роль для правильного анализа очень существенна. Так, например, в ряде работ изменение плотности зоопланктона на различных глубинах трактуется как перемещение организмов на расстояние, рав-

ное промежутку между горизонтами с изменявшейся численностью (Мануйлова, 1965; Ривьер, 1968; Белова, Вьюшкова, 1978; Померанцева, 1978; Волга и ее жизнь, 1978, и др.). Плотность в точке отбора проб может меняться не только за счет миграций организмов с других горизонтов, но и вследствие мелкокоматальных перестроек, выведения исследуемых организмов и др. Изменение же плотности скопления организмов может совершенно не соответствовать истинным перемещениям планктеров как по величине, так и по направлению. Представленные в виде изопланкт материалы обработки проб суточных станций показывают динамику плотности распределения зоопланктона. Все это определило выбор данного способа представления результатов в настоящей работе.

Результаты

В период исследования в состав планктона входило 64 вида организмов. Колероватки были представлены 40, клadoперы — 16, а веслоногие рачки — 8 видами облигатно-планктонных организмов. Кроме типично планктонных, в толще озера встречались фитопильные и бентосные формы рачков, такие как *Sida crystallina*, *Alona exigua*, *Latona setifera*, *Peracantha truncata*, *Eucyclops serrulatus*, *Paracyclops fimbriatus*, *Attheyella crassa* и некоторые другие. Факультативно планктонные организмы обнаруживались главным образом в слое температурного скачка. Ряд форм присутствовал в планктоне озера большую часть года. К таким организмам можно отнести *Eudiaptomus gracilis*, *Daphnia longispina*, *Bosmina coregoni*, *Kellicottia longispina*, *Keratella* sp. Однако подавляющее большинство планктонных обитателей было более стеноитерное. Они развивались в значительных количествах летом и весной, а осенью из состава планктона выпадали. Исключение составлял *Cyclops kolensis*, колепиды которого появлялись в озере в октябре-ноябре и достигали половозрелости к марту.

В связи с тем что численность планктеров в пробах была различной, при анализе динамики вертикальной плотности учитывались только организмы, количество которых было не менее 200 экз. в минимальной из серий.

Polyarthra vulgaris (рис.1). Распределение этой коловратки в толще озера в течение суток характеризовалось значительной неравномерностью. В августе перемещение максимума плотности *P. vulgaris* охватывало всю толщу эпиминиона. Смещение максимальных плотностей с поверхности начиналось в вечернее время. В верхних горизонтах высокая численность коловраток оставалась непродолжительное время, и к 24 ч происходило их опускание. Однако при опускании наибольшее плотности все же оставались выше верхней границы металиминия, т.е. выше слоя, который они занимали в 12 ч. К 3 ч максимум плотности разделялся на два

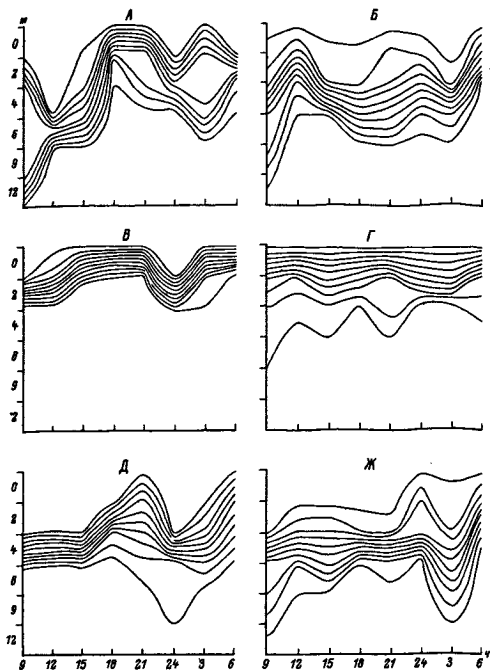


Рис.1. Вертикальная плотность некоторых видов коловраток в оз. Сиверском 8 августа 1977 г.

А - *Polyarthra vulgaris*, Б - *Polyarthra major*, В - *Brachionus angularis*, Г - *Pompholyx complanata*, Д - *Conochilus unicornis*, Ж - *Kellicottia longispina*; по оси ординат - глубина; по оси абсцисс - время сбора. Изопланты даны через одну.

примерно равных слоя. Один из них вновь смешался к поверхности, другой же продолжал опускаться вглубь. Такое же дихотомическое распределение плотности организмов наблюдалось и в 9 ч утра. В сентябре-октябре численность *P. vulgaris* в планктоне снижалась. Низкой она была также и в августе 1978 г., поэтому проследить характер динамики вертикального распределения *P. vulgaris* летом следующего года не представляется возможным. Можно лишь отметить, что численность этого вида в пробах различных горизонтов была неодинакова.

В оз. Глубоком, имеющем сходную гидрологическую характеристику, *P. vulgaris* также распределялась неравномерно в столбе воды (Щербаков, 1957; Матвеев, 1978а). А.П. Щербаков отмечал, что в этом озере *P. vulgaris* (*P. trigla*) в дневное время имеет максимум численности в металимнионе, что соответствует распределению данного вида в оз. Сиверском. Однако однократные наблюдения за вертикальным распределением коловратки в течение суток на оз. Глубоком позволяют проследить его динамику и сравнить ее с полученными нами результатами. В глубоком, с выраженной стратификацией Мингечаурском водохранилище *P. vulgaris* также приурочена к эпилимниону, в пределах которого и происходят ее вертикальные перестройки (Лиходеева, 1968).

Polyarthra major (рис.1). Динамика плотности *P. major* в столбе воды в течение суток была не столь значительна, как у *P. vulgaris*. Большую часть суток максимальные численности этого вида отмечались в металимнионе. Смещение высокой плотности к поверхности наблюдалось в светлое время суток, однако оно было кратковременным. Следует отметить, что динамика вертикального распределения *P. major* оказалась в значительной мере связанной с изменением численности предыдущего вида. Так, в 9 ч ее максимум находился на горизонтах 4-8 м, т.е. между развоенным слоем *P. major*. В 12 ч ее высокие "концентрации" находились выше максимальных численностей *P. vulgaris*. В 3 ч максимум численности *P. major* вновь оказывался между двумя слоями *P. vulgaris*. В темное время суток эти виды также разобщались в пространственно-временном отношении. Совмещение высоких плотностей распределения этих коловраток наблюдалось лишь во время смены горизонтов.

Brachionus angularis (рис.1). Распределение данного вида в озере менялось дважды в сутки, в полдень и в полночь, когда из подповерхностного слоя *B. angularis* опускался на 2-метровую глубину и вновь возвращался к поверхности. Его ночное опускание было более кратковременным, чем дневное. Во всех сериях опыта *B. angularis* встречался только в одном слое. Сходное распределение наблюдалось у этого вида и в августе 1978 г. Над слоем температурного скачка обнаруживались лишь панички *B. angularis*.

Pompholyx complanata (рис.1). *P. complanata*, как и *Brachionus angularis* занимал самый верхний слой озера.

Некоторое повышение его плотности наблюдалось в дневное время и в 21 ч. Увеличение численности в самом поверхностном слое было сопряжено с опусканием *B. angularis* в пространственно-временном отношении.

В Воронежском водохранилище оба вида также занимают обычно верхний 2-метровый слой (собственные данные). А.П.Шербаков (1987) указывает на приуроченность к верхним слоям эвплимниона *P. sulcata*, вида, близкого к *P. complanata*. По-видимому, такая особенность распределения — характерная черта коловраток этого рода.

Conochilus unicornis (рис.1). С 9 до 15 ч распределение этого вида не претерпевает значительных изменений. В это время максимум численности располагается на верхней границе металимниона. Вечером *C. unicornis* равномерно распределяется во всей толще эвплимниона. С рассветом происходит еще одно «рассеяние» коловраток в верхних слоях. Сходным образом распределяются эти виды организмов в озерах Глубокое и Большом Еремеевском (Гиларов, 1966; Матвеев, 1978б). Напротив, для некоторых других озер известна приуроченность *C. unicornis* к термоклину, причем в таких случаях плотность популяции над скачком максимальна (Ruttker-Holisco, 1975).

Kellicottia longispina (рис.1). Как и *Conochilus unicornis*, *K. longispina* занимает средние слои озера. Основные перестройки плотности происходят у данного вида в отличие от *Conochilus unicornis* не в период 18-24 ч, а в утреннее и дневное время. Приуроченность этого вида к срединным слоям отмечалась и в оз. Глубокое (Шербаков, 1987; Матвеев, 1978а).

Trichocerca carpicina. Теплолюбивая форма, однако в теплом 1977 г. присутствовала в планктоне в значительном количестве и в сентябре. Вертикальная динамика этого вида охватывала всю толщу озера, что объяснялось отсутствием температурной стратификации. Максимальные численности *T. carpicina* наблюдались на глубине 12 м. К 3 часам наиболее «концентрирован» перемещались в поверхностные горизонты, а затем вновь опускались, достигая при этом почти самого дна. Коловратки при этом распределялись равномерно в толще озера. Изменение вертикального распределения высоких плотностей имело «волнообразный» характер с ночным и дневным подъемом к поверхности. В 7 ч, когда коловратки распределялись в толще озера равномерно, у них также наблюдалось небольшое дихотомическое расслоение популяции.

Trichocerca sulcata. Динамика вертикального распределения этой коловратки также затрагивает почти всю толщу озера, кроме придонного слоя. Дихотомия вертикальной плотности имеет место и у этого вида. Наиболее четко она проявляется в 17 и 19 ч. Изменение численности *T. sulcata* довольно явно сопряжено с соответствующей динамикой *T. carpicina*. Так, в 19 ч ее максимальные плотности находятся выше тех слоев, где многочисленна *T. carpicina*. То же можно отметить и для 3-часовой серии. В 15 ч, когда *T. sulcata* образует 2 слоя с высокой «концентрацией» на глу-

бине 4 и 12 м, большая часть популяции *T. carpicina* находится между ними. Так же как и у других коловраток, совмещение высоких плотностей наблюдается у обеих трихоцерок лишь в период перемещения с одних горизонтов на другие.

Keratella cochlearis. В динамике численности данного вида по вертикали можно отметить ряд характерных черт. Перестройки вертикального распределения охватывают верхнюю 11-метровую толщу воды, т.е. эвп- и металимнион. Плотность коловраток изменяется значительно. Разделение слоев имеет место и у этого вида. Наиболее равномерно коловратки были распределены с 13 до 23 ч. С 1 до 11 ч *K. cochlearis* концентрировалась на отдельных горизонтах.

Keratella quadrata. Высокие плотности этого вида постоянно приурочены к приповерхностным горизонтам, хотя небольшая часть популяции держалась в более глубоких слоях, вплоть до дна. Каких-либо явных взаимосвязей в распределении обоих видов коловраток обнаружить нельзя.

Оба вида ротаторий (*K. cochlearis* и *K. quadrata*) развивались в водоеме в значительных количествах и осенью, что позволило проследить вертикальную динамику в различные сезоны.

Летом 1977 г., как и в августе 1978 г., оба вида распределялись только выше температурного скачка (в жарком 1977 г. термоклин поднимался до 8-9 м). Распределение коловраток в этот период было относительно равномерным, и слои с высокой плотностью появлялись на непродолжительное время. Можно отметить лишь незначительное пространственно-временное расхождение коловраток на глубине 4 м с 21 до 24 ч. В сентябре в связи с осенней циркуляцией амплитуда вертикальной динамики плотности увеличивалась и охватывала всю толщу озера. В этот период пространственно-временное расхождение этих видов было ясно выражено. Так, минимальная плотность *K. quadrata*, сохраняющаяся с 19 до 23 ч, соответствовала максимальным численностям *K. cochlearis*. Интерес представляет и 7-часовая серия проб суточной станции. *K. cochlearis* образовывала плотный придонный слой, в то время как *K. quadrata* распределялась выше. В октябре оба вида были распределены равномерно в толще озера, и изменение плотности по вертикали было несущественно. Пространственно-временное расхождение между этими видами было нечетким.

В августе 1977 г. наиболее многочисленной в сложной полиморфной структуре вида *K. cochlearis sensu lato* была обычная форма *K. c. cochlearis* (рис.2). Форма *K. cochlearis testa*, описанная Н.Н.Николаевым (1977) к теплолюбивому стеномерному комплексу, развивалась в меньшем количестве и приурочена к эвплимниону. *K. cochlearis hispida* появлялась в составе коловраток этой группы только на границе мета- и гипоплимниона на глубине 4 м. *K. cochlearis macroscantha* в озере распределялась равномерно. Четкую приуроченность к определенным глубинам имели формы *K. irregularis* (граница мета- и гипоплимниона). Та-

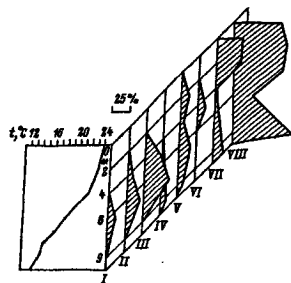


Рис.2. Соотношение внутривидовых форм *Keratella cochlearis* и *K.irregularis* на различных глубинах в 12 ч 8 августа 1977 г.

I - *K.irregularis angulifera*, II - *K.ir.wartmanni*, III - *K.ir.irregularis*, IV - *K.c.robusta*, V - *K.c.macracantha*, VI - *K.c.hispida*, VII - *K.c.tecta*, VIII - *K.c.cochlearis*; по оси ординат - глубина, по оси абсцисс - температура.

кое сходное распределение форм *K.irregularis*, по-видимому, можно рассматривать как своего рода экологическую общность. Неравномерность соотношения различных форм этих коловраток по глубинам дает основание считать, что реальная картина намного сложнее, чем при рассмотрении вертикальных перемещений плотности группы в целом.

Diaphanosoma brachyurum. Перестройки вертикального распределения плотности *D.brachyurum* происходили лишь в первом с 12 до 18 ч. Большую часть суток этот вид равномерно-распространялся в толще эпилимниона. В 15 и 21 ч небольшая часть популяции опускалась до слоя температурного скачка, т.е. на глубину 6 м. Перестройки вертикальной структуры охватывали лишь поверхность 2-метровой толщ. Сходное распределение *D.brachyurum* имели и в оз.Глубоком (Шербаков, 1987; Матвеев, 1978а). Как отмечает А.П.Шербаков (1987), *D.brachyurum* в оз.Глубоком опускается на непродолжительное время в металимнион, а в целом приурочена к эпилимниону. Хатчинсон (Hutchinson, 1967) приводит сходную картину распределения *D.brachyurum* в течение суток для оз. Титязее. Основной смысл перестроек, отмечаемый им для этого вида, сводится к полному максимуму численности рачков с глубины 2 м к поверхности в светлое время суток. Во второй половине дня существенной динамики вертикального распределения у *D.brachyurum*

не отмечается. Кикучи (цит.по: Hutchinson, 1967) отмечает зависимость максимальной плотности скопления рачка на том или ином горизонте в некоторых японских озерах от прозрачности воды в водоеме.

Chydorus sphaericus. Подобно *Diaphanosoma brachyurum*, *C.sphaericus* занимал в толще озера лишь верхний 4-метровый слой. Однако распределение его в этом слое было более неравномерным. Так, в 8 ч максимум "концентрации" рачков находился на глубине 2 м. С 18 до 21 ч, а также с 3 до 6 ч значительных перестроек вертикальной плотности не было. В 12 ч и в период с 3 до 6 ч *C.sphaericus* равномерно распределялся в верхней 2-метровой части толщи воды. Смещение максимума вертикальной численности *C.sphaericus* в этот период совпадало по времени с опусканием *Diaphanosoma brachyurum* в металимнион. Первое такое опускание наблюдалось в 15 ч, а второе - в 21 ч.

Bosmina coregoni. Максимальные скопления рачков наблюдались в эпилимнионе. С 9 до 18 ч распределение *B.coregoni* в верхнем 4-метровом слое было равномерным. В 18 ч рачки концентрировались на глубине 2 м. Но уже к следующей серии (21 ч) распределение их по всей толще становилось равномерным. С 24 до 3 ч босмина концентрировалась на 2-метровой глубине. Однако градиенты плотности у этого вида были невелики. В Рыбинском водохранилище *B.coregoni* преобладает в средних горизонтах и имеет тенденцию к увеличению численности в придонных слоях. Ее суточные миграции выражены достаточно четко в летний период. При этом ночью рачки поднимаются к поверхности, а с рассветом уходят на глубину (Семенова, 1971). Данные об изменении суточного распределения этого вида рачка в стратифицированном оз.Видо-гошь приводит И.К.Рывер (1978). При наличии стратификации босмина днем опускается до поверхности температурного скачка. Ниже его рачок практически никогда не встречается. В оз.Сиверском в целом сохранялась та же картина. Покров рачков к поверхности наблюдался в ночное время, хотя был незначительным и кратковременным. Ниже термоклина основная часть рачков не опускалась. С исчезновением стагнации вод осевью амплитуда миграций охватывала уже всю толщу (рис.3). В осенний период общий план изменений вертикальной плотности *B.coregoni* становился более близким к приводимому для Рыбинского водохранилища.

Bosmina longirostris. Этот рачок держался с 9 до 15 ч и с 24 до 3 ч на глубине 6 м, т.е. на границе температурного скачка. В 21 ч максимальная плотность снижалась несколько глубже, но к 24 ч вновь возрастала на 6-метровую глубину. Перемещение наибольшей численности к поверхности происходило с рассветом. В осеннее время, так же как у *Bosmina coregoni*, амплитуда миграций увеличивалась. В целом *B.longirostris* распределялась более концентрированными слоями, чем *B.coregoni*. Как и у многих коловраток, у босмин наблюдалось пространственно-вре-

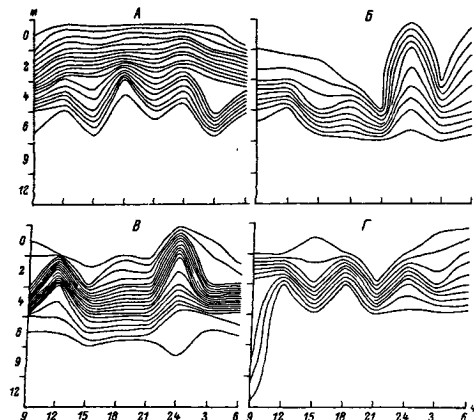


Рис.3. Вертикальная динамика плотности двух видов рода *Bosmina* в осенний период.

А, Б - *B. coregoni*, В, Г - *B. longirostris*; А, В - 16 октября 1976 г., Б, Г - 18 сентября 1977 г.; обозначения осей те же, что и на рис.1. Для Г и Б изопланты даны через одну.

менное расхождение максимальных плотностей. Так, 16 октября 1976 г. максимум рачков *B. longirostris* в 19 ч находился на глубине 6 м. На этих глубинах численность других видов была минимальной. Сходная картина отмечалась для горизонта 0 м в 15 ч и 8-12 м - в 11 ч. Аналогичное распределение обоих видов босмин наблюдалось в толще озера в течение 18 сентября 1977 г. (рис.3).

Leptodora kindti (рис.4). Численность лептодоры невысока, хотя суммарное количество организмов в столбе воды превышает 200 экз. Данные батометра объемом 10 л позволяют проследить динамику вертикального распределения с меньшей достоверностью, чем у более многочисленных организмов, однако можно отметить некоторые его особенности. Лептодоры держались в течение суток в средних слоях водоема (2-4 м) и распределялись в эпилимнионе довольно узким концентрированным слоем. Их перемещения были

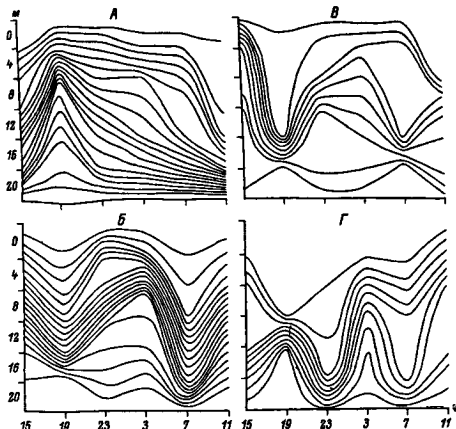


Рис.4. Суточная вертикальная динамика плотности некоторых видов клadoшер 8 августа 1977 г.

А - *Daphnia cucullata*, Б - *Daphnia longispina*, В - *D. cristata*, Г - *Leptodora kindti*; обозначения осей те же, что и на рис.1. Для В и Г изопланты даны через одну.

весьма незначительны, но в течение суток рачки неоднократно поднимались и опускались в пределах эпилимниона.

Daphnia cucullata. Дафнии занимали верхний 6-метровый слой озера, и их распределение было достаточно равномерным. Существенных подъемов или опусканий максимальных плотностей рачка не наблюдалось. Некоторые перемещение к поверхности можно было отметить лишь для более глубоко находящейся части популяции. В августе 1978 г. *D. cucullata* распределялась столь же равномерно, однако она занимала уже не самые поверхностные слои воды, а толщу 3-8 м. В поверхностном 2-метровом слое численность дафний была низка. В 17 и 9 ч популяция *D. cucullata* имела тенденцию к дихотомическому разделению.¹ В течение 2 су-

¹ Материалы суточной станции 23,24-26 августа 1978 г. обработаны Л.П.Быковой (ветвистоусые) и О.Д.Жаворонковой (клоповатки).

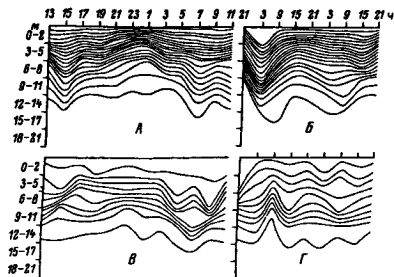


Рис.5. Вертикальная динамика плотности двух видов дафний на одно- и двухстучной станции в 1978 г.

A, Б - *D. longispina*, B, Г - *D. cucullata*, A, В - 22 августа, B, Г - 24-26 августа; обозначения осей те же, что и на рис.1. Для B и Г изопланты даны через одну.

ток какой-либо выраженной периодичности картины динамики отметить не удалось (рис.5).

Daphnia longispina. В августе 1977 г. *D. longispina*, развивающаяся в меньшем количестве, чем *D. cucullata*, распределялась глубже нее. В 24 ч можно было отметить значительное смещение плотностей дафний к самой поверхности. В 1978 г. *D. longispina* была в планктоне озера более обильна, чем *D. cucullata*. Ее распределение в озере в этот период было равномерным и занимало поверхностную толщу озера (0-10 м). В самых верхних горизонтах (0-5 м) плотность дафний была выше, чем в гипolimнии. Двухстучные наблюдения также не позволяют выявить четкой повторяемости суточных изменений, хотя у *D. longispina* это может объясняться отсутствием значительных перемещений и равномерным распределением в течение суток.

Распределение дафний летом 1977 и 1978 гг. различалось. *D. longispina*, занимающая верхние горизонты в 1978 г., в 1977 г. обитала ниже доминирующего по численности вида дафний - *D. cucullata*.

Daphnia cristata a (рис.4). В 1977 г. *D. cristata* в планктоне озера была немногочисленна и распределялась в нижних слоях эпилимниона. Кратковременные подъемы к поверхности происходили в полн лун и в полдень.

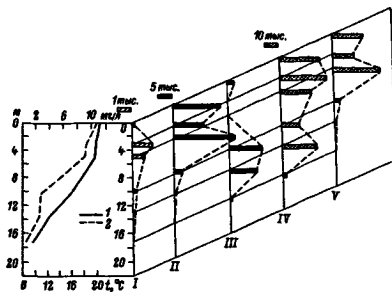


Рис.6. Вертикальное распределение некоторых видов циклопов и их личинок в толще оз.Сиверского 22 августа 1978 г.

I - *Mesocyclops oithonoides*, II - *M. leuckarti*, III - *Cyclops scutifer*, IV - nauplii, Y - Copepodit; 1 - температура, 2 - содержание кислорода в толще озера; по оси ординат - глубина, по оси абсцисс: сверху - содержание кислорода, снизу - температура.

Таким образом, в распределении трех видов дафний в оз.Сиверском в целом проявлялись те же особенности, которые отмечались для них в других озерах и водохранилищах (Worthington, 1931; Hutchinson, 1967; Шербаков, 1967; Matveev, 1978a; Рывьер, 1978).

Распределение некоторых видов циклопов и их личинок летом 1975 г. в целом характерно для циклопов, населяющих озеро и в другие годы (рис.6). Так, *Cyclops scutifer* образует максимальные скопления в зоне наибольших перепадов температур. Представители рода *Mesocyclops* - *M. leuckarti*, *M. oithonoides* - занимают эпилимнион. В распределении науплиусов циклопид можно было отметить 2 максимума плотности, один из них находился в эпилимнионе, другой - в металимнионе. Большое число науплиусов в металимнионе, по-видимому, связано с распределением в этой зоне личинок *C. scutifer*. Эпипланктонный максимум плотности создавали личинки рода *Mesocyclops*. Копеподиты циклопов распределялись главным образом в эпилимнионе, причем небольшая их численность находилась на 3 м ниже высокой "концентрации" науплиусов. Необходимо отметить, что распределение личинок веслоногих рачков представляет собой интегральную картину распределения разных видов и возрастов циклопид.

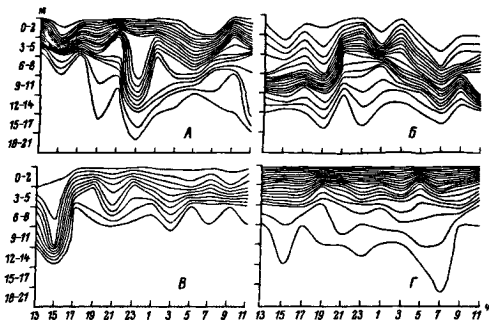


рис.7. Вертикальная динамика плотности некоторых видов циклопов 22 августа 1978 г.

A - *Mesocyclops oithonoides*, B - *Cyclops scutifer*,
C - *M. crassus*, D - *M. leuckarti*; обозначения осей те же,
что и на рис.1. Для B изопланты даны через одну.

Mesocyclops oithonoides (рис.7). Перестройки численности в течение суток были выражены у данного вида лишь в пределах эвклимина. В металимнии значительное увеличение обилия происходило только в 23 ч, когда популяция *M. oithonoides* в толще озера образовывала 2 максимума плотности, один из которых находился в слое 0-2 м, другой - 9-14 м. Амплитуда эвклиминальных перестроек распределения не превышала 5 м. В 15 ч и в утреннее время (5 и 7 ч) плотность циклопа у поверхности снижалась, однако эти смещения плотностей в глубины были кратковременны.

Mesocyclops crassus (рис.7). Как и *M. oithonoides*, *M. crassus* большую часть суток концентрировался в эвклимине. В металимнии высокие плотности переменялись в 15 ч, при этом в поверхностном слое находилось всего 10% популяции, в то время как на 9-14 м - около 75% всей численности циклопов. К 17 ч максимум численности вновь смешался к самой поверхности. В 21 и 3 ч плотность *M. crassus* во всем эвклимине была примерно одинакова. В 21 и 9 ч количество *M. crassus* у поверхности уменьшалась, а у *M. oithonoides*, напротив, повышалась. Опускание части популяции *M. crassus* в металимнии не совпадало по времени с таковым у *M. oithonoides*.

Mesocyclops leuckarti (рис.7). Распределение *M. leuckarti* в оз.Сиверском 23 августа 1978 г. существенно не менялось. *M. leuckarti* - самый массовый вид этого рода - занимал верхние горизонты эвклимина. Численность рачка уменьшалась с глубиной. Такой тип распределения по вертикали сохранялся большую часть суток. Незначительные повышения плотности популяции у поверхности происходили в 19 и 5 ч. Однако они были непродолжительны, и к следующей серии распределение практически не отличалось от исходного. В 5 ч, когда плотность *M. leuckarti* у поверхности повышалась, численность обоих предыдущих видов рода *Mesocyclops* (*M. oithonoides* и *M. crassus*) в этом слое была минимальна. У *M. leuckarti*, как и у видов рода *Daphnia*, наблюдались минимальные перестройки вертикального распределения.

M. leuckarti, как было показано Е.В.Борущим (1949) для оз.Белого, может быть отнесен к интенсивно мигрирующим видам, поэтому отсутствие больших перестроек численности в толще воды в оз.Сиверском нетипично для этого планктона.

Cyclops scutifer (рис.7). В отличие от циклопов рода *Mesocyclops*, *C. scutifer* большую часть суток проводит в металимнии. Так, с 13 до 19 ч и с 3 до 11 ч максимальные скопления циклопов находятся на глубинах 9-14 м, т.е. около слоя температурного скачка. Смещение наибольшей плотности популяции к глубинам 3-5 м происходило к 21 ч. К 1 ч рачки опускались вглубь. В 3 ч плотность *C. scutifer* в пределах эпи- и металимнии распределялась довольно равномерно и затем плавно увеличивалась в металимнии. Подъем к поверхности и распределение наибольших численностей *C. scutifer* совпадают с пространственно-временным «окном», образующимся в распределении популяции *M. oithonoides* на глубине 2-8 м, и смещением рачков *M. crassus* к поверхности. В августе жаркого 1877 г., когда слой скачка находился на горизонте 6 м, *C. scutifer* постоянно находился над слоем температурного скачка (рис.8). Плотность распределения этого вида осталась неизменной с 8 до 21 ч. В 24 ч наблюдался подъем 20% популяции на 2 м, после чего вновь восстанавливалось распределение циклопов, характерное для большей части суток. С наступлением осенней циркуляции и разрушением слоя температурного скачка интенсивность вертикальных перестроек увеличивалась. Амплитуда перестроек в этот период охватывала всю толщу водоема от поверхности до дна. Как и летом 1978 г., осенью наблюдался один ночной подъем рачков к поверхности, причем он происходил более синхронно, чем опускание планктонов в глубину. При уходе рачков из верхних слоев популяция разделялась на 2 группы, одна из которых опускалась раньше, чем другая. В сентябре дихотомия была выражена очень явно. Таким образом, общий план вертикальных перестроек *C. scutifer* сохранился как в летнее, так и в осеннее время. Составляет исключение лишь распределение этого циклопа летом 1877 г.

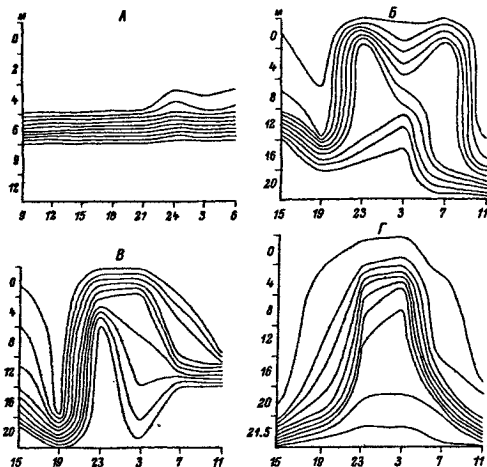


Рис.8. Вертикальная динамика плотности *Cyclops scutifer* и колоидитов *C.kolensis* в разные сезоны года.

А-В - *Cyclops scutifer*, Г - *C.kolensis*; А - 8 августа 1977 г., Б - 16 сентября 1977 г., В - 16 октября 1978 г., Г - 19 марта 1977 г.; обозначения осей те же, что и на рис.1. Изоплоты даны через одну.

Отсутствие существенной вертикальной динамики у *C.scutifer* в жарком 1977 г. дало основание предполагать, что причиной этого служат олиготермичность и холодолюбивость рачка (Ривьер, 1978). Косвенно этот вывод подтверждается и циркумполярным распространением *C.scutifer*. Действительно, *C.scutifer* известен как основной элемент планктона северных озер (McLaren, 1961; Elgmork, 1965, 1967; Носова, 1968, 1972). Кроме того, Халурсену и Элгморку (Haloorsen, Elgmork, 1976) удалось установить, что в олиготрофных озерах южной Норвегии вертикальное распределение *C.scutifer* всегда связано со слоями воды, имеющими температуру ниже 10° . Предположению, что холодолюбивость

служит причиной прекращения миграций в жаркое время, противоречат ряд фактов. Во-первых, размножение *C.scutifer* происходит в самое теплое время года. Во-вторых, в оз.Сиверском этот циклоп не опускается ниже слоя температурного скачка, хотя кислородный режим под термоклином не намного хуже. Кроме того, анализ кишечников циклопов из этого слоя (собственные данные) показал, что *C.scutifer* питается здесь в основном детритом и остатками отмерших планктеров. Таким образом, распределение этого циклопа, переходящего на копро- и некрофагию, совпадает с зоной аккумуляции пищевых объектов. Все это, на наш взгляд, дает основания объяснить отсутствие миграций только одним фактором - удовлетворением пищевых потребностей на горизонте обитания, без привлечения доводов о холодолюбивости *C.scutifer*. В периоды же с неясно выраженной стратификацией, а отсюда и малым накоплением пищевых объектов в толще озера рачок поднимается к поверхности, где ведет себя как типичных хвататель-фитофаг и хищник.

Единый план миграций *C.scutifer* в обычные годы характерен не только для оз.Сиверского, но и для озер южной Норвегии и оз.Курильского (Носова, 1972; Haloorsen, Elgmork, 1976).

Cyclops kolensis (рис.8). В зимнее время *C.scutifer* замещается настоящим холодолюбивым видом - *C.kolensis*, размножение которого приходится на февраль-март. Амплитуда перемещений рачка охватывает всю толщу озера от поверхности до дна, причем его миграции имеют явно выраженный одновершинный характер. К поверхности рачок поднимается к 23 ч и остается там до 3 ч, после чего опускается к самому дну. В оз.Байкал этот вид рачка перемещается в верхние слои воды не ночью, а в светлое время суток (Мазепова, 1963; Эггерт, 1973).

Eudiaptomus gracilis, *E.graciloides* (рис.9). Вертикальная динамика численности *E.gracilis* значительно менялась в течение года. Так, в августе 1977 г. вертикальные перестройки популяции *E.gracilis* охватывали в основном эпилимнион. В сентябре этот вид диаптомуса, так же как и многие рассмотренные ранее виды, совершал вертикальные перемещения во всей толще озера. Для этого периода был характерен один ночной подъем к поверхности и другой, менее выраженный, в середине дня. В октябре сохранился один подъем к поверхности. В верхних слоях рачок держался с 19 до 3 ч, но дневного подъема уже не наблюдалось. Наконец, в подледный период вертикальные перестройки плотности имели вид, близкий к таковому у колоидитов *C.kolensis* в это же время.

Вертикальные перестройки распределения самок и самок *E.gracilis* и *E.graciloides* значительно отличались. Трудно отметить и какие-либо черты общности, присущие отдельным полам. Летом 1977 г. вертикальные перестройки в популяции охватывали только толщу эпилимниона.

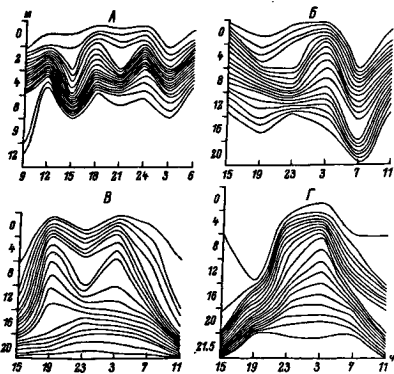


Рис.9. Вертикальная динамика плотности *Eudiaptomus gracilis* в различные сезоны года.

А - 8 августа 1977 г., Б - 16 сентября 1977 г., В - 16 октября 1976 г., Г - 19 марта 1977 г.; обозначения осей те же, что и на рис.1.

Различия характера суточных вертикальных перемещений у самок разных видов рачков, в том числе и у *E.gracilis*, *E.graciloides*, отмечались и в работах других авторов (Worthington, 1931; Hutchinson, 1967).

Личинки колопед населяли верхние слои озера, и их численность снижалась с глубиной. Вертикальные перестройки и науплиусов, и колопедитов почти не были выражены. Однако, как уже указывалось выше, распределение науплиев и колопедитов представляет интегральную картину миграций личинок разных видов и возрастов. Вертикальная структура личинок колопед даже для одного вида неоднородна. Миграционная активность у личинок увеличивалась с возрастом, приближаясь к таковой у взрослых рачков. У *Moithonoides* глубина обитания увеличивалась с возрастом, что совпадает с распределением молоди этого рачка в оз.Белом (Боруцкий, 1950). Таким же образом распределялись личинки других видов рода *Mesocyclops* и диаптомид. Науплиусы *C. scutifer* в течение су-

ток почти не перемешались по вертикали и распределялись тремя 30-сантиметровыми слоями вместе со взрослыми рачками над термноклимом.

Заключение

Хотя применяемая нами дробность исследования вертикальной структуры зоопланктона невелика, полученные результаты позволяют сделать некоторые выводы. Прежде всего необходимо отметить, что ряду коловрагов, колопед и клadoцер оз.Сверского свойственно пространственно-временное разбегание, которое наиболее ярко проявляется у близких по биологии видов. Это явление отмечено и для некоторых других водоемов, причем Картер и Квик считают его причиной пищевую конкуренцию (Матвеев, 1978а; Carter, Kwik, 1977). Для большинства видов не удается выявить четкой зависимости между характером вертикальных перестроек и освещенностью, хотя эти перестройки часто приурочены ко времени смены дня и ночи. Наиболее сложный характер имели вертикальные перестройки в летний период, наиболее простой, хотя и больший по амплитуде - в осенне-зимний период. С установлением стратификации распределение большинства организмов ограничивается пределами эпи- и металимниона.

При использованных интервалах сбора проб не удалось выявить повторяемости картины вертикальных перестроек в распределении ряда видов (*Daphnia longispina*, *D.cucullata*).

Неоднозначность вертикальных перестроек различных планктонных организмов показывает ее значительную сложность, которая не может быть объяснена только изменением освещенности или же собственной эндогенной ритмичкой планктера. Таким образом, сопряженность вертикальных перестроек, их нерегулярность, а также отсутствие определенных реакций зоопланктона на изменения освещенности служат, на наш взгляд, хорошим подтверждением высказанной М.М.Камшиловым мысли, что „в результате богатства связей между организмами разных видов и экологических групп комплексы организмов выступают как саморегулирующаяся система“ (Камшилов, 1961, с.125).

Литература

- Белова И.В., Вьюшкова В.П. Суточные вертикальные миграции организмов зоопланктона в водной толще Волгоградского водохранилища. - В кн.: Физиологическая и эволюционная экология животных. Саратов, 1976, с.112-118.
- Битюкова Э.П. О применении коэффициентов суточного вертикального распределения планктона. - Науч.-техн. бюл. Гос.НИОРХ, 1960, № 10, с.61-64.

- Богоров В.Г. Коэффициенты суточного вертикального распределения планктона. - ДАН СССР, 1939, т.23, № 7, с.702-704.
- Борущий Е.В. К вопросу о суточных миграциях планктонных ракообразных в озерах. - Вести МГУ, 1949, № 3, с.151-167.
- Борущий Е.В. Сезонное вертикальное распределение планктонных *Copepoda* в толще водной массы Белого озера в Косине по отдельным стадиям развития. - Зоол. журн., 1950, т.29, вып.2, с.120-128.
- Волга и ее жизнь. Л., 1978.
- Гилларов А.М. Вертикальное распределение планктонных коловраток (*Rotatoria*) в оз. Большое Еремеевское (о. Великий, Камдалакский залив). - Зоол. журн., 1965, т.44, вып.5, с.688-692.
- Камшилов М.М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.; Л., 1961. 135 с.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озера различного типа. - ДАН СССР, 1963, т.151, № 3, с.679-682.
- Лиходеева Н.П. Вертикальное распределение зоопланктона в Мингечаурском водохранилище. - Изв. АН АзССР, Сер. биол. наук, 1968, № 1, с.54-58.
- Мазепова Г.Ф. Биология пелагического рачка *Cyclops kolensis* Lill. в оз. Байкал. - Тр. Лимнол. ин-та, Биология беспозвоночных, 1963, т.1(21), ч.2, с.49-134.
- Маиулова Е.Ф. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*), фауна СССР, их систематика, биология, экологические направления эволюции. - Автореф. докт. дис. Фрунзе, 1965, с.1-21.
- Маркевич Г.И. К методике анализа суточных планктонных ловов. - Информ. биол. "Биол. внутр. вод", 1980, № 48, с.71-74.
- Матвеев В.Ф. Сезонные изменения численности и пространственное распределение зоопланктона оз. Глубокое в 1973-1974 гг. - В кн.: Экология сообществ оз. Глубокое. М., 1978а, с.9-28.
- Матвеев В.Ф. Структура зоопланктонного сообщества оз. Глубокое. - Автореф. канд. дис. М., 1978б, 23 с.
- Минеева Н.М. Содержание хлорофилла "а" в водоемах Волго-Балтийской и Северо-Двинской систем. - Информ. биол. "Биол. внутр. вод", 1979, № 41, с.31-34.
- Николаев И.И. Зоопланктон. - В кн.: Озеро Кубенское. Л., 1977, ч.3, с.3-44.
- Носова И.А. Вертикальное распределение зоопланктона Курьинского озера. - Изв. ТИНРО, 1968, т.84, с.151-167.
- Носова Н.А. Суточные миграции *Cyclops scutifer* (*Copepoda*, *Cyclopoida*) в Курьинском озере (Камчатка). - Зоол. журн., 1972, т.1, вып.10, с.1457-1467.
- Померанцева Д.П. Вертикальное распределение зоопланктона. - В кн.: Биологический режим и рыбохозяйственное использование Новосибирского водохранилища. Новосибирск, 1978, с.76-82.
- Ривьер И.К. О питания и вертикальных суточных перемещениях каспийских полифемид. - В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л., 1968, с.70-75.
- Ривьер И.К. Вертикальные миграции веслоногих ракообразных в условиях летней и зимней стагнации. - В кн.: Изучение поведения водных беспозвоночных в естественных условиях. Борк, 1978, с.1-39.
- Рудяков Ю.А. Суточные вертикальные миграции пелагических животных. - В кн.: Биология океана. Океанология, М., 1977, ч.1, с.151-159.
- Семенова Л.М. О вертикальном распределении и суточных миграциях *Bosmina coregoni* в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с.91-94.
- Скопичев Б.А., Бакулина А.Г., Кузнецова Н.С. Органическое вещество в водах Рыбинского и Шекснинского (Череповецкого) водохранилищ, Белого и Свиерского озер в многоводные 1965 и 1966 гг. - В кн.: Абiotические факторы биологического круговорота в водоемах. Л., 1971, с.67-85.
- Щербakov А.П. Продуктивность зоопланктона Глубокое озера. Планктонные коловратки. - Тр. ВГБО, 1957, т.8, с.163-182.
- Щербakov А.П. Озеро Глубокое. Гидробиологический очерк. М., 1967.
- Эггерт М.Б. Суточное вертикальное распределение зимнего планктона в пелагиали оз. Байкал. - Гидробиол. журн., 1973, т.9, с.36-45.
- Carter J.C.H., Kwik J.K. Instar succession vertical distribution and interspecific competition among four species of *Chaoborus*. - J. Fish. Res. Board, Canada, 1977, vol.34, N 1, p.113-118.
- Elgmork K.A. A triennial copepod (*Crustacea*) in the temperate zone. - Nature, 1965, vol.205, N 4969, p.413.
- Elgmork K.A. On the distribution and ecology of *Cyclops scutifer* Sars in New England (*Copepoda*, *Crustacea*). - Ecology, 1967, vol.48, N 6, p.967-971.
- Halvorsen D., Elgmork K. Vertical distribution and seasonal cycle of *Cyclops scutifer* Sars (*Crustacea*, *Copepoda*) in two oligotrophic lakes in southern Norway. - Norw. J. Zool., 1976, vol. 24, p. 143-160.

- Hutchinson G.E. A Treatise on Limnology. New-York; London; Sydney, 1967, vol.2, p.1-113.
- McLaren. A biennial Copepoda from Hazen Ellesmere island. - Nature, 1961, vol.189, p.774.
- Ruttner-Kolisko A. The vertical distribution of plankton rotifer in a small alpine lake with a sharp oxygen depletion (Lunzen Obersee). - Verh.Intern. Ver. Theoret. u. angew. Limnol., 1975, Bd 19, T. 2, S. 1286-1294.
- Worthington E.B. Vertical movements of freshwater macroplankton. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr., 1931, vol.25, N 5/6, p.394-436.

А.Н. В е л и ч к о

ВЛИЯНИЕ ПОДОГРЕВА НА ПРОДУКЦИЮ
МАССОВЫХ ВИДОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАЧКОВ
ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

При комплексном изучении водоемов большое значение имеет исследование водных биоценозов, их структуры и функционирования (Федоров, 1970; Пидгайко, 1978).

Особенно важно, как неоднократно подчеркивал Г.Г.Винберг (1975, 1979), изучение биоценоза с энергетических позиций с применением методов популяционной экологии.

С целью определения энергетических характеристик зоопланктонных сообществ Иваньковского водохранилища были установлены основные структурные и функциональные характеристики для ведущих популяций мирных ветвистоусых рачков.

Функциональные характеристики были выделены в соответствии с классификацией В.Д.Федорова (1975). С помощью некоторых из этих показателей предпринята попытка установить механизм регуляции численности видов в сообществах с различной степенью воздействия на них дополнительного тепла.

Исследования проводились в течение вегетационного сезона 1974 г. в пелагиальных участках Иваньковского водохранилища, отличающихся различным температурным режимом: в зоне сильного подогрева - Мошковичском заливе, зоне слабого подогрева - ст.Городище, зоне с естественным температурным режимом - ст.Карачарово (рис.1).

Перед нами стояла задача получения репрезентативных данных, характеризующих зоопланктоценозы и входящие в него популяции основных видов на каждой станции. Вопрос об орудиилова, дающем наилучшие результаты, дискуссионный (Воронина, 1955, 1959; Методика изучения..., 1975, и др.), поэтому была проведена работа по выбору орудиялова, наиболее пригодного для конкретных условий Иваньковского водохранилища. Испытывались сеть Джудая (входное отверстие 18 см, газ 78) и батометр (5-литровый планктобатор Кирпиченко).



Рис.1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона.

Сбор проб производили еженедельно с мая по ноябрь. На каждой станции пробы отбирали фракционно батометром через 2,5 м по 25 л воды из 5 батометров с каждого горизонта. Сеткой облавливали весь столб воды, за исключением придонного однометрового слоя. Этот недоступный сетке слой был дополнительно обловлен батометром на расстоянии 20-30 см от дна.

По фракционным ловам были получены среднезвешенные по вертикали численности и биомасса рачков. Эти данные сравнивались с результатами сетного и комбинированного ловов, то есть сетного лова с привлечением данных облавливания придонного однометрового слоя батометром. Сравнение показало, что все 3 серии данных (по общей численности ветистоусых рачков) дают результаты, хорошо коррелирующие между собой. Коэффициенты корреляции составили 0,90-0,93.

Наиболее полные сборы во всех участках получены комбинированным способом. В Мокшовичском заливе, где в придонном слое сконцентрировано большое количество зоопланктона, сходные данные получены по фракционным ловам. На ст.Городище и Карачарово, где наибольшие плотности зоопланктона отмечены в толще воды, наиболее близкие данные дают сетный и комбинированный ловы, в то время как при фракционных ловах получены заниженные данные.

Исходя из этого, мы остановились на комбинированном методе, так как в наших условиях именно он дает наиболее полные данные относительно плотности зоопланктона и позволяет учесть все возможные скопления зоопланктона на определенной станции как в толще воды, так и в придонном слое.

В процессе обработки проб определяли численность и средний размер половозрелых и неполовозрелых рачков, плодовитости на 1 яйценосную самку и на 1 особь в популяции. При фиксации проб формалином значительная часть яиц и зародышей выходит из-под лавиры ветистоусых рачков, поэтому пробы фиксировали формалином с добавлением сахара, что предотвращает раскрытие карapakсов (Haneу, Hall, 1973). Это значительно упрощает обработку проб.

По среднему размеру отдельных стадий находили их средний индивидуальный вес по таблице Ф.Д.Мордухай-Болотовского (Киселев, 1956), рассчитывали биомассу каждой стадии и, суммируя, получали биомассу для всей популяции. Поскольку продолжительность постэмбрионального развития в достаточно широком диапазоне био-

масс в естественных условиях не зависит от трофических условий* (Крючкова, 1979, с.88), то данные по длительности развития отдельных стадий рачков использовали из литературных источников, описывающих рост рачков в Киевском (Жданова, 1969; Жданова, Шеев, 1970) и Горьковском водохранилищах (Петрова, 1987). Все они приведены к температуре, наблюдаемой нами в полевых условиях. При этом использовались температурные поправки, полученные Л.М.Сушеной (1972) для ракообразных.

Продукция ветистоусых рассчитывалась в соответствии с методикой, обобщенной в книге "Общие основы..."* (1979), по формуле

$$P_t = \sum_{i=1}^n (\bar{w}_i - w_{i-1}) \frac{N_i}{D_i} + \frac{w_0 N_0}{D_0},$$

где n - количество возрастных групп, \bar{w} - средний вес особи одной стадии, N_i - численность особей одной стадии, D_i - продолжительность развития i -той стадии, w_0 - вес яйца, N_0 - число яиц в популяции, D_0 - длительность эмбрионального развития.

Количество ассимилированной пищи A определено по формуле

$$A = P + T,$$

где P - продукция, T - траты на обмен - по уравнению, полученному Л.М.Сушеной (1972) для ветистоусых,

$$T = 0.143 \cdot w^{0.803},$$

где w - сырой вес, мг. Количество пищи, потребленное за единицу времени всей популяцией,

$$R = 1.25 (P + T),$$

где R - рацион; A , T , R и P рассчитаны в кал/мес. Для удобства расчетов принято, что 1 г сырого веса приблизительно равен 1 ккал (Обозначения, единицы измерения..., 1972).

Коэффициент экологической эффективности K_1 рассчитан по формуле $K_1 = \frac{P}{R}$. Коэффициент второго порядка, по Ивлеву, $K_2 = \frac{P}{A}$.

Для определения выживаемости (a) и элиминации (b) рачков (по Иванова, 1975) использовались следующие величины: E - среднее число яиц на 1 особь в популяции; \bar{B} - среднее число яиц, производимое 1 особью в сутки; B^*N - среднее число яиц, продуцируемое популяцией; $\frac{N_{i-1}}{D_{i-1} - 1}$ - число особей, переходящее ежедневно в сутки на i -тую стадию, где N - численность, D_i - продолжительность развития i -той стадии. Выживаемость представляет собой процент особей, перешедших в стадию половозрелости или достигших среднего размера в популяциях, от числа яиц, производимых ежедневно,

$$\alpha = \frac{N_{i-1} \cdot 100\%}{D_{i-1} \cdot B \cdot N}$$

Элиминация (а) – выраженное в процентах отношение разницы между отродившимися и перешедшими в стадию половозрелости или достигшими среднего возраста в популяциях особями к числу отродившихся. Коэффициенты корреляции и уравнения множественной регрессии рассчитаны на ЭВМ „Минск-22“.

В соответствии с методикой неопологического анализа (Марковский, 1955; Пидгайко, 1957, 1978) в трех исследованных участках для вегетационного периода 1874 г. выделены 3 различных зоопланктоноза. В контрольной зоне отмечен ценоз с доминантным и субдоминантным видами – *Asplanchna priodonta* + *Bosmina longirostris*, в зоне сильного подогрева – *Bosmina longirostris* + *Daphnia cucullata* и в зоне слабого подогрева – переходный ценоз *Daphnia cucullata* + *Asplanchna priodonta*. С увеличением влияния теплового загрязнения коловраточно-кладошерный комплекс зоопланктоноза сменяется на кладошерный.

Уже из набора доминантных и субдоминантных видов зоопланктонных комплексов видно, что важная роль в структуре зоопланктонозов Иваньковского водохранилища принадлежит ветвистоусым рачкам *Daphnia cucullata* и *Bosmina longirostris*, особенно в зоне сильного подогрева. Кроме них, в состав сообществ входят некоторые коловратки и циклопы, из мирных ветвистоусых: *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *D. cristata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*. Все эти виды имели встречаемость более 50% и значительную по сравнению с другими видами среднюю биомассу. При расчете продукции, которая является функцией биомассы, мы ограничились только этими 8 видами. Вклад второстепенных видов с редкой встречаемостью и малой биомассой в общую продукцию мирных ветвистоусых незначителен.

Наличие еженедельных сборов зоопланктона дало возможность с достаточной уверенностью выделить временные группировки синузий зоопланктона для каждого месяца и установить ранжировку видов в этих синузиях. В дальнейшем все структурные и расчетные на их основе функциональные показатели приводятся как средние для каждого месяца.

Из ветвистоусых рачков в синузиях по биомассе доминируют 4 вида: *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Daphnia cucullata* и *Chydorus sphaericus*. В контрольной зоне в весенний и осенний месяцы доминирует *Bosmina longirostris*, на втором месте по биомассе *Daphnia cucullata*, в летние месяцы на 1-е место выходит *Daphnia cucullata* с субдоминантом *Bosmina coregoni*. Последний вид в период максимальных летних температур и интенсивного цветения синезелеными водорослями замещается рачком *Chydorus sphaericus* (табл.1).

Т а б л и ц а 1.

Доминантные и субдоминантные виды в синузиях мирных ветвистоусых по станциям (рода *Daphnia*, *Bosmina*, *Chydorus*),

Месяц	Карачарово	Мошковичский залив	Городище
V	<i>B. longirostris</i>	<i>D. cucullata</i> <i>B. longirostris</i>	<i>B. longirostris</i> <i>D. cucullata</i>
VI	<i>B. longirostris</i> <i>D. cucullata</i>	<i>B. longirostris</i> <i>D. cucullata</i>	<i>D. cucullata</i> <i>B. longirostris</i>
VII	<i>D. cucullata</i> <i>Ch. sphaericus</i>	<i>D. cucullata</i> <i>Ch. sphaericus</i>	<i>D. cucullata</i> <i>Ch. sphaericus</i>
VIII	<i>D. cucullata</i> <i>B. coregoni</i>	<i>D. cucullata</i> <i>D. longispina</i>	<i>D. cucullata</i> <i>B. coregoni</i>
IX	<i>D. cucullata</i> <i>B. coregoni</i>	<i>D. cucullata</i> <i>B. coregoni</i>	<i>D. cucullata</i> <i>B. coregoni</i>
X	<i>B. longirostris</i> <i>D. cucullata</i>	<i>B. coregoni</i> <i>D. cucullata</i>	<i>D. cucullata</i> <i>B. coregoni</i>
XI	<i>B. longirostris</i> <i>D. cucullata</i>	<i>Ch. sphaericus</i> <i>B. coregoni</i>	<i>B. longirostris</i> <i>D. cucullata</i>

В зоне сильного подогрева структура синузий мирных ветвистоусых рачков меняется чаще, и все 4 вида поочередно занимают место доминанты и субдоминанты. Ускорение темпа изменения структуры сообществ, по-видимому, является следствием особенностей теплового режима.

В переходной зоне структура комплексов близка к таковой в контроле. Осеннюю синузию *D. cucullata* + *B. coregoni* сменяют синузиями *B. longirostris* + *Daphnia cucullata* на месяц позже, вероятно, вследствие удлинения вегетационного сезона. Таким образом, уже в зоне слабого подогрева изменения структуры синузий ветвистоусых, вызываемые повышением температуры воды, невелики, что свидетельствует о большой их стабильности. В период максимальных летних температур в подогреваемой зоне, так же как в контроле, место субдоминанты занимает *Chydorus sphaericus*. Продукцию синузий ветвистоусых, так же как и биомассу, в основном определяют 4 отмеченных выше вида.

Daphnia cucullata. Встречается в течение всего вегетационного сезона при температуре воды 5-28°. Яйценосные самки в Мошковичском заливе и Карачарово отмечены с мая по октябрь, в зоне слабого подогрева - с мая по ноябрь. Самцы в контроле появляются в июне, на месяц раньше, чем в отепленной зоне, эфипийные самки - в сентябре.

Возрастной состав популяций, о котором косвенно судили по среднему размеру, в течение сезона в контроле менялся мало, и популяция в основном представлена молодыми особями. Средний размер 0,7-0,9 мм. В Мошковичском заливе средний возраст увеличивался к середине лета, в Городище - к осени. В течение сезона в отепленной зоне средний размер составлял 0,76-1,1 мм (табл.2).

Размер яйценосных самок колеблется от 0,8 до 1,7 мм, индивидуальная плодовитость доходила до 34 яиц. Среднемесячная индивидуальная плодовитость составляла 2-13 яиц. Зависимости индивидуальной плодовитости от размера яйценосных самок во всех участках не обнаружено, коэффициент корреляции не превышал 0,5. В контрольной зоне наибольшая среднемесячная индивидуальная плодовитость (6-8,8 яиц) отмечена в мае-июне, в зоне слабого подогрева - в мае-июне и сентябре. В зоне сильного подогрева индивидуальная плодовитость менялась мало и составляла всего 3-5 яиц в течение всего сезона.

Плодовитость (E) на 1 особь в популяции меньше всего в контроле - 0,6, но число яиц в этой популяции (B^*N) больше, чем в отепленной зоне, вследствие большей численности яйценосных самок. В зоне с естественным температурным режимом яйценосные самки составляли 23% от общей численности, в отепленной - 17-19%.

Рассмотрим механизм регуляции численности популяций дафний. Меньше всего яиц в сутки производила популяция в зоне сильного подогрева, что соответствует и минимальной плотности в этом участке (табл.3). В то же время при практически одинаковом числе яиц, производимом контрольной популяцией и популяцией в зоне слабого подогрева, численность в последней была выше, чем в других участках, вследствие меньшей элиминации. В зоне сильного подогрева выживаемость молоди несколько меньше, чем в других участках, но в целом для популяций близка к контрольной. Во всех случаях выживаемость половозрелых дафний очень мала, особенно в Мошковичском заливе. Факт элиминации дафний преимущественно старых возрастов отмечен и для *Daphnia cristata* в северных озерах М.Б.Ивановой (1975). Снижение численности дафний в зоне сильного подогрева в значительно большей степени обусловлено снижением плодовитости, чем элиминацией. Этим же объясняется и изменение возрастной структуры популяции, ее старение (по сравнению с контрольной), а не выносом молоди с теплым потоком, как предполагала И.К.Ривьер (1975).

Функциональные характеристики популяций *Daphnia cucullata* показывают, что среднемесячные значения продукции соответствуют ее плотности (табл.3). Р/В-коэффициент, суточная удель-

Таблица 2

Структурные показатели популяции *Daphnia cucullata* в Мошковичском и Карачарово в Иваньковском водохранилище в 1974 г.

Месяц	t, °C	B	N	l_0	\bar{l}	\bar{n}	E	B^*	B^*N	σ_{juv}	σ_{ad}	b
Мошковичский залив												
У	14	0,01	0,23	0,97	0,76	3,5	1,1	0,3	0,1	-	-	-
УI	23	0,10	2,20	1,16	0,87	4,9	1,3	0,8	1,8	-	-	-
УII	25	0,38	11,3	1,28	0,81	4,8	0,6	0,4	4,4	-	-	-
УIII	22	1,15	16,8	1,30	1,11	3,0	0,85	0,5	8,9	-	-	-
IX	20	0,78	11,2	1,30	1,10	3,2	0,68	0,3	3,8	-	-	-
X	18	0,22	3,1	1,2	1,12	3,7	0,6	0,2	0,8	-	-	-
Среднее		0,38	7,5	1,2	0,96	3,9	0,85	0,42	3,3	94	11	83
Карачарово												
У	8	0,001	0,08	1,0	0,71	7,0	0,1	0,01	0,001	-	-	-
УI	18	0,29	12,8	1,0	0,74	8,5	1,4	0,60	17,6	-	-	-
УII	21	1,72	34,0	1,23	0,80	3,4	0,9	0,50	16,8	-	-	-
УIII	18	0,76	16,7	1,22	0,87	3,8	0,9	0,4	6,4	-	-	-
IX	16	0,48	12,0	1,08	0,94	2,9	0,9	0,30	3,8	-	-	-
X	11	0,23	5,3	1,0	0,88	2,0	0,1	0,02	0,1	-	-	-

Месяц	$t, ^\circ\text{C}$	B	N	l_q	\bar{l}	\bar{n}	E	B^1	B^1N	$\alpha_{\text{вод}}$	b
XI	3	0.01	0.4	0	0.83	0	0	0	0	-	-
Среднее		0.50	11.6	1.1	0.82	4.6	0.6	0.26	4.7	89	85
Городище											
У	11	0.02	0.60	1.07	0.83	6.0	0.8	0.20	0.1	-	-
УІ	19	0.30	7.20	1.26	0.85	8.8	1.6	0.70	5.1	-	-
УІІ	21	2.54	51.4	1.23	0.90	2.9	0.5	0.90	13.8	-	-
УІІІ	20	1.22	27.6	1.22	0.87	2.5	0.4	0.2	5.8	-	-
ІХ	18	0.38	7.8	1.14	0.90	13.2	1.9	0.8	6.0	-	-
Х	14	0.12	1.7	1.12	1.12	2.2	0.1	0.1	0.1	-	-
ХІ	4	0.13	2.8	1.0	0.87	4.0	2.0	0.2	0.8	-	-
Среднее		0.67	14.0	1.14	0.90	5.7	1.1	0.36	4.4	100	76

Примечание. Здесь в табл. 5: $t, ^\circ\text{C}$ — температура воды; В — биомасса, г/м²; N — численность, тыс. экз./м²; l_q — средний размер иктовых самок, мм; \bar{l} — средний размер иктовых самок, мм; \bar{n} — средняя плодовитость иктовых самок, число яиц, шт.; E — плодовитость на 1 особь в популяции, число яиц, шт.; B^1 — число яиц, произведенное в сутки 1 особью, шт./сут.; B^1N — число яиц, произведенное в сутки популяцией, тыс. шт./сут.; $\alpha_{\text{вод}}$ — выживаемость неполовозрелых, $\alpha_{\text{ад}}$ — выживаемость половозрелых особей, %; b — уменьшения половозрелых особей, %.

Таблица 3

Функциональные характеристики популяции *Daphnia cucullata* в Ивневском водохранилище в 1974 г.

Ме- сяц	Р, г/(м ² ·сут.)	C _{ср} , сут ⁻¹	Р/В, мес ⁻¹	Р	Т	А	В	K ₁	K ₂
				кг/м ² ·мес)					
Мошковицкий залив									
У	0,001	0,188	5,8	0,03	0,03	0,05	0,07	0,45	0,60
УІ	0,022	0,226	6,8	0,66	0,50	1,1	1,4	0,45	0,60
УІІ	0,11	0,254	9,1	3,3	1,2	4,6	5,7	0,58	0,72
УІІІ	0,11	0,096	3,0	3,3	8,7	12,0	15,0	0,22	0,28
ІХ	0,07	0,092	2,8	2,1	8,6	10,8	13,6	0,16	0,19
Х	0,01	0,065	2,0	0,3	3,4	3,9	4,9	0,06	0,08
Сред- нее	0,046	0,126	4,9	1,38	3,7	5,4	6,8	0,32	0,41
Карачарово									
У	0,0002	0,258	7,9	0,006	0,002	0,006	0,01	0,61	0,75
УІ	0,06	0,270	8,1	2,4	0,8	3,2	3,9	0,60	0,75
УІІ	0,21	0,122	3,8	6,3	12,1	18,4	23,0	0,27	0,34
УІІІ	0,09	0,117	3,6	2,7	6,0	8,7	10,9	0,25	0,31
ІХ	0,06	0,118	3,5	1,8	3,8	5,5	6,9	0,28	0,33
Х	0,02	0,088	2,1	0,6	2,8	3,3	4,1	0,11	0,16
ХІ	0,0004	0,030	0,9	0,01	0,3	0,3	0,4	0,026	0,03
Сред- нее	0,066	0,128	3,8	1,98	3,7	5,7	7,0	0,30	0,38
Городище									
У	0,001	0,059	1,8	0,03	0,2	0,3	0,3	0,12	0,16
УІ	0,05	0,159	4,8	1,5	1,9	3,4	4,2	0,34	0,44
УІІ	0,31	0,121	3,8	9,3	18,2	27,0	34,3	0,27	0,34
УІІІ	0,15	0,126	3,9	4,5	7,6	12,3	15,3	0,30	0,37
ІХ	0,04	0,094	2,8	1,2	3,3	4,3	5,4	0,20	0,28
Х	0,01	0,102	3,2	0,3	2,4	2,8	3,4	0,09	0,11
ХІ	0,003	0,028	0,8	0,1	3,4	3,5	4,4	0,02	0,03
Сред- нее	0,08	0,096	3,0	2,4	5,3	7,6	9,6	0,19	0,25

Примечание. Здесь в табл. 6: Р — продукция; $C_{\text{ср}}$ — суточная удельная продукция; В — биомасса; Р/В — коэффициент; Т — трофеи на объем; А — количество ассимилированного пищи; R — количество пищи, потребляемое всей популяцией за единицу времени; K_1 — коэффициент экологической аффективности; K_2 — коэффициент второго порядка.

ная продукция ($C_{\text{м}}$), K_1 и K_2 максимальны в зоне сильного подогрева, несколько ниже в контрольной, характеризующейся наибольшим количеством моллюдов (46%), и минимальны в зоне слабого подогрева. Отмечено, что скорость продукционного процесса и эффективность использования потребленной и ассимилированной пищи находятся в прямой зависимости от температуры и в обратной — от возраста.

Коэффициент корреляции r_{PB} достаточно высок в Карачарово — 0,97 и максимален в Городище — 0,998. В Мошковичском заливе корреляционная связь между продукцией и биомассой несколько ослабевает, составляя 0,779. В общем случае для всех станций коэффициент корреляции составил 0,867.

Для выяснения связи продукцией (P) с биомассой (B), температурой (t) среды и возрастом популяции (L) были получены уравнения множественной регрессии для каждой станции и общие для всех станций.

Для Мошковичского залива:

$P = 0.01 + 0.005 t + 0.1B - 0.01L \pm 0.015$, $b_{tBL} = 0.95$, где b — коэффициент множественной регрессии;

для Городища:

$P = 0.001 + 0.001 t + 0.1B - 0.01L \pm 0.010$, $b_{tBL} = 0.998$;

для Карачарово:

$P = 0.1 + 0.002 t + 0.1B - 0.2L \pm 0.006$, $b_{tBL} = 0.998$;

общее:

$P = 0.1 + 0.002 t + 0.1B - 0.1L \pm 0.014$, $b_{tBL} = 0.980$.

Колебание среднемесячной температуры на всех станциях в течение сезона составило 4–25°, биомассы дафний — 0,001–2,5 г/м³, размера особей — 0,71–1,12 мм. Исходя из общего уравнения продукции, можно прогнозировать размах ее среднемесячных колебаний. Максимальное значение продукции — 0,28–0,30 г/(м³·сут) — будет при наибольших биомассах и температуре и минимальном размере тела, а минимальное — 0–0,001 г/(м³·сут) — при минимальных значениях температуры воды и биомассы дафний.

Из полученных для частного случая уравнений видно, что влияние каждого из рассматриваемых факторов (T, B, L) будет тем больше, чем больше его значения отклоняются от оптимальных, вернее обычных, и приближаются к пограничным. Например, в Мошковичском заливе, в области с сильным подогревом температура может в большей степени влиять на величину продукции по сравнению с зоной слабого подогрева. На это указывает более высокий коэффициент при T в уравнении для Мошковичского залива. В Карачарово, где средний размер особей в популяции мал, коэффициент при L больше. В уравнении для общего случая влияние всех факторов сглаживается и коэффициенты при B и L различаются меньше.

Коэффициент использования на рост потребленной (K_1) и ассимилированной (K_2) пищи в течение сезона у дафний колебался в пределах 0,1–0,6 и 0,1–0,75 соответственно. Наибольшие значения отмечены в периоды, когда в популяциях бо́льший процент младших

возрастов, и при максимальных температурах. В среднем для сезона K_1 составил 18–32%, K_2 — 25–41% (табл.3).

Среднесуточная продукция в течение сезона изменялась в Мошковичском заливе в пределах 0,001–0,11, в Карачарово — 0,0002–0,21, в Городище — 0,001–0,31 г/(м³·сут); средняя за сезон суточная продукция была 0,04, 0,07 и 0,08 г/(м³·сут) соответственно. Месячная продукция в Карачарово составляла 2, в Городище — 2,4 и в Мошковичском заливе — 1,4 г/(м³·мес). За сезон эти величины отличались 13,8, 16,8 и 9,7 ккал/(м³·сезон). За сезон P/B-коэффициент составлял 21–27 и колебался за месяц от 0,9 до 9,1.

Сопоставление показателей продукции *Daphnia cucullata* из двух водохранилищ (табл.4) свидетельствует о том, что в Иваньковском водохранилище период интенсивного продуцирования дольше и вследствие этого продукция за сезон и P/B-коэффициент (при одинаковой биомассе) почти в 2 раза выше, чем в Киевском. В то же время при сравнении показателей за июль, при разных биомассах и продукции, P/B-коэффициенты одинаковы, и только в зоне сильного подогрева, где температура воды достигала 25°, P/B-коэффициент отличался. В августе в Иваньковском водохранилище темп продуцирования дафний остается на прежнем уровне, в то время как в Киевском P/B-коэффициент уменьшается. В Иваньковском снижении скорости продуцирования наблюдается в октябре.

Bosmina longirostris. Зеритермный вид. Во всех зонах в течение периода наблюдения встречался постоянно. Самцы отмечены во всех зонах осенью и в июне. В период максимальных плотностей особей в популяции их численность достигала в Карачарово — 0,4, а в Мошковичском заливе — 1,4 млн. экз./м³.

В течение сезона размер яйценосных самок колебался от 0,3 до 0,6 мм, а индивидуальная плодовитость — от 1 до 8 яиц. Колебания последней во всех зонах зависели от изменения среднего размера босмин и температуры среды. С увеличением размеров индивидуальная плодовитость самок возрастает. Повышение температуры приводит к уменьшению среднего размера особей и их плодовитости (рис.2).

Средние за сезон показатели индивидуальной плодовитости, число яиц, производимое 1 самкой и всей популяцией в сутки, и особенно плодовитость на 1 самку в Карачарово выше, чем в подогреваемой зоне (табл.5).

Сезонная динамика численности *B. longirostris* в контроле представляет собой кривую с пиком в июне и небольшим подъемом в октябре. Средний возраст в контрольной популяции довольно стабилен, средний размер особей составляет 0,4–0,45 мм, и только в период наибольшего прогрева (в июне и августе) в популяции преобладают босмины размером 0,3–0,35 мм. В отепленной зоне последние доминируют с июня по октябрь, и только в начале и конце сезона их средний размер больше 0,4 мм.

Биомасса и продукция босмин соответствуют их плотности: максимальные значения в июне, в середине лета эти величины очень

Т а б л и ц а 4

Сравнение продукционных характеристик *Daphnia cucullata* в Иваньковском и Киевском водохранилищах

Период наблюдения	Показатели	Иваньковское водохранилище (наши данные)			Киевское водохранилище (Жданова, Цеев, 1970)	
		Мошковицкий земля	Карачарово	Городище	мельнич	ригель
Вегетационный сезон	P	9.7	13.8	16.8	6.355	7.08
	B	0.4	0.5	0.7	0.608	0.637
	P/B	22	27	21	10.4	11.1
Июль	P	3.3	6.2	9.3	2.4	4.2
	B	0.4	1.7	2.5	0.7	1.135
	P/B	8.1	3.8	3.8	3.5	3.7
Август	P	3.3	2.7	4.5	2.89	1.5
	B	1.1	0.8	1.2	1.33	0.75
	P/B	3.0	3.6	3.9	2.2	2.0

П р и м е ч а н и е. P — продукция, г/(м² сезон) или г/(м² мес), B — биомасса, г/м³, P/B — коэффициент — за сезон — или мес⁻¹.

Т а б л и ц а 5

Структурные показатели популяции *Boasmina longirostris* в Иваньковском водохранилище в 1974 г.

Месяц	t, °C	B	N	\bar{L}_2	\bar{L}	\bar{L}	E	B ¹	B ¹ N
Мошковицкий земля									
У	14	0.02	1.0	0.55	5.6	0.42	1.0	0.28	0.31
УІ	23	4.7	483	0.38	3.2	0.35	0.5	0.23	109.8
УІІ	25	0.07	9.1	0.33	1.6	0.32	0.6	0.25	2.28
УІІІ	22	0.01	0.9	0.37	2.0	0.34	1.1	0.55	0.50
ІХ	20	0.004	0.4	-	-	0.38	0	0	0
Х	18	0.03	3.8	0.4	2.0	0.33	0.01	0.003	0.006
ХІ	14	0.154	3.0	0.5	1.0	0.48	0.6	0.23	0.67
Среднее		0.712	71.6	0.42	2.6	0.37	0.6	0.24	16.2
Карачарово									
У	8	0.02	0.6	0.51	7.0	0.45	4.7	1.73	0.38
УІ	18	2.95	225.6	0.42	3.8	0.40	1.6	0.67	150.5
УІІ	21	0.03	2.8	0.40	1.8	0.35	0.2	0.10	0.28
УІІІ	18	0.08	2.9	0.40	3.0	0.34	1.1	0.48	3.78
ІХ	16	0.05	3.1	0.45	3.5	0.41	0.7	0.23	0.70
Х	11	0.32	14.1	0.43	2.6	0.42	0.8	0.18	2.50
ХІ	3	0.03	1.2	0.50	3.0	0.43	1.0	0.19	0.23
Среднее		0.49	35.7	0.44	3.5	0.40	1.4	0.54	22.6
Городище									
У	11	0.02	1.1	0.46	5.2	0.41	1.1	0.23	0.24
УІ	19	0.52	51.2	0.41	2.8	0.37	1.0	0.46	23.3
УІІ	21	0.001	0.2	0.31	2.0	0.30	0.8	0.40	0.08
УІІІ	20	0.005	0.6	-	-	0.34	0	0	0
ІХ	18	0.008	0.9	0.35	1.0	0.31	0.2	0.08	0.08
Х	14	0.10	1.2	0.39	1.4	0.33	0.6	0.17	0.20
ХІ	4	0.02	0.8	0.48	2.9	0.43	1.1	0.21	0.17
Среднее		0.082	8.0	0.40	2.6	0.38	0.7	0.26	3.43

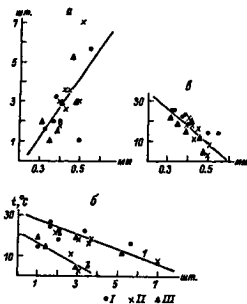


Рис.2. Зависимость между температурой среды (t), индивидуальной плодотворностью (η) и средним размером яйценосных самок (l_0) *Bosmina longirostris*.

а - зависимость η от l_0 , по оси ординат - η , по оси абсцисс - l_0 ; б - зависимость η от t , 1 - май-сентябрь, 2 - октябрь-ноябрь, по оси ординат - t , по оси абсцисс - η ; в - зависимость l_0 от t , по оси ординат - t , по оси абсцисс - l_0 ; I - Мошковичский залив, II - Карачарово, III - Городище.

малы и только к осени немного увеличиваются. Максимальная биомасса - $4,7 \text{ г/м}^3$ и продукция - $2,9 \text{ г/(м}^3 \cdot \text{сут)}$ отмечены в Мошковичском заливе. Средняя биомасса за сезон составила в нем 0,7, в контроле - 0,5 и в Городище - $0,08 \text{ г/м}^3$; продукция - 0,5, 0,07 и $0,04 \text{ г/(м}^3 \cdot \text{сут)}$ соответственно (табл.6).

Исследована связь продукции *Bosmina longirostris* с биомассой, температурой среды и возрастом популяции. Для трех зон получены уравнения множественной регрессии, показывающие зависимость продукции от этих величин.

Для Мошковичского залива:
 $P = 0,4 \cdot 0,006 t + 0,6B - 0,8 \bar{t} \pm 0,01$, $b_{tB} = 0,989$; коэффициенты корреляции (r): $r_{Pt} = 0,36$, $r_{PB} = 0,898$, $r_{P\bar{t}} = 0,16$;
 для Карачарова:

$P = 0,05 + 0,2 \cdot 10^{-4} t + 0,15B - 0,1 \bar{t} \pm 0,01$, $b_{tB} = 0,989$;

$r_{Pt} = 0,31$, $r_{PB} = 0,997$, $r_{P\bar{t}} = 0,01$;

для Городища:
 $P = 0,002 + 4 \cdot 10^{-4} t + 0,6B - 0,04 \bar{t} \pm 0,001$, $b_{tB} = 0,989$;

$r_{Pt} = 0,27$, $r_{PB} = 0,997$, $r_{P\bar{t}} = 0,124$.

В течение сезона продукция босмина очень мала по сравнению с июнем. Например, продукция в июне в Мошковичском заливе $2,9 \text{ г/(м}^3 \cdot \text{сут)}$, а по уравнению - $2,82 \pm 0,01 \text{ г/(м}^3 \cdot \text{сут)}$. В остальные месяцы она очень мала и не превышает $0,002-0,02 \text{ г/(м}^3 \cdot \text{сут)}$, т.е. ее величина была в пределах ошибок. Поэтому эти уравнения применимы только для периода наибольшего развития вида. Обычно это июнь.

Из уравнения видно, что наибольшая продукция наблюдается при максимальной плотности босмина, представленных молодыми особями. В Мошковичском заливе в июне наиболее благоприятной оказалась

Таблица 6

функциональные характеристики популяции *Bosmina longirostris* в Иванковском водохранилище в 1974 г.

Ме- сяц	P, г/(м³·сут)	C _в сут ⁻¹	P/B, мес ⁻¹	P, T, A, R				K ₁	K ₂
				ккал/(м³·мес)					
Мошкoвичский залив									
У	0,004	0,18	5,2	0,12	0,15	0,27	0,3	0,36	0,45
УI	2,8	0,82	18,5	89,5	20,5	108,5	135,6	0,65	0,81
УII	0,02	0,35	10,8	0,6	10,25	1,0	1,2	0,59	0,74
УIII	0,004	0,51	15,9	0,12	0,04	0,16	0,2	0,62	0,75
IX	0,003	0,67	20,0	0,09	0,02	0,11	0,12	0,65	0,81
X	0,020	0,64	20,0	0,60	0,19	0,80	1,0	0,62	0,75
XI	0,006	0,04	1,0	0,18	0,9	1,00	1,3	0,13	0,16
Сред- нее	0,501	0,43	14,3	13,0	4,8	16,0	20,0	0,52	0,64
Карачарo									
У	0,001	0,03	1,1	0,03	0,22	0,25	0,3	0,08	0,12
УI	0,45	0,15	4,6	13,5	16,2	29,7	37,2	0,37	0,45
УII	0,01	0,43	13,3	0,30	0,12	0,5	0,6	0,59	0,71
УIII	0,01	0,26	8,0	0,30	0,15	0,4	0,4	0,46	0,58
IX	0,004	0,09	2,8	0,12	0,28	0,4	0,5	0,26	0,32
X	0,02	0,08	1,9	0,60	2,7	3,4	4,2	0,15	0,19
XI	0,001	0,03	1,0	0,03	0,6	0,6	0,8	0,04	0,05
Сред- нее	0,07	0,15	4,8	2,1	2,9	5,0	6,3	0,28	0,34
Городище									
У	0,001	0,06	2,0	0,03	0,2	0,2	0,3	0,13	0,16
УI	0,30	0,57	17,2	8,0	3,0	11,9	14,9	0,6	0,75
УII	0,001	0,83	25,7	0,03	0,01	0,03	0,04	0,65	0,81
УIII	0,003	0,88	21,2	0,09	0,03	0,14	0,20	0,62	0,78
IX	0,003	0,51	15,2	0,06	0,04	0,13	0,20	0,55	0,69
X	0,003	0,27	8,3	0,09	0,26	0,29	0,40	0,23	0,29
XI	0,0001	0,01	0,2	0,003	0,32	0,33	0,40	0,01	0,01
Сред- нее	0,044	0,42	12,5	1,32	0,55	1,86	2,35	0,40	0,50

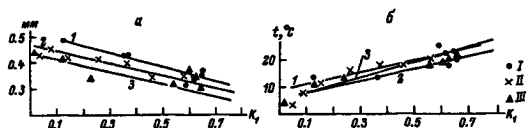


Рис.3. Зависимость коэффициента экологической эффективности K_1 от среднего размера (а) и температуры среды (б) у *Bosmina longirostris*.

I, 1 – Мошковичский зал., II, 2 – Карачарово, III, 3 – Городище; по оси ординат: а – средний размер, б – температура; по оси абсцисс – коэффициент экологической эффективности.

температура 19° . В других зонах, при колебаниях температуры 14–22°, наибольшая продукция была отмечена при 22°; эту температуру следует считать оптимальной для *B. longirostris*. Наибольшая наблюдаемая нами биомасса составила 14.5 г/м^3 , а минимальный размер в популяции – 0,3 мм. Тогда прогнозируемая максимальная продукция в отепленной зоне равнялась $8,8-8,8 \pm 0,01$, в контрольной – $2,2 \pm 0,01 \text{ г/(м}^2 \cdot \text{сут.)}$.

Месячный Р/В-коэффициент в контрольной зоне в среднем за сезон составил 4,8, с максимумом 13,3 в период наивысших летних температур, минимальных биомасс и среднего размера популяции. Низкие значения Р/В-коэффициента отмечены в весенне-осенний периоды при низких температурах. Сравнивая этот параметр с таковым для Киевского водохранилища (Жданова, 1966), где в период максимальной плотности Р/В-коэффициент составил 4,1–4,8, находим, что полученный нами Р/В-коэффициент в Карачарово укладывается в эти рамки, но за сезон Р/В=19, что несколько выше, чем в Киевском водохранилище (Р/В=12,5±17,1), за счет удлинения вегетационного сезона.

В зоне сильного подогрева при температурах воды 18–23° месячный Р/В-коэффициент был 15–20, при 25° – 10, при 14° – 5,2 весной и 1 осенью. В среднем для сезона Р/В-коэффициент составлял 14,3, т.е. почти в 3 раза выше, чем в контроле. Суммарный за сезон Р/В коэффициент равнялся 133. В зоне слабого подогрева эта величина несколько ниже.

Коэффициент K_1 в контрольной зоне в течение сезона менялся от 0,08 до 0,59 и в среднем за сезон составил 0,28, $K_2 = 0,1 \pm 0,71$ (рис.3). Наибольшая эффективность ассимилированной энергии отмечена в молодой популяции при 18–21°, наименьшая – при старении по улитки и низких температурах. В зоне сильного подогрева K_1 изменяется в тех же пределах, но период наибольшей эффективнос-

ти ассимиляции продолжается дольше вследствие удлинения периода с температурой 18–25°.

Во всех 3 районах исследования отмечена положительная зависимость K_1 от температуры и отрицательная – от возраста популяции (среднего размера в популяции) (рис.3).

Уравнения множественной регрессии имеют следующий вид:

$$K_1 = 0,51 + 0,01 t - 10 \bar{l} \pm 0,05 \quad (\text{где } t - \text{температура, } ^{\circ}\text{C}; \\ \bar{l} - \text{средний размер, мм}), \quad b_{t\bar{l}} = 0,947, \quad r_{K_1 t} = 0,78, \quad r_{K_1 \bar{l}} = -0,96; \\ \text{для Карачарово:} \\ K_1 = 0,08 + 0,02 t - 5,9 \bar{l} \pm 0,06, \quad b_{t\bar{l}} = 0,85, \quad r_{K_1 t} = 0,83, \\ r_{K_1 \bar{l}} = -0,86;$$

$$\text{для Городища:} \\ K_1 = 0,7 + 0,06 t + 17,0 \bar{l} \pm 0,06, \quad b_{t\bar{l}} = 0,975; \quad r_{K_1 t} = 0,96, \\ r_{K_1 \bar{l}} = -0,83;$$

для всех 3 районов исследования:

$$K_1 = 0,007 + 0,03 t - 5,4 \bar{l} \pm 0,08, \quad b_{t\bar{l}} = 0,94, \quad r_{K_1 t} = 0,91, \\ r_{K_1 \bar{l}} = -0,74.$$

Bosmina coregoni. Встречалась постоянно. Яйценосные самки в Мошковичском заливе были отмечены с июня по октябрь, в Городище и Карачарово – с мая по ноябрь. Самцы в Мошковичском заливе появлялись в октябре, в Городище и Карачарово – с сентября по ноябрь, эфипийные самки – в сентябре.

Размер яйценосных самок в течение сезона колебался в пределах 0,4–0,7 мм, число яиц достигало 8. Среднемесячный размер яйценосных самок в Мошковичском заливе составил 0,48–0,55, в Карачарово – 0,4–0,52, в Городище – 0,48–0,54 мм. Индивидуальная плодовитость изменялась от 1 до 3,4, в Мошковичском заливе и Карачарово в среднем за месяц она составляла 3, в Городище – 2,7. Среднемесячный за сезон размер яйценосных самок в отепленной зоне – 0,51–0,52, в контроле – 0,48 мм. Так же как у *D. scutellata* и *B. longirostris*, индивидуальная плодовитость у *B. coregoni* в отепленной зоне меньше.

Средний размер боснии в течение сезона в Мошковичском заливе увеличивался от 0,3 мм в мае, когда популяция представлена в основном ювенильными стадиями, до 0,54 мм в ноябре. В Карачарово (0,42–0,47 мм) и Городище (0,44–0,50 мм) средний размер особей менялся мало.

Продукция, элиминация и количество яиц на 1 яйценосную самку в Карачарово и Городище одинаковы, но скорость продуцирования яиц на 1 особь и популяцию больше в отепленной зоне, что и обуславливает в Городище большую плотность боснии (табл.7). В Мошковичском заливе показатели плодовитости и элиминация меньше, чем в других участках, а продукция – выше, поэтому численность боснии в нем практически одинакова с контролем (табл.7).

Таблица 7

Продукционные характеристики *Bosmina coregoni* в Ивановском водохранилище в 1974 г.

	Мошкo- вичский залив	Карача- рово	Городище
Среднемесячная численность в течение сезона, тыс. экз./м ³	3,7	3,5	4,8
Число яиц: на 1 особь в популяции (E), шт.	0,5	1,1	1,1
производимых в сутки 1 особью в популяции (B ¹), шт./сут	0,21	0,36	0,33
производимых в сутки всей популяцией (B ¹ N), тыс. шт./м ³ ·сут	1,45	1,8	2,1
Элиминация, %	38	70	75
Суточная удельная продукция (C _ш), сут ⁻¹	0,188	0,179	0,098
Продукция за сезон (P), г/(м ³ ·сезон)	6,3	4,2	4,4
Биомасса (B), г/м ³	0,16	0,14	0,21
P/B за сезон, (сезон ⁻¹)	40	30	21

Максимальная численность, биомасса и продукция *Bosmina coregoni* во всех участках отмечена в августе-сентябре, т.е. в период, когда она выходит на место доминанты среди ветвистоусых рачков в летних сингулах зоопланктона. В конце этого периода появляются самцы и только в Мошкoвичском заливе они встречаются позже - в октябре. В течение лета численность колебалась от 0,1 до 16 тыс. экз./м³, биомасса - от 0,0001 до 0,6 г/м³, продукция - от 0,001 до 0,1 г/(м³·сут). Наиболее высокие пики накрыв сезонной динамики численности и биомассы отмечены в Городище, наименьшие - в Карачарово. Однако пик продукции в отличие от предыдущих величин наиболее высок в Мошкoвичском заливе, в других участках эти показатели одинаковы.

Средняя за сезон суточная продукция в Мошкoвичском заливе равнялась 0,03 г/(м³·сут), в Карачарово и Городище - 0,02 г/(м³·сут). Наибольшая среднемесячная биомасса наблюдалась в Городи-

ще - 0,212 г/м³, в остальных зонах она не превышала 0,14-0,16 г/м³. Среднесуточная удельная продукция и месячные P/B-коэффициенты в Мошкoвичском заливе и Карачарово так же, как биомасса, почти одинаковы - 0,18-0,19 сут⁻¹ и 5,5-5,8 мес⁻¹, в Городище эти показатели меньше - 0,1 сут⁻¹ и 3 мес⁻¹.

В целом за сезон соотношения показателей продукции из разных участков иные: наибольшие продукция - 6,3 г/(м³·сезон) и P/B-коэффициент - 40, в зоне сильного подпогрева, в других участках продукция меньше - 4,2-4,4 г/(м³·сезон). P/B-коэффициент в Карачарово составил 30, а минимальные его значения (21,6) наблюдались в Городище, где плотность босмин наиболее низкая.

Вся продукция *B. coregoni* в основном создается с июня по октябрь, в мае и ноябре плотности босмин очень мала. Поэтому для сравнения с другими авторами, которые приводят показатели продукции *B. coregoni* за 5 летних месяцев, мы рассчитали продукцию и P/B-коэффициент за этот период. Последний в зоне с естественным температурным режимом составил 21, в Мошкoвичском заливе - 28,6, в Городище - 15,8.

При сравнении продукционных характеристик *B. coregoni* из Ивановского и из Горьковского (Петрова, 1967) и Киевского (Жданова, 1969) водохранилищ видно, что наибольшая продукция за 5 летних месяцев в Киевском - 7,1 г/м³ при биомассе 0,3 г/м³, меньше в Ивановском - 4-6 г/м³ при биомассе 0,14-0,21 г/м³ и еще меньше в Горьковском - 1,3 г/м³ при биомассе 0,07 г/м³. Однако наиболее высокий P/B-коэффициент (28) в зоне сильного подпогрева Ивановского водохранилища; в Киевском и контрольной зоне Ивановского водохранилища - 21-22, в Горьковском и зоне слабого подпогрева - 15,8-16.

Chydorus sphaericus. Постоянно встречался во всех зонах. Яйценосные самки были отмечены в течение всего сезона. Среднемесячный размер яйценосных самок во всех зонах - 0,34-0,35 мм, с колебанием от 0,31 до 0,44 мм. Отдельные экземпляры достигали 0,5 мм. Индивидуальная плодовитость - 2 яйца.

Для сезона среднемесячные показатели плодовитости на 1 особь больше в отепленной зоне (0,85), чем в контрольной (0,71). Еще больше отличаются друг от друга величины, характеризующие число яиц, производимых 1 особью (0,33-0,56 против 0,28) и всей популяции (3,6-5,1 тыс. против 2,6 тыс.) в сутки. Однако элиминация, в основном ювенильных стадий, в отепленной зоне выше, и в результате плотность популяции в зоне слабого подпогрева одинакова с контролем (21-26 тыс. экз./м³), а в зоне сильного подпогрева ниже (15 тыс. экз./м³).

Снижение плодовитости *Chydorus sphaericus* в контрольной зоне отмечено в период его максимального развития, совпадающего с контролем с периодом интенсивного «цветения» синезеленых водорослей. Его резистентность к синезеленому по сравнению с другими видами ветвистоусых рачков отмечала еще Е.Ф. Мануилова (1954).

Chydorus sphaericus, питающийся детритом разного происхождения (Смирнов, 1971), в период цветения синезеленых водорослей находит благоприятные условия питания. В то же время при интенсивном цветении фитопланктона хидорусы могут, видимо, потреблять живые водоросли, и это отражается отрицательно на их развитии. По данным Н.Н.Смирнова (1971), при кормлении хидоруса зелеными и синезелеными водорослями рачки вскоре погибают, не размножаясь. По данным Л.В.Тарасенко и Л.М.Сапого (1978), в июле в контрольной зоне биомасса синезеленых достигала 328 г/м^3 , в июне $6-19 \text{ г/л}^3$ в отеленной зоне, т.е. только в контрольной зоне отмечено цветение как таковое, и оно неблагоприятно сказалось на репродукционных способностях *Chydorus sphaericus* в июле. В то же время в июле при температуре 19° в контроле и 23° в зоне сильного подогрева число яиц, производимое популяцией в сутки (1-2 тыс. против 3 тыс.), и плотность (4-6 тыс. против 8 тыс.) в отеленной зоне были меньше.

Максимальная численность, биомасса и продукция *Chydorus sphaericus* отмечены в июле в период максимальных летних температур. В зоне слабого подогрева его средняя численность в июле достигает 41, в контроле — 33, в зоне сильного подогрева — 20 тыс.экз./м³; биомасса — 0.4, 0.3, 0.2 г/м³; продукция — 0.11, 0.07 и 0.04 г/(м³·сут) соответственно. Удельная суточная продукция в зоне подогрева — 0.27-0.32, месячный Р/В-коэффициент — 8.3-10, в контроле — 7. За сезон Р/В-коэффициент в контроле составил 29, в зоне слабого подогрева — 38, в зоне сильного подогрева — 48. В Горьковском водохранилище (Петрова, 1967) в период максимальной численности хидоруса Р/В-коэффициент составил 6, в остальные периоды — 0.8-10, за сезон — 39. В оз.Сартан (Померанцева, 1974) при 22.6° он равнялся 20, в остальные периоды — 3.4-5.3.

Таким образом, в зоне слабого подогрева структурные показатели (N, V) и некоторые функциональные (P) выше, чем в других зонах, наименьшие значения они имеют в контроле. В то же время удельная продукция, K_1 , K_2 и Р/В-коэффициент выше в зоне сильного подогрева, т.е. скорость оборота и эффективность использования органического вещества *Chydorus sphaericus* в зоне сильного подогрева увеличиваются с повышением температуры.

Продукция остальных 4 видов, которые входят в число основных во временные сингулы зоопланктонозоев, меньше, особенно *Daphnophosoma brachyurum* и *Ceriodaphnia quadrangula*. Эти виды более характерны для прибрежья Иваньковского водохранилища.

Продукция *Daphnia cristata* увеличивается в конце лета — 0.1 г/(м³·сут) — и осенью в контроле может достигать 60%, а в зоне слабого подогрева — 50%. В зоне сильного подогрева ее роль незначительна весной, в мае. Осенью продукция *D. cristata* не превышает 10% от общей. Максимальная среднемесячная биомасса и продукция *Daphnia cristata* осенью в октябре — 0.2 г/м³ и 0.032 г/(м³·сут) в контроле, $K_1 = 0.23$. В сентябре в отеленной

зоне ($18-22^\circ$) 9% всей продукции создает *D. longispina* — 0.015-0.017 г/(м³·сут).

Из вышеуказанного следует, что все рассмотренные параметры — плодородность, число яиц, производимых популяцией, и удельная продукция — входят в арсенал биотических факторов саморегуляции плотности популяций ветвистоусых рачков и их продукции как функции последней.

Повышение температуры среды обитания как фактора абиотического несомненно оказывает влияние на все исследованные параметры, но его влияние на изменение плотности — косвенно и неоднозначно. С одной стороны, с увеличением теплового загрязнения снижается плодородность ветвистоусых, с другой — повышение температуры в большинстве случаев ведет к увеличению скорости удельной продукции и эффективности использования энергии. На направленность процесса в сторону увеличения или уменьшения плотности отдельных популяций большое влияние оказывает также элиминация особей.

Л и т е р а т у р а

- В и н б е р г Г.Г. Общая характеристика экосистем озера Круглого и озера Круглого. — В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975, с.207-218.
- В и н б е р г Г.Г. Формирование представлений о продукции. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с.114-119.
- В о р о н и н а Н.М. Зоопланктон северных отрогов Рыбинского водохранилища и его кормовое значение. — Автореф. канд. дис. М., 1965. 13 с.
- В о р о н и н а Н.М. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища. — Тр. ВГБО, 1959, т.9, с.249-278.
- Ж д а н о в а Г.А. Сравнительная характеристика жизненного цикла и продуктивности *Bosmina longirostris* O.F. Müller и *Bosmina coregoni* Baird в Киевском водохранилище. — Гидробиол. журн., 1968, т.V, № 1, с.11-19.
- Ж д а н о в а Г.А., Шебб Я.Я. Биология и продуктивность массовых видов *Cladocera* Киевского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1970, т.6, № 1, с.43-50.
- И в а н о в а М.Б. Продукция зоопланктонных популяций. — В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975, ч.1, с.93-120.
- К и с е л е в И.А. Методы исследования планктона. — В кн.: Жизнь пресных вод. 1956, т.4(1), с.266-271.
- К р ю ч к о в а Н.М. Продолжительность постэмбрионального развития ветвистоусых рачков и трофические условия. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с.89-99.

- Мануйлова Е.Ф. Некоторые данные о динамике численности ветвистоусых ракоз в озерах в связи с теоретическими и пищевыми факторами. - Тр. проблемных и тематических совещ. ЗИН АН СССР, 1954, вып.2, с.215-222.
- Марковская Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины. Киев, 1953-1955, ч.1,2,3, с.196, 206, 280.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Л., 1975. 240 с.
- Обозначения, единицы измерения и эквиваленты встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л., 1972. 35 с.
- Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979. 273 с.
- Петрова М.А. Продукция планктонных ракообразных в Горьковском водохранилище. - Гидробиол. журн., 1967, т.3, № 6, с.48-55.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон придунайских водоемов, Киев, 1957, 88 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктоценозы водоемов различных почвенно-климатических зон. - Изв. ГосНИОРХ, 1978, т.135, с.3-109.
- Померанцева Д.П. Рост, развитие и продукция основных видов ветвистоусых ракообразных оз.Сартлан. - Гидробиол. журн., 1974, т.10, № 6, с.66-70.
- Ривьер И.К. Зоопланктон Иваньковского водохранилища в зоне влияния подогретых вод Конаковской ГРЭС. - В кн.: Экология организмов водохранилищ-охладителей. Л., 1975, с.220-243.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Л., 1971. 531 с.
- Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 187 с.
- Тарасенко Л.В., Сапко Л.М. Фитопланктон, первичная продукция и деградация органического вещества в Иваньковском водохранилище. - Матер. III съезда ВГБО, 1976, т.2, с.180-183.
- Федоров В.Д. Первичная продукция как функция структуры фитопланктонного сообщества. - ДАН СССР, 1970, т.192, № 4, с.901-904.
- Федоров В.Д. Биологический мониторинг: обоснование и опыт организации. - Гидробиол. журн., 1975, т.2, № 5, с.5-11.
- Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated Daphnia: a preservation technique for Cladocera. - Limnol. & Oceanogr., 1973, vol.18, N 2, p.331-333.

В.И. Митропольский, В.И. Бисеров

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗООБЕНТОСА В ГОРЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Наблюдения над донной фауной Горьковского водохранилища были начаты с момента его сооружения в 1955 г. и регулярно продолжают по настоящее время. Еще до затопления водохранилища в его расширенной (озерной) части было установлено три створа с 24 постоянными станциями. Кроме того, наблюдения проводятся и в речной части водохранилища.

Горьковское и почти одновременно сооруженное с ним Кузбывское водохранилища послужили моделью для построения схемы формирования донной фауны равнинных водохранилищ умеренного пояса, имеющих обширные непроточные или временно проточные акватории. Эта схема была разработана Ф.Д. Мордухай-Бонтовским, руководившим исследованиями на обоих водоемах и принимавшим в них непосредственное участие. Данные по бентосу до 1969 г. цитируются по его работам (Мордухай-Бонтовской, 1961, 1963, 1972).

В первый год после затопления (с осени 1955 г. по осень 1956 г.) отмечалось 2 стадии формирования бентоса: стадия разрушения биоценозов и "стадия временного биоценоза мотыля". Во время второй стадии биомасса в озерной части достигла 10 г/м² (табл. 1). В 1957 г. в составе бентоса также преобладали хирономиды (особенно мотыль *Chironomus plumosus*), однако несколько повысилась роль олигохет и пиявниц. Биомасса бентоса по сравнению с 1956 г. упала вдвое и составила около 5 г/м². На третий (1958) год в результате уменьшения численности мотыля биомасса бентоса на бывшей суше, занимающей около 88% площади озерной части, упала до 2.4 г/м², а в затопляемых пойменных водоемах составляла 6.7 г/м², а на бывшем русле - 9.5 г/м². В этот период заметно повысилась роль тубифицид, распространившихся на затопленную сушу и в массе на бывшем русле. Стадия "временного мотылевого биоценоза" закончилась, и наступила стадия "предварительной формирования бентоса". В 1959 г. четырехлетний период формирования донной фауны закончился; стадия предварительной формирования бентоса вполне завершилась. Средняя биомасса бентоса в озерной части составляла около 4.4 г/м².

Таблица 1

Средняя биомасса бентоса в озерной части водохранилища в 1956-1979 гг., (г/м²)

Год	Затоплен- ная суша	Бывшее ру- сло Волги	Год	Затоплен- ная суша	Бывшее ру- сло Волги
1956	11.0	5.0	1966	7.2	7.8
1957	5.8	5.2	1967	3.3	10.3
1958	2.4	9.5	1968	0.7	2.2
1959	3.4	11.8	1969	3.1	6.9
1960	1.4	16.9	1971	2.7	5.4
1961	2.6	9.4	1973	1.7	6.8
1962	0.7	3.2	1975	5.1	16.0
1963	0.8	4.1	1977	4.5	8.2
1964	1.0	4.4	1978	1.6	5.2
1965	1.0	4.3	1979	2.6	6.1

В речной части водохранилища в районе Костромы и Кинешмы сохранялась процоженность и явление для было незначительным. Здесь шло обогащение фауны, и биомасса бентоса повысилась от 2.6 г/м² в 1956 г. до 10 г/м² в 1958-1959 гг. (Мордухай-Болтовской, 1961).

На этом закончился первый этап развития донной фауны.

На основном биотопе озерной части - затопленной суше - личинки хирономид составляли по биомассе около 80%, из которых на мотыля приходилось примерно 40%. Из других хирономид были многочисленны *Clyptotendipes* и *Procladius*. Тубифициды давали около 30%. Из них был наиболее распространен и обилен *Limnodrilus hoffmeisteri*, обычно - *Limnodrilus clapedeanus*, *Potamothrix hammoniensis* и *Paeamoryctides albicola*. Из люмбрикулид встречались *Lumbriculus variegatus*. Пизидии были малочисленны и составляли около 4% всего бентоса. Наиболее распространена была *Euglesa henslowana*, реже встречались *Neopisidium moitessierianum*, *Ameosoda scaldiana* и др.

Фауна бывших пойменных водоемов была несколько обильнее таковой на почвах. Здесь было больше мотыля, а среди тубифицид в конце периода преобладал *Isochaetides newaensis*. Пизидии играли в бентосе большую роль, чем на бывшей суше.

На бывшем русле Волги бентос был значительно богаче, чем на бывшей суше (табл.1). В его составе около 80% занимали тубифи-

циды, среди которых преобладал *Isochaetides newaensis*. Широко распространены были также *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix moldaviensis*. Роль пизидий в бентосе была выше, чем на бывшей суше. Среди них доминировала *Euglesa henslowana*.

Из личинок хирономид преобладали *Chironomus plumosus* и *Procladius*.

За начало II этапа развития донной фауны Горьковского водохранилища можно принять 1960 год. Он характеризуется относительно постоянными низкими биомассами бентоса (табл.1) и продолжается по настоящее время. На протяжении этого периода наблюдались два кратковременных повышения обилия донной фауны, обусловленных разким повышением численности личинок мотыля *Chironomus plumosus*.

В 1960-1962 гг. видовой состав донной фауны сократился, и распределение ее стало еще более однообразным. Биомасса бентоса по всему водохранилищу понизилась (табл.1). В это время произошло окончательное расселение тубифицид и моллюсков по всей затопленной суше, а ложа затопленных водоемов по характеру фауны сравнилась с бывшей сушей. Наиболее богатым биотопом оставалось бывшее русло Волги, где особенно обилен был *Isochaetides newaensis* (Мордухай-Болтовской, 1963).

В речной части водохранилища характер донной фауны оставался таким же, как и в 1959 г. В бентосе преобладали олигохеты, особенно *Isochaetides newaensis*, было много пизидий и почти отсутствовал мотыль. В 1961 г. наблюдалось снижение биомассы с 10 (в предыдущем году) до 3 г/м².

По данным 1963-1965 гг. (Мордухай-Болтовской, 1972), существенных изменений в составе, обилии и распределении бентоса не отмечалось. Как и раньше, на затопленной суше личинки хирономид составляли 50-65% биомассы, а в бывшем русле Волги в бентосе преобладали олигохеты (в основном *Isochaetides newaensis*).

На 11-м году существования водоема, в 1966 г., наблюдался первый пик повышения численности бентоса на всех основных биотопах озерной части. Особенно возросла биомасса на затопленной суше (табл.1). Здесь она увеличилась в 7 раз. На бывшем русле она также повысилась, но менее чем в 2 раза. Уже в 1967 г. на затопленной суше произошло снижение биомассы, хотя на бывшем русле она еще продолжала возрастать и достигла 10.3 г/м². В 1968 г. бентос стал еще беднее, чем в предшествующий повышению период. В 1969 г. наблюдалось некоторое повышение биомассы, однако последняя оказалась значительно ниже пиковых величин 1966-1967 гг.

По поводу возможных причин этого кратковременного и значительного повышения биомассы бентоса Ф.Д.Мордухай-Болтовской высказывает предположение, что особенно благоприятная погода в период массового вылета и размножения мотыля могла способствовать увеличению численности его личинок.

В период 1971-1973 гг., по нашим данным (Митропольский, 1978), донная фауна продолжала оставаться бедной (табл.1). В среднем по озерной части биомасса бентоса составляла 3,5 г/м² в 1971 г. и 3,1 г/м² в 1973 г. В речной части возросли в 1971 г. биомасса достигла 10,4 г/м², но в 1973 г. снизилась до 3,6 г/м².

Как уже отмечалось, в начале II этапа развития донной фауны состав бентоса и соотношение групп животных мало отличались от таковых в конце I этапа.

В начале 1970 г. в бентосе озерной части (как и раньше) преобладали личинки хирономид, составлявшие более половины общей биомассы, в речной - олигохеты. На лизидии в озерной части приходилось в разных биотопах от 0 до 14%, в речной - от 6 до 18% (табл.2).

Из состава хирономид выпали виды рода *Glyptotendipes* (многочисленные в конце I этапа) и несколько чаще обнаруживались личинки *Cryptochironomus gr. defectus*. По биомассе доминировал *Chironomus plumosus*, встречаемость которого в озерной части составляла от 80 до 100%. Столь же распространены и многочисленны были *Procladius* (встречаемость 100%), однако они в силу малых размеров значительно уступали мотылю по биомассе. *Cryptochironomus gr. defectus* был малочислен и отнесительно редок.

Среди олигохет на всех биотопах озерной части по встречаемости (от 60 до 88%) преобладали *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothenis hammoniensis*. Эти черви на бывшей суше и затопленных пойменных водоемах составляли главную часть биомассы олигохет. На бывшем русле Волги по биомассе преобладал *Isosphaetides newaensis* (встречаемость 50%). В речной части среди олигохет доминировал *Isosphaetides newaensis* (встречаемость 75%), весьма распространен был *Potamothenis moldaviensis* (встречаемость 100%), однако он в силу малых размеров не мог конкурировать по биомассе с *Isosphaetides newaensis*. Из лизидий в озерной части наиболее распространена *Euglesa henslowana*, за ней следуют *Pisidium amnicum* и *Neopisidium molteserianum*. В речной части среди лизидий также на первом месте *Euglesa henslowana* (встречаемость 75%), затем - *Amesoda scaldiana*, *A. solida*, *Neopisidium molteserianum*.

В начале II этапа из состава донной фауны почти выпали высшие ракообразные, редко стали встречаться лавки, лямбликулиды.

В 1975 г. наблюдался второй пик повышения биомассы бентоса на всех основных биотопах озерной части (табл.1) (Митропольский, 1979). На бывшей суше повышение биомассы было выражено слабее, чем во время предыдущего пика в 1966 г.; на затопленном русле сильнее. В речной части повышения биомассы не отмечено.

Увеличение количества бентоса наиболее выражено в приплетинном участке, а в направлении к верхней части водоема биомасса убывала (табл.3). Как и во время первого пика 1966 г., рост био-

Т а б л и ц а 2

Средняя биомасса и состав бентоса в октябре 1971 и 1973 гг.

Группа беспозвоночных	Год	Озерная часть				Речная часть	
		бывшая суша		бывшие пойменные водоемы		бывшее русло	
		биомасса, г/м ²	доля, %	биомасса, г/м ²	доля, %	биомасса, г/м ²	доля, %
		доля, %	доля, %	доля, %	доля, %	доля, %	доля, %
Хирономиды	1971	1,53	56,4	1,36	65,0	3,14	58,2
	1973	0,77	45,0	2,02	68,4	4,84	71,6
Олигохеты	1971	0,85	31,3	0,71	34,0	2,18	40,3
	1973	0,41	23,7	0,85	28,5	1,33	19,5
Лизидии	1971	0,20	7,4	0	0	0	0
	1973	0,23	13,6	0,08	2,7	0,59	8,7
Прочие	1971	0,13	4,9	0,03	1,0	0,08	1,5
	1973	0,31	17,7	0,01	0,4	0,01	0,2
Общая биомасса	1971	2,71	100	2,10	100	5,40	100
	1973	1,72	100	2,98	100	6,77	100

массы донных животных вызван в основном увеличением численности хирономид, составляющих более 80% всей биомассы (табл.4).

Численность олигохет возросла незначительно, а остальные группы животных остались примерно на уровне 1973 г. и предшествующих ему лет.

Второй пик повышения биомассы оказался продолжительнее первого. В 1977 г. (через 2 года) средняя биомасса бентоса в озерной части составляла около 6 г/м², снижение наблюдалось только в приплотинной части (Чкаловский створ), а выше на Пучежском и Юрьевском стовах биомасса даже превышала такую же 1976 г.

В следующем 1978 г. произошло дальнейшее количественное обеднение донной фауны. Средняя биомасса ее в озерной части составляла около 3,3 г/м², а на Чкаловском створе — 2 г/м².

В 1979 г. биомасса несколько повысилась в основном за счет обилия мотыля в бывших пойменных водоемах. Например, в притеррасном озере на Пучежском створе она была порядка 21,5 г/м², причем 87% приходилось на мотыля. Однако в этом году повышение обилия фауны носило региональный характер, а общее повышение на всех бийотах было выражено слабо или вообще не выражено.

В видовом составе фауны существенных изменений не произошло. Состав хирономид и соотношение их видов остались прежними (в основном фигурируют 3 формы — мотыль, *Procladius* и *Scutichironomus gr. defectus*). Однако соотношение видов меняется. Например, *Limnodrilus udekemianus* в 1978 и 1979 гг. был встречен только в речной части, а ранее этого червя чаще обнаруживали на затопленной суше в озерной части водохранилища. В 1979 г. не были обнаружены широко распространенные ранее *Polatothrix hammoniensis* и *Pelosciolex ferrox*.

Из пиявки в районе Костромы была зарегистрирована крупная шаровка *Sphaeriastrum rivicola*, биомасса которой достигала 38,5 г/м².

В заключение можно сравнить характер многолетней динамики бентоса в Горьковском, Рыбинском и Кузбешском водохранилищах.

В Горьковском водохранилище после формирования донной фауны ее количественные характеристики до настоящего времени мало изменились, если не считать кратковременных всплесков, обусловленных увеличением численности личинок хирономид. По-видимому, эти всплески были связаны с основным с метеорологических условиями, а не с процессом грунтообразования.

Рыбинское водохранилище (как и Горьковское) отличается относительной бедностью бентоса, что связано главным образом с незначительным поступлением аллохтонного органического вещества и слабой зарастаемостью прибрежья макрофитами. В этом водохранилище, сооруженном гораздо раньше Горьковского, на протяжении 1950–1960 гг. уровень развития бентоса оставался примерно одинаковым. С начала 1970 г. наблюдается увеличение биомассы на сырых и песчаных валах речных плесов, и только в 1978 г. обнаружено повышение биомассы бентоса на грунтах всех типов во всех есах (Баженов, Митропольский, 1981).

Таблица 3

Средние значения биомассы бентоса на стовах в озерной части водохранилища в 1975–1979 гг., г/м²

Биотоп	Год	Чкаловский створ	Пучежский створ	Юрьевский створ	Общая средняя по биотопу
Бывшая суша	1975	8,09	3,19	0,54	5,07
	1977	0,83	8,13	3,26	4,55
	1978	0,59	2,85	0,60	1,84
	1979	0,06	4,79	0,83	2,62
Бывшие пойменные водоемы	1975	6,84	14,88	2,51	6,72
	1977	1,27	11,82	11,08	5,36
	1978	1,41	5,88	3,77	3,12
	1979	4,75	21,40	5,93	9,23
Бывшее русло Волги	1975	31,21	8,96	4,23	18,02
	1977	4,95	13,84	4,48	8,20
	1978	3,78	6,26	5,79	5,22
	1979	4,01	6,48	8,81	6,14
Общая средняя по стовам	1975	15,52	8,71	2,81	8,43
	1977	2,28	10,78	5,32	6,06
	1978	1,89	4,56	3,31	3,30
	1979	3,10	7,51	5,04	5,33

В водохранилище произошло перераспределение грунтов, а результате чего серые илы стали занимать большую площадь, грунты других типов обогащались усвоемой органикой. По-видимому, экосистема Рыбинского водохранилища достигла более высокой степени развития, чем экосистема Горьковского.

Кузбешское водохранилище расположено значительно южнее и в отличие от Рыбинского и Горьковского обладает достаточной проточностью. Хотя оно сооружено почти одновременно с Горьковским водохранилищем, но процессы грунтообразования и развития фауны протекали в нем значительно быстрее. В первое десятилетие здесь шло накопление иловых отложений. Биомасса бентоса на бывших руслах Волги и Камы значительно превышала такую же на затоплен-

Таблица 4 Средняя биомасса и состав бентоса в 1975-1979 гг.

Группа беспозвоночных	Год	Озерная часть				Речная часть			
		большая суша		большее пойменное водохранилище		большее русло		русло и пойма	
		биомасса, г/м ²	доля, %	биомасса, г/м ²	доля, %	биомасса, г/м ²	доля, %	биомасса, г/м ²	доля, %
Хирокопиды	1975	4,23	84,4	5,49	81,7	13,09	81,5	0,02	0,45
	1977	4,15	91,4	4,80	89,5	7,16	83,3	0,79	10,10
	1978	1,21	73,8	2,81	90,1	2,89	51,5	0,06	0,9
	1979	2,32	88,9	8,84	74,1	2,38	38,4	0,18	1,6
Олигохеты	1975	0,68	13,4	1,11	16,5	2,33	14,5	3,63	71,4
	1977	0,14	3,1	0,48	6,0	0,63	7,9	4,12	55,2
	1978	0,30	18,2	0,21	6,7	2,08	39,8	8,94	85,4
	1979	0,25	9,5	2,21	23,9	3,74	60,9	3,43	30,9
Песчанники	1975	0,10	2,0	0,05	0,8	0,61	3,7	1,41	27,7
	1977	0,17	3,8	0,08	1,0	0,38	4,6	2,59	34,3
	1978	0,05	3,2	0	0	0,20	3,9	0,14	1,3
	1979	0,01	0,1	0,05	0,5	0,04	0,7	7,38	68,4
Прочие	1975	0,01	0,2	0,07	1,0	0,02	0,3	0,02	0,48
	1977	0,08	1,9	0,02	0,5	0,01	0,2	0,03	0,40
	1978	0,08	4,8	0,10	3,2	0,25	4,8	0,23	2,4
	1979	0,04	1,5	0,18	1,5	0	0	0,12	1,1
Общая биомасса	1975	5,08	100	6,72	100	18,02	100	5,08	100
	1977	4,35	100	5,38	100	8,20	100	7,47	100
	1978	1,94	100	5,12	100	5,22	100	10,40	100
	1979	2,82	100	9,23	100	8,14	100	11,11	100

ной суше. Начиная с 1968 г. количество бентоса на бывшей суше возросло в 5-7 раз, и количественная разница между сушей и бывшим руслом сгладилась, а господствующее положение в бентосе заняли олигохеты (Ляхов, 1974). Здесь, по определению С.М. Ляхова, наступила IV стадия формирования бентоса, для которой характерно увеличение его биомассы с преобладанием олигохет.

Л и т е р а т у р а

- Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941-1978 гг. - В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1981, с.68-69.
- Ляхов С.М. Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище. - Гидробиол. журн., 1974, т.10, № 4, с.21-23.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971-1973 гг. - Информ. бюл. „Биол.внутр.вод“, 1978, № 38, с.38-43.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1975 г. - Информ.бюл. „Биол.внутр.вод“, 1979, № 40, с.24-27.
- Мордухай - Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. - Тр.Ин-та биол.водохр. АН СССР, 1961, вып.4(7), с.49-177.
- Мордухай - Болтовской Ф.Д. Состояние биоты Горьковского водохранилища в 1960-1962 гг. - В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ, М.; Л., 1963, с.60-77.
- Мордухай - Болтовской Ф.Д. Состояние бентоса озерной части Горьковского водохранилища в 1963-1966 гг. - Информ.бюл. „Биол.внутр.вод“, 1972, № 16, с.16-19.

Таблица 1

Пластические признаки леща Невской губы

Признак	Пол	$\bar{x} \pm s \bar{x}$	б	lim	n
l	♂♂	265.40±2.11	15.35	241-290	56
	♀♀	264.63±2.42	14.51	245-285	36
r	♂♂	7.18±0.05	0.39	6.4-8.1	53
	♀♀	7.27±0.08	0.45	6.4-8.0	36
o	♂♂	4.86±0.04	0.27	4.4-5.3	53
	♀♀	4.90±0.04	0.24	4.5-5.4	36
op	♂♂	11.65±0.08	0.55	10.6-12.9	53
	♀♀	11.59±0.07	0.43	10.5-12.5	36
c	♂♂	22.51±0.12	0.80	20.8-24.5	53
	♀♀	22.59±0.15	0.89	20.0-24.0	36
hC	♂♂	18.89±0.16	1.17	14.7-21.6	53
	♀♀	19.18±0.14	0.84	18.0-20.8	36
io	♂♂	8.43±0.07	0.51	7.8-10.0	53
	♀♀	8.45±0.08	0.47	7.7-9.3	36
h	♂♂	9.99±0.07	0.54	8.5-11.0	53
	♀♀	10.00±0.10	0.63	8.1-11.2	36
αD	♂♂	58.72±0.44	3.19	55.7-65.4	53
	♀♀	60.26±0.53	3.21	55.6-69.0	36
pD	♂♂	35.34±0.28	2.02	32.6-42.8	53
	♀♀	35.23±0.19	1.15	32.9-38.6	36
pL	♂♂	15.25±0.14	0.99	12.5-17.8	53
	♀♀	15.21±0.16	0.98	11.6-16.8	36
LD	♂♂	12.97±0.10	0.70	12.0-14.7	53
	♀♀	12.72±0.09	0.52	11.1-17.0	36
hD	♂♂	22.94±0.19	1.38	19.9-28.4	53
	♀♀	22.18±0.21	1.27	18.6-24.6	36
LA	♂♂	27.33±0.20	1.49	24.0-30.6	53
	♀♀	26.98±0.24	1.44	24.3-29.2	36

Т.С. Житенева, Е.В. Краснопер

К ВОПРОСУ О МОРФОЛОГИИ ЛЕЩА
(*ABRAMIS BRAMA* L.)

Описание морфологии леща (*Abramis brama* L., typ.) Финского залива, принятого за типичную форму (Берг, 1949, 1952), содержится в трех работах. Данные этих работ довольно противоречивы: первое исследование морфологии леща (Гриб, Верилдуб, 1835) было уточнено повторными наблюдениями в 1967 г. (Житенева, 1970). Результаты последних исследований А.Н.Смирнова и А.А.Иванцова (1978) показали расхождения с первым описанием. Неожиданными оказались данные авторов при подсчете жаберных тычинок: в Выборгском заливе была найдена популяция с почти таким же числом тычинок, как у аральского подвиды - *Abramis brama orientalis* Berg (Маркун, 1929).

Разноречивость сведений о морфологии невского леща, видимо, не случайна и может объясняться своеобразием его формы в заливе, что отмечалось Х.Х.Хаберманом (1964, 1974).

Учитывая немногочисленность и противоречивость сведений по морфологии леща Финского залива, мы сочли возможным привести собранные в 1967 г. данные по его пластическим признакам, а также оценить положение этой популяции на фоне общей изменчивости вида в пределах европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии.

Материал и методика

Материал собирался в северном районе Невской губы в ноябре 1966 г. на экспедиционном судне института ГосНИОРХ.

Измерение пластических признаков проводилось по схеме И.Ф. Правдина (1966). Количество обработанного материала отражено в табл.1. Все пластические признаки выражены в процентах к длине тела. Лещ из Невской губы был представлен половозрелыми (53%) и неполовозрелыми (47%) особями.

Таблица 1 (продолжение)

Признак	Пол	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	σ	lim	n
hA	♂♂	16.83±0.11	0.79	15.4-20.3	53
	♀♀	16.53±0.12	0.69	15.2-20.3	36
lP	♂♂	20.41±0.15	1.10	17.3-22.6	53
	♀♀	20.04±0.15	0.88	18.5-21.7	36
lV	♂♂	17.49±0.13	0.93	15.6-18.8	53
	♀♀	17.10±0.16	0.96	15.8-18.4	36
P-V	♂♂	23.98±0.18	1.31	20.9-25.5	53
	♀♀	23.94±0.23	1.39	22.1-26.2	36
V-A	♂♂	21.07±0.15	1.08	18.9-24.3	53
	♀♀	21.31±0.19	1.12	19.9-24.2	36

Примечание. Здесь и в табл. 2-5: l - длина тела без хвостового плавника, г - длина рыла, O - диаметр глаза, op - заглазничный отдел головы, C - длина головы, hC - высота головы у затылка, lO - ширина пба, h - наименьшая высота тела, αD - антедорсальное расстояние, pD - постдорсальное расстояние, pl - длина хвостового стебля, lD - длина основания спинного плавника, hD - наибольшая высота спинного плавника, lA - длина основания анального плавника, hA - наибольшая высота анального плавника, lP - длина грудных плавников, lV - длина брюшных плавников, P-V - расстояние между грудными и брюшными плавниками, V-A - расстояние между брюшными и анальным плавниками.

Представление о подвидах и видах основано на изучении популяций, поэтому типичны лишь средние величины и пределы изменчивости (Майр и др., 1956, с.267). Метод выделения "усредненной" или "нормальной" формы заключается в определении среднего значения того или иного признака животного в пределах ареала его обитания. Сложность состоит в выборе критерия "нормы". Наиболее обоснованным, по нашему мнению, является предложение Г.Ф. Лакина (1967), считающего "нормой" популяции, в пределах которой величина признака отклоняется от средней величины не более чем на $\pm 0.67 \sigma$. Среднее квадратическое отклонение (σ) отражает в этом случае изменчивость признака во всем ареале. Популяцию, имеющую значение признаков в пределах $\bar{x} \pm 0.67 \pm 2.00 \sigma$,

автор предлагает называть "субнормой", а отклоняющиеся более чем на $\pm 2.00 \sigma$ - относить к категории аномалий. Такая система критериев обоснована с генетической точки зрения (Лакин, 1967).

При вычислении средних значений признаков и средних квадратических отклонений использовалась методика Г.Д.Полякова и Н.К. Каневского (1979). Следуя большинству литературных данных, при анализе мы взяли обобщенные выборки по самцам и самкам. В случае разделения данных по полам вычислялись средние значения, определяемые по относительному числу рыб данного пола в выборке.

Вышеописанными методами изучалась изменчивость леша по меристическим и пластическим признакам. В анализе было использовано 27 описаний популяций леша, относящихся к различным районам СССР (рис.1).

Результаты

Средние значения морфологических признаков исследованных популяций в своей совокупности дают представление о некотором абстрактном, "нормальном" леше (табл.2). При сравнении с реальными популяциями правильным будет принять за "норму" ту из них, которая по наименьшему числу признаков отличается от усредненной формы. Такому требованию отвечают два описания строения диеровского леша - П.И.Павлова (1948), А.Я.Шербухи и А.И.Смирнова (1968). Условно эта популяция будет рассматриваться как "норма" вида *A. brama* L. для европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии.

По большинству признаков исследованные 27 популяций достаточно "плотно" группируются около средних значений (табл.3). Особенно следует отметить исключительную низкую эколого-географическую изменчивость наименьшей высоты тела, заглазничного отдела головы, расстояния между брюшными и анальным плавниками леша. Вариабельность этих признаков по всем популяциям не превышала $\pm 0.5 \sigma$. Напротив, сильной изменчивостью характеризовалась наибольшая высота головы: около 60% популяций попали в "субнорму" или имели аномальные значения этого признака. По остальным признакам "норма" охватывала 48-94% популяций. За небольшим исключением, это больше, чем следовало ожидать исходя из предположения о распределении признаков по нормальному закону, согласно которому "норма" составляет 50, "субнорма" - 45.4 и "аномалии" - 4.6%. Явно выраженный экзоскелетный характер распределения подавляющего большинства признаков свидетельствует об определенной стабильности экстерьера леша в пределах исследованной части ареала.

Несмотря на небольшую амплитуду изменчивости, почти все популяции имели то или иное количество признаков с "субнормальным" значением. Нами рассмотрены только те популяции, которые укладываются от нормы в ряде описаний по наибольшему числу при-

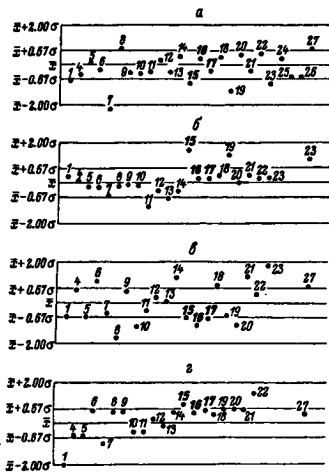


Рис.1. Изменчивость меристических признаков леща в европейской части СССР, Казахстане и Средней Азии.

а - число чешуй в боковой линии, б - лучей в анальном плавнике, в - количество тычинок на 1-й жаберной дуге, г - число позвонков. 1 - лиман Ялпуг (Павлов, 1956), 2 - р.Дунай (Шербуха, Смирнов, 1965), 3 - р.Днепр, среднее течение (Павлов, 1948), 4 - р. Днепр (Шербуха, Смирнов, 1965), 5 - р.Южный Буг (Шербуха, Смирнов, 1965), 6 - р.Днепр, верхнее течение (Опалетяко, 1968), 7 - р.Припять (Пенязь, 1957), 8 - оз.Мястро (Невядомская, 1959), 9 - р.Неман (Жуков, 1958), 10 - р.Западная Двина (Пенязь, 1957), 11 - Курский залив (Панасенко, 1978), 12 - оз.Сиверс, 13 - оз.Дридаз (Гаумига-Шнейдере, 1981), 14 - озера Эстонии (Хаберман, 1964), 15 - Невская губа Финского залива (Гриб, Вернидуб, 1935), 16 - Невская губа Финского залива (Смирнов, Иванов, 1978), 17 - Невская губа Финского залива - пластические признаки (наши данные, табл.1), Невская губа Финского залива - меристические признаки (Житенева, 1970), 18 - Выборгский залив (Смирнов, Иванов, 1978), 19 - оз.Ладозское - Чижовская, 1978), 20 - оз.Яск-Ярви (Климова, 1951), 21 - р.Волга (Шопошникова, 1948), 22 - Камское водохра-

знаков. Это популяция Невской губы, оз.Убинского и латвийских озер Сиверс и Дридаз (рис.1, а, точки 15, 16; рис.2, точки 15, 18, 27, 12, 13). У трех последних некоторые признаки достигают аномальных значений. Например, у леща, акклиматизированного в оз. Убинском (Волгин, 1962), наблюдались аномально высокий и длинный спинной плавник, а также аномально низкий анальный (рис.2, б, а, г, точка 27). Изучение влияния акклиматизации на морфологический облик рыб заслуживает особого рассмотрения и в данной работе не затрагивается. Сильное уклонение по пластическим признакам леща из прибалтийских озер (рис.2, а, б, г, точки 12, 13), возможно, связано с малыми размерами исследованных рыб (130-150 мм). Средний размер рыб в других выборках, как правило, был не ниже 250 мм.

Леща Невской губы, по данным А.Н.Смирнова и А.А.Иванова (1978), по 8 признакам из 19 проанализированных можно отнести к „субнорме“. Аналогичные выводы позволяют сделать данные А.В.Гриба и М.Ф.Вернидуб (1935): около 50% признаков леща характеризуется субнормальным значением. По описаниям тех и других авторов лещ Невской губы занимает сходное положение относительно „нормы“ (рис.1, а, г; 2, а, б, точки 15, 16).

Наиболее четко лещ Невской губы (Гриб, Вернидуб, 1935; Смирнов, Иванов, 1978) отличается от средней формы по 5 признакам: числу жаберных тычинок, высоте дорсального плавника, длине и высоте анального плавника и диаметру глаза (рис.1, в; 2, точки 15, 16). По указанным признакам, популяция невиского леща, почти единственная, располагается за нижней границей „нормы“. При этом по меристическим признакам невиский лещ стоит ближе к „норме“, чем по пластическим. Наиболее устойчивые отклонения наблюдались по числу жаберных тычинок. В этом случае все 3 описания (Гриб, Вернидуб, 1935; Житенева, 1970; Смирнов, Иванов, 1978) дают сходную картину (рис.1, а, в, точки 15, 17, 16). Остальные меристические признаки у невиского леща имеют значения „нормы“ (рис.1, а, б, г, точки 16, 17). Значительное уклонение по этим признакам невиской популяции, согласно описанию А.В.Гриба, М.Ф.Вернидуб (1935) (рис.1, а, б, г, точка 15), вероятно, связано с неточностями при подсчетах, на что указывалось ранее (Житенева, 1970).

По пластическим признакам (табл.1) лещ Невской губы занимает иное положение на фоне общей изменчивости вида. Гольцо по 4 признакам: антедорсальному расстоянию, длине хвостового стебля, длине рыла и числу жаберных тычинок рассматриваемую форму можно отнести к „субнорме“. Признаки, которые наиболее четко харак-

нилище (Зиновьев, 1971), 23 - Аральское море (Маркун, 1929), 24 - р.Сыр-Дарья, около Казалинска (Берг, 1905), 25 - р.Сыр-Дарья, Кызыл-Джар, экз.Моск. ун-та (Берг, 1905), 26 - р.Аму-Дарья, Кочкана-Тав, экз. № 3658 (Берг, 1905), 27 - оз.Убинское (Волгин, 1962).

Признак	Границы „нормы“			Число исследованных популяций	Днепр	
	\bar{x}	$\bar{x} \pm 0,67 \bar{\sigma}$	$\bar{\sigma}$		по: Павлов, 1948	по: Шербуха, Смирнов, 1985
l	29.83	25.45-34.20	6.530		$\bar{x} \pm 5 \bar{\sigma}$	$\bar{x} \pm 5 \bar{\sigma}$
l.l.	53.92	52.83-55.01	1.620	21	40.10 \pm 0.47	40.33 \pm 0.79
D	9.11	8.89-9.32	0.320	16	-	53.96 \pm 0.27
A	25.39	24.48-26.30	1.350	20	-	8.00
Sp.br.	23.47	22.53-24.41	1.400	21	-	25.60 \pm 0.18
Vert	43.59	42.02-44.64	1.568	21	-	24.30 \pm 0.14
r	6.89	6.51-7.27	0.562	17	-	42.63 \pm 0.21
o	4.88	4.56-5.19	0.471	15	-	-
op	11.33	10.76-11.90	0.847	9	-	-
C	22.59	21.86-23.32	1.092	24	22.23 \pm 0.13	22.13 \pm 0.12
hC	19.29	18.56-20.02	1.090	14	-	-
to	8.19	7.78-8.60	0.610	13	-	-
H	37.82	36.51-39.08	1.871	23	39.08 \pm 0.18	38.61 \pm 0.27
h	10.17	9.43-10.90	1.087	25	10.65 \pm 0.08	10.07 \pm 0.18
aD	57.63	56.28-59.00	2.049	22	57.66 \pm 0.30	57.43 \pm 0.19
pD	35.43	34.02-36.84	2.104	17	34.66 \pm 0.20	36.53 \pm 0.18
pL	14.02	14.01-14.79	1.156	24	13.59 \pm 0.18	13.08 \pm 0.17
LD	12.85	12.36-13.54	0.862	23	13.27 \pm 0.10	13.03 \pm 0.10
AD	23.58	22.38-23.73	1.754	25	23.82 \pm 0.26	23.59 \pm 0.20
LA	27.26	26.20-28.32	1.580	23	27.07 \pm 0.34	27.39 \pm 0.20
hA	17.50	16.64-18.38	1.284	24	18.09 \pm 0.19	18.05 \pm 0.18
LP	20.11	19.29-20.92	1.219	23	19.85 \pm 0.22	20.19 \pm 0.15
LV	17.37	15.92-18.82	2.161	17	17.29 \pm 0.12	16.73 \pm 0.11
p-V	23.47	22.02-24.71	1.854	21	24.66 \pm 0.19	23.59 \pm 0.20
V-A	20.82	19.37-21.88	1.584	15	21.85 \pm 0.25	21.21 \pm 0.18

Примечание. Пластические признаки выражены в процентах к длине тела. Здесь и в табл. 3 и 5: l.l. - число чешуй в боковой линии, D - число лучей в спинном плавнике, A - число лучей в анальном плавнике, Sp.br. - число тычинок на первой жаберной дуге, Vert - общее число позвонков, H - наибольшая высота тела; остальные обозначения те же, что и в табл. 1.

Таблица 3

Распределение популяций леща по градациям
варьирующих морфологических признаков

Признак	Градация отклонений от средней, %		
	„норма“	„субнорма“	„аномалия“
l.l.	76.0	20.0	4.0
A	77.2	22.7	0.0
Sp.br.	50.0	50.0	0.0
Vert	80.9	14.2	5.0
r	65.4	34.6	0.0
o	47.6	42.3	9.5
op	100.0	0.0	0.0
hC	38.0	56.2	4.8
io	58.8	35.3	5.8
H	52.4	42.8	5.0
h	100.0	0.0	0.0
aD	85.7	14.3	0.0
pD	76.2	23.8	0.0
pL	57.6	42.4	0.0
LD	87.5	12.5	0.0
hD	52.8	44.4	2.8
LA	75.8	21.2	3.0
hA	76.5	23.5	0.0
LP	77.1	22.8	0.0
LV	93.8	6.2	0.0
P-V	93.3	6.7	0.0
V-A	100.0	0.0	0.0

теризуют невского леща как уклоняющуюся форму, согласно описаниям указанных авторов (Гриб, Вернидуб, 1935; Смирнов, Иванцов, 1978), по нашим измерениям имеют „нормальную“ величину (рис.2, точка 17). Таким образом, различные описания одной и той же популяции позволяют сделать, казалось бы, диаметрально противополо-

жные выводы о ее фенотипическом месте. С одной стороны, данные А.В.Гриба, М.В.Вернидуб (1935) и А.Н.Смирнова, А.А.Иванцова (1978) подтверждают выдвинутое Г.Х.Шапошниковой (1948) и Х.Х.Хаберманом (1964; 1974) положение об уклонении в строении леща Финского залива. С другой стороны, наши данные (табл.1) свидетельствуют о „норме“ показателей признаков этой формы.

Материалы по морфологии леща существенно отличались от выборок предыдущих исследователей (табл.1). Влияние размерных различий можно исключить, если привести величины признаков к одной и той же длине рыб — к средней длине леща в выборках предыдущих исследователей. С этой целью на основании данных табл.1 были составлены уравнения регрессии линейной и степенной зависимостей величины индексов от длины тела для 4 пластических признаков, по которым лещ Невской губы сильно уклоняется от „нормы“ (рис.2).

Статистическая оценка полученных уравнений регрессии показала, что относительные значения признаков довольно сильно связаны с размером тела леща. В большинстве случаев коэффициенты корреляции оказались значимыми на 95%-ном уровне. Для линейной и степенной зависимостей были получены практически равные ошибки аппроксимации ($S_{\text{г.г}}$). В расчетах мы использовали линейную модель как наиболее простую (табл.4).

Скорректированные таким образом значения признаков существенно уменьшились и стали близки к таковым в описаниях 1935 и 1978 гг. Устранения размерных различий в выборках оказалось достаточно, чтобы сблизить значения признаков, полученные разными авторами. При этом данные всех авторов (Гриб, Вернидуб, 1935; Житенева, 1970; Смирнов, Иванцов, 1978; наши данные, табл.1) о морфологии невской популяции относились к „субнорме“ (рис.2). Возникшее противоречие между нашими и литературными данными можно рассматривать как следствие размерно-возрастных различий выборок. Что касается отсутствия полного совпадения нивелированных значений признаков, то это объясняется тем, что выравнивались только средние значения, но остались различия в характере распределения вариант. Следовательно, по многим признакам, главным образом пластическим, лещ Невской губы представляет собой наиболее уклоняющуюся форму на фоне всех исследованных популяций европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии, что согласуется с ранее высказанным мнением (Шапошникова, 1948; Хаберман, 1964, 1974).

Сильное уклонение фенотипа леща Невской губы от „нормальной“ формы делает интересным численную оценку степени этих различий, при определении которой мы пользовались коэффициентом С.Д. (Майр и др., 1956).

Уклонения по некоторым признакам леща Невской губы от морфологических показателей других популяций достигают порогового значения (табл.5). формально эта популяция может рассматриваться как подвид не только по отношению к типу подвида *A. b. orientalis*, но и по отношению к „нормальной“ форме, т.е. к лещу

Т а б л и ц а 4

Зависимость относительной величины ряда пластических признаков леща
Невской губы от длины тела

При- знак	$T_{\Sigma}, \%$ $n=92$	r^*	Уравнение регрессии	$S_{\Sigma}, \%$	Среднее значение признаков при различной длине тела ($\Sigma \pm S_{\Sigma}$)			
					по: Смир- нов, Иван- ов, 1978	по: Греб, Верилдуб, 1935	по нашим на- блюдениям	вычисленные по урав- нению регрессии
					$\bar{T} = 287,2$	$\bar{T} = 355,2$	$\bar{T} = 285,3$	$\bar{T} = 287,2$
0	-0,381	0,205	$x = -6,678 - 0,0068x$	0,244	4,31 \pm 0,04	4,47 \pm 0,07	4,88 \pm 0,03	4,86 \pm 0,06
1A	-0,352	0,205	$x = -96,390 - 0,0347x$	1,366	25,68 \pm 0,14	-	27,18 \pm 0,15	28,08 \pm 0,34
1A	-0,392	0,205	$x = -23,950 - 0,0249x$	0,865	15,58 \pm 0,08	-	17,13 \pm 0,10	16,55 \pm 0,25
1A	-0,177	0,205	$x = -26,960 - 0,0163x$	1,344	21,09 \pm 0,13	20,98 \pm 0,19	22,48 \pm 0,20	22,11 \pm 0,33

П р и м е ч а н и е. \bar{T} — средняя длина рыб в выборке; $T_{\Sigma}, \%$ — коэффициент корреляции между величиной признака (x) и длиной тела рыбы (T); r^* — пороговое значение значимого коэффициента корреляции при доверительной вероятности, равной 0,95, и 80 степенях свободы; $S_{\Sigma}, \%$ — стандартное отклонение значимый признака (x) при заданной длине рыбы (T); n — число вариантов, использованных при построении уравнений регрессии. Расчеты проводились по методике Л.Закс (1976).

Т а б л и ц а 5

Степень различия морфологических признаков
у популяций леща ряда водоемов

При- знак	Невская губа Финско- го залива (по: Сидинов, Иванцов, 1978); (1)		Двепр — пластические (по: Павлов, 1956) и меристические (по: Шербуха, Смирнов, 1968) признаки; (2)		Аральское море (по: Маркуш, 1928); (3)		С.Д. (по: Майр и др., 1956)		
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ	1-2	1-3	2-3
L, l.	54,56 \pm 0,11	1,311	53,36 \pm 0,27	1,908	52,32 \pm 0,13	0,281	0,37	1,41	0,47
A	25,71 \pm 0,10	1,194	25,10 \pm 0,18	1,272	25,71 \pm 0,10	0,992	0,25	0,00	0,25
Sp.br.	21,88 \pm 0,03	0,328	24,30 \pm 0,14	0,980	26,04 \pm 0,18	1,820	1,84	1,94	0,62
Vert	44,30 \pm 0,07	0,807	42,63 \pm 0,21	1,485	-	-	0,78	-	-
H	36,83 \pm 0,11	1,229	39,99 \pm 0,18	1,221	39,21 \pm 0,21	2,102	1,28	0,71	0,23
h	9,90 \pm 0,03	0,363	10,65 \pm 0,09	0,610	10,55 \pm 0,05	0,485	0,77	0,75	0,09
aD	56,55 \pm 0,09	1,098	57,66 \pm 0,30	2,035	58,56 \pm 0,13	1,270	0,94	0,84	0,27
pD	-	-	34,66 \pm 0,20	1,356	35,38 \pm 0,13	1,281	-	-	0,27
pL	13,54 \pm 0,06	0,725	13,59 \pm 0,19	1,289	13,57 \pm 0,06	0,610	0,02	0,02	0,01
LD	12,36 \pm 0,04	0,596	13,27 \pm 0,10	0,678	13,40 \pm 0,07	0,707	0,75	0,84	0,09
hD	20,04 \pm 0,09	1,065	23,92 \pm 0,26	1,763	25,90 \pm 0,13	1,275	1,37	2,33	0,521

Таблица 5 (продолжение)

При- знак	Невская губа Фин- ского залива (по: Смирнов, Иванцов, 1978); (1)	б	$\bar{x} \pm s\bar{x}$	б	$\bar{x} \pm s\bar{x}$	Днепр - пластические (по: Павлов, 1956) и меристические (по: Шербуха, Смирнов, 1966) признаки; (2)	Аральское море (по: Маркун, 1929); (3)				С.Д. (по: Майр и др., 1956)
							$\bar{x} \pm s\bar{x}$	б	1-2	1-3	2-3
LA	25.78 \pm 0.10	1.134		2.306	27.07 \pm 0.34		28.03 \pm 0.13	1.309	0.39	0.94	0.26
LA	15.53 \pm 0.06	0.787		1.289	18.03 \pm 0.19		18.28 \pm 0.11	1.061	1.21	1.50	0.11
LP	19.46 \pm 0.07	0.819		1.492	19.85 \pm 0.22		20.61 \pm 0.08	0.820	0.17	0.70	0.33
LV	-	-		0.814	17.29 \pm 0.12		16.98 \pm 0.07	0.743	-	-	0.19
P-V	23.36 \pm 0.08	0.889		1.289	24.86 \pm 0.19		23.63 \pm 0.11	1.133	0.30	0.13	0.42
V-A	-	-		1.686	21.82 \pm 0.25		20.66 \pm 0.11	1.098	-	-	0.41

Примечание. Подчеркнуты значения С.Д., превышающие пороговый уровень 1,28 (по: Майр и др., 1956).

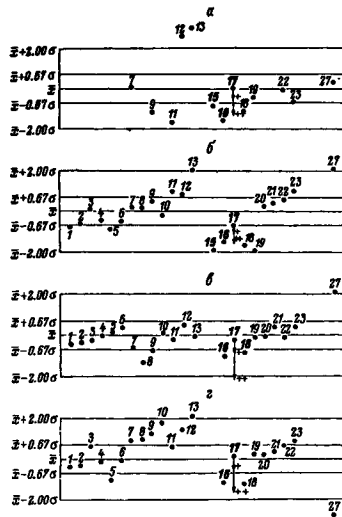


Рис.2. Изменчивость некоторых пластических признаков леща в европейской части СССР, Казахстане и Средней Азии.
а - диаметр глаза, б - наибольшая высота спинного плавника, в - длина основания анального плавника, г - высота анального плавника; + - значение признака, вычисленное по уравнению регрессии при средней длине рыб 297.2 мм, ++ - то же при средней длине рыб 355.2 мм; остальные обозначения те же, что и на рис.1.

Днепра (табл.5). Напротив, аральский лещ ни по одному из исследованных признаков не отличается от "нормы" в столь сильной степени, т.е. из сравниваемых популяций таксономически от "нормы" отличается только лещ Невской губы. Диагностическими признаками этой формы являются ранее известная ее малотычинковость (Берг, 1948) и низкие спинной и анальный плавники. Отличия по другим признакам носят менее устойчивый характер.

Днепровский лещ, принятый за „норму“, отличается от дунайского леща. П.И. Павлов (1856) выделил последнего в географическую форму *Abramis brama danubii*, s.sp.n., считая леща р. Днепра „генетически близким“ к лещу Финского залива. По нашим данным, днепровский лещ морфологически также отличается от леща Невской губы Финского залива как тип аральского подвида (табл. 5). По-видимому, ареал подвида *A.b.orientalis* не ограничивается бассейном Каспийского и Аральского морей, а охватывает всю европейскую часть СССР, в том числе и бассейн Днепра. Возможность „расширения“ ареала этого подвида, по мере дальнейших исследований, предвидел еще Л.С. Берг (1952).

В пределах европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии изменчивость морфологических признаков леща носит однопиковый характер. Кривая распределения большинства признаков имеет положительный экскесс. Это свидетельствует об определенной стабильности морфологического облика леща в исследованной части ареала.

По большинству признаков наиболее близка к „норме“ популяция леща, обитающая в Днепре.

Типичная форма (*A.brama* L.tur.), за которую принят лещ Невской губы, имеет наиболее уклоняющийся от „нормы“ экстерьер. Лещ Невской губы таксономически отличается от „нормы“ — днепровского леща и аральского леща, являющегося типом подвида *A.b.orientalis*. В качестве диагностических признаков выступают малое число тычинок на первой жаберной дуге и низкие анальный и спинной плавники.

Окончательный вывод о статусе леща Невской губы можно будет сделать только после анализа морфологического материала по популяциям леща Западной Европы.

Л и т е р а т у р а

- Берг Л.С. Рыбы Туркестана. — Изв. Тур. отд. импер. Русск. геогр. о-ва, 1905, т.4, вып.8, 261 с.
Берг Л.С. Рыбы пресных вод и сопредельных стран. М.; Л., 1949, т.2, с.768-780.
Берг Л.С. Аральский лещ (*Abramis brama orientalis*). — Изв. ВНИИОРХ, 1952, т.30, с.71-73.
Волгин М.В. Морфологические особенности леща, акклиматизированного в озере Убинском. — Вопр. икт., 1982, т.2, вып.1(22), с.79-88.
Гаумица — Шнейдер Р. Биология и морфологические особенности леща (*Abramis brama* L.) озер Сиверс и Дрида. — Уч. зап. Латв. гос. ун-та, 1961, т.39, с.129-144.
Гриб А.В., Веридид М.Ф. К систематике и биологии леща (*Abramis brama* L.) восточной части Финского залива. —

- Уч. зап. Ленингр. Гос. ун-та. Сер. биол., 1935, т.1, с.106-120.
Житенева Т.С. Меристические признаки леща Финского залива Балтийского моря. — Гидробиол. журн., 1970, т.8, № 3, с.108-112.
Жуков П.И. Рыбы бассейна Немана (В пределах Белорус. ССР). Минск, 1958, с.105-119.
Закс Л. Статистическое оценивание. М., 1976, 598 с.
Зиновьев Е.А. Морфологические изменения среднекаменского леща под влиянием зарегулирования речного стока. — В кн.: Биология рыб бассейна Средней Камы. Пермь, 1971, вып.2, с.50-67.
Климова А.В. Лещ из озера Яск-Ярви. — Тр. Карело-Финск. отд. ВНИИОРХ, 1951, т.3, с.188-187.
Лакин Г.Ф. К вопросу о границах „нормы“ в пределах общей вариации биологических признаков. — Матер. 3-й зоол. конф. пед. ин-тов РСФСР, Волгоград, 1967, с.34-37.
Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956, 352 с.
Маркун М.И. Материалы по росту и систематике аральского леща. — Изв. Отд. прикл. икт., 1929, т.9, вып.1, с.22-42.
Невадомская П.С. Биология леща озер Нарочанской группы. — Тр. 5-й науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики, Минск, 1959, с.130-135.
Опалатенко Л.К. К изучению леща из Верхнего Днестра. — Гидробиол. журн., 1968, т.4, № 3, с.50-54.
Павлов П.И. К морфологии леща среднего течения Днепра. — Тр. Ин-та гидробиол. АН СССР, 1948, т.22, с.14-30.
Павлов П.И. Придунайский лещ в сравнении с днепровским. — Зоол. журн., 1956, т.35, вып.6, с.891-896.
Панасенко В.А. Морфологические особенности леща *Abramis brama* L. Куршского залива. — Вопр. икт., 1978, т.18, вып.1(108), с.156-160.
Пенязь В.С. Рыбы реки Припяти. — Уч. зап. Бел. гос. ун-та, 1957, вып.33, с.107-146.
Поляков Г.Д., Каневская Н.К. Методы изучения и некоторые закономерности внутривидовой межпопуляционной изменчивости морфологических признаков рыб на примере судака. — В кн.: Изменчивость рыб пресноводных экосистем. М., 1979, с.195-214.
Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М., 1966, 377 с.
Смирнов А.Н., Иванцов А.А. Морфологическая характеристика леща Невской губы и Выборгского залива. — Изв. ГосНИОРХ, 1978, т.129, с.22-38.
Хаберман Х.Х. Лещ в Эстонской ССР. — Автореф. канд. дис. Тарту, 1964, 15 с.

- Хаберман Х.Х. Морфологические вариации и систематика леща. - Гидробиол.иссл. Тарту, 1974, вып.6, с.110-133.
- Чижикова М.Ф. Биология и рыбохозяйственное значение леща Ладожского озера. - Автореф.канд.дис. Л., 1976.
- Шалошикова Г.Х. Лещ и перспективы его существования в водохранилище на Волге. - Тр.ЗИН АН СССР, 1948, вып.8, с.467-502.
- Щербуха А.Я., Смирнов А.И. Сравнительная характеристика лещей низовьев Южного Буга и Днепра. - Гидробиол. журн., 1965, т.1, № 6, с.43-49.

В.Н. Яковлев, Ю.Г. Изюмов

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ВОЛЖСКОГО ЛЕЩА

Согласно Л.С.Бергу (1949, 1952), лещ в бассейне Волги представлен двумя подвидами. Восточный подвид - *Abramis brama orientalis* Berg населяет Волгу ниже впадения Камы и собственно Каму; номинативный подвид - *Abramis brama brama* L. - Среднюю и Верхнюю Волгу с ее притоками. Такое же распределение дается в современной сводке Г.П.Коженикова (1978), в которой восточный подвид указан для всех камских и нижневолжских водохранилищ, включая Куйбышевское, а номинативный - для всех вышеуказанных водохранилищ Волги.

Ситуация с двумя подвидами леща в Волге представляет значительный теоретический и практический интерес. Речь идет об одной из самых многочисленных и широко распространенных рыб бассейна, занимающей первое место по промысловым уловам. Населяя как водохранилища каскада, так и сохранившиеся речные участки, локальные популяции леща образуют непрерывную систему от истоков до дельты Волги. Интенсивный склет молоди и миграция половозрелых рыб должны, по-видимому, обеспечить сильные генетические взаимодействия между популяциями в бассейне стока. Еще существеннее были эти связи до зарегулирования Волги. Остается неизвестным, какие изолирующие механизмы обеспечивают в этих условиях устойчивые географические и морфологические границы между подвидами и существуют ли эти границы в действительности. Выводы Л.С.Берга основаны на небольшом числе наблюдений из отдельных точек бассейна. Они не проверялись и по существу не обсуждались последующими исследователями. Хотя за последние десятилетия были получены данные по биометрии ряда локальных популяций Волги и Камы, ни один из исследователей не имел сопоставимого материала по всему бассейну.

Задача нашей работы состояла в определении степени морфологической обособленности локальных популяций леща на участке от Иваньковского водохранилища до дельты Волги на материале, со-

бранием и обработанием по единой методике. Большая протяженность региона (с 38 по 50° в.д. и с 60 по 47° с.ш.) позволила также рассмотреть аспекты географической изменчивости.

Методика

Со времени работ Гейнке (Heinke, 1898) морфометрия — основной метод выявления внутривидовой структуры рыб. Использование биохимических маркеров значительно расширило возможности исследований, но отнюдь не дискредитировало результаты, полученные традиционными методами. Как правило, биохимическая генетика оказалась нерезультативной в тех же случаях, что и биометрия. Так, морфологические исследования, продолжавшиеся несколько десятилетий, не привели к созданию устойчивой адекватной картины популяционной структуры сельди, что трактовалось как результат ненадежности и чрезмерной пластичности морфологических показателей. Однако столь же неустойчиво картину интенсивного смешения популяций дали и методы биохимической генетики. У сельди же отчетливая дифференциация популяций хорошо устанавливается обоняными методами, причем морфологические и биохимические признаки обнаруживают сходную клинальную изменчивость (Кирпичников, 1978).

Известный параллелизм результатов отнюдь не предполагает адекватности и взаимозаменяемости методов. Например, чувствительная и зеркальная расы карпа, наследственная обусловленность морфологических различий между которыми не вызывает никаких сомнений, не различаются по антигенному составу сывороточных белков (Лукьяненко, 1971). В некоторых случаях таких различий не удается обнаружить между карпами видами одного рода и даже видами разных родов рыб (Perrier, Perrier, 1978). Известны случаи, когда четкая дифференциация по биохимическим маркерам устанавливается при видимом отсутствии морфологических различий.

Расхождения, по-видимому, не сводятся к достоинствам и недостаткам конкретных методов исследований, но имеют принципиальный характер. Биохимический полиморфизм кодируется весьма простыми генетическими системами, как правило, аллелями одного гена, что представляет чрезвычайные удобства для применения аппарата классической генетики популяций.

Лишь немногие морфологические признаки наследуются столь просто. Большинство их кодируется сложными комплексами, включающими десятки аллельных и неаллельных генов, проявление которых к тому же модифицируется влиянием среды.

По этой причине морфологические критерии менее удобны для генетического анализа, но зато хорошо отражают наследственную норму реакции всего генотипа или же его крупных функциональных блоков. Дистанция между популяциями, определяемая по морфо-

гическим признакам, в генетическом аспекте, по-видимому, соответствует дистанции по регуляторам морфогенеза, а не дистанции по структурным генам. Известно, что у карповых рыб интенсивная дифференциация видов по морфологическим и экологическим признакам не сопровождалась сколько-нибудь значительной дивергенцией по белковым locusам (Эвайз, 1978). Эта особенность характерна для быстроразвивающихся групп и рассматривается как доказательство главенствующей роли регуляторных генов в адаптивной эволюции позвоночных (Ворожцов, 1980).

Нужно иметь в виду, что значение морфологического признака как маркера нормы реакции фенотипа может существенно отличаться от его собственной адаптивной ценности. Так, лещи с двурядными зубами характеризуются более поздним подходом на нерест (Лукин и др., 1976), многопозвонковые карпы — высоким потреблением кислорода (Цой, 1971), линейные карпы — пониженной теплоустойчивостью (Чан Май-Тхен, 1969), отбор на изменение числа лучей в плавниках сопровождается снижением плодовитости и другими трудно предсказуемыми последствиями (Кирпичников, 1979).

Таким образом, морфологический метод открывает широкие возможности не только для оценки адаптивной дивергенции, но и для изучения адапционных процессов в системах популяций.

Однако в современных ихтиологических исследованиях эти возможности реализуются слабо. Причина, по нашему мнению, кроется в чрезвычайной консервативности конкретных методик, оторванных от современных достижений морфологии, эмбриологии и генетики рыб. Неоднократно указывалось на недостатки математического аппарата традиционной биометрии (Андреев, Решетников, 1977; Андреев, 1980) и самих стандартных признаков (Хаберман, 1974; Решетников, 1980).

В руководстве И.Ф.Правдина (1939) для характеристики карповых рыб рекомендуется использовать 8 счетных и индексы 23 пластических признаков. В практике популяционных исследований обычно употребляются только 5 счетных признаков (число чешуй в боковой линии, число лучей в спинном и анальном плавниках, число жаберных тычинок и число позвонков) и 15–20 пластических. При этом наблюдается отчетливая тенденция к снижению числа используемых меристических признаков и увеличению числа пластических. Так, в работах по изучению леща и карпа по проекту „Вид и его продуктивность в ареале“ (1975, 1978) используется всего 2 счетных признака (число тычинок на 1–й жаберной дуге и число чешуй в боковой линии) и около 40 индексов.

Традиционная система биометрических индексов дополнена системой морфофизиологических индикаторов — отношений веса важнейших органов к массе тела (Смирнов и др., 1972). Предложена и успешно используется в популяционных исследованиях рыб также система крапиометрических индексов — размерных пропорций черепных костей (Медведева, 1977). Эти полезные показатели не могут тем не менее заменить меристические признаки в некоторых существенных аспектах.

Все они связаны с характеристиками линейного и весового роста и изменяются под влиянием внешних условий, прежде всего под влиянием обеспеченности пищей. Иными словами, эта группа признаков может быть охарактеризована как признаки-индикаторы состояния.

Большинство меристических признаков не зависит от роста и обеспеченности пищей. Как правило, они очень рано проявляются в онтогенезе, не изменяются с возрастом и могут использоваться как индивидуальные и популяционные маркеры, отражающие характеристики морфогенетического гомеостаза.

В 1976-1980 гг. нами (Яковлев и др., 1981) была разработана и опробована на очень большом материале по 8 видам карповых методика, основанная на привлечении новых счетных и неметрических качественных признаков. В ней использовано 4 группы признаков.

1. Число отверстий каналов сенсорной системы на кожных костях черепа, которое у карпообразных соответствует числу невромастов (Lekander B., 1949). Последние как производные боковых плакод тесно связаны в развитии с нервной системой головы, а также являются индукторами в морфогенезе "канальных" костей черепа (Pehrson, 1944; Devillers, 1947). Онтогенез каналов сенсорной системы и характер их иннервации позволяют рассматривать число отверстий на каждой кости как независимый признак. В популяционных исследованиях удобно использовать следующие фены: F_{so} — число отверстий надглазничного канала на лобных костях, P_{so} — число отверстий надглазничного канала на темных костях, P_{co} — число отверстий канала затылочной комиссуры на темных костях, P_{oc} — число отверстий преоперкулярного канала на правой и левой предкрышках, D_c — число отверстий мандибулярного канала на правой и левой зубных костях.

2. Числовые вариации отверстий черепномозговых нервов и сосудов на костях черепа. Эта группа признаков успешно применяется в фенетике млекопитающих (Туртуниа, 1979). Для многих фенов доказан генотипический контроль изменчивости. При изучении популяции карповых рыб мы учитывали число отверстий на наружной поверхности переднего отростка каберной крышки — $орс$ (выходы наружной ветви оперкулярного нерва) и на внутренней и внешней сторонах гиомандибилы — $Нм$.

3. Вариирование формулы глоточных зубов (df) почти не используется в популяционных исследованиях. А.В.Лухин (1971) впервые использовал частоты фенотипов леща с двуядрыными зубами для дифференциации локальных группировок. По нашим данным, изменчивость числа глоточных зубов значительна у всех исследованных карповых, что позволяет эффективно использовать этот признак для внутривидовой систематики.

4. Варианты строения переходных позвонков (Vi). Задние позвонки туловищного отдела у карповых отличаются от типичных туловищных наличием развитых парапофизов, срастающихся с их телами. От хвостовых позвонков позвонки переходного отдела отличаются отсут-

ствием нижнего остистого отростка. Для карповых характерны 2 типа строения переходных позвонков. Тип А — парапофизы срастаются, образуя костную перемычку под гемальным каналом, Тип Л — парапофизы не срастаются. Позвонки этого типа могут нести с одной из сторон укороченное ребро. Позвонки обоих типов встречаются в различных сочетаниях по числу и положению (например: ЛА, ЛАЛ, ЛЛАА и т.д.). Переходные сегменты формируются на одном из критических этапов онтогенеза, непосредственно предшествующем образованию хвостовой почки. Переходный отдел отличается наибольшей частотой аномалии у всех рыб (Барсуков, 1978).

В итоге каждая исследованная особь характеризуется своим набором сложных фенов, где цифры обозначают проявление признака на левой и правой сторонах, например: $F_{so} 7-7$, $P_{so} 2-3$, $P_{co} 3-2$, $P_{oc} 7-7$, $D_c 4-4$, $орс 1-1$, $df 6-5$, Vi ЛЛА.

Предлагаемая методика более трудоемка, нежели стандартная, поскольку предполагает вываривание и промывку элементов скелета, но обладает рядом преимуществ. Одно из них состоит в четкости признака и простоте подсчета, исключающей ошибки со стороны оператора (по каждой структуре счет идет в пределах десятка). Другое связано с использованием билатеральных структур (первые 3 группы признаков и асимметрия Л-позвонков), что позволяет, помимо обычной дисперсии признаков, определить дисперсию по асимметрии.

Флуктуирующая асимметрия рассматривается многими авторами как надежный показатель морфологического гомеостаза в популяциях (Mather, 1953; Thoday, 1958). Приближенной мерой оценки могут служить частоты модальных симметричных фенов или суммарные частоты всех симметричных вариантов по данному признаку.

Более точен показатель дисперсии по асимметрии (Захаров, Зюганов, 1980):

$$s^2_d = \frac{\sum (V_d - V_s)^2}{n - 1},$$

где $V_d - V_s$ — разность значений признака слева и справа.

В целом предлагаемая методика позволяет различать популяции карповых рыб, оценивать уровень гомеостаза и интенсивность отбора в этих популяциях, а также следить за динамикой маркирующих признаков в ряде поколений.

В настоящей работе использованы лишь немногие из этих признаков. Одна группа признаков — оперкулярные фены a^* , a^s , O — нуждается в специальном разъяснении.

У карповых рыб жаберная крышка является костью смешанного происхождения и содержит, помимо анаместического, еще и канальный элемент. Небольшой канал сейсмичесенсорной системы пересекает сверху вниз передний оперкулярный выступ, имея входное отверстие на верхнем крае кости, а выходное — на переднем крае на уровне фасетки для сочленения с гиомандибулой. Канал развивается

из самостоятельной оперкулярной плакнды и иннервируется слуховой ветвью 7-го нерва (Lekander, 1949). У видов *Leuciscus* и *Rutilus*, а также у белоглазых этот канал не открывается порами на наружную сторону крышки (Фен 0). У густеры, синца и леща встречаются 2 поры, одна из них расположена около верхнего отверстия (Фен „а”), другая — около нижнего (Фен „а”), или только одна из этих пор. У некоторых особей леща канал построен по типу *Rutilus* (Фен 0).

Каждая популяция характеризуется своим набором частот оперкулярных фенотипов.

Были подсчитаны также все обычные меристические признаки: число позвонков, число чешуй в боковой линии, число лучей в анальном плавнике и число жаберных тычинок на первой дуге.

Число позвонков — один из наиболее надежных и удобных для подсчета признаков с очень ранним проявлением в онтогенезе. Сегментация полностью заканчивается до вылупления из икринки. Фенокритическая фаза, во время которой внешние условия могут повлиять на проявление признака, по-видимому, относится к более раннему периоду (количество туловищных позвонков определяется на стадии гаструлы). Практика биометрических исследований, однако, показывает, что при подсчете позвонков допускаются серьезные методические погрешности, связанные с неправильным определением начала и конца подсчета.

И.Ф.Правдин (1939, с.22) рекомендует при подсчете позвонков „не засчитывать основную затылочную кость, а также уrostиль (urostиль считать вместе с hipurale как одна позвонки)”.

Согласно Х.Х.Хаберману (1974, с.120), „первым позвонком считается позвонки, сросшийся с черепом. Вторым считается самый тонкий позвонки с двумя маленькими боковыми отростками. Последний позвонки считалась urostиль”.

В действительности тонкий позвонки с отростками ни что иное, как первый позвонки вертебра аппарата, он же первый туловищный, а позвонки, „сросшийся с черепом”, — это основная затылочная кость, *basioccipitale*. Таким образом, подсчет числа позвонков по методике Хабермана может увеличить их общее число на 2 по сравнению с методикой Правдина.

Basioccipitale не входит в счет позвонков, поскольку является черепной костью. У карповых эта кость имеет на ventralной стороне мощный глоточный отросток, поддерживающий жернов глоточного аппарата, и хорошо отличается от настоящих позвонков. Urostиль тоже не входит в счет позвонков, так как этот скелетный элемент у всех карпообразных вообще отсутствует.

Поскольку все отечественные справочники и руководства по анатомии рыб сильно устарели, терминологические вопросы нуждаются в специальном комментарии.

В начале 60-х годов выяснилось огромное значение хвостового скелета в макростематике костистых рыб (Gosline, 1961; Greenwood et al., 1966) и была проделана большая работа по го-

мологизации структуры на основе эмбриологических, сравнительно-анатомических и палеонтологических данных (Nybelin, 1963, 1971; Monod, 1967; Patterson, 1968).

Установлено, что комплекс уростера образован двумя морфологически отличными типами позвонков — преуральными позвонками, несущими на ventralной стороне гемальные отростки, и уральными позвонками, несущими на ventralной стороне *hypuralia* — элементы с непарной закладкой, лишённые гемального канала. Граница урального и преурального отделов определяется выходом хвостовой вены из гемального канала и разделением ее на две laterальные ветви (см. рисунок). Вперед от этой границы расположены преуральные позвонки, счет которых ведется в обратном, т.е. краниальном направлении. Первый преуральный (Pu_1), или терминальный, позвонки гомологичен у всех костистых и несет на брюшной стороне последний гемальный отросток — *parhypurale*. У карповых *parhypurale* четко отличается от лежащих вперед гемальных отростков и лежащих позади гипуральной ялочки lateralных выступов — *processus parhypuralis*. В биометрии именно этот позвонки и является последним счетным позвонки. У карповых он последний позвонки вообще, так как оба уральных позвонки у них редуцированы полностью. К телу этого позвонки прирастает *сади*, выше оси тела, парный пластинчатый элемент — *плеростиль*, продукт преобразования верхних дуг исчезнувших в онтогенезе позвонков.

К уrostиль, непарному трубчатому перихордальному образованию некоторых рыб, действительно гомологичному телам позвонков, этот элемент не имеет отношения. Сзади по оси тела к последнему позвонки прочно прирастает непарный элемент — *гипурала* 2. Остальные *гипуралы* 1 и *parhypurale* прикреплены связками и легко отпадают при вываривании, в результате последний позвонки принимает характерную вильчатую форму.

Таким образом, позвонки леща состоит из следующих отделов.

1. Vu_1 — модифицированные позвонки вертебра аппарата. При хорошей препаровке их подсчет несложен, однако они никогда не варьируют в числе. Рациональнее просто прибавлять 4 к общему счету.
2. Va — собственно туловищные позвонки, несущие ребра. Первый туловищный позвонки отличается от 4-го вертебра позвонка длинными остистым отростком, 3. Vi — переходные позвонки к прирастающим к их телам лареподиями. Ребра, даже rudimentарные, не прирастают к телам позвонков и имеют сочленение, поэтому переходные позвонки хорошо отличаются от туловищных. В популяционных исследованиях леща число переходных позвонков использовала Г.Х.Шапошникова (1948, табл.2), обозначая их как позвонки с rudimentарными ребрами. У Е.К.Суворова (1949, рис.33) эти позвонки ошибочно обозначены как передние кеудальные. 4. Vc — хвостовые позвонки с нижними остистыми отростками. 5. Vpu_1 — преуральные позвонки, участвующие в поддержке нижней лопасти хвостового плавника. Они хорошо отличаются от хвостовых своими уплощенными и

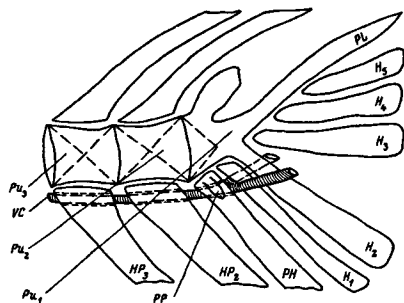


Схема хвостового скелета карповых.

H_{1-5} - гилурале 1-5, $HP_{2,3}$ - гемальные отростки второго и третьего преуральных позвонков, PH - паригилурале, PL - плевростиль, PP - паригилуральный отросток, PL_{1-3} - преуральные позвонки, VC - хвостовая вена.

расширенными вилу гемакантами, их число тоже не варьирует. У леща всегда 3 преуральных позвонка, при подсчете их можно считать вместе с хвостовыми.

Подсчет жаберных тычинок производился по наружному (переднему) краю первой левой жаберной дуги (Правдин, 1939). Х.Х.Хаберманом (1974) подсчет производился по внутреннему (заднему) краю дуги. Последний способ приводит к увеличению числа тычинок по сравнению с общепринятым (по нашим данным для волжского леща в среднем на 1 тычинку, по персональному сообщению Х.Х.Хабермана - на 1,5). В систематике лососевых число тычинок рассматривается как надежный генетический маркер (Svårdson, 1979). У карпа несомненность этого признака близка к единице (Кирпичников, 1979). Однако в отличие от всех остальных счетных признаков число тычинок подвержено возрастной изменчивости и увеличивается с увеличением длины рыбы. По этой причине для подсчета тычинок в волжских популяциях леща нами использовались только относительно однородные особи длиной 250-300 мм (табл.1).

Материалом служили особи из травяных уловов на русловых участках Иловского, Шекснинского, Рыбинского, Горьковского, Кубышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, На оз. Белом и в низовьях Волги (топя Мужичья) выборки взяты из не-

Т а б л и ц а 1

Размерная изменчивость числа жаберных тычинок леща

Водоем	Длина, мм	Число тычинок	Литературные источники
Щецинский залив	145-165	21,85	Gazowska,
	315-460	22,87	1968
	130-235	22,79	Устарбеков,
Аграханский залив Каспийского моря	230-280	23,85	1977
	310-460	25,45	
Рыбинское водохранилище	150-200	22,72	Наши данные
	200-250	23,35	
	250-300	24,15	
	300-350	24,27	

водных уловов. Размер выборки во всех случаях указан особо. Все остеологические коллекции находятся на постоянном хранении в ИБВВ АН СССР и пригодны для повторной обработки.

Существующая практика представления биометрических данных в виде средней с лимитами и ошибкой ведет к существенной потере информации, особенно в отношении счетных признаков. При использовании признака-маркера исследователя интересуют прежде всего его конкретные частоты в изучаемых популяциях, которые плохо отражаются статистическими параметрами. Кроме того, такой способ представления данных обладает минимальной помехоустойчивостью: любая ошибка в расчетах или опечатка в таблицах значительно снижает ценность трудоемких исследований. За немногим исключением, опубликованные материалы по биометрии леща содержат такие погрешности.

В настоящей работе, помимо статистических параметров, в необходимых случаях приведены частоты признаков в тысячных долях единицы. Такой способ не только нагляден, но и позволяет использовать методы числовой систематики (Животовский, 1979) для определения межпопуляционных дистанций.

Обсуждение результатов. Средние величины всех традиционных количественных признаков (табл.2) не обнаруживают направленной изменчивости, которая свидетельствовала бы о влиянии на них температурного или каких-либо других географических градиентов. Среднее число позвонков в самой северной точке течения Волги - в главном плесе Рыбинского водохранилища

Счетные признаки (общее число) леща водохранилища волжского каскада

Признак	оз.Белое	Шексинское	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское	Нижняя Волга
Позвонка (всего)	72	66	55	238	89	87	24	59	48
Чешуя в боковой линии	44,40±0,078	44,12±0,063	44,08±0,084	44,08±0,038	43,96±0,064	44,18±0,057	44,25±0,082	43,85±0,130	43,85±0,117
Чешуя в боковой линии	54,63±0,195	54,51±0,214	53,53±0,242	54,34±0,126	54,15±0,179	54,87±0,183	54,08±0,186	53,96±0,187	53,93±0,217
Лучи в А	70	86	49	218	102	98	81	115	59
Жабры	25,88±0,137	25,81±0,128	25,12±0,164	25,34±0,080	25,32±0,130	25,05±0,128	25,23±0,148	25,58±0,122	25,51±0,177
Жабры	31			87	37	24	33	33	23
Тупоносые позвонки	72	66	55	238	89	87	24	59	48
Переходные позвонки	14,54±0,062	14,59±0,060	14,13±0,098	14,37±0,030	14,30±0,054	14,49±0,058	14,20±0,095	14,20±0,063	14,18±0,083
Хвостовые позвонки	3,39±0,058	3,23±0,060	3,75±0,074	3,45±0,033	3,48±0,058	3,40±0,058	3,25±0,108	3,20±0,072	3,20±0,085
	72	66	55	238	89	85	24	59	48
	19,47±0,068	19,30±0,075	19,22±0,077	19,21±0,039	19,17±0,062	19,28±0,053	19,71±0,112	19,45±0,083	19,44±0,082

Примечание. Числа первого ряда - объем выборки, второго ряда - средние значения и их ошибки.

х - число жаберных тычинок определено Л.Н.Трапицной.

точно такое же, как в Волгоградском водохранилище ($43,87 \pm 0,051$ и $43,85 \pm 0,130$), расположенном на 10° южнее. Число чешуй в боковой линии у леща Иваньковского водохранилища близ истоков Волги даже несколько меньше ($53,53$), чем у леща, пойманного в нескольких тысячах километров ниже, в дельте Волги ($53,93$). Максимальное число жаберных тычинок наблюдается у леща Горьковского водохранилища. К северу (в Рыбинском) и к югу (в Волгоградском) оно несколько меньше. Эти данные, полученные по однообразной методике одним оператором, не подтверждают сложившиеся представления, согласно которым число позвонков, лучей в плавниках и чешуй в боковой линии уменьшается в направлении с севера на юг. Из общей картины выделяется 2 популяции самого северного притока верхней Волги - Шексны. Лещ оз.Белого, лежащего всего в 150 км к северу от Рыбинского водохранилища, действительно характеризуется самыми большими значениями числа позвонков, чешуй в боковой линии и лучей в анальном плавнике. Маловероятно, что эти различия связаны с климатическими факторами - оз.Белое и Рыбинское водохранилища почти идентичны по температурному режиму (Волга и ее жизнь, 1978). Кроме того, всего в нескольких десятках километров к югу, у леща Шексинского водохранилища число позвонков снижается до 44,12, а на севере Шексинского плеса Рыбинского водохранилища - до 44,04.

Более интересные результаты дает подсчет позвонков по естественным морфологическим отделам. Среднее число переходных позвонков демонстрирует замечательно четкую и плавную кривую от верховьев ($V_i = 3,75$) до дельты ($V_i = 3,20$). Но эта кривая направлена именно по течению Волги, а не по температурному градиенту. Поворот Волги на северо-восток от Иваньковского к Рыбинскому водохранилищу, а затем на юго-восток и юг не отражается на плавном изменении признака. Небольшое повышение числа переходных позвонков наблюдается в Куйбышевском водохранилище ниже впадения Камы. Далее к югу оно снова снижается и остается неизменным до самой дельты. Из общего плана опять-таки выделяются популяции Шексны ($V_i = 3,23$). Число собственно тупоносовых позвонков у верховолжских популяций такое же, как у нижеволжских. В Главном плесе Рыбинского водохранилища $V_d = 14,19 \pm 0,045$, в Волгоградском водохранилище - $14,20 \pm 0,053$ (выборки 134 и 59 экз. соответственно). Повышенными величинами V_d отличаются популяции Шексны (14,59) и района впадения Камы ($V_d = 14,40$). Любопытно распределяются данные по числу хвостовых позвонков - их число невелико в популяциях Верхней и Средней Волги (в Иваньковском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах) и существенно возрастает у нижеволжских и шексинских.

Особенно наглядно частотное распределение числа позвонков (табл.3). Нормальная изменчивость их общего числа, в пределы которой укладываются 89% всей выборки из волжского бассейна ($n = 1248$), ограничена тремя вариантами - 43,44 и 45. Модальное значение признака - 44 позвонка - наблюдается почти у 70% особей.

Прайм	оа.Белое	Водохранилища								
		Шекснин-ское	Иванов-ское	Речной Участок Рыбинского	Рыбин-ское	Горько-ское	Куйбы-шевское	Саратов-ское	Волго-град-ское	Низов-ая Волга
Vc13	i	0	2	1	16	0	0	0	0	1
Vc14	31	0,000	44	0,013	0,028	58	61	0,000	0,000	38
Vc15	40	0,409	9	0,811	0,661	22	56	0,521	0,708	10
Vc16	40	0,555	9	0,176	0,310	22	56	0,479	0,292	33
Vc17	44	0,712	17	0,284	0,425	38	67	0,372	0,661	13
Vc18	28	0,258	35	0,989	0,525	40	47	0,402	0,291	2
Vc19	1	0,061	4	0,073	0,086	6	3	0,026	0,083	24
Vc20	38	0,591	35	0,678	0,648	54	74	0,627	0,494	24
Vc21	31	0,333	18	0,243	0,257	17	40	0,339	0,434	0
Vc22	2	0,015	-	0	1	3	1	1	3	50
Σ	72	68	55	74	562	80	118	24	80	50

Примечание. Цифры первого ряда - число рыб с данным признаком, второго ряда - частота встречаемости.

Это значение постоянно для всех популяций каскада. Незначительно меняются лишь частоты моды. Несколько отклоняется популяция оз. Белого, в которой с высокой частотой (0,403) представлены особи с 45 позвонками. Лещи с 42 и 46 позвонками во всех популяциях встречаются крайне редко (их суммарная частота 0,014).

Изменчивость туловых позвонков (Va) ограничена вариантами 14 и 15 (13 позвонков встречается с частотой 0,017), причем для всех волжских популяций модальное значение Va равно 14, а для шекснинских - 15. Примечательное распределение модальных частот по течению Волги: встречаемость Va 14 падает, а Va 15 возрастает в Рыбинском водохранилище при впадении Шексны и в Куйбышевском водохранилище при впадении Камы.

Нормальная изменчивость переходных позвонков представлена вариантами Vi 3 и Vi 4. Суммарная частота встречаемости лещей с 2 и 5 переходными позвонками ни в одной из популяций не превышает 0,06. Частота Vi 3 постепенно повышается от 0,300 в Верхней Волге до 0,673 в низовьях реки, а частота Vi 4 соответственно снижается с 0,690 до 0,265. Смена модальных частот происходит в Саратовском водохранилище. Шекснинские популяции резко отличаются по этому признаку от остальных (в Шекснинском водохранилище Vi 3 = 0,712; в Волге, близ ее впадения в Рыбинское водохранилище, Vi 3 = 0,284).

Норма хвостовых позвонков представлена вариантами Vc 19 и Vc 20 (вместе с преуральными соответственно 22 и 23 позвонка). Во всех водохранилищах Верхней и Средней Волги (включая оз. Белое, Шекснинское и Куйбышевское водохранилища) преобладает первый вариант, в Нижней Волге (Саратовское и Волгоградское водохранилища, низовья Волги) варианты встречаются с равными частотами.

Модальные значения счетных признаков и их частоты несут весьма существенную информацию. Именно они отражают норму морфогенетической реакции геопофа в данных условиях. Распределение этих значений по градиентам среды позволяет выделить дараптическую и генетическую компоненты изменчивости. Полученные нами данные совершенно не соответствуют традиционным представлениям о географической изменчивости числа позвонков (Гриб и Веридуб, 1935; Шапошникова, 1946, и др.), согласно которым число позвонков (главным образом за счет хвостовых) уменьшается с севера на юг в результате ускорения развития. Расхождение объясняется тем, что предшествовавшие авторы сопоставляли изменчивость леща разных бассейнов, что не позволяло разделять роль генетических и средовых факторов.

Качественные признаки (табл. 4) обнаруживают аналогичные закономерности. Частоты оперкулярных фенотипов (0 и „ав“) относятся к наиболее стабильным характеристикам популяций леща. Так, в 1978 г. частоты 0 и „ав“ в тотальной выборке из 3 плесов Рыбинского водохранилища ($n = 492$) равнялись соответственно 0,239 и 0,135, а в 1980 г. ($n = 461$) они составляли 0,252 и 0,163. Частота фена 0 обнаруживает климатическую изменчивость по течению Вол-

Т а б л и ц а 4

Качественные признаки леща водохранилищ волжского каскада

Признак	оз.Белое	Водохранилище						Итого Волга
		Шекснин- ское	Иваньков- ское	Рыбинское	Горьков- ское	Куйбышев- ское	Саратов- ское	Волго- градское
Ор. 0	72 0.139	66 0.246	54 0.259	104 0.252	70 0.186	97 0.195	61 0.163	108 0.139
Ор. „ав“	72 0.139	63 0.123	54 0.268	67 0.163	70 0.114	97 0.381	61 0.245	108 0.204
ЛЛЛ	72 0.500	66 0.500	55 0.255	128 0.264	43 0.419	94 0.394	24 0.624	59 0.368
Рыбы с ду- рными глоточными зубами	71 0.127	66 0.106	54 0.130	58 0.141	72 0.083	98 0.133	62 0.081	112 0.143
Рос 9-8	-	-	-	104 0.219	70 0.223	97 0.150	61 0.180	108 0.227
Дс 6-8	61 0.469	56 0.339	-	104 0.338	70 0.331	97 0.168	61 0.267	108 0.239
Фтс 8-8	-	-	-	174 0.285	70 0.240	97 0.180	61 0.274	108 0.207

Примечание. Цифра первого ряда - объем выборки, второго ряда - частота признака.

ги, параллельную клине числа переходных позвонков, из которой опять-таки выделяется аномально низкое значение признака в оз. Белое. Ниже плотины Волгоградского водохранилища частота 0 снижается на порядок. Частота фена „ав“ демонстрирует клину противоположного направления с максимальными значениями в Куйбышевском водохранилище ниже впадения Камы (0,381) и в низовьях Волги (0,379). Встречаемость лещей с двурядными зубами практически постоянна (8-14%) во всех водохранилищах.

Частоты других признаков сейсмосенсорной системы (число отверстий в dentale, praeperculum и frontale) рисуют в общем однообразную кривую изменчивости с минимальными частотами модальных величин в Куйбышевском водохранилище и плавным повышением этих частот в популяциях выше и ниже по течению Волги.

Клидная изменчивость обычно интерпретируется как реакция вида на закономерное изменение факторов среды в пределах его ареала. Эти факторы могут непосредственно сдвигать значения морфологических признаков, воздействуя на ранние этапы морфогенеза, или же выступать как факторы отбора. В первом случае изменяется норма реакции генофонда, во втором - сам генофонд. По экспериментальным данным на меристические признаки рыб могут воздействовать изменение температур и солевого состава (Кирпичников, 1979). Оба эти фактора существенно и закономерно изменяются в рассматриваемом регионе, поскольку Волга последовательно пересекает 4 подобласти атлантико-континентальной лесной области, атлантико-континентальную степную, а затем и континентальную пустынную область (Волга и ее жизнь, 1978).

Однако наблюдаемая картина изменчивости не согласуется с температурными градиентами. Так, разность средних температур воздуха в июле между Угличем и Астраханью составляет почти 7°, а между Угличем и Череповцом всего 0,5°. Несмотря на это, популяция района Углича (речной участок) и Череповца (Шекснинское водохранилище) более существенно различаются по частоте Va 14 (0,811 и 0,400), общему числу позвонков и многим другим признакам, чем популяция речного участка и низовьев Волги (Va 14 = 0,776).

Суммарная концентрация ионов в весенний период увеличивается от Иваньковского водохранилища до низовьев Волги в 2 раза - от 140 до 332 мг/л. В 2 раза увеличивается содержание кальция и магния, в 6 раз - натрия, в 10 раз (3,6-40,8 мг/л) - ионов хлора (Волга и ее жизнь, 1978). Особенно резкое изменение гидрхимических показателей наблюдается ниже впадения Камы, водосбор которой связан с иной геохимической провинцией.

Однако характерные клины опережающего канала и числа переходных позвонков не совпадают с градиентами минерализации. В весенний период общая минерализация в Рыбинском водохранилище больше, чем в Иваньковском, и составляет 185,5 мг/л. Далее на юго-восток, в озерном плесе Горьковского водохранилища она уменьшается вдвое (91,1 мг/л), а затем возрастает до 260 мг/л в Куй-

бышевском водохранилище. Между тем число переходных позвонков и частота фена О_р О неуклонно падают по течению Волги, никак не отражая гидроклиматические колебания. Как уже говорилось, снижаются они к северу от Рыбинского водохранилища в популяциях Шексны, минерализация которой значительно ниже (менее 80 мг/л).

Можно предположить, что наблюдаемые клины связаны с изменением генетических градиентов и объясняются межпопуляционными взаимодействиями в системе стока, то есть «разбавлением» или концентрацией наследственных факторов.

В популяциях леща с их большой плотностью и почти непрерывным распределением связи очень сильны и поддерживаются нерестовыми миграциями, а также скатом молоди в нижележащие участки. Зарегулирование Волги превратило ее в своего рода «полуводник», в котором связи снизу вверх существенно сократились, тогда как скат через гидроузлы осуществляется в значительных масштабах. Одновременно идет процесс относительного обособления водохранилищных популяций, в которых разнородные генетические потоки постепенно преобразуются в организованный генофонд, приспособленный к конкретным экологическим ландшафтам.

Как показано выше, характеристики популяций на участке от Иваньковского водохранилища до зоны подпора Рыбинского водохранилища остаются неизменными, что позволяет выделить верхневолжский генетический поток. Влияние этого потока отчетливо наблюдается в популяциях Волжского плеса. Резкий скачок морфологических показателей в популяциях Шексны указывает на существование самостоятельного шексинского потока. Оз.Белое благодаря своему положению на водоразделе и в системе Волго-Балта взаимодействует с бассейнами северо-западного склона. Популяция леща этого озера характеризуется всеми типичными признаками западной группы популяций. Влияние этого потока, в частности на уменьшение числа жаберных тычинок, простирается на популяцию всего Рыбинского, а снижение частоты оперкулярного фена - и на популяцию Горьковского водохранилища.

Самый значительный скачок асудационных параметров приходится на Куйбышевское водохранилище и свидетельствует о взаимодействии с камским генетическим потоком. Это проявляется, в частности, в повышении общего числа позвонков, которое минимально у леща Куйбышевского и Саратовского водохранилищ. Известно, что камский лещ характеризуется именно этим признаком (Морозова, 1952).

Наконец, исчезновение морфы леща с двурядными зубами и снижение на порядок оперкулярного фена О выделяет популяцию речного участка нижней Волги, взаимодействующую с лещом дельты и популяционными системами Косля.

Вышеизложенная гипотеза поддается точной проверке. Известно, что зоны интеграции генетически разнородных популяций характеризуются повышенной асимметрией билатеральных структур, вызываемой нарушением генетического гомеостаза (Захаров, Зюганов, 1980).

Рассчитанная нами дисперсия по асимметрии мандибулярного канала *dentale* четко обозначает зоны интеграции в Шексинском плесе Рыбинского водохранилища, в Куйбышевском водохранилище ниже Камы и Волгоградском водохранилище (табл.5). В сбалансированных генофондах дисперсия стабильна и не превышает единицы.

Выявление зон интеграции представляет не только теоретический интерес. Установлено (Измаов, Касьянов, 1981), что рыбы с высоким показателем асимметрии головных каналов обладают повышенной устойчивостью к лигулидозам. Поэтому контроль интегративности генетических взаимодействий может иметь серьезное значение в системе экологического мониторинга.

Как следует из вышеизложенного, общее число позвонков, чешуи в боковой линии и лучей в спинном и анальном плавниках не подвержено изменчивости по широтному и температурному градиентам. По всем перечисленным признакам, равно как и по количеству жаберных тычинок, лещ бассейна Волги мономорфен. Не может быть и речи о существовании двух подвидов в этом регионе. Более тонкими морфологическими методами выделяются группы популяций (верхневолжская, шексинская, нижневолжская и камская), различия между которыми наследственно обусловлены, но полностью лежат в диапазоне нормальной межпопуляционной изменчивости. Показатели сходства популяций, рассчитанные по методу Л.А.Жвантского (1979), обычно не ниже 0,88, лишь популяция оз.Белое при сравнении с нижневолжской дает величину $r = 0,86$.

Анализ совокупности литературных данных позволяет экстраполировать выводы об изменчивости количественных признаков на весь ареал *Abramis brama* L. Как было показано выше, нормальная изменчивость числа позвонков у леща жестко лимитирована. Реальное отклонение от этой нормы может быть вызвано или генетическими различиями не ниже подвидового уровня или же совершенно экстраординарными условиями среды у границ ареала. По-видимому, в популяциях бассейнов Балтийского, Белого, Черного, Каспийского и Аральского морей нормальная изменчивость нигде не выходит за пределы 43-45, а медиана варьирует не более чем от 43,4 до 44,5. Данные П.И.Павлова (1956) для бассейна Дуная (40,4) и П.И.Жукова (1965) для Днепра и Западной Двины (41,93 и 42,92) получены, очевидно, в результате методических погрешностей и не подтверждаются другими авторами, работавшими в тех же регионах (Gazowska, 1968).

Равным образом среднее число ветвистых лучей анального плавника в пределах всего ареала леща варьирует от 24,95 до 25,8. Упомянутые данные по Финскому заливу (Гриб и Бернгардт, 1935) связаны с индивидуальными особенностями подсчета и не подтверждаются другими авторами (Жиганова, 1970; Смирнов, Измаов, 1978). Более значительный разброс дают медианы числа чешуи в

Таблица 5

Среднее значение $\bar{\epsilon}_d^2$ в изученных водоемах

Иваньковское водохранилище	Русловый участок Вожского плеса Рыбинского водохранилища	Главный плес Рыбинского водохранилища	Шекснинский плес Рыбинского водохранилища	Шекснинское водохранилище	Оз. Белое
----------------------------	--	---------------------------------------	---	---------------------------	-----------

Объем выборки					
54	79	175	238	65	72
Показатель асимметрии $\bar{\epsilon}_d^2$					
0.887	0.846	0.919	1.136	1.078	0.887

Горьковское водохранилище, нижний участок	Куйбышевское водохранилище, нижний участок	Куйбышевское водохранилище, выше Камы	Саратовское водохранилище	Волгоградское водохранилище	Волга ниже Волгограда
---	--	---------------------------------------	---------------------------	-----------------------------	-----------------------

Объем выборки					
71	43	87	62	106	55
Показатель асимметрии $\bar{\epsilon}_d^2$					
0.800	0.881	2.647	1.049	1.104	0.964

боковой линии. Данные по Дунаю (Gazowska, 1968) ложатся на 1-1.5 чешу за нижний предел полученных нами для Волги популяционных средних (53.53). На столько же выше верхнего предела (54.63) данные по Северной Двине (Берг, 1952). Однако и в этом случае индивидуальные погрешности счета, по-видимому, перекрывают реальную географическую изменчивость.

Наибольшую сложность представляет интерпретация данных по числу жаберных тычинок, поскольку на результаты влияют не только различия техники подсчета и индивидуальные погрешности измерения, но и размерно-возрастная изменчивость. Практика показывает, что для одной и той же популяции разными авторами могут быть получены принципиально различные результаты. Например, для популяции Горьковского водохранилища Т.В. Лесникова (1975) приво-

дит 22.5 тычинок, тогда как, по нашим данным, эту популяцию характеризуют 24.89 тычинок. По материалам рабочей группы проекта «Вид и его продуктивность в ареале» (1975) число жаберных тычинок варьировало в далеко отстоящих точках ареала от 22 (Менгочурское водохранилище) до 26.72 (оз. Яская в Туркмении). В последующие годы, после корректировки счета, медианы числа тычинок по материалам этой же группы (1978) варьировали всего лишь от 21.94 до 22.5. В эти пределы укладываются и данные по Волгоградскому водохранилищу — одной из точек комплексного сбора материалов рабочей группы. По нашим же данным, число тычинок у волгоградского леща равно 24.61. Для популяции Днепра приводятся цифры 20.85 (Жуков, 1965), 23.5 (Павлов, 1956) и 24.30 (Шербуха, Смирнов, 1965). Столь значительные расхождения заставляют сомневаться в реальном существовании подвидов леща, так как основным диагностическим признаком является для них именно число жаберных тычинок.

С позиций современной систематики первичное выделение двух самостоятельных подвидов (Гриб, Вернидуб, 1935) не вполне корректно, поскольку основано на сопоставлении двух выборок с противоположных границ видового ареала. Данные по географической изменчивости рассматриваемых признаков отсутствовали, равно как и сведения о подвидах ареалах. Несомненно также, возможно ли надежное определение рыб того или иного подвида по заявленным диагностическим признакам. Высокие коэффициенты различия средней, как известно, свидетельствуют лишь о том, что выборки не принадлежат к одной генеральной совокупности, но совсем не являются показателями таксономической дистанции.

Работы Л.С.Берга (1949, 1952) и П.Н.Морозовой (1952) не внесли ясности в эти вопросы. После уточнения ареала номинального подвида оказалось, что многие популяции в его пределах отличаются от леща Финского залива по числу жаберных тычинок и другим признакам (Псковское озеро — 24.1; Выгозеро — 23.6). В самом Финском заливе, по П.Н.Морозовой (1952, табл.2), число тычинок равно 24.3. Эти данные подтвердились совсем недавно, когда в Финском заливе были обнаружены популяции как с 22, так и с 24 тычинками (Смирнов, Иванов, 1978). Новейшие исследования показали, что различия в частотах аллелей ЛДГ между популяциями бассейна Дуная и Прибалтики отсутствуют (Павер, Лиллиеорг, 1980), а варьирование частот аллелей трансферрина в озерах Эстонии перекрывает географическую изменчивость этого признака в ареале (Таммерт, 1980).

Следует отметить, что популяция Невской губы не может рассматриваться как топонимическая и в таксономической процедуре не имеет никаких преимуществ перед остальными популяциями бассейна Балтийского моря. Такими преимуществами обладают только лещи Швеции, откуда происходит Линнеевский тип.

Тем не менее вопрос о подвидах леща и его истинной внутривидовой структуре не может быть решен на основе имеющихся дан-

ных. Благоприятные перспективы для разрешения этой задачи, отнюдь не маловажной для охраны и рационального использования генотипа одной из важнейших промысловых рыб, создает программа комплексных исследований леща в ареале. К сожалению, эта и другие аналогичные ихтиологические программы весьма слабо ориентированы на таксономические проблемы.

Тактическим недостатком программ, как нам кажется, является точечное расположение постоянных станций, не сочетающееся с обследованием важнейших рек по всему бассейну. Между тем только такие исследования позволяют выявлять макроструктуру популяционных систем и расположить постоянные станции в наиболее репрезентативных точках, важных для мониторинга. В бассейне Волги, например, такими районами являются Рыбинское и Кузбасское водохранилища и дельта.

Более важно, на наш взгляд, отсутствие надлежащего теоретического и методического обеспечения ихтиологических программ, вызванное недостаточной изученностью морфологии и систематики пресноводных рыб и прежде всего карповых.

Л и т е р а т у р а

- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980. 141 с.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Coregoni lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа. - Вopr. ихтиол., 1977, т.17, вып.5, с.862-878.
- Барсуков В.В. Аномалии строения позвоночника и скелета непарных плавников в подсемействе *Sebastinae*. - В кн.: Зоогеография и систематика рыб. Л., 1978, с.190-192.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1949. ч.2, с.768-780.
- Берг Л.С. Аральский лещ (*Abramis brama orientalis* Berg). - Изв. ВНИОРХ, 1952, т.30, с.71-73.
- Вид и его продуктивность в ареале. - Матер. I (IX) заседания рабочей группы по проекту № 18. Вильнюс, 1975. 58 с.
- Вид и его продуктивность в ареале. - Матер. VII-VIII заседаний рабочей группы по проекту № 86 (18). Вильнюс, 1978. 58 с.
- Волга и ее жизнь. Л., 1978. 348 с.
- Воронцов Н.Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты, нерешенные проблемы. - Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д.И. Менделеева, 1980, т.25, № 3, с.295-314.
- Гриб А.В., Вернидуб М.Ф. К систематике и биологии леща (*Abramis brama* L.) восточной части Финского залива. - Уч. зап. ЛГУ. Сер. биол., 1935, т.1, с.105-121.
- Животовский Л.А. Показатель сходства популяции по полиморфным признакам. - Журн. общ. биол., 1979, т.10, № 4, с.587-603.
- Житенева Т.С. Меристические признаки леща Финского залива Балтийского моря. - Гидробиол. журн., 1970, т.6, №3, с.108-112.
- Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск, 1965. 415 с.
- Захаров В.М., Зюганов В.В. К оценке асимметрии билатеральных признаков как популяционной характеристики. - Экология, 1980, № 1, с.10-13.
- Изюмов Ю.Г., Касьянов А.Н. Стабильность морфогенеза и устойчивости леща к лигулидозам. - Паразитология, 1981, № 1, с.18-24.
- Кирпичников В.С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979. 392 с.
- Кожеников Г.П. Промысловые рыбы волжско-камских водохранилищ. - Изв. ГосНИОРХ, 1978, т.138, с.30-44.
- Лесникова Т.В. Морфологическая характеристика леща Горьковского водохранилища. - В кн.: Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л., 1975, № 14, с.16-22.
- Лукин А.В. О глоточных зубах леща (*Abramis brama*) Кузбасского водохранилища. - Зоол. журн., 1971, т.50, вып.6, с.848-849.
- Лукин А.В., Данилов Н.А., Тихонов К.П. Биологические дифференциации популяций весенне-нерестующих рыб Кузбасского водохранилища. Казань, 1976. 75 с.
- Лукьяненко В.И. Иммунобиология рыб. М., 1971. 360 с.
- Медведева Е.Д. Внутривидовая изменчивость некоторых окрасочных костей черепа голяца *Salvelinus alpinus* (Salmoniformes, Salmonidae) о-ва Беринга (Командорские о-ва). - Зоол. журн., 1977, т.58, вып.5, с.725-735.
- Морозова П.Н. Лещ Аральского моря *Abramis brama orientalis* Berg. - Изв. ВНИОРХ, 1952, т.30, с.74-86.
- Пааверт Т., Лилленберг А. О полиморфизме лактедегидрогеназы леща *Abramis brama* (L.). - Матер. к III Всесоюз. совещ. "Вид и его продуктивность в ареале". Вильнюс, 1980, с.17-18.
- Павлов П.И. Придунайский лещ в сравнении с днепровским. - Зоол. журн., 1956, т.35, вып.6, с.12-24.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. Л., 1939. 245 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980. 300 с.
- Смирнов В.С., Божко А.М., Рыжков Л.П., Добрянская Л.А. Применение метода морфофизиологических индикаторов в экологии рыб. - Тр. СевНИОРХ, Петрозаводск, 1972, т.7, с.168.
- Смирнов А.Н., Иванова А.А. Морфологическая характеристика леща Невской губы и Выборгского залива. - Изв. ГосНИОРХ, 1978, т.129, с.22-36.
- Суворов Е.К. Основы общей ихтиологии. Л., 1949. 432 с.
- Таммтер М.Ф. Генетическая характеристика леща (*Abramis brama* L.) в некоторых точках ареала. - Матер. к III

- Всесоюз. совещ. „Вид и его продуктивность в ареале“. Вильнюс, 1980, с.57-58.
- Т у р у т и н а Л.В. Особенности пространственно-генетической внутривидовой структуры высших позвоночных (на примере *Lacerta agilis*, *Clethrionomys glareolus* Schreb.). - Автореф. канд. дис. М., 1978. 20 с.
- У с т а р б е к о в А.К. Морфологическая характеристика леща Аграханского залива Каспийского моря. - Изв. ГосНИОРХ, 1977, т.III, с.92-102.
- Х а б е р м а н Х.Х. Морфометрические вариации и систематика леща. - В кн.: Гидробиологические исследования, Тарту, 1974, вып.6, с.132-136.
- Ц о л Р.М. Корреляция между некоторыми морфологическими и физиологическими признаками у ропшинского карпа. - Изв. ГосНИОРХ, 1971, т.74, с.39-44.
- Ч а н М а й - Т х и е н. Изменчивость некоторых физиологических признаков у карпов различного генотипа. - В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969, с.117-123.
- Ш а п о ш н и к о в а Г.Х. Лещ и перспективы его существования в водохранилищах на Волге. - Тр.ЦИН АН СССР, 1948, вып.8, с.467-503.
- Ш е р б у х а А.Я., С м и р н о в А.И. Сравнительная характеристика лещей в низовьях Южного Буга и Днепра. - Гидробиол. журн., 1965, т.I, № 6, с.43-49.
- Э в а й з Дж.С. Почему так много видов мелких американских карповых рыб? - Тез.докл. на XIV Междунар. генет. конгр., М., 1978, с.93-94.
- Я к о в л е в В.Н., И з ю м о в Ю.Г., К а с ь я н о в А.Н. Фенетический метод исследования карповых рыб. - Биол. науки, 1981, № 2, с.98-103.
- D e v i l l e r s Ch. Recherches sur le crane des Téléostéens. - Ann. Paléont., 1947, vol.33, p.1-194.
- G a z o w s k a M. The biometric comparison of the bream *Abramis brama* (Linnaeus) (Teleostei, Cypridae) from polish water with the bream from other european countries. - Vestnik Československe společnosti zoologicke, 1968, sv.32, N 4, s.319-336.
- G o s l i n e W.A. Some osteological features of modern lower teleostean fishes. - Smithsonian misc. Coll., 1961, vol.142, N 3, p.1-42.
- G r e e n w o o d P.H., R o s e n D.E., W e i t z m a n S.H., M y e r s G.S. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. - Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 1966, vol.131, p.339-456.
- H e i n k e F. Die Naturgeschichte des Heringes. - Abhandl. Seefisch-Vereins, 1893, Bd 2, S.1-178.

- L e k a n d e r B. The sensory line system and the canal bones in the head of some ostariophysii. - Acta Zool., 1949, vol.30, p.1-131.
- M a t h e r K. Genetical control of stability in development. - Heredity, 1953, vol.7, N 3, p.297-336.
- M o n o d Th. Le complexe urophore des téléostéens: typologie et évolution. (Note prelim.). Problèmes actuels de paléontologie (Evolution des vertébrés). - Cent. Nat. Rech. Sci., 1967, N 163, p.111-131.
- N y b e l i n O. Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. - Ark. Zool., 1963, Bd 15, N 35, S.485-516.
- N y b e l i n O. On the caudal skeleton in Elops with remarks on other teleostean fishes. - Acta R. Soc. sci. litt. gothoburg. (Zool.), 1971, vol.7, p.1-52.
- P a t t e r s o n G. The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. - Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.), 1968, vol.16, p.201-239.
- P e h r s o n T. The development of laterosensory canal bones in the skull of *Ezox lilius*. - Acta Zool., 1944, vol.25, p.135-157.
- P e r r i e r H., P e r r i e r C. L'analyse immunoelectrophoretique des protéines plasmatiques de la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii*) et d'autres salmonides (*Salmo trutta*, *Oncorhynchus kisutch*). - Ann. Inst. M. Pacha, 1978, vol.11, p.15-20.
- S v ä r d s o n G. Speciation of Scandinavian Coregonus. - Inst. Freshwater Research Drottningholm, 1979, N 57. 95 p.
- T h o d a y J.M. Homeostasis in a selection experiment. - Heredity, 1958, vol.12, N 3, p.401-415.

Г.И. Маркевич, Е.А. Коренева

О ДОСТОВЕРНОСТИ УЧЕТА ЗООПЛАНКТОНА В СВЯЗИ С НЕРАВНОМЕРНОСТЬЮ ЕГО ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Количественный учет планктонных организмов — неотъемлемая часть гидробиологических исследований продуктивности водоемов, сезонной динамики и распределения планктонов. Между тем достоверность получаемых величин численности и биомассы оценивается крайне редко, на что неоднократно указывалось и прежде (Вайнштейн, 1968, 1971). Стремление получить результаты, правильно отражающие обилие планктона и его распределение по акватории озер и водохранилищ, ограничивается лишь использованием самых совершенных и точных орудий лова. Многочисленные работы, проводившиеся с целью выяснения наиболее удобных орудий лова, показали значительные преимущества батометров перед сетями (Киселев, 1969). Сравнительный анализ уплывистости различных конструкций планктобатов перед батометрами с учетом наиболее совершенных среди них 10-литровых планктометров Дьяченко-Коженикова, разработанных в Институте биологии внутренних вод АН СССР, и рекомендовать его для качественного учета планктона пресоводных водоемов, а сеть использовать только для качественного анализа планктонного сообщества (Дьяченко, 1960, 1963). Оценивать обилие планктона в отдельных точках акватории озер и водохранилищ или же ряда водоемов, что необходимо при выявлении крупномасштабных различий планктонных сообществ, предлагается путем интегрирования проб нескольких 10-литровых батометров, собранных с 2-метровым интервалом во всем столбе воды (Ривьер, 1975).

Данные о количестве планктона обычно имеют значительный разброс, что объясняется не столько недостаточной уплывистостью приборов и случайными отклонениями, сколько неравномерностью распределения учитываемых организмов. Цель настоящей работы — оценить величину различий при оценке численности планктона планктобато- метром и зависимость разброса результатов от обилия планкто- нов. Материалом послужили сборы зоопланктона на оз.Сиверском в

1976-1978 гг. Пробы отбирались на двух легких суточных стан- циях — 8 августа 1977 и 22 августа 1978 гг., двух осенних — 16 сентября и 16 октября 1977 г. и одной весенней — 19 марта 1977 г.¹ По вертикали отбирались шесть 10-литровых батометров (8 УИИ, 16 IX 1977 г., 16 X 1978 г.), четырнадцать 5-литровых батометров (19 III 1977 г.) и четырнадцать 10-литровых (22 УИИ 1978 г.).

Колебания численности и биомассы планктона в интегральных пробах, собранных на одной и той же станции в течение суток, были весьма значительны (рис.1, а). Изменялся также и вес отдель- ных групп планктонов. Возможно, что такие колебания во многом определяются сложностью распределения популяций отдельных пла- нктонов в толще водоема и что при их вертикальных миграциях в точках отбора проб оказываются разные организмы. Специально про- веденный тотальный облов толщи металиминала показал, что верти- кальная протяженность этих слоев может составлять 30 см (рис.1, б) или меньше, так как собственная высота батометра не позво- лила провести более подробное исследование слоистости (рис.1, б). Существование такой неравномерности вертикального распределения и суточная динамика этих слоев в толще водоема, вместе с моза- ичностью горизонтального распределения, приводят к существенным различиям в интегральной пробе. Так, например, коэффициент вари- ации (CV) для различных представителей копепода в августе 1978 г. колебался от 0.29 до 0.99 (табл.1). Как показывают значения коэф- фициента вариации (табл.1), у многих видов распределение сильно отличается от нормального ($CV \gg 0.5$). Хотя невозможно точно определить, какая из компонент агрегированности — горизонтальная или вертикальная — обуславливает такие высокие величины коэффи- циента вариации, необходимо отметить ряд интересных особенностей распределения этой величины. Для трех видов рода *Daphnia* — *D. scutellata*, *D. cristata* и *D. longiremis* — коэффициенты ва- риации составляют соответственно 0.52, 0.74 и 0.84. Интенсивность вертикальных перестроек указанных видов увеличивалась в той же последовательности (Маркевич, наст.кн.). Большой коэффициент ва- риации имели и другие организмы, у которых вертикальные пере- мещения были выражены сильнее, например *Polydora major* — 0.48 и *P. vulgaris* — 0.72 и др. Несмотря на то что значитель- ные ошибки коэффициента вариации не позволяют на данном матери- але с достаточной степенью достоверности говорить о наличии чет- кой связи между его величиной и интенсивностью вертикальных ми- граций, отметить эту наметившуюся тенденцию нам представляется важным. Коэффициенты вариации, как и на предыдущей суточной стан- ции, значительно отличались у разных организмов, причем связи их величия с систематическим положением планктонов или же време-

¹ Подробно методика сбора проб на этих станциях описана в статье Г.И.Маркевича, наст. кн.

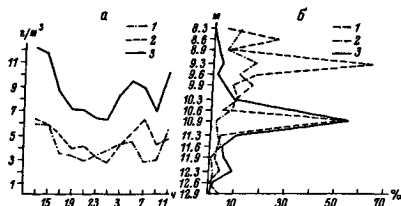


Рис.1. Динамика биомассы зоопланктона в столбе воды в течение суток и распределение некоторых видов планктона в зоне температурного скачка.

а - динамика биомассы копепоид (1), клadoцер (2) и всего зоопланктона (3) на суточной станции; по оси ординат - суммарная биомасса, по оси абсцисс - время лова; б - распределение *Kera-tella quadrata* (1), *Chydorus sphaericus* (2) и *Cyclops scutifer* (3) в зоне температурного скачка; по оси ординат - глубина, по оси абсцисс - численность организмов в слое металимниона, ° от обшей.

Т а б л и ц а 1

Вариации численности различных представителей зоопланктона в отдельных сериях на суточной станции 23 августа 1978 г.

Вид	\bar{x}	\bar{c}	CV	Ошибка CV
<i>Eudiaptomus gracilis</i> ♀	4212.5	1599.6	0.38	0.08
<i>Eu. gracilis</i> ♂	1612.5	880.1	0.55	0.14
<i>Eu. graciloides</i> ♀	3483.3	998.9	0.29	0.07
<i>Eu. graciloides</i> ♂	5008.3	4992.9	0.90	0.40
Copepodit Calanoida	7479.2	2809.1	0.35	0.08
Nauplii Calanoida	13829.2	7070.1	0.51	0.12
Nauplii Cyclopoida	25333.3	15811.7	0.62	0.18
<i>Cyclops scutifer</i>	8016.7	3181.1	0.40	0.10
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	10965.8	6125.4	0.57	0.15
<i>M. crassus</i>	866.7	560.2	0.65	0.18
<i>M. oithonoides</i>	1262.5	1084.2	0.86	0.30
Copepodit Cyclopoida	57212.5	16500.9	0.29	0.08

нем года обнаружить не удалось (табл.2). Значительные ошибки коэффициента вариации и для этих суточных станций не позволяют достоверно оценить связь интенсивности миграций с коэффициентом вариации численности в интегральной пробе, хотя в целом тенденция намечается и здесь.

Достоверной корреляции между обилием организмов и величиной их вариации не было для всех наблюдений, кроме суточного лова 16 сентября 1977 г., где корреляция, равная 0.42, была достоверна лишь на уровне значимости 0.05. Даже при очень высокой численности, например, для науплиев - 1270 тыс.экз. в столбе воды, коэффициент вариации был близок к 1 (рис.2). Миграционная активность личинок копепоид низка, трудно предполагать существование у них крупных горизонтальных агрегаций. Можно лишь высказать предположение, что при учете науплиев и других мелких организмов, кроме мозаичности распределения, существенную роль могут играть выделение взрослыми хищными рачками и массовое отрождение молоди.

Как уже отмечалось выше, полученные данные не позволяют утверждать существование четкой связи между обилием организмов и разбросом величин их оценки. Однако при численности организмов, меньших 10 тыс.экз. в интегральной пробе, коэффициент вариации и его ошибка, как правило, больше.

Таким образом, варьирование получаемых величин и их ошибка в подавляющем большинстве случаев не зависит от численности организмов в столбе воды, а, по-видимому, определяются видовыми и возрастными особенностями, выделением хищниками и отрождением молоди. Даже значительное увеличение количества проб при интегрировании не позволяет добиться снижения коэффициента вариации до величин случайных отклонений для большинства организмов. Полученные данные дают возможность предположить, что точность оценки обилия планктона не зависит от сезона.

Эти выводы заставляют весьма осторожно относиться к широкому внедрению батометрического метода оценки численности и биомассы планктонных организмов в практику гидробиологических исследований. Наиболее совершенное и точное орудие лова - планкто-батометр - оказывается малопримодным при попытках с его помощью оценить обилие планктона в больших массах воды. Высокая уповистость этого прибора не окупает точечность отбора проб. Пусть увеличения количества проб этим прибором тоже вряд ли можно признать целесообразным, так как тотальный облов 10-литровым батометром Дьяченко-Коженикова 20-метрового столба воды потребует взятия 80 проб, что вряд ли осуществимо на практике. Как отмечает И.А.Киселев (1969), «Универсального метода исследования планктона... нет и быть не может» (с.140).

Применение батометра, на наш взгляд, оправдывается лишь при изучении мелкокомаситного распределения планктонных организмов или оценки их обилия в водоемах с заведомо равномерным распределением зоопланктона. Применение же количественных сетей из-

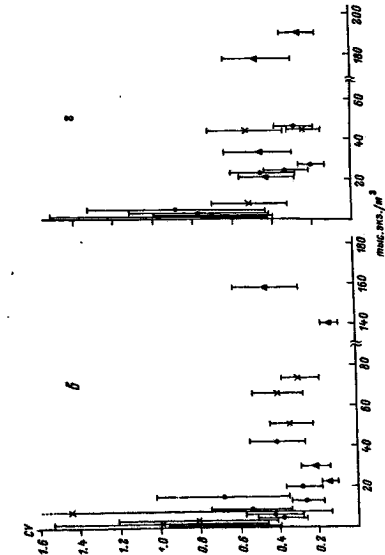
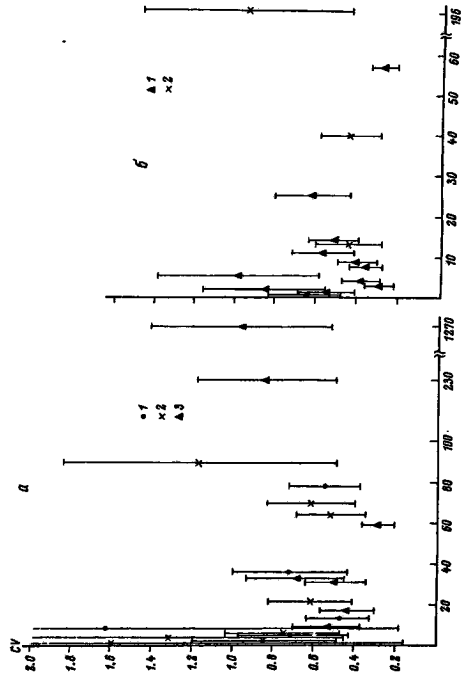


Рис. 2. Зависимость коэффициента вариации от обилия планктонов в столбе воды на 5 суточных станциях в оз.Сиверском.

а - 8 августа 1977 г., б - конец лета: 1 - 23 августа 1978 г., 2 - 19 марта 1977 г., в - 10 сентября 1977 г., г - 18 октября 1978 г.; а, э, г: 1 - коловратки, 2 - ветвистоусые, 3 - веслоногие; по оси ординат - коэффициент вариации, по оси абсцисс - численность организмов в столбе воды.

Таблица 2

Вариации численности различных представителей зоопланктона в отдельных сериях на суточной станции 16 сентября 1977 г.

Вид	\bar{x}	s	CV	Ошибка CV
<i>Daphnia cucullata</i>	66756.1	26111.4	0.39	0.12
<i>D. longispina</i>	3592.5	2987.3	0.82	0.40
<i>Bosmina longirostris</i>	7478.3	10747.9	1.44	1.30
<i>B. coregoni</i>	50943.3	16710.7	0.33	0.10
<i>Chydorus sphaericus</i>	74987.9	21477.4	0.29	0.09
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	2626.8	2711.2	0.99	0.57
<i>Trichocerca sulcata</i>	7205.8	3921.3	0.54	0.20
<i>T. capucina</i>	13721.7	3739.5	0.27	0.08
<i>Keratella cochlearis</i>	20501.7	5708.8	0.28	0.09
<i>K. quadrata</i>	15336.7	10459.9	0.68	0.34
<i>Kellicottia longispina</i>	1995.0	1107.2	0.55	0.21
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	7188.0	2987.3	0.42	0.14
<i>P. major</i>	1899.2	1560.9	0.82	0.40
<i>Synchaeta pectinata</i>	6236.0	1600.0	0.26	0.08
<i>S. tremula</i>	2007.5	2582.8	1.29	0.99
<i>Asplanchna priodonta</i>	5247.5	1968.8	0.38	0.12
<i>Conochilus unicornis</i>	42292.5	17200.7	0.41	0.14
<i>Filinia longiseta</i>	2176.2	1959.2	0.90	0.47
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	22051.0	3307.5	0.15	0.04
<i>Copepodit Calanoida</i>	30162.5	6670.9	0.22	0.07
<i>Nauplii</i>	158858.3	72006.9	0.45	0.16
<i>Cyclops scutifer</i>	878.3	606.9	0.69	0.30
<i>Copepodit Cyclopoida</i>	140023.3	18253.9	0.13	0.04

бавляет гидробиолога от необходимости учитывать вертикальную неоднородность распределения, и отказ от сети как орудия лова при количественной оценке крупномасштабных различий планктонных сообществ, по-видимому, следует считать преждевременным.

Л и т е р а т у р а

- И з а й н ш т е й н Б.А. О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод.“, 1969, № 3, с.44-53.
- В а й н ш т е й н Б.А. Распределение пресноводных беспозвоночных в водоемах и методы оценки их обилия. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с.285-294.
- Д ь а ч е н к о И.П. Предварительные результаты сравнительных исследований уловистости орудий лова планктона. - Информ. бюл. Ин-та биол. водохр. АН СССР, 1960, № 8-9, с.79-83.
- Д ь а ч е н к о И.П. Сравнительный анализ уловистости планктонночерпателя системы Богорова и планктобатометра. - Матер. по биол. и гидрол. волжских водохранилищ. М.; Л., 1963, с.29-35.
- К и с е л е в И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969, т.1. Вводные и общие вопросы планктонологии. 657 с.
- Р и в ь е р И.К. Зоопланктон и нейстон. - В кн.: Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с.138-158.

СОДЕРЖАНИЕ

- Бочино А.А. Экспериментальные исследования действия повышенной температуры воды на высшие водные растения	3
Мильникова З.М. Динамика численности инфузорий в об- растаниях Рыбинского водохранилища в 1979 г.	15
Скальская И.А. Видовое разнообразие и успехсия зоопе- рифитов на побережье Рыбинского водохранилища	23
Жгарева Н.Н. О вертикальной структуре населения зарослей роста разнотравного	49
Ривьер И.К. Некоторые особенности периода летней стагнации на оз.Сиверском	57
Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчиннико- ва Н.К. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского во- дохранилища	69
Морлухай-Болотовской Ф.Д., Столбуно- ва В.Н. О неравномерности распределения зоопланктона в верхневолжских водохранилищах	88
Маркевич Г.И. Суточная динамика вертикального распре- деления массовых форм зоопланктона в оз.Сиверском	100
- Величко А.Н. Влияние подогрева на продукцию массовых видов ветвистых рачков Иваньковского водохранилища	123
Митропольский В.И., Бисеров В.Н. Многолет- няя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище	145
- Житова Т.С., Краснов Е.В. К вопросу о морфологии леща (<i>Abraamis brama L.</i>)	154
Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г. Морфологическая из- менчивость и внутривидовая структура волжского леща	171
Маркевич Г.И., Корнеева Е.А. О достоверности учета зоопланктона в связи с неравномерностью его вертикаль- ного распределения	194

ЭКОЛОГИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Труды, вып.45(48)

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства Л.С.Евстигнеева
Технический редактор Е.В.Поликтова
Корректор Э.Г.Рабинович

ИБ № 20353

Подписано к печати 17.02.82, М-26327. Формат 60х90 1/16. Бумага офсетная
№ 1. Печать офсетная. Печ. л. 13+13,00 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 13,25.
Уч.-изд. л. 12,70. Тираж 950. Изд. № 6195. Тип. зак. № 860. Цена 1 р. 80 к.

Издательство „Наука“, Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская пл., 1

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства „Наука“
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 574.53:582.4/9

Экспериментальные исследования действия повышенной температуры воды на высшие водные растения. Биочино А.А. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 3-14.

Рассматривается способ экспериментального исследования теплоустойчивости высших водных растений на основе определения интенсивности фотосинтеза методом непрерывного измерения pH воды. Найдены пороги первичной теплоустойчивости 13 видов макрофитов. Обсуждаются вопросы, связанные с температурным оптимумом продуктивности водных сосудистых растений. Лит. - 10 назв., ил. - 6.

УДК 574.5(353)

Динамика численности инфузорий в обрестаниях Рыбинского водохранилища в 1979 г. Мильникова З.М. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 15-22.

Рассматриваются видовой состав и сезонная динамика перифитонных инфузорий в разных зонах прибрежья Рыбинского водохранилища в зависимости от ориентации и длительности экспозиции субстратов. Лит. - 7 назв., ил. - 4.

УДК 574.586

Видовое разнообразие и сукцессия зооперифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища. Скальская И.А. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 23-48.

На основании материалов по обрестаниям, собранным в течение 2 лет в прибрежье Рыбинского водохранилища с помощью искусственных субстратов, дается список видов обрестателей в разных зонах прибрежья водохранилища, рассматриваются сезонная динамика обрестателей на качественно различных субстратах, распределение обрестателей в зависимости от глубины, влияние различных биотических факторов на степень развития обрестаний. С помощью индекса видового разнообразия Шеннона анализируются сукцессия и стабильность сообществ обрестателей. Лит. - 14 назв., ил. - 9.

УДК 574.652(26)

О вертикальной структуре населения зарослей рдеста разнолистного. Жгарева Н.Н. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 49-56.

Вертикальная структура населения зарослей рдеста разнолистного изучалась с помощью садков. Установлено, что в условиях защищенного прибрежья Рыбинского водохранилища и экспериментального пруда в биоценозе рдеста разнолистного развиваются одитипные комплексы фитофильных организмов (коэффициент видового сходства 78-86%). Однако в поверхностном и придонном горизонтах этого биоценоза отмечено существенное различие среди доминирующих видов, что свидетельствует о ярусности распределения организмов. Макрофауна от 80 до 82% сконцентрирована в поверхностном слое (0,5 м) среди наибольшего развития фитомассы рдеста, а мейофауна от дна до поверхности распределена более равномерно. Лит. - 6 назв., ил. - 4, табл. - 1.

УДК 574.583(258.2):519

Некоторые особенности периода летней стагнации на оз.Сиверском. Ривьер И.К. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 57-68.

В поверхностных слоях оз.Сиверского (глубина 25 м) в периоды летней стагнации расселены Cladocera, метаминию и верхние слои гипolimниона заселяет Cyclops scutifer scutifer, впервые обнаруженный в оз.Сиверском - южной границе этого вида - в 1973 г. В августе 1977 г. в озере наблюдался летний замор, бескислородная зона простиралась до слоя скачка, зоопланктон был сосредоточен в верхних 6 м, миграции были слабо выражены. Показано, что в связи со скоплениями зоопланктона (до 6,6 г/м³) в слое воды 0-6 м количество поглощаемого ракообразными кислорода достигало значительных величин - до 1 мл/(л.сут). Лит. - 10 назв., ил. - 5, табл. - 3.

УДК 574.583(285.2):519

Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 69-87.

Характер зоопланктона зависит от преимущественного влияния восточного или западного атмосферного переноса. При восточном преобладают солнечная погода с пониженной ветровой деятельностью, плановым прогревом воды, высокими температурами, большой про-

зрачностью, обильнее синезеленых водорослей, а также высокой численностью *Conochilus*, *Keratella*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*. Годы с западным переносом характеризуются пониженной температурой воды, ее скачкообразным прогревом, низкой прозрачностью, слабым цветением синезеленых и резким падением численности *Conochilus* и *Bosmina coregoni*. Лит. - 18 назв., ил. - 6, табл. - 1.

УДК 574.583(28):591

О неравномерности распределения зоопланктона в верхневолжских водохранилищах. Мордухай - Болтовской Ф.Д., Столбунова В.Н. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 88-90.

В Рыбинском и Иваньковском водохранилищах (1975-1977 гг.) наибольшая неравномерность распределения зоопланктона наблюдалась в прибрежье на поверхности среди кладов (величина численности иногда колебалась в 48 раз); с глубиной колебания уменьшались (на 2 м - до 9 раз). Наиболее плотные скопления образуют *Polphemus pediculus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia pulchella*, колебания их численности - в 500-1000 (до 1300) раз. В пелагиали неравномерность распределения кладов меньше (поверхность - 6-7 раз, глубина 2 м - 3-5 раз). Ночью агрегированность рачков уменьшается. Для характеристики зоопланктона пиктограмм требуется большее число проб, чем для суждения с той же точностью о нем в пелагиали. Лит. - 15 назв., ил. - 4, табл. - 7.

УДК 574.583(28):591.543.43

Суточная динамика вертикального распределения массовых форм зоопланктона в оз.Сиверском. Маркевич Г.И. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 100-122.

Приводятся суточная динамика вертикального распределения массовых форм коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков в оз.Сиверском в течение 1975-1978 гг. Отмечено изменение характера миграций в различные сезоны года. Обсуждается противофазность миграций близких видов ракообразных и коловраток. Делается вывод о сопряженности миграций отдельных организмов. Лит. - 36 назв., ил. - 9.

УДК 595.324:574.55

Влияние подогрева на продукцию массовых видов ветвистоусых рачков Иваньковского водохранилища. Величко А.Н. - В кн.:

206

Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 123-144.

По ежелекадным сборам зоопланктона в 3 пелагиальных участках Иваньковского водохранилища сравниваются серии ловов батометром и сеткой. Дается сезонная динамика структурных (N, B) и функциональных (P, C_Д, P/B, T, A, R, K, K_с) показателей для популяций массовых видов рачков. Определены количество яиц, производимое в популяциях, выживаемость, элиминация. Найдены уравнения множественной регрессии для расчета продукции *Bosmina longirostris* и *Daphnia cucullata*. В среднем за сезон в отпеленной зоне плодотворность рачков меньше, чем в контрольной, однако скорость продукционного процесса, эффективность использования энергии выше. Плотность рачков во всех зонах в основном обусловлена элиминацией и количеством яиц, производимым популяцией. Лит. - 25 назв., ил. - 3, табл. - 7.

УДК 574.587(28):591

Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище. Митропольский В.И., Бисеров В.И. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 143-153.

Приводятся результаты обработки сборов бентоса, проведенных на постоянных станциях в Горьковском водохранилище в 1977-1979 гг. Даются средние биомассы для озерной части водоема и на отдельных створах. Разбирается состав бентоса. Данные последних лет сопоставляются с данными за предыдущие годы, начиная с момента сооружения водохранилища. Лит. - 7 назв., табл. - 4.

УДК 597.554.3-14

К вопросу о морфологии леща (Abramis brama L.) Жигитенев Т.С., Краснопер Е.В. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 154-170.

Морфология леща (*Abramis brama* L. typ) Невской губы Финского залива освещена в 3 работах. Приводятся новые сведения о пластических признаках неевского леща. На основании 27 описаний вычислены морфологические показатели "нормы" леща европейской части СССР, Казахстана и Средней Азии; ближе к "норме" стоит лещ Днепра. Невский лещ по 4 описаниям показал наибольшее отклонение от "нормы". Степень различий (C_Д) по числу жаберных тычинок, высоте анального плавника и спинового плавника между невским лещом "нормой" и типом подвоя *A.b.orientalis* (Berg) достигает таксономического значения. Однако границы ареала невской формы леща пока не установлены. Лит. - 28 назв., ил. - 2, табл. - 5.

207

Морфологическая изменчивость и внутривидовая структура волжского леща. Яковлев В.Н., Изюмов Ю.Г. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 171-183.

Рассматривается изменчивость счетных и неметрических признаков волжского леща *Abramis brama* в географическом интервале от Ивановского водохранилища до Астрахани. Изменение признаков не соответствует традиционным представлениям о географической изменчивости рыб и не совпадает с термическим и гидрохимическими градиентами. Структура популяций определяется взаимодействием нескольких генетических потоков (верхневолжского, шекснинского и камского). Зоны интеграции этих потоков характеризуются снижением морфогенетического гомеостаза и высокими показателями асимметрии. Гипотеза Л.С.Берга о двух подвидах леща в бассейне Волги не подтверждается. Лит. - 55 назв., ил. - 1, табл. - 5.

О достоверности учета зоопланктона в связи с неравномерностью его вертикального распределения. Маркевич Г.И., Кореева Е.А. - В кн.: Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982, с. 194-201.

На материале 5 суточных станций анализируется эффективность использования 10-литрового планктобатора для количественной оценки зоопланктона в водоемах. Установлено, что суточная динамика вертикальной структуры приводит к значительным расхождениям в оценке численности и биомассы зоопланктона на одной и той же станции. Достоверной связи между вариацией численности организма в пробе и их обилием в водоеме на 4 первых станциях из 6 не обнаружено. Рекомендуется для анализа количественного развития планктона в различных точках акватории использовать планктонную сеть. Лит. - 6 назв., ил. - 2, табл. - 2.

1 р. 90 к.



«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

