

06  
4/74  
65/68

MODERN ECOSYSTEM OF THE  
NERO LAKE

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ  
ЭКОСИСТЕМЫ оз. НЕРО**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

---

Труды, вып. 65(68)

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ  
ЭКОСИСТЕМЫ оз. НЕРО**

Часть I

Рыбинск • 1991

5475 (2802/47)  
(471/)

Современное состояние экосистемы оз. Неро. — Рыбинск, 1991.—176 с.

В сборнике рассматриваются структура, функционирование и особенности современного состояния составляющих экосистемы оз. Неро: фитопланктона и макрофитов, зоопланктонного, зообентического и зарослевого сообществ, а также ихтиоценоза и паразитов рыб. По многим показателям дана оценка сапробиологического состояния водоема и степени его эвтрофирования.

Рассчитан на гидробиологов-лимнологов и биологов широкого профиля.

Ответственный редактор **И. К. Ривьер**

ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ

И. В. Гепанкина

36973н

*И. К. РИВЬЕР**Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР***ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ И КРАТКАЯ  
ЛИМНИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА**

Неро — мелководное, слабопроточное озеро с большой зарастаемостью, мощными иловыми отложениями и заморными явлениями зимой. Температура воды из-за мелководности озера зависит от метеоусловий. Воды слабо окрашены, сильно минерализованы, в настоящее время значительно загрязнены.

Неро — самое крупное озеро Волжского бассейна в пределах Ярославской области. Длина его около 12.5 км, наибольшая ширина 8 км, средняя площадь зеркала 51.7 км<sup>2</sup>, наибольшая около 58 км<sup>2</sup>. Неро — проточное озеро: в него впадает около 20 притоков, самый большой — р. Сара. Вытекает из озера р. Векса Ростовская, которая через 5 км сливается с р. Устье, образуя сравнительно многоводную р. Которосль. Последняя впадает в р. Волгу в г. Ярославле. Во время весеннего половодья в р. Вексе наблюдаются периоды обратного течения из р. Устье в озеро. Такие явления случаются один раз в три года. Они вызваны как сильным половодьем, так и летне-осенними паводками после продолжительных дождей. Р. Векса имеет относительно слабую пропускную спо-

способность, поэтому высокий уровень на озере вызывает противотечение по реке [2]. На р. Вексе у с. Белогостицы имеется плотина.

Озеро мелководно, средние глубины 0.7—1.2 м, максимальная глубина около 5 м. Размеры, конфигурация, глубины и объем озера изменяются в зависимости от колебаний уровня воды, которые достигают 3.2 м. При типичном летнем уровне в озере имеются три острова: Городской, Левский и небольшой к востоку от устья р. Сары. Более 80% площади озера занимают участки с глубиной, близкой к 1 м. Ложбина — углубление, как бы идущее по дну русло реки, вытянутое с юго-запада на северо-восток, располагается от устья р. Сары к истоку р. Вексы. Здесь же наблюдается наибольшая направленная проточность. Впадина с глубиной около 5 м расположена против с. Угодици.

Ледостав на озере длится 211—148 сут. Толщина льда колеблется по многолетним данным от 16 до 82 см. Наиболее толстый лед обычно наблюдается в марте, а в особенно холодную зиму 1987 г. и в апреле толщина льда была 70—76 см, в юго-западной части до 84 см, в теплую зиму 1990 г. — наибольшая толщина льда (40—50 см) наблюдалась в первую половину зимы.

За период наблюдений с 1935 по 1963 гг. самое раннее вскрытие отмечено 15 апреля 1935 г., самое позднее — 9 мая 1941 и 1945 гг. [3]. В 1987 г. вскрытие озера произошло 21 апреля, в 1988 г. — 7 апреля и в 1989 г. — 31 марта. Последние два срока самые ранние из всех известных из-за необычайно теплых погодных условий. В 1989 г. абиотические факторы среды были экстремальными за весь период наблюдений.

Максимальный уровень озера отмечается в мае, минимальный — в октябре. Поверхностный сток в бассейне оз. Неро развит меньше, чем в других районах Ярославского Поволжья, что связано с большими фильтрационными способностями грунта. Паводок на озере длится от 20 до 50 сут. Однако высокий уровень воды благодаря грунтовому стоку поддерживается на озере и в реках еще в течение 10—30 сут. Повышение уровня ведет к подпору грунтовых вод, и поступление их в озеро на некоторое время прекращается. После пика половодья грунтовые воды, накопленные в аллювиальных отложениях, медленно поступают в озеро, к июню их запас истощается. На более глубоких водоносных горизонтах расход воды мало изме-

няется по сезонам, и озеро имеет подземное питание круглый год [2]. Наибольшая относительная доля вод глубоких водоносных горизонтов поступает в озеро зимой, особенно в январе, когда запасы грунтовых вод срабатываются.

Прозрачность озера невелика — в период открытой воды 30—50 см. Это связано с мелководностью и обильным развитием бактерио-фито-зоопланктона. Несколько большие величины (до 100—120 см) наблюдаются в Левском заливе и между зарослями в юго-восточных заливах, где меньше взмучивание. Зимой прозрачность выше в 3—6 раз. На мелководных станциях вода прозрачна до дна, над котловиной диск исчезает на глубине 200 см. Резкое возрастание прозрачности после ледостава характерно для мелководных эвтрофных озер.

Дно озера покрыто сапропелем мощностью от 5 до 20 м и содержанием органического вещества 25—43%. Количество органического вещества и плотность ила изменяются с глубиной, наиболее рыхлый с самым высоким содержанием органической части наилот состоит из полуразложившихся водорослей и частей высшей водной растительности. Такой богатый растительными остатками ил обладает большой теплоемкостью [1]. Этим объясняется высокая в течение всей зимы придонная температура воды, несмотря на мелководность озера. Холодный, с температурой около 0°C, изотермический слой в озере отсутствует, зимой идет подтаивание льда со стороны водной массы и уменьшение его толщины.

Температура воды озера связана с температурой окружающего воздуха. Водная толща вследствие мелководности водоема перемешивается до дна при ветрах средней силы, поэтому устойчивое расслоение невозможно. Однако весной при штилевой погоде наблюдается кратковременная прямая стратификация. Устойчивая обратная стратификация наблюдается в течение всего подледного периода. Максимальная температура наблюдается в июле, минимальная — в ноябре, перед ледоставом. Многолетняя средняя температура (°C), вычисленная по наблюдениям поста ГМС в г. Ростове, приводится ниже:

| Год       | Декада | Месяцы |      |      |      |      |      |     |     |
|-----------|--------|--------|------|------|------|------|------|-----|-----|
|           |        | IV     | V    | VI   | VII  | VIII | IX   | X   | XI  |
| 1936—1963 | 1      | —      | 5.5  | 16.6 | 19.6 | 19.3 | 13.8 | 6.2 | 1.8 |
|           | 2      | —      | 12.2 | 18.3 | 20.9 | 18.0 | 11.4 | 4.4 | —   |

| Год  | Декада | Месяцы |      |      |      |      |      |     |     |
|------|--------|--------|------|------|------|------|------|-----|-----|
|      |        | IV     | V    | VI   | VII  | VIII | IX   | X   | XII |
| 1987 | 3      | 4.8    | 14.3 | 19.3 | 20.2 | 16.4 | 9.1  | 2.7 | —   |
|      | 1      | —      | 4.4  | 12.0 | 17.5 | 18.4 | 12.8 | 5.7 | —   |
|      | 2      | —      | 8.1  | 17.6 | 16.8 | 14.6 | 11.1 | 4.0 | —   |
|      | 3      | —      | 6.5  | 17.6 | 17.8 | 14.5 | 7.6  | 0.5 | —   |
| 1988 | 1      | —      | 7.5  | 19.2 | 21.6 | 15.8 | 10.7 | 7.9 | 0.2 |
|      | 2      | —      | 10.1 | 16.6 | —    | 13.6 | 9.8  | 5.7 | —   |
|      | 3      | —      | 16.9 | 20.2 | —    | 12.5 | 9.3  | 1.3 | —   |
| 1989 | 1      | 0.6    | 10.9 | 16.3 | 19.8 | 18.3 | 14.0 | 8.0 | 5.1 |
|      | 2      | 1.3    | 12.9 | 17.0 | 20.4 | 17.5 | 10.3 | 9.8 | 0.8 |
|      | 3      | 6.5    | 11.9 | 22.7 | 18.5 | 16.5 | 10.1 | 7.6 | —   |

Максимальная летняя температура (30.5°C) наблюдалась в озере 5—6 июля 1938 г., 30 июня 1989 г. было 27°C.

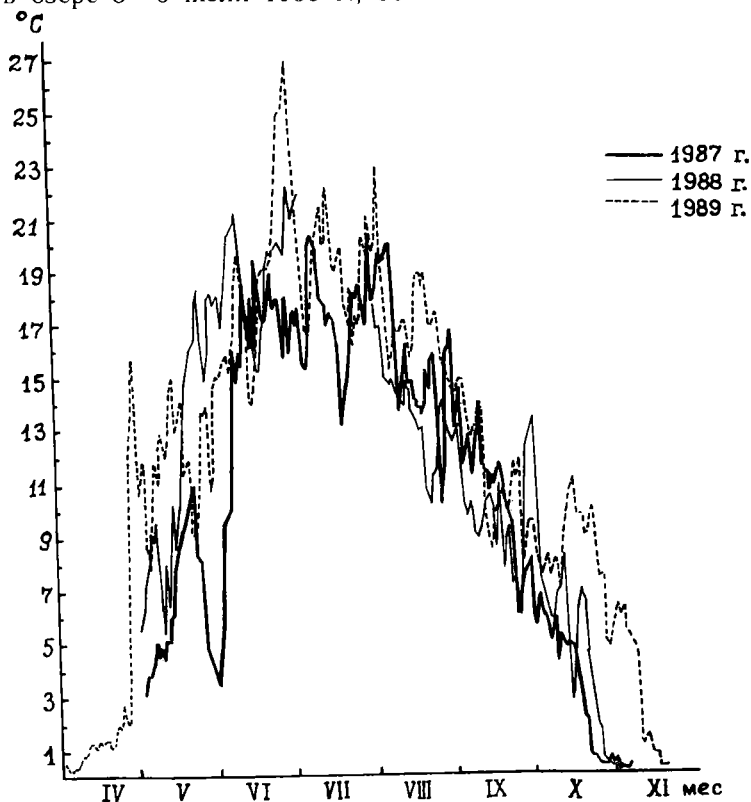


Рис. 1. Динамика температуры озера в период открытой воды

Любое похолодание быстро сказывается на температуре воды озера, для которого характерны значительные (на 10°C и более) колебания в течение 5—7 сут. в зависимости от метеоусловий (рис. 1).

Зимняя температура максимальна в придонном слое (в марте 1989 г. достигала 4.4°C), что связано с высокой минерализацией вод. Наиболее прогретые придонные слои располагаются по обе стороны от ложбины, куда поступают холодные воды р. Сары (рис. 2). Нагревание зимнего озера происходит очень быстро, уже в январе наблюдаются придонные температуры до 3—3.6°C и прогрев достигает нижней кромки льда.

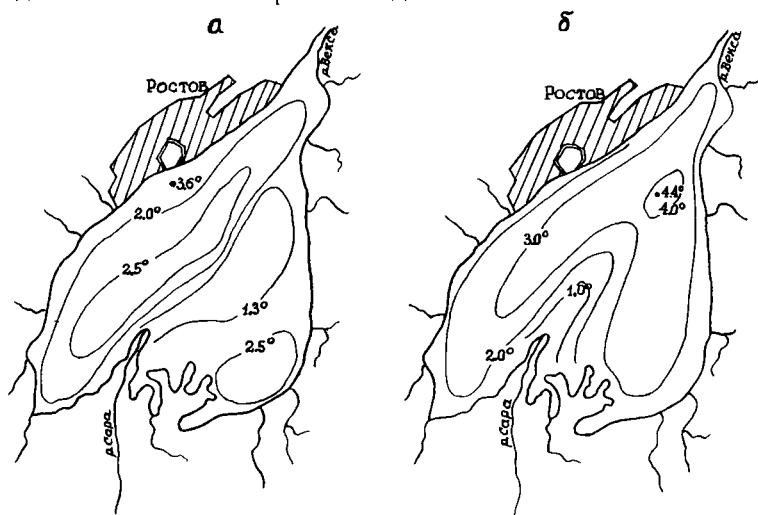


Рис. 2. Придонная температура (°C) 26 марта 1988 г. (а) и 21 марта 1989 года (б)

Кислородный режим характеризуется относительно быстро развивающимся дефицитом после становления ледяного покрова. Так, в январе 1990 г. содержание кислорода (мг/л) было уже сравнительно низким, особенно в придонных слоях:

| Разрез, г. Ростов—<br>с. Угодичи | Глубина,<br>м | Поверхность | Дно  |
|----------------------------------|---------------|-------------|------|
| станции 1                        | 1.4           | 1.44        | 0.79 |
| 2                                | 1.4           | 0.79        | 0.77 |
| 3                                | 3             | 1.53        | 0.56 |
| 4                                | 3.7           | 1.4         | 0.83 |
| Р. Векса                         | 1             | 2.4         | 2.35 |
| Р. Сары                          | 2             | 3.1         | 3.0  |



Во второй половине зимы кислород практически исчезает, перед вскрытием водоема в начале апреля даже на поверхности регистрируются лишь следы  $O_2$ ; вода в районе котловины имеет сильный запах сероводорода.

Летом кислородный режим определяется легкой перемешиваемостью до дна, однако во время штилевой погоды в жаркие периоды лета 1988—1989 гг. отмечались случаи дефицита кислорода у дна.

Грунтовые воды Ростовской низины в отдельных местах имеют повышенную соленость вследствие подтока минеральных вод триаса [2]. По химическому составу воды оз. Неро среди большинства озер Ярославского Поволжья выделяются высоким содержанием хлоридов и повышенным общим содержанием минеральных компонентов. Это связано с относительно неглубоким залеганием богатых солями пород пермского и триасового возраста. Сумма ионов, по устному сообщению Ф. И. Безлера, в марте 1963 г. равнялась 468—589 мг/л, в сентябре 1963 г. — 234 мг/л. Общая жесткость воды зимой максимальна: более чем в 2 раза выше, чем летом. Содержание ионов хлора в течение года меняется более, чем в 10 раз. Это связано с преобладающим зимой поступлением глубинных грунтовых вод. Содержание минеральных веществ в воде озера минимально в период таяния льда и половодья, однако оно остается выше, чем в других близлежащих водоемах.

Реакция среды большую часть года остается нейтральной (рН 7.0—7.2), летом в зарослях вода слабощелочная.

Вода озера слабо окрашена, содержит сравнительно мало гумуса. В открытой части цветность колеблется в пределах 20—30°, но в конце лета в зарослях макрофитов отмечены величины до 40—60°, но это нетипично для озера. В январе 1990 г. в центральной части над глубинами 3—4 м величина цветности составляла 20°.

Озеро находится под сильным влиянием сточных вод г. Ростова и поселков на притоках. Загрязняющее воздействие бытовых и промышленных стоков, маломерного флота и т. д. сказывается на интенсивности эвтрофирования и ухудшает сапробиологическое состояние озера. Основной приток — р. Сара загрязняется коммунальными и производственными стоками от консервного завода пос. Поречье-Рыбное. Неблагоприятными факторами являются также строительство дамбы и шоссе, отгородившие часть Левского залива, что нанесло ущерб рыбо-

му хозяйству, неконтролируемое поступление с сельхозугодий минеральных удобрений, ядохимикатов, стоки с ферм и крупных автомагистралей.

Интенсивный антропогенный пресс прослеживается во всех звеньях биоты. Общее, относительно высокое, количество кормовых организмов планктона и бентоса, мощно развитая высшая водная растительность — богатая база для ведения рыбного хозяйства и расселения водоплавающей птицы. Однако в результате пагубного влияния на водоем человеческой деятельности роль его как объекта рыбного промысла и охоты резко упала.

Наиболее подробные исследования сообществ экосистемы озера произведены Институтом биологии внутренних вод АН СССР в 1987—1989 гг. в период открытой воды, с 1980 по 1990 — зимой. Материал собирали на станциях, схема которых представлена (рис. 3). Результаты исследований фитопланктона, его пигментного состава, первичной продукции, высшей водной растительности, зоопланктонного сообщества, бентоса, зарослей фауны, рыбного сообщества и его паразитофауны изложены в соответствующих статьях книги.

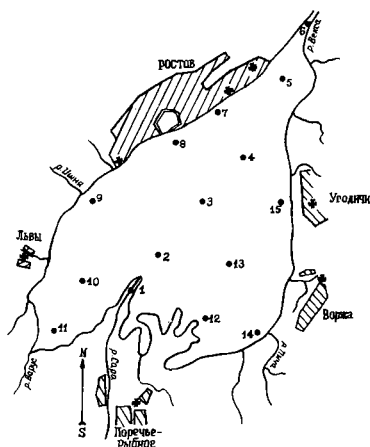


Рис. 3. Расположение станций на оз. Неро

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бакастов С. С. Теплофизические характеристики грунтов//Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966.
2. Рохмистров В. Л. Водный баланс озер Неро и Плещеево//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
3. Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.

**ФИТОПЛАНКТОН оз. НЕРО**

В фитопланктоне обнаружено 354 таксона водорослей, сезонная динамика характеризуется одним летним максимумом, средняя за сезон биомасса характеризует озеро как высокотрофное.

Первый флористический список фитопланктона озера был составлен по данным единичных проб 1902 г. и включал 45 таксонов: 13 синезеленых, 1 золотистых, 18 диатомовых, 3 динофитовых, 10 зеленых [1]. В 20-х годах в поверхностном слое сапропеля озера находили в большом количестве остатки зеленых из родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*, синезеленых и других водорослей [3]. В пробах, собранных в мае — июне 1963 г., обнаружено 167 таксонов водорослей, из них около 30 были общими с указанными Е. Н. Болохонцевым [1]. Наибольшее видовое разнообразие отмечено у зеленых, синезеленых и диатомовых водорослей — соответственно 58, 50 и 49 видов [5].

В 1987—1988 гг. изучали видовой состав, структуру фитопланктона и его пространственно-временное распределение. Пробы воды отбирали батометром Кожевникова интегрально от поверхности до дна на 10 станциях, в 1987 г. — ежемесячно с мая по октябрь, а в 1988 г. — в марте, мае — июле, сентябре и октябре. Фитопланктон концентрировали на мембранных фильтрах с последующей фиксацией кислым йодо-формалиновым фиксатором и обрабатывали по принятой в ИБВВ АН СССР методике [6]. Обработали также пробы фитопланктона, собранные в озере на 4 станциях в августе 1985 г. Численность и биомассу фитопланктона в среднем за сезон для каждой станции и в целом для озера рассчитывали как средневзвешенные.

За время исследований обнаружено 354 видовых и внутривидовых таксона водорослей, из которых только 68 отмечались в 1963 г. Не найдены представленные в этом

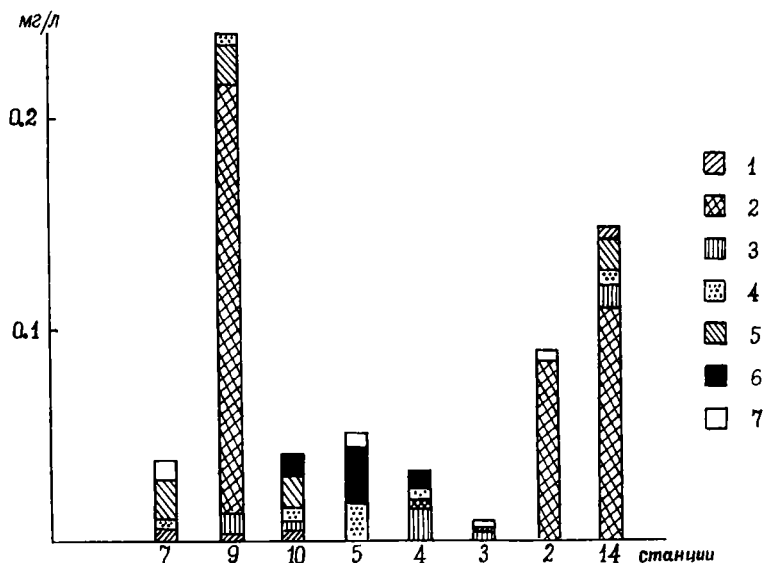


Рис. 1. Распределение биомассы фитопланктона в марте 1988 г.

1 — синезеленые, 2 — диатомовые, 3 — зеленые, 4 — криптофитовые, 5 — динофитовые, 6 — эвгленовые, 7 — прочие.

списке водоросли из родов *Gonium* Müll., *Volvox* (L.) Ehr., *Draparnaldia* Bory, *Cladophora* Kütz., *Spirogyra* Link., *Desmidium* Ag. Наиболее богатой в таксономическом отношении группой оказались зеленые водоросли — 135 видовых и внутривидовых таксонов, из них 120 — представители порядка *Chlorococcales*, значительно уступали им в разнообразии диатомовые и синезеленые водоросли — 79 и 55 таксонов (см. список).

## CYANOPHYTA

### порядок *Chroococcales*

*Rhabdoderma irregulare* (Naum.) Geitl.

*Merismopedia tenuissima* Lemm.

*M. marssonii* Lemm.

*M. punctata* Meyen

*M. glauca* (Ehr.) Naeg.

*M. elegans* A. Br.

*Microcystis aeruginosa* Kütz.

*M. ichthyoblabe* Kütz.  
*M. viridis* (A. Br.) Lemm.  
*M. wesenbergii* Kom.  
*M. pulvereae* (Wood.) Forti emend. Elenk.  
*M. pulvereae* f. *incerta* (Lemm.) Elenk.  
*M. pulvereae* f. *parasitica* (Kütz.) Elenk.  
*M. pulvereae* f. *delicatissima* (W. et G. West.) Elenk.  
*M. pulvereae* f. *holsatica* (Lemm.) Elenk.  
*Aphanothece stagnina* (Spreng.) B-Peterg. et Geitl. emend.  
*A. clathrata* f. *brevis* (Bachm.) Elenk.  
*Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb. emend. (= *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Naeg.).  
*G. montana* Kütz. ampl. Hollerb.  
*G. minuta* (Kütz.) Hollerb. ampl. (= *Chroococcus minutus* (Kütz.) Naeg.).  
*Gomphosphaeria lacustris* Chod. (= *Snowella lacustris* (Chod.) Kom. et An.)  
*G. lacustris* f. *compacta* (Lemm.) Elenk. (= *Woronichinia compacta* (Lemm.) Kom. et An.)

#### порядок **Oscillatoriales**

*Romeria leopoliensis* (Racib.) Koczw.  
*Oscillatoria bornetii* (Zukal.) Forti (= *Tychonema bornetii* (Zukal.) Kom. et An.).  
*O. gracilis* Boecher (= *Jaaginema gracile* (Boecher) Boecher).  
*O. quadripunctulata* Bruehl. et Biswas var. *quadripunctulata* Lemm.  
*O. limnetica* Lemm. (= *Pseudoanabaena limnetica* (Lemm.) Kom.).  
*O. limnetica* f. *brevis* Nyg. (= *Pseudoanabaena acicularis* (Nyg.) Kom. et An.)  
*O. redekei* (van Goor) (= *Limnothrix redekei* (van Goor) Kom. et An.).  
*O. planctonica* Wolosz. (= *Limnothrix planctonica* (Wolosz.) Kom. et An.).  
*O. amphibia* Ag. (= *Phormidium amphibium* Ag. ex Gom.).  
*O. amoena* (Kütz.) Gom. (= *Phormidium amoenum* Kütz.).  
*O. agardhii* f. *aequicrassa* Elenk. (= *Planktothrix agardhii* (Com.) Kom. et An.)  
*Oscillatoria* sp.

*Phormidium micicola* Hub.-Pestal. et Naum. (=Pseudoanabaena mucicola Hub.-Pestal. et Naum.))

*Phormidium* sp.

*Lyngbya limnetica* Lemm. (=Planctolyngbya subtilis (W. West.) Kom. et An.)

*L. perelegans* Lemm. (=Lentolyngbya perelegans (Lemm.) Kom. et An.)

*L. circumcreta* G. S. West (=Planctolyngbya circumcreta (G. S. West) Kom. et An.)

*Lyngbya* sp.

*Pseudoanabaena galeata* Boecher

#### порядок **Nostocales**

*Anabaenopsis circularis* (G. S. West) Wolosz. et Miller.  
*Anabaena lemmermannii* P. Richt.

*A. circinalis* Kütz. f. *circinalis*

*A. flos-aquae* f. *minor* (W. West) Elenk.

*A. affinis* Lemm.

*A. macrospora* f. *gracilis* (Lemm.) Elenk.

*A. scheremetievi* Elenk.

*A. variabilis* Kütz. f. *variabilis*

*A. aequalis* Borge

*A. oscillarioides* f. *torulosa* (Lagerh.) Elenk.

*A. cylindrica* Lemm.

*Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. f. *flos-aquae*

*A. flos-aquae* f. *gracile* (Lemm.) Elenk. (=A. *gracile* (Lemm.) Lemm.)

*A. issatschenkoi* (Issatsch.) Pr.-Lavr.

### CHRYSTOPHYTA

#### порядок **Chromulinadales**

*Chrysococcus biporus* Skuja

*C. triporus* Matv.

*Kephyrion rubri-claustri* Conr.

*Mallomonas* Perty sp.

#### порядок **Ochromonadales**

*Dinobryon crenulatum* W. et G. S. West

*D. bavaricum* var. *medium* (Lemm.) Krieg.

*D. divergens* Imh.

*Synura uvella* Ehr. emend. Korsch.

*Synura* sp.

## BACILLARIOPHYTA

### порядок **Thalassiosirales**

- Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller
- S. invisitatus* Hohn et Hell.
- S. hantzschii* Grun.
- Stephanodiscus* sp.
- Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round
- Cyclotella meneghiniana* Kütz.
- C. comta* (Ehr.) Kütz.

### порядок **Melosirales**

- Melosira varians* Ag.
- Aulacosira islandica* (O. Müll.) Sim.
- A. granulata* (Ehr.) Sim.
- A. granulata* v. *angustissima* (O. Müll.) Sim.
- A. italica* subsp. *subarctica* (O. Müll.) Sim.
- A. ambigua* (Grun.) Sim.

### порядок **Biddulphiales**

- Attheya zachariasii* Brun.

### порядок **Araphales**

- Fragilaria crotonensis* Kitt.
- F. leptostauron* (Ehr.) Hust.
- F. construens* (Ehr.) Grun.
- F. construens* var. *venter*. (Ehr.) Grun.
- F. construens* var. *binodis* (Ehr.) Grun.
- F. construes* var. *exigua* (W. Sm.) Schulz.
- F. construes* f. *bigibbea* A. Cl.
- F. pinnata* Ehr.
- Synedra berolinensis* Lemm.
- S. pulchella* var. *lacerata* Hust.
- S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna*
- S. ulna* var. *danica* Kütz.
- S. acus* Kütz.
- S. acus* var. *radians* Kütz.
- S. rumpens* var. *familiaris* (Kütz.) Grun.
- S. tenera* W. Sm.
- S. tabulata* (Ag.) Kütz.
- Asterionella formosa* Hass.
- A. gracillima* (Hantzsch.) Heib.
- Diatoma vulgare* Bory
- D. elongatum* (Lyngb.) Ag.

*D. elongatum* var. *hubridum* Grun.

*D. hiemale* f. *genuina* May.

порядок **Raphales**

*Navicula cuspidata* Kütz.

*N. cryptocephala* Kütz.

*N. cryptocephala* var. *intermedia* Grun.

*N. hungarica* var. *capitata* Cl.

*N. radiosa* Kütz.

*N. peregrina* (Ehr.) Kütz.

*N. peregrina* var. *hefvingensis* (Ehr.) Cl.

*N. peregrina* var. *perigrinoides* A. Cl.

*Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh.

*Pinnularia microstauron* (Ehr.) Ch.

*P. major* Kütz.

*Caloneis silicula* (Ehr.) Cl.

*Cocconeis placentula* Ehr.

*Achnanthes minutissima* Kütz.

*Eunotia lunaris* (Ehr.) Grun.

*E. bigibba* Kütz.

*Cymbella prostrata* (Berk.) Cl.

*C. turgida* (Greg.) Cl.

*C. ventricosa* Kütz.

*Amphora ovalis* Kütz.

*Gomphonema pseudoaugur* Lange-Bertalot

*G. angustatum* (Kütz.) Rabenh.

*Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz.

*Nitzschia angustata* var. *acuta* Grun.

*N. linearis* var. *tenuis* (W. Sm.) Grun.

*N. sublinearis* Hust.

*N. dissipata* (Kütz.) Grun.

*N. capitellata* Hust.

*N. heufleriana* var. *elongata* Pant

*N. frustulum* (Kütz.) Grun.

*N. subtilis* (Kütz.) Grun.

*N. intermedia* Hantzsch

*N. palea* (Kütz.) W. Sm.

*N. kützihihana* Hisle

*N. holsatica* Hust.

*N. gracilis* Hantzsch.

*N. gracilis* var. *capitata* Wisl. et Poretzky

*N. gracilis* var. *minor* Skabitsch.

*N. sigma* (Kütz.) W. Sm.

*N. vermicularis* (Kütz.) Grun.



*N. acicularis* W. Sm.  
*Cymatopleura solea* (Breb.) W. Sm.

## XANTHOPHYTA

### **Heterococcales**

*Tetraedriella impressa* Pasch.  
*T. regularis* (Kütz.) Fott  
*Pseudopolyedriopsis skujae* Hollerb.  
*Goniochloris spinosa* Pasch.  
*G. pulchra* Pasch.  
*G. smithii* (Bourr.) Fott  
*Goniochloris* sp.  
*Pseudostaurastrum hastatum* (Reinsch) Chod.  
*P. limneticum* (Borge) Chod. ex. Wojc.  
*Dichotomococcus curvatus* Korsch.  
*Centrtractus rotundatus* Pasch.  
*C. belonophorus* Lemm. var. *belonophorus*  
*C. belonophorus* var. *skujae* Kirjakov

## CRYPTOPHYTA

### порядок **Cryptomonadales**

*Rhodomonas pusilla* var. *bilata* Ettl  
*Chroomonas caudata* Geitl.  
*C. acuta* Uterm.  
*Cryptomonas ovata* Ehr.  
*C. borealis* Skuja  
*C. marssonii* Skuja  
*Cryptomonas* sp.

## DINOPHYTA

### порядок **Gymnodiniales**

*Gymnodinium* Stein sp.

### **Peridinales**

*Glenodinium berolinense* (Lemm.) Lind.  
*Peridinium latum* Pauls var. *latum*  
*P. inconspicuum* Lemm.  
*P. aciculiferum* Lemm.  
*Peridinium* sp.

## EUGLENOPHYTA

### порядок **Euglenales**

- Trachelomonas volvocina* Ehr.  
*T. volvocina* var. *derephora* Conrad  
*T. volvocina* var. *punctata* Playf.  
*T. volvocina* var. *subglobosa* Lemm.  
*T. volcocinopsis* Swir.  
*T. curta* Da Cunha f. *curta*  
*T. verrucosa* Stokes var. *verrucosa*  
*T. intermedia* Dang. f. *intermedia*  
*T. oblonga* var. *australica* Playf.  
*T. hispida* (Perty) Stein emend. Defl. var. *hispida*  
*T. hispida* var. *granulata* Playf.  
*T. hispida* var. *coronata* Lemm.  
*T. hispida* var. *spinulosa* Skv.  
*T. rotunda* Swir. var. *rotunda*  
*T. lefevrei* Delf. f. *lefevrei*.  
*Trachelomonas* sp.  
*Euglena caudata* var. *minor* Defl.  
*E. obtusa* Schmitz (*E. fenestrata* Elenk.)  
*E. gracilis* Klebs f. *gracilis*  
*E. hemichromata* Skuja  
*E. limnophila* Lemm. var. *limnophila*  
*E. limnophila* var. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova  
*E. megalithus* Skuja  
*E. acus* Ehr. var. *acus*  
*E. spirogyra* Ehr. var. *spirogyra*  
*E. tripteris* (Duj.) Klebs var. *tripteris*  
*Euglena* sp.  
*Lepocinclis ovum* (Ehr.) Lemm. var. *ovum*  
*L. steinii* Lemm. var. *steinii*  
*Phacus oscillans* Klebs.  
*P. curvicauda* Swir.  
*P. brevicaudatus* (Klebs) Lemm.  
*P. pleuronectes* (Ehr.) Duj. var. *pleuronectes*  
*P. pleuronectes* var. *hamelii* (All. et Lef.) Popova  
*P. caudatus* Hübner var. *caudatus*  
*P. caudatus* var. *tenuis* Swir.  
*P. orbicularis* Hübner var. *orbicularis*  
*P. pyrum* (Ehr.) Sein.  
*P. costatus* Pochm.  
*P. rudicula* (Playf.) Pochm.  
*P. monilatus* Stokes var. *monilatus*

*P. megalopsis* Pochm.  
*Phacus* sp.

## CHLOROPHYTA

### порядок **Chlamydomonadales**

*Chlamydomonas kvildensis* Ettl  
*Chlamydomonas* sp.  
*Sphaerellopsis cylindrica* Skuja  
*Lobomonas* sp.  
*Chlorogonium minimum* Playf.  
*C. gracile* Matw.  
*C. fusiforme* Matw.  
*Chlorogonium* sp.  
*Pteromonas takedana* G. S. West

### порядок **Volvocales**

*Pandorina morum* (O. F. Müll.) Bory

### порядок **Chlorococcales**

*Sphaerocystis planctonica* (Korsch.) Bourr.  
*S. schroeteri* Chod.  
*Polyedriopsis bitridens* (Beck-Mannag) Kováč.  
*Tetraedron incus* (Teil.) G. M. Smith (*Chlortetraedron*)  
*Schroederia setigera* (Schroed.) Lemm.  
*S. robusta* Korsch. (= *Pseudoschroederia robusta*  
(Korsch.) Hagewald et Schnept)  
*S. spiralis* (Printz) Korsch.  
*Desmatractum indutum* (Geitl.) Pasch.  
*Treubaria planctonica* (G. M. Smith) Korsch.  
*T. shmidlei* (Schroed.) Fott et Kovach.  
*T. triappendiculata* Bern.  
*Golenkinia radiata* Chod.  
*C. brevispina* Korsch.  
*Pediastrum simplex* Meyen var. *simplex*  
*P. kawraiskyi* Schmidle.  
*P. boryanum* (Turp.) Menegh. var. *boryanum*  
*P. boryanum* var. *cornutum* (Racib.) Sulek  
*P. boryanum* var. *longicorne* Reinsch  
*P. duplex* var. *gracillimum* W. et G. S. West  
*P. tetras* (Ehrenb.) Ralfs  
*P. biradiatum* Meyen var. *biradiatum*  
*Micractinium bornhemiense* (Conr.) Korsch.

*M. pusillum* Fres.  
*M. appendiculatum* Korsch.  
*Golekiniopsis solitaria* (Korsch.) Korsch.  
*G. longispina* (Korsch.) Korsch.  
*Dicellula planctonica* Svir.  
*Dictyosphaerium pulchellum* Wood  
*D. ehrenbergianum* Naeg.  
*D. simplex* Korsch.  
*Coenochloris mucosa* Korsch.  
*C. pyrenoidosa* Korsch.  
*Eutetramorus planctonicus* (Korsch.) Bourr.  
*Coenocystis planctonica* Korsch.  
*C. planctonica* var. *hercynica* (Heynig) Fott  
*Trochiscia aciculifera* (Lagerh.) Hansg.  
*Franceia droescheri* (Lemm.) G. M. Smith  
*Lagerheimia longiseta* (Lemm.) Wille var. *longiseta*  
*L. subsalsa* Lemm.  
*L. wratislaviensis* Schroed.  
*L. genevensis* (Chod.) Chod.  
*Diacanthos belenophorus* Korsch.  
*Oocystidium ovale* Korsch.  
*Oocystis submarina* Lagerh.  
*O. lacustris* Chod.  
*O. marssonii* Lemm.  
*Siderocelis ornata* (Fott) Fott  
*Monoraphidium griffithii* (Berk.) Kom.-Legn.  
*M. arcuatum* (Korsch.) Hind.  
*M. irregulare* (G. M. Smith) Kom.-Legn.  
*M. contortum* (Thur.) Kom.-Legn.  
*M. minutum* (Näg.) Kom.-Legn.  
*Kirchneriella contorta* (Schmidle) Bohl.  
*K. contorta* var. *elongata* (G. M. Smith) Kom.  
*K. contorta* var. *elegans* (Playf.) Kom.  
*K. irregularis* (G. M. Smith) Korsch.  
*K. lunaris* (Kirchn.) Moeb.  
*Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs.  
*A. bernardii* Kom.  
*A. gracilis* (Reinsch) Korsch.  
*A. bibraianus* (Reinsch) Korsch.  
*Hyaloraphidium* Pash. et Korsch. sp.  
*Tetraëdron triangulare* Korsch.  
*T. minimum* (A. Br.) Hansg.  
*T. caudatum* (Corda) Hansg.  
*T. caudatum* var. *longispinum* Lemm.

*Coelastrum microporum* Naeg. var. *microporum*  
*C. astroideum* De-Not  
*C. pseudomicroporum* Korsch.  
*C. sphaericum* Naeg.  
*C. reticulatum* (Dang.) Senn  
*Actinastrum hantzschii* Lagerg. var. *hantzschii*  
*A. hantzschii* var. *subtile* Wolosz.  
*A. aciculare* Playf. f. *aciculare*  
*Gloeoaetinium limneticum* G. M. Smith  
*Tetrastrum komarekii* Hind.  
*T. glabrum* (Poll.) Ahlstr. et Tiff.  
*T. heteracanthum* (Nordst.) Chod.  
*T. elegans* Playf.  
*T. staurogeniaeforme* (Schroed.) Lemm.  
*Crucigeniella apiculata* (Lemm.) Kom.  
*Crucigenia tetrapedia* (Kirchn.) W. et G. S. West  
*C. fenestrata* (Schmidle) Schmidle  
*Didymocystis planctonica* Korsch.  
*D. inermis* (Fott) Fott.  
*D. inconspicua* Korsch.  
*Scenedesmus ecornis* (Ehrenb.) Chod. var. *ecornis*  
*S. ovalternus* var. *graevenitzii* (Bern.) Chod.  
*S. obtusus* Meyen f. *obtus*  
*S. linearis* Kom.  
*S. acuminatus* (Lagerh) Chod. var. *acuminatus*  
*S. acuminatus* var. *elongatus* G. M. Smith  
*S. acuminatus* f. *tortuosus* (Skuja) Korsch.  
*S. acuminatus* var. *minor* G. M. Smith  
*S. acutiformis* Schroed.  
*S. pseudohystrix* Masj.  
*S. denticulatus* Lagerh.  
*S. denticulatus* v. *linearis* Hansg.  
*S. denticulatus* v. *polydenticulatus* Hortob.  
*S. aculeolatus* Lagerh.  
*S. striatus* Dedus.  
*S. apiculatus* (W. et G. S. West) Chod.  
*S. subspicatus* Chod.  
*S. kissii* Hortob.  
*S. intermedius* Chod. var. *intermedius*  
*S. intermedius* var. *acaudatus* Hortob.  
*S. bicaudatus* Dedus.  
*S. armatus* Chod.  
*S. armatus* v. *ecornis* Wolosz.  
*S. armatus* var. *boglariensis* f. *semicostatus* Hortob.

*S. opoliensis* P. Richt.  
*S. opoliensis* var. *mononensis* Chod.  
*S. opoliensis* var. *carinatus* Lemm.  
*S. protuberans* Fritsch var. *protuberans*  
*S. protuberans* var. *danubianus* Uherk.  
*S. gutwinskii* Chod. var. *gutwinskii*  
*S. spinosus* Chod.  
*S. quadricauda* (Turp.) Breb. sensu Chod.  
*S. quadrispina* Chod.  
*S. ellipsoideus* Chod.

#### порядок **Ulothrichales**

*Binuclearia lauterbornii* (Schmidle) Pr.-Lavr.  
*Koliella longiseta* (Visch.) Hind.  
*Elakatothrix lacustris* Korsch: (= *Elakatothrix genevensis* (Reverd.) Hind.)

#### порядок **Zygnemales**

*Mougeotia elegantula* Wittrock  
*Mougeotia* sp.

#### порядок **Desmidiiales**

*Closterium acutum* (Lyngb.) Breb. var. *acutum*.  
*C. acutum* var. *variabile* (Lemm.) Krieg.  
*Staurodesmus cuspidatus* (Breb.) Teil. var. *cuspidatus*  
*Staurastrum paradoxum* var. *parvum* W. West  
*S. tetracerum* Ralfs var. *tetracerum* f. *tetracetum*  
*Cosmarium* Corda sp.

Зимний фитопланктон озера заметно различался по количественным показателям на отдельных станциях — от 0.03 до 1.36 млн. кл./л. и от 0.01 до 0.24 мг/л (рис. 1). Его численность и биомасса составляли в среднем 0.4 млн. кл./л и 0.08 мг/л. Наибольшая биомасса фитопланктона отмечалась на ст. 9, 14 и 2, где более 70% ее приходилось на долю диатомей — планктонных видов, среди которых преобладали *Nitzschia acicularis*, *Synedra acus*, и донных форм — *Gyrosigma acuminatum*, *Cymatopleura solea*. На ст. 5 и 10 значительным был вклад эвгленовых водорослей из родов *Euglena* Ehr. и *Phacus* Duj., а также криптоноад из рода *Cryptomonas* Ehr. Динофитовые из родов *Gymnodinium* Stein и *Peridinium* Ehr. составляли заметную долю биомассы на ст. 7 и 10. На расположенных в центре озера ст. 3 и 4 биомасса фитопланктона была наименьшей. В озере пов-

семестно присутствовали зеленые водоросли из родов *Chlamydomonas* Ehr., *Chlorogonium* Ehr., *Scenedesmus* Meyen, *Tetrastrum* Chod., из синезеленых чаще других отмечались *Oscillatoria* limnetica, *Lyngbya* limnetica, *Microcystis* aeruginosa, золотистые были представлены водорослями из родов *Chrysococcus* Klebs, *Synura* Ehr. и *Kephyrion* Pasch.

Весной, в мае наблюдалась достаточно высокая численность планктонных водорослей: в 1987 г. — 8—46 млн. кл./л, в 1988 г. — 28—115 млн. кл./л. Средняя численность фитопланктона в течение двух лет различалась в 3 раза, а биомасса — в 5 раз. В мае 1988 г. она превышала отмеченную в марте почти в 200 раз, что свидетельствует об интенсивном развитии планктонных водорослей после вскрытия озера.

Основу биомассы составляли диатомовые и зеленые водоросли. В мае 1987 г. значительным был вклад золотистых водорослей, а в 1988 г. — криптонад.

Диатомовые, среди которых преобладали *Aulacosira* ambigua, *Stephanodiscus* hantzschii, *Synedra* tenera. *S. berolinensis*, *Nitzschia* acicularis, *Fragilaria* construens var. binodis, составляли 30—50% биомассы фитопланктона. Максимальная за все время наблюдений биомасса диатомовых (7.43 мг/л) отмечалась весной 1988 г. Наиболее насыщенной в флористическом отношении группой планктонных водорослей были зеленые, они и составляли около половины общего числа таксонов; их видовое разнообразие в мае 1987 г. было в 2 раза выше, чем в соответствующий период 1988 г. (83 вида против 40). Среди зеленых водорослей чаще других встречались виды рода *Scenedesmus*, а также *Tetrastrum* staurogeniaeforme, *Tetraëdron* caudatum var. longispina, *Monoraphidium* contortum. Весной на долю зеленых приходилось около 25% общей биомассы. В мае 1988 г. они преобладали в фитопланктоне по численности (37% или 27 млн. кл./л), а их средняя биомасса (3.7 мг/л) была наибольшей для всего сезона наблюдений.

В мае 1987 г. наблюдалась интенсивная вегетация золотистой *Dinobryon* bavaricum var. medium, биомасса которой на ст. 3 достигала 2.8 мг/л или 77% общей. На долю золотистых в среднем приходилось 28% биомассы фитопланктона. Весной следующего года они встречались единично, в то же время достаточно высокой (до 65 млн. кл./л) была численность криптонад — *Crypto-*

monas sp. и *Chroomonas acuta*, их средняя биомасса (2.29 мг/л) составила 19% общей.

Мелкоклеточные виды синезеленых водорослей *Microcystis pulverea* f. *holsatica*, *Aphanothese clathrata* f. *brevis*, *Lyngbya limnetica* при незначительной доле от общей биомассы представляли одну из наиболее многочисленных групп весеннего фитопланктона — 53% общей численности в 1987 г. и 25% — в 1988 г.

Постоянными компонентами майского фитопланктона были также эвгленовые, желто-зеленые, динофитовые водоросли, встречавшиеся повсеместно в незначительных количествах.

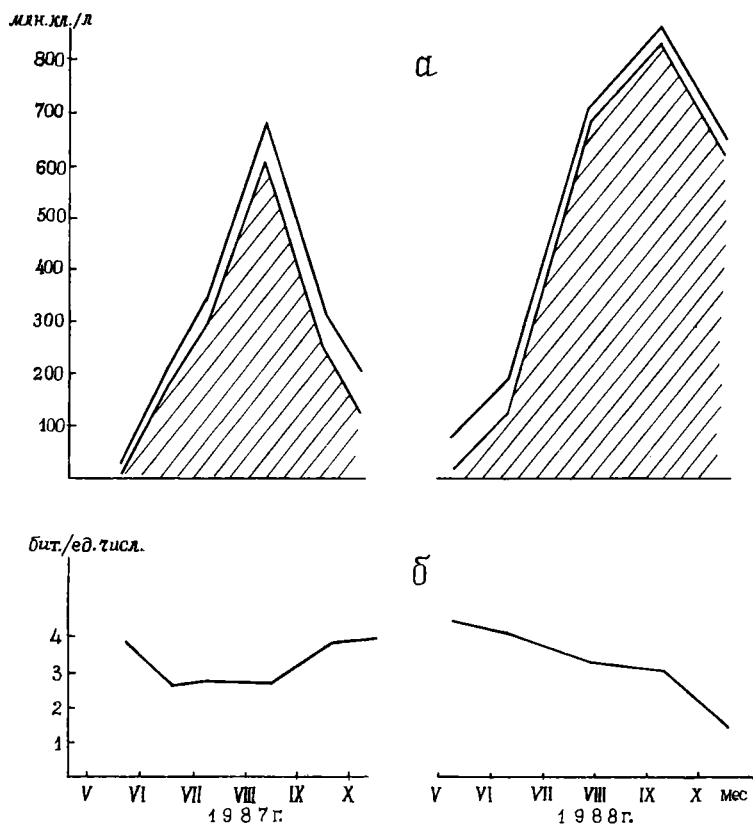


Рис. 2. Сезонная динамика численности фитопланктона (а) и индекса разнообразия по Шеннону (б).  
Обозначения те же, что и на рис. 1



Летом наблюдалось дальнейшее увеличение общего количества фитопланктона за счет роста численности синезеленых водорослей (рис. 2), которая с мая по июль возросла в 22 раза в 1987 г. и в 32 раза в 1988 г. Наибольшими численность и биомасса фитопланктона были во второй половине лета (рис. 2, 3), когда на долю синезеленых приходилось около 90% численности и 50% биомассы. Максимальные средние биомассы планктонных водорослей в 1987 и 1988 гг. равнялись соответственно 19 и 20.5 мг/л. Сходной с ними оказалась и биомасса фитопланктона в августе 1985 г. — 19.6 мг/л, но синезеленые составляли в ней не более 20%. Вероятно, погодные условия этого года были крайне неблагоприятными для их развития.

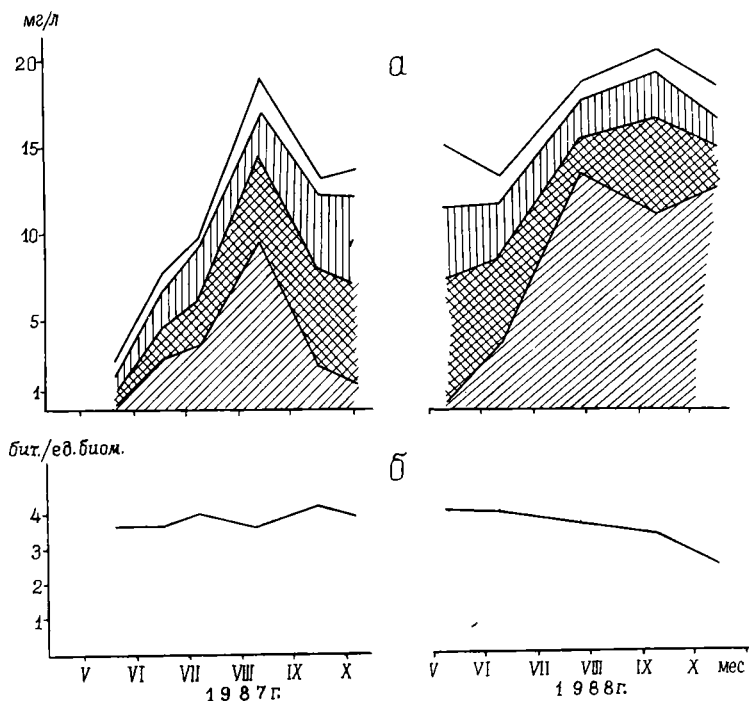


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона (а) и индекса разнообразия по Шеннону (б).  
Обозначения те же, что и на рис. 1.

В сообществе синезеленых первой половины лета преобладала *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile*. Более интенсивно она вегетировала в 1987 г. Так, в июле ее средняя численность (117 млн. кл./л) и биомасса (2.56 мг/л) составляли более половины численности и биомассы синезеленых. Максимальные количественные показатели этого вида (45 млн. кл./л и 1.2 мг/л) в 1988 г. отмечались в июне и были значительно ниже, чем в предыдущем году. Со второй половины лета в сообществе синезеленых, а также во всем фитопланктоне доминировала *Oscillatoria limnetica*, которая к концу лета достигала плотности 366 млн. кл./л в 1987 г. и 343 млн. кл./л в 1988 г. и биомассы 45 и 35% соответственно. Биомасса *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* в этот период уменьшилась и в течение двух лет не превышала 0.9 мг/л или около 5% общей.

В августе 1985 г. биомасса синезеленых (3.91 мг/л) была значительно ниже, чем в 1987—1988 гг. (рис. 3), при этом 34% ее составляла *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* и только 18% — *Oscillatoria limnetica*.

Достаточно высокую численность (160—168 млн. кл./л) в течение лета имела *Lyngbya limnetica*, однако доля этого вида в биомассе фитопланктона была незначительной. *Anabaena macrospora* f. *gracilis*, отмечавшаяся единично в 1987 г., в июле 1988 г. достигала 30 млн. кл./л, ее биомасса составляла 3.8 мг/л или 20% общей.

В холодный и ветренный сезон 1987 г. количество диатомовых от весны к лету возрастало в 4 раза (рис. 2, 3). Летом к обычным видам присоединялась *Aulacosira granulata*, биомасса которой в августе на ст. 5 равнялась 5.5 мг/л. В сообществе диатомовых существенно увеличивалась роль *Aulacosira ambigua*, биомасса которой в среднем составляла около 33% общей. В жаркое с длительными штилевыми периодами лето 1988 г. количество диатомей уже к июню заметно уменьшалось, а в июле их численность и биомасса были минимальными — 4 млн. кл./л и 2 мг/л. Среди диатомовых, как и в предыдущем году, преобладала *Aulacosira ambigua*, в июне она составляла 66% их биомассы и 19% общей. Значительная роль *Aulacosira ambigua*, видимо, характерна для летнего фитопланктона озера. Так, в августе 1985 г. на долю этого вида приходилось 55% биомассы диатомовых (7.4 мг/л). Второй максимум в развитии диатомей в

1988 г. отмечался в сентябре (10 млн. кл./л и 5.7 мг/л).

Летом наблюдалось большое видовое разнообразие зеленых водорослей — 83—90 видов или половина видового состава фитопланктона. Наиболее многочисленными компонентами сообщества зеленых были представители рода *Scenedesmus*, *Golenkinia radiata*, *Monoraphidium contortum*, *Tetraedron caudatum* var. *longispina*, *Actinastrum hantzschii*, *Tetrastrum staurogeniaeforme*. Средняя численность зеленых в течение лета изменялась от 16 до 31 млн. кл./л, а биомасса — от 1.8 до 3.2 мг/л.

Осенью фитопланктон состоял также преимущественно из диатомовых, синезеленых и зеленых водорослей. Сообщество зеленых при значительно меньшем видовом разнообразии сохраняло полидоминантный характер. В октябре 1987 г. отмечались наибольшие за все время наблюдений количественные показатели зеленых — 36 млн. кл./л и 4.67 мг/л. Численность диатомовых в этот период увеличивалась до 18 млн. кл./л, а их доля в биомассе фитопланктона — до 40%. Среди диатомей преобладала *Stephanodiscus hantzschii* со средней биомассой 3.95 мг/л. Численность синезеленых по сравнению с летним максимумом снизилась в 4 раза; они составляли не более 11% общей биомассы.

Количественные показатели фитопланктона в октябре 1988 г. были значительно выше, чем в этот же период 1987 г. (рис. 2, 3). По численности (97%) и биомассе (72%) преобладали синезеленые, численность диатомовых и зеленых была невелика — 10 и 5 млн. кл./л. В монодоминантном сообществе синезеленых господствовала *Oscillatoria limnetica* (86% численности и 91% биомассы). Плотность популяции этой водоросли (540 млн. кл./л при биомассе 11.86 мг/л) оказалась максимальной за все время наблюдений. Этот вид доминировал среди синезеленых и в октябре 1987 г., но его участие в сообществе было менее значительным (27% численности и 45% биомассы).

В целом сезонная динамика развития фитопланктона характеризовалась одним летним максимумом при значительных межгодовых различиях в численности и биомассе доминирующих групп.

Распределение фитопланктона по акватории озера было неравномерным. Наибольшее его количество отмечалось в северной и центральной частях, тогда как в

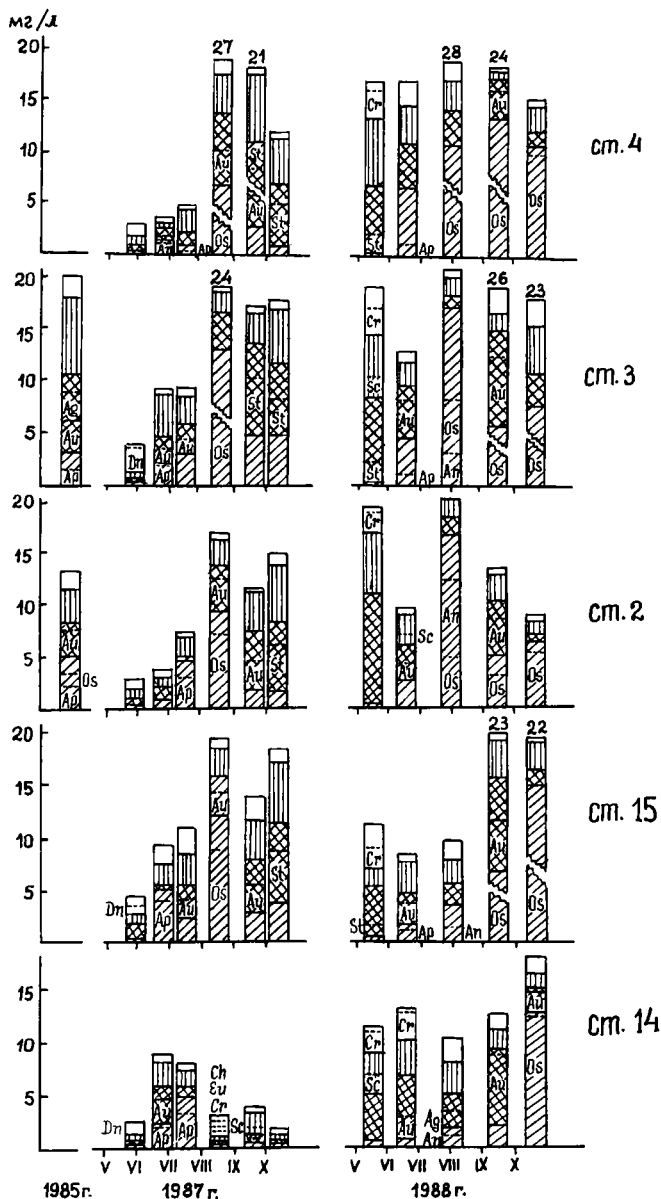
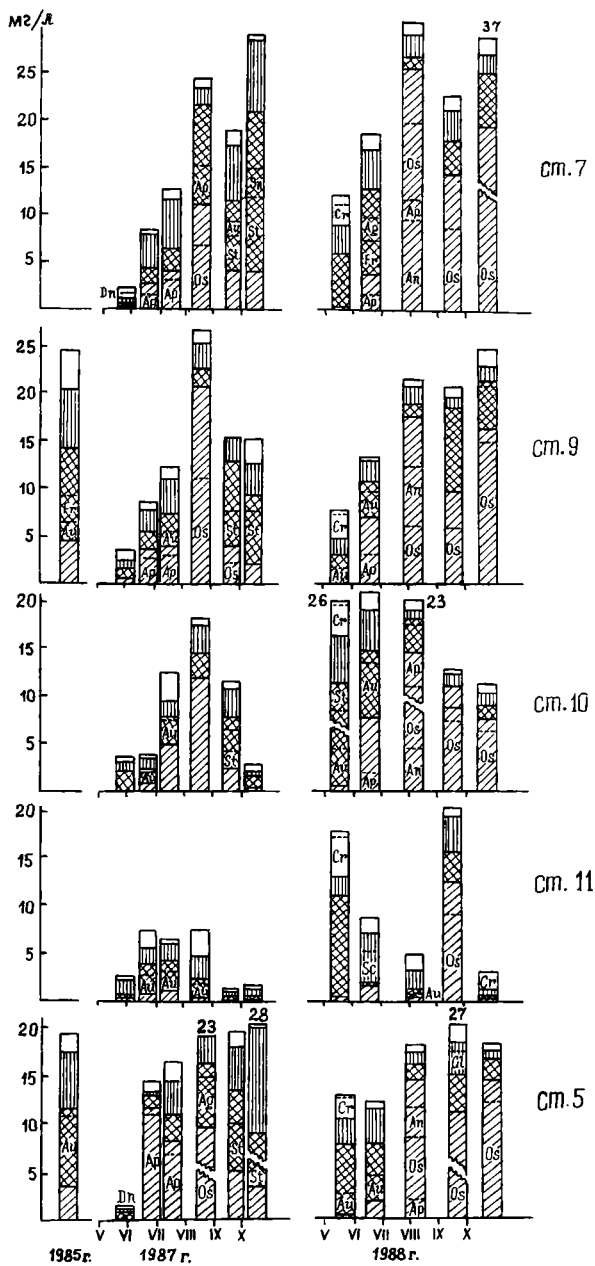


Рис. 4. Биомасса фитопланктона по станциям

Os — *Oscillatoria limnetica*, Ap — *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile*, An — *Anabaena macrospora* f. *gracilis*, Dn — *Dinobryon bavaricum* var. *medium*, Ch — *Chrysophyta*, Cr — *Cryptophyta*, Au — *Aulacosira ambigua*, Ag — *Aulacosira granulata*, St — *Stephanodiscus hantzschii*, Sn — *Synedra acus*, Fr — *Fragilaria construens* var. *binodis*, Eu — *Euglenophyta*, Sc — *Scenedesmus quadricauda*, Gl — *Golenkinia radiata*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.



южных заросших заливах (ст. 11 и 14) в отдельные сроки присутствовал специфичный фитопланктон с невысокими количественными показателями (рис. 4). Так, в августе 1987 г. биомасса фитопланктона на ст. 14 была в 9 раз меньше максимальной, отмеченной на ст. 9 (рис. 4) и в 7 раз меньше средней. Наряду с диатомовыми и зелеными, вегетирующими по всей акватории, существенную долю фитопланктона на ст. 11 и 14 составляли золотистые (виды рода *Chrysococcus*) и криптофитовые водоросли (*Cryptomonas* sp., *Chroomonas acuta*), доля синезеленых была невелика. В июле 1988 г. на ст. 11 они составляли не более 10% биомассы фитопланктона, на ст. 14—19%.

Определяющую роль в формировании специфических условий вегетации фитопланктона на ст. 11 и 14, очевидно, играет высшая водная растительность, обильно развивающаяся в южной части акватории [4]. Вероятно, сказывается и влияние многочисленных притоков, впадающих в озеро в этом районе, а также то, что южная его часть в меньшей степени подвержена антропогенному воздействию.

В другие сроки наблюдений ст. 11 и 14 по количественным показателям и соотношению доминирующих групп фитопланктона были аналогичны остальным станциям, что, очевидно, связано с динамикой водных масс озера (рис. 4).

Наиболее продуктивными в 1987 г. были ст. 5 и 7, а в 1988 г. — ст. 7 и 4; наименьшая биомасса в течение двух лет отмечалась на ст. 11 и 14 (см. таблицу).

**Средние за период наблюдений численность (над чертой, млн. кл./л) и биомасса (под чертой, мг/л) основных групп фитопланктона на различных станциях**

| Номера станций | 1987 г.    |             |         |        | 1988 г.    |             |         |        |
|----------------|------------|-------------|---------|--------|------------|-------------|---------|--------|
|                | Диатомовые | Синезеленые | Зеленые | Общая  | Диатомовые | Синезеленые | Зеленые | Общая  |
| 7              | 10.93      | 429.16      | 38.2    | 476.89 | 9.88       | 868.11      | 25.16   | 906.52 |
|                | 6.22       | 5.23        | 4.05    | 16.45  | 4.69       | 15.21       | 3.03    | 24.54  |
| 9              | 10.99      | 409.73      | 28.14   | 448.35 | 6.81       | 509.69      | 15.84   | 534.13 |
|                | 3.87       | 7.48        | 2.75    | 15.15  | 4.38       | 11.11       | 1.66    | 18.08  |
| 10             | 5.53       | 332.4       | 18.78   | 357.54 | 9.88       | 488.92      | 20.47   | 521.52 |
|                | 2.94       | 4.46        | 2.07    | 10.35  | 4.98       | 10.79       | 2.35    | 19.73  |
| 11             | 2.53       | 56.13       | 15.95   | 75.82  | 3.59       | 253.65      | 27.61   | 288.34 |
|                | 1.72       | 0.63        | 1.43    | 4.95   | 2.52       | 3.64        | 2.19    | 10.91  |

| Номера<br>станции | 1987 г.         |                   |         |        | 1988 г.         |                   |         |        |
|-------------------|-----------------|-------------------|---------|--------|-----------------|-------------------|---------|--------|
|                   | Диато-<br>мовые | Синезе-<br>ленные | Зеленые | Общая  | Диато-<br>мовые | Синезе-<br>ленные | Зеленые | Общая  |
| 5                 | 15.22           | 538.81            | 25.77   | 576.07 | 7.7             | 610.74            | 20.18   | 640.33 |
| 4                 | 5.26            | 8.17              | 3.42    | 17.70  | 3.73            | 10.53             | 2.53    | 18.17  |
|                   | 8.53            | 315.75            | 26.99   | 352.03 | 7.82            | 830.40            | 31.05   | 877.30 |
| 3                 | 5.00            | 4.76              | 3.19    | 13.64  | 3.89            | 13.20             | 3.02    | 21.75  |
|                   | 10.91           | 428.96            | 22.73   | 463.79 | 10.4            | 613.13            | 21.43   | 649.64 |
| 2                 | 4.2             | 6.88              | 2.72    | 14.66  | 5.01            | 10.92             | 2.54    | 20.10  |
|                   | 5.99            | 247.27            | 16.87   | 271.39 | 8.19            | 363.97            | 21.49   | 396.03 |
| 15                | 2.74            | 3.72              | 2.61    | 10.01  | 3.67            | 7.40              | 2.70    | 14.35  |
|                   | 6.21            | 358.18            | 24.93   | 406.15 | 7.99            | 396.17            | 24.34   | 431.9  |
| 14                | 3.49            | 5.04              | 2.96    | 13.11  | 4.19            | 5.75              | 2.81    | 14.01  |
|                   | 2.43            | 95.89             | 10.40   | 110.51 | 8.28            | 125.09            | 25.20   | 179.85 |
| Сред-<br>нее      | 2.15            | 1.50              | 1.40    | 4.93   | 4.76            | 2.64              | 2.66    | 12.3   |
|                   | 7.78            | 321.37            | 25.67   | 354.04 | 8.08            | 506.30            | 23.52   | 540.77 |
|                   | 4.04            | 5.45              | 2.55    | 12.10  | 4.18            | 9.12              | 2.55    | 17.38  |

Для характеристики видового разнообразия сообщества фитопланктона использовали информационный индекс Шеннона [13]. Его значения, рассчитанные по численности (рис. 2) и биомассе (рис. 3), оставались достаточно высокими в течение всего периода наблюдений. Так, в 1987 г. индекс Шеннона по численности изменялся от 2.53 до 4.16 бит/ед. числ., наименьшие его значения приходились на период летнего доминирования синезеленых, а индекс по биомассе колебался в незначительных пределах — от 3.56 до 4.2 бит. ед. биом. В 1988 г. отмечалась тенденция к снижению информационного индекса с мая по октябрь от 4.43 до 1.47 бит./ед. числ. и от 4.16 до 2.53 бит/ед. биом., что связано с увеличением монодоминантности фитопланктонного сообщества, обусловленного интенсивным развитием *Oscillatoria limnetica*. Средние за период наблюдений значения индекса Шеннона по численности равнялись в 1987 г. 3.01, а в 1988 г. 3.29 бит/ед. числ., а по биомассе соответственно 3.85 и 3.62 бит/ед. биом.

Численность и биомасса синезеленых, диатомовых и зеленых в 1987—1988 г. составляли в сумме более 90% численности и биомассы фитопланктона, что позволяет определить его как синезелено-диатомово-зеленый.

Средние значения биомассы фитопланктона (12.1 мг/л

в 1987 и 17.38 мг/л в 1988 г.) характеризуют оз. Неро как высокоэвтрофный водоем [9]. О высокой трофии озера свидетельствует и разница между зимней биомассой фитопланктона и его максимальной летней, которая в 1988 г. превышала зимнюю в 256 раз.

Увеличение биомассы фитопланктона в более теплом и сухом 1988 г., по сравнению с холодным и многоводным 1987 г., произошло за счет синезеленых водорослей, в то время как средняя биомасса диатомовых и зеленых водорослей в течение двух лет была практически одинаковой (см. таблицу). Средние величины биомассы фитопланктона, сходные с полученными для оз. Неро, наблюдались в мелководных эвтрофных озерах Псковском [11], Баторино [10], Вишневском [9]. По составу доминирующего комплекса синезеленых оз. Неро заметно отличается от большинства озер Европейской части СССР. *Oscillatoria limnetica* отмечалась среди летних доминантов синезеленых в озерах Баторино и Мястро [10], *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile* — в некоторых мелководных озерах Западной Европы. Так, в озере Лох-Ней он наблюдался в качестве летнего доминанта вместе с *Limnothrix redekei* и *Oscillatoria agardhii* [12].

В 1902 г. в озере в массовом количестве развивалась *Gloeotrichia echinulata* (G. S. Smith.) P. Rich. [2]. В настоящее время этот вид доминирует летом в некоторых эвтрофных озерах [7, 8]. Нами этот вид в фитопланктоне обнаружен не был, не встречался он в озере и в 1963 г. [5].

В мае — июне 1963 г. фитопланктон был сходен с фитопланктоном соответствующего периода 1987 и 1988 гг.: широкое распространение имела *Aphanizomenon flos-aquae* f. *gracile*, из диатомовых часто отмечалась *Stephanodiscus hantzschii*, из зеленых — *Scenedesmus quadricauda*, а биомасса фитопланктона на станции в центре озера с конца мая по начало июня возросла с 5.2 до 11.3 мг/л [5], что сопоставимо с нашими данными. Однако имеются и существенные различия. Так, нами не обнаружены синезеленые водоросли *Anabaena contorta* Bachm., *Gloeocapsa vacuolata* (Skuja) Hollerb. и зеленые *Volvox polychlamis* Korsch., *Desmidium* sp., встречавшиеся в 1963 г. в значительных количествах [5].

Таким образом, характер сезонной динамики, а также средние за период наблюдений значения биомассы фитопланктона характеризуют оз. Неро как высокоэвтрофное. Средние значения индекса Шеннона свидетельствуют о



высоком уровне полидоминантности фитопланктонного сообщества озера.

## ЛИТЕРАТУРА

1. **Болохонцев Е. Н.** О фитопланктоне некоторых озер Ростовского уезда Ярославской губернии и двух озер Владимирской губернии//Тр. Саратов. о-ва естествоиспыт. и любителей природы. 1903. Т. 4, вып. 2.
2. **Болохонцев Е. Н.** Фитопланктон Ростовских озер//Землеведение. 1903. Т. 10, кн. 4.
3. **Грезе Б. С.** Исследования озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 2: Бентос//Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изучению местного края. Ростов-Ярославский, 1930. Вып. 2.
4. **Довбня И. В.** Высшая водная растительность оз. Неро//Наст. кн.
5. **Ильинский А. Л.** О фитопланктоне озер Ярославской области//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
6. **Кузьмин Г. В.** Фитопланктон. Видовой состав и обилие//Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975.
7. **Лаврентьева Г. М.** Фитопланктон малых удобряемых озер. М., 1986.
8. Методические аспекты лимнологического мониторинга. Л., 1988.
9. **Трифорова И. С.** Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.
10. Экологическая система Нарочанских озер. Минск, 1985.
11. **Ястремский В. В.** Закономерности формирования пространственно-временной структуры и продуктивности фитопланктона в пелагиали крупных мелководных озер Северо-Запада (на примере Псковско-Чудского водоема): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986.
12. **Gibson C. E., Fitzsimmons A. G.** Periodicity and morphology of planktonic blue-green algae in an unstratified lake (Lough Neagh, Northern Ireland//Internat. Rev. ges. Hydrobiol. 1982. Vol. 67.
13. **Magurran A.** Ecological diversity and its measurement. L., 1988

УДК 574.583(285.2):581.132.1

*Л. Е. СИГАРЕВА, О. А. ЛЯШЕНКО*

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР*

## ПИГМЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА оз. НЕРО

Пигментные характеристики обусловлены сезонной динамикой состава и биомассы фитопланктона при незначительном влиянии зоопланктона. По содержанию хлорофилла в озеро отнесено к высокоэвтрофным водоемам.

---

© Л. Е. Сигарева, О. А. Ляшенко.

Пигментные характеристики незаменимы при изучении экологии фитопланктона и жизни водоема в целом, поэтому в комплексных работах на оз. Неро им уделено особое внимание. Кроме традиционных вопросов, касающихся сезонной динамики и распределения концентраций хлорофилла, здесь более подробно обсуждаются причины изменений содержания каротиноидов, среди которых наиболее наглядно демонстрируется роль зоопланктона. На основании проведенных исследований дана оценка продуктивности фитопланктона в различные по гидрометеорологическим условиям годы и установлен трофический статус озера.

Материал собирали в течение безледных периодов 1987—1989 гг. на 10 станциях. Пробы воды отбирали батометром Кожевникова от поверхности до дна или ведром из верхнего полуметрового слоя. Методика подготовки проб для анализов и процедура определения пигментов отличались от применявшихся ранее, поэтому здесь описываются более детально. Для оценки растительных пигментов планктон из 0.25—0.5 л воды концентрировали на мембранном фильтре марки «Synpor-2» с предварительно нанесенным на него порошком стекла и мела (по 100 мг каждого компонента на фильтр диаметром 35 мм). Для получения проб пигментов зоопланктона 30—50 л воды из озера сначала пропускали через газ № 73, а затем концентрированный осадок — через мембранный фильтр. Собранные пробы высушивали в темноте при комнатной температуре и до анализа хранили в холодильнике не более 10 сут. Некоторые параллельные пробы помещали после фильтрации в пенициллиновый пузырек с чистым ацетоном. Такие пробы анализировали через 1—2 сут с целью установления поправки на потери пигментов, которые происходят в процессе обработки высушенных проб.

Процедура приготовления экстрактов включала следующие этапы: растирание пробы с 90%-ным ацетоном в течение 3 мин, настаивание растертой массы в холодильнике 15—17 ч (для более полного извлечения пигментов из синезеленых и зеленых водорослей, типичных для озера), центрифугирование в течение 20 мин на рефрижераторной центрифуге РС-6 при 6 тыс. об./мин или в течение 15 мин на лабораторной настольной центрифуге при 8 тыс. об./мин, повторное центрифугирование с чистой порцией растворителя и измерение оптической плотности экстрак-

та до и после подкисления при необходимых длинах волн на спектрофотометре СФ-26. В некоторых случаях записывали спектр поглощения света пигментами в экстракте на регистрирующем спектрофотометре СФ-18 в диапазоне длин волн 400—750 нм. Содержание хлорофиллов а, в и с рассчитывали по уравнениям Джеффри и Хамфри [31], чистого хлорофилла а и его продуктов распада — феопигментов — по формулам Лоренцена [33]. Концентрацию каротиноидов оценивали по методике, разработанной нами для фитопланктона смешанного состава.

Концентрация основного пигмента фотосинтетического аппарата водорослей хлорофилла а за трехлетний период наблюдений изменялась от 13 до 138 мкг/л по результатам анализов высушенных проб и достигала 153 мкг/л в свежих пробах. Минимальные концентрации хлорофилла а обычно отмечались по всему озеру весной (рис. 1). Причем, при температуре воды 16—19°C в мае 1987 и 1989 г. количество пигмента было меньше, чем при температуре 9—10°C в мае 1988 г. Эти различия, совпадающие с особенностями изменений состава и биомассы фитопланктона, позволяют полагать, что довольно быстрый прогрев воды, наступавший в озере к середине-концу мая, в какой-то степени препятствует продолжению развития холодолюбивого диатомового комплекса водорослей. Другим фактором, ограничивающим вегетацию фитопланктона весной 1987 и 1989 гг., можно считать массовое развитие растительного зоопланктона, которое не отмечалось в мае 1988 г. при низкой температуре [21].

Летом концентрации хлорофилла а достигали максимальных для года величин, которые различались в зависимости от гидрометеорологических условий: в период наиболее холодной штормовой погоды в 1987 г. они составляли 84 мкг/л, а в период теплой и безветренной погоды в 1988—1989 гг. — увеличивались почти в 2 раза. Прирост концентрации хлорофилла в эти годы происходил за счет интенсивной и продолжительной вегетации сине-зеленых водорослей [5].

Осенью количество хлорофилла а уменьшалось по сравнению с летним периодом, но в целом оставалось на достаточно высоком уровне до октября-ноября. Незадолго до ледостава, несмотря на снижение энергии солнечной радиации и резкое падение температуры воды (до 2°C в ноябре 1989 г.), содержание хлорофилла в отдельных зонах озера достигало 100 мкг/л и более.

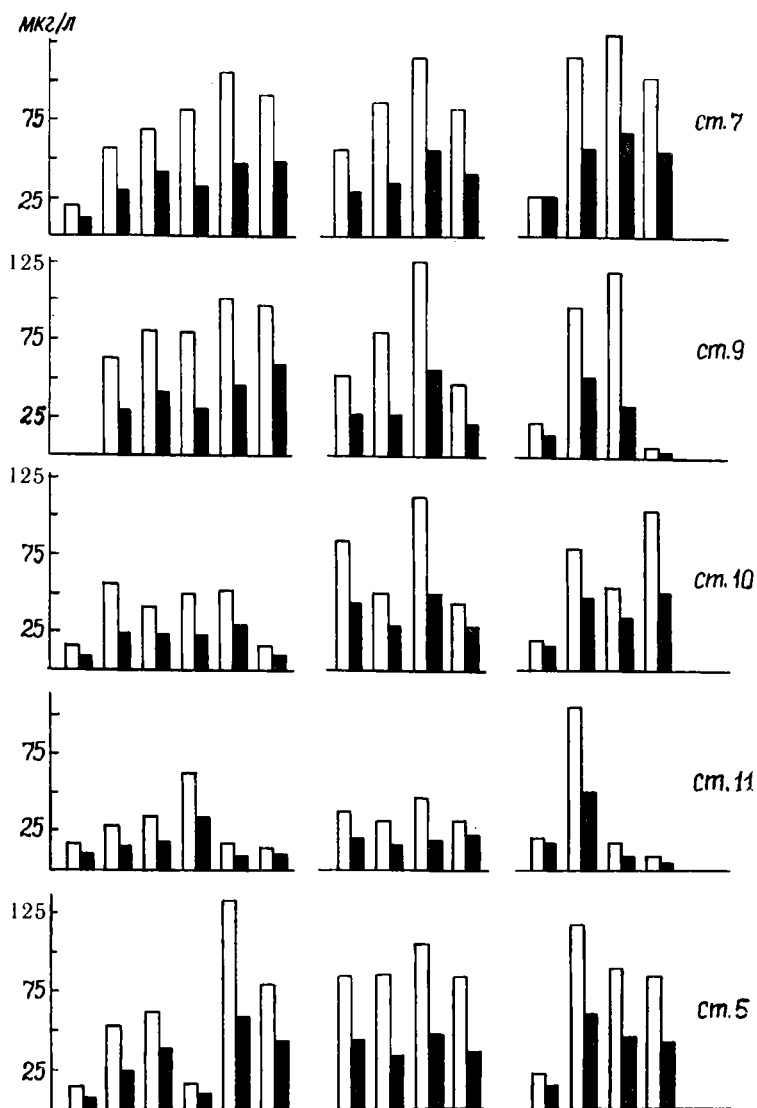
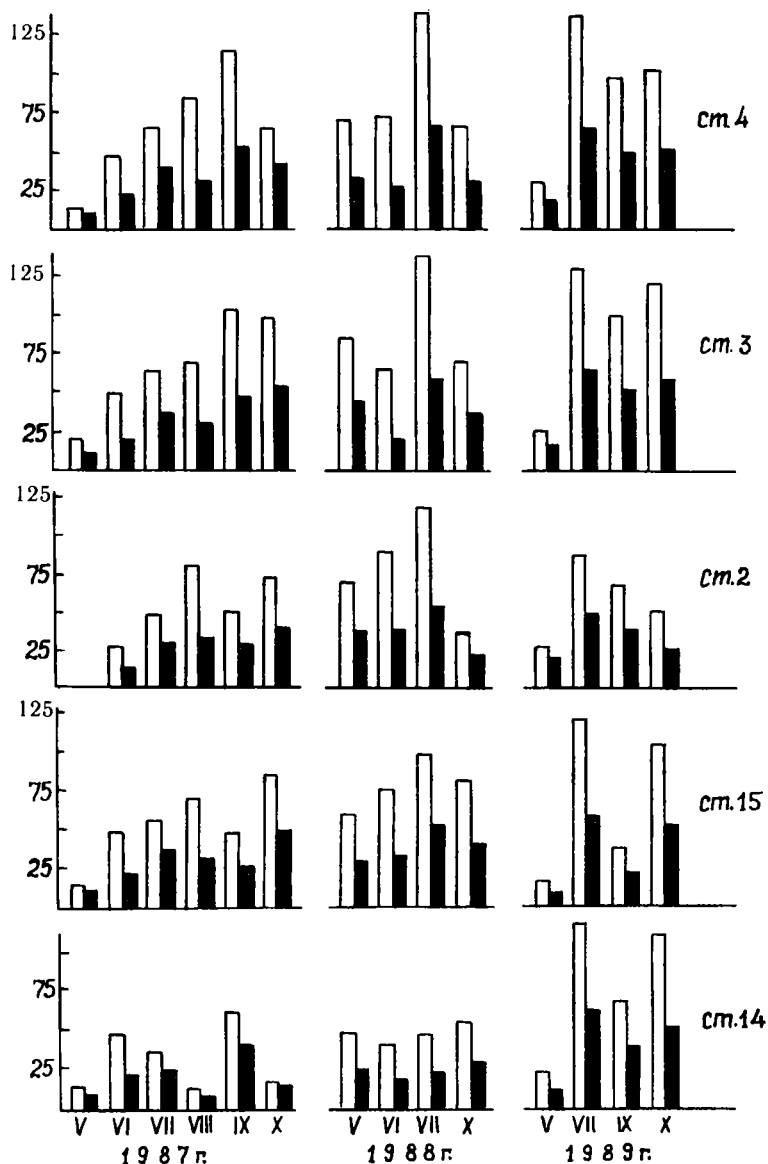


Рис. 1. Сезонные изменения содержания хлорофилла а (светлый столбик) и каротиноидов (темный столбик) на отдельных участках озера.



Продолжение *рис. 1*. Сезонные изменения содержания хлорофилла *a* (светлый столбик) и каротиноидов (темный столбик) на отдельных участках озера.

Сезонная изменчивость концентраций хлорофилла а в оз. Неро, характеризующаяся одним летним максимумом, сходна с динамикой этого пигмента в эвтрофном оз. Вишневском, расположенном в районе Северо-Запада [23], а также в Шошинском плесе Иваньковского водохранилища, который имеет наибольшую продуктивность фитопланктона среди изученных водоемов верхневолжского бассейна [11, 18]. Подобные сезонные изменения отмечены для многих высокопродуктивных водоемов с продолжительным «цветением» воды синезелеными водорослями [24].

Концентрации хлорофилла а распределялись по акватории озера неравномерно. Минимальное количество пигмента наблюдалось в Левском заливе, на ст. 11, а в отдельные годы — на ст. 10 и вблизи устья р. Пича (ст. 14). Максимальные (и близкие к наиболее часто наблюдаемым) концентрации хлорофилла характерны для центральной части озера (ст. 4) и районов северного побережья у г. Ростова. Такие различия отдельных зон озера по содержанию хлорофилла а, совпадающие с распределением биомассы водорослей, свидетельствуют о неодинаковой степени развития фитопланктона. Более высокая продуктивность фитопланктона северной части озера, вероятно, отражает стимулирующее влияние городских стоков. Снижение продуктивности фитопланктона южной акватории, возможно, обусловлено обеднением воды биогенными элементами при обильном зарастании высшей водной растительностью.

Средние для безледного периода наблюдений концентрации хлорофилла на отдельных участках озера изменялись не более, чем в 2,5 раза (табл. 1). Характер распределения концентраций по станциям в разные годы оставался постоянным: центральная часть озера и северная литораль были более продуктивными, чем южная зона. Межгодовые изменения концентраций хлорофилла на отдельных участках значительно меньше, чем их пространственные различия. Учитывая, что временные изменения обусловлены, в первую очередь, климатическими факторами, а пространственные — преимущественно связаны с различным обеспечением биогенными элементами, можно предположить, что последний фактор играет определяющую роль в развитии фитопланктона на отдельных участках озера.

Средние для озера концентрации хлорофилла а изме-

Т а б л и ц а 1

**Содержание хлорофилла а (средневзвешенное арифметическое, мкг/л)  
в планктоне**

| Станция | 20 V—7 X 1987 г. | 8 V—15 X 1988 г. | 12 V—2 XI 1989 г. |
|---------|------------------|------------------|-------------------|
| 7       | 73.6             | 93.9             | 100.6             |
|         | 88.3             | 112.7            | 120.7             |
| 9       | 84.4             | 93.2             | 78.0              |
|         | 101.3            | 111.8            | 93.6              |
| 10      | 45.7             | 76.8             | 63.9              |
|         | 54.8             | 92.2             | 76.7              |
| 11      | 36.5             | 39.1             | 49.4              |
|         | 43.8             | 46.9             | 59.3              |
| 5       | 63.0             | 93.6             | 86.5              |
|         | 75.6             | 112.3            | 103.8             |
| 4       | 71.7             | 96.3             | 99.1              |
|         | 86.0             | 115.6            | 118.9             |
| 3       | 68.9             | 97.6             | 99.6              |
|         | 82.7             | 117.1            | 119.5             |
| 2       | 59.6             | 83.8             | 61.7              |
|         | 71.5             | 100.6            | 74.0              |
| 15      | 56.3             | 84.3             | 71.7              |
|         | 67.6             | 101.2            | 86.0              |
| 14      | 33.0             | 48.0             | 83.8              |
|         | 39.6             | 57.6             | 100.6             |
| Среднее | 59.3             | 80.7             | 79.4              |
|         | 71.1             | 96.8             | 95.3              |

*Примечание.* Над чертой — данные без поправки на разрушение пигментов, под чертой — данные с поправкой, равной +20%.

нялись незначительно (табл. 1): в наиболее контрастные по условиям годы (холодный с сильными ветрами 1987 г. и теплый штилевой 1989 г.) различия достигали

Т а б л и ц а 2

**Содержание хлорофилла в водоемах верхневолжского бассейна  
в безледный период**

| Водоем                      | Год       | Хлорофилл а,<br>мкг/л | Литературный<br>источник |
|-----------------------------|-----------|-----------------------|--------------------------|
| Оз. Неро                    | 1987—1989 | 73 (88)               | Наши данные              |
| Шошинский плес              | 1973—1974 | 50.6                  | [18]                     |
| Иваньковского водохранилища | 1972—1979 | 8.7                   | [16,19]                  |
| Рыбинское водохранилище     | 1986      | 9.2                   | [14]                     |
| Угличское водохранилище     | 1983—1985 | 7.5                   | [25]                     |
| Оз. Плещеево                |           |                       |                          |

30% от наименьшей средней величины, а в сходные (1988 и 1989 гг.) — лишь 5%.

Концентрации хлорофилла а в оз. Неро выше, чем в других водоемах верхневолжского бассейна (табл. 2) и соответствуют величинам, характерным для водоемов высокозвтрофного типа [5, 27, 32].

Хлорофилл а составлял основную часть пигментного фонда фитопланктона оз. Неро (табл. 3). Наибольший вклад этого пигмента отмечали при интенсивном развитии синезеленых водорослей, которые, как известно, не содержат хлорофиллы b и c. Однако количественная связь между относительным содержанием хлорофилла а и долей синезеленых в биомассе фитопланктона характеризуется сравнительно низким коэффициентом корреляции (табл. 4).

Т а б л и ц а 4

Сравнение относительного содержания хлорофилла а в сумме хлорофиллов а, b и c с долей биомассы синезеленых в фитопланктоне

| Год       | Число проб | Хлорофилл а (I), % от суммы хл. а+b+c | Синезеленые (II), % от общей биомассы | Коэффициент корреляции между I и II |
|-----------|------------|---------------------------------------|---------------------------------------|-------------------------------------|
| 1987      | 59         | 78.4—96.3                             | 1.4—81.1                              | 0.564                               |
| 1988      | 40         | $88.20 \pm 0.55$                      | $26.29 \pm 2.83$                      | 0.553                               |
|           |            | 78.3—99.5                             | 0.2—83.3                              |                                     |
| 1987-1988 | 99         | $88.60 \pm 0.80$                      | $39.16 \pm 5.15$                      | 0.621                               |
|           |            | 78.3—99.5                             | 0.2—83.3                              |                                     |
|           |            | $88.3 \pm 0.47$                       | $27.68 \pm 2.67$                      |                                     |

Причинами такой неопределенности могли быть не только значительные ошибки измерения дополнительных хлорофиллов, но и связанные с особенностями экологии фитопланктона адаптационные изменения пигментных характеристик, а также влияние продуктов распада хлорофиллов.

В других водоемах бассейна Верхней Волги отмечали увеличение относительного содержания хлорофилла а в его сумме с хлорофиллом b и c до 90% и более в периоды «цветения» воды синезелеными и уменьшение этого показателя до 60—70% при доминировании диатомовых [7, 25].

Отношение концентраций хлорофиллов (b/a) и (c/a) (табл. 3) также отражало изменения состава фитопланктона. В те периоды, когда в формировании альгоценозов возрастала роль диатомовых, золотистых или зеленых водорослей отношение b/a и c/a увеличивалось, при



Пигментные характеристики фитопланктона

| Сроки наблюдения   | Хлорофилл а, % от сум-<br>мы хл. а+б+с | b/a       | c/a       | C <sub>K</sub> /C <sub>хл.</sub> | D <sub>480</sub> D <sub>664</sub> | Феопигменты, % от сум-<br>мы с чистым хл. а |
|--|--|-----------|-----------|----------------------------------|-----------------------------------|---|
| 1987 г.<br>20—21 V<br><br>16—18 VI<br><br>8—9 VII<br><br>12—13 VIII<br><br>15—16 IX<br><br>6—7 X | 81.9—89.0                              | 0—0.10    | 0.11—0.15 | 0.46—0.76                        | 0.86—1.24                         | 35.5—51.0                                   |
|  | 85.4±1.01                              | 0.04±0.01 | 0.13±0.05 | 0.58±0.03                        | 1.07±0.05                         | 44.5±1.33                                   |
|  | 84.9—93.6                              | 0—0.05    | 0.09—0.16 | 0.41—0.58                        | 1.02—1.22                         | 0.05—27.2                                   |
|  | 91.2±1.04                              | 0.01±0.01 | 0.11±0.01 | 0.47±0.01                        | 1.12±0.02                         | 7.06±2.7                                    |
|  | 82.4—91.8                              | 0—0.09    | 0.06—0.12 | 0.51—0.64                        | 1.12—1.40                         | 1.77—32.1                                   |
|  | 88.4±1.07                              | 0.04±0.01 | 0.09±0.01 | 0.58±0.01                        | 1.3±0.03                          | 15.5±3.89                                   |
|  | 78.4—96.3                              | 0—0.14    | 0.04—0.13 | 0.36—0.65                        | 0.84—1.25                         | 13.7—42.4                                   |
|  | 91.0±1.98                              | 0.04±0.02 | 0.07±0.01 | 0.46±0.03                        | 0.95±0.04                         | 19.6±2.88                                   |
|  | 80.4—88.5                              | 0.03—0.09 | 0.07—0.16 | 0.42—0.65                        | 0.85—1.11                         | 22.2—70.1                                   |
|  | 86.1±0.91                              | 0.06±0.01 | 0.11±0.01 | 0.52±0.03                        | 0.97±0.03                         | 41.1±5.12                                   |
| 1988 г.<br>8—10 V<br><br>8—11 VI<br><br>27—29 VII  | 83.1—90.7                              | 0—0.08    | 0.10—0.13 | 0.51—0.73                        | 0.91—1.10                         | 11.5—46.9                                   |
|  | 86.8±0.59                              | 0.04±0.01 | 0.12±0.00 | 0.59±0.02                        | 0.99±0.01                         | 29.0±3.4                                    |
|  | 81.5—90.1                              | 0.02—0.09 | 0.09—0.14 | 0.50—0.58                        | 0.8—1.02                          | 20.1—47.9                                   |
|  | 86.5±1.02                              | 0.05±0.01 | 0.11±0.01 | 0.54±0.01                        | 0.94±0.02                         | 28.5±2.6                                    |
|  | 80.5—93.4                              | 0—0.06    | 0.09—0.22 | 0.33—0.46                        | 0.76—1.01                         | 5.0—43.8                                    |
|  | 87.8±1.17                              | 0.01±0.01 | 0.14±0.01 | 0.4±0.01                         | 0.88±0.02                         | 15.4±3.5                                    |
|  | 82.9—99.5                              | 0—0.10    | 0.05—0.11 | 0.44—0.52                        | 1.02—1.33                         | 0—51.8                                      |
|  | 92.5±1.53                              | 0.02±0.01 | 0.09±0.01 | 0.46±0.01                        | 1.19±0.03                         | 15.8±5.03                                   |

Продолжение таблицы 3

| Сроки наблюдения | Хлорофилл а, % от сумм<br>мы хл. а+б+с | б/а        | с/а       | C <sub>к</sub> /C <sub>хл.</sub> | Д <sub>480</sub> /Д <sub>664</sub> | Феопигменты, % от<br>суммы с чистым хл. а |
|------------------|--|------------|-----------|----------------------------------|------------------------------------|---|
| 13—15 X          | 78.3—97.8                              | 0—0.14     | 0.03—0.17 | 0.43—0.68                        | 1.06—1.33                          | 8.3—57.5                                  |
|                  | 89.0±1.91                              | 0.05±0.01  | 0.09±0.01 | 0.5±0.02                         | 1.22±0.03                          | 24.5±5.71                                 |
| 1989 г.          |  |            |           |                                  |                                    |   |
| 12—16 V          | 73.5—87.5                              | 0.01—0.12  | 0.13—0.27 | 0.54—0.81                        | 0.95—1.27                          | 11.3—41.98                                |
|                  | 79.8±1.37                              | 0.07±0.01  | 0.19±0.01 | 0.66±0.3                         | 1.13±0.03                          | 27.19±2.88                                |
| 19—21 VII        | 87.8—98.3                              | 0—0.03     | 0.05—0.11 | 0.47—0.6                         | 1.13—1.49                          | 5.2—22.2                                  |
|                  | 92.8±0.87                              | 0.007±0.00 | 0.07±0.00 | 0.52±0.01                        | 1.32±0.03                          | 14.1±1.7                                  |
| 15.18 IX         | 85.0—98.6                              | 0—0.04     | 0.06—0.13 | 0.51—0.6                         | 1.22—1.49                          | 6.3—30.2                                  |
|                  | 94.3±1.27                              | 0.004±0.00 | 0.09±0.01 | 0.55±0.01                        | 1.4±0.03                           | 13.8±2.2                                  |
| 31 X—2 XI        | 80.4—98.2                              | 0—0.17     | 0.07—0.17 | 0.48—0.78                        | 1.11—1.42                          | 9.32—32.6                                 |
|                  | 91.6±1.68                              | 0.01±0.01  | 0.11±0.01 | 0.53±0.01                        | 1.23±0.02                          | 17.4±2.83                                 |

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6: над чертой — пределы колебаний, над чертой — средняя арифметическая и ее стандартная ошибка.

доминировании синезеленых — значительно уменьшалось.

Концентрация общих каротиноидов в планктоне изменялась от 8 до 64 мкг/л в течение безледных периодов 1987—1989 гг. (рис. 1). Их распределение по акватории озера, сезонная динамика на отдельных участках, особенности изменений в разные годы соответствовала в целом характеру изменений содержания хлорофилла а (рис. 1). Между количеством каротиноидов и хлорофилла а обнаружена тесная связь, коэффициент корреляции равнялся в 1987 г. 0.936, в 1988 г. — 0.950, в 1989 г. — 0.992, а в целом за три года — 0.961.

Соотношение между концентрациями каротиноидов и хлорофилла а ( $C_k/C_{хл.}$ ) изменялось в разные сроки наблюдений (табл. 3). Наибольшие величины отмечались весной при доминировании диатомовых и золотистых или осенью у диатомей в сопровождении зеленых водорослей, наименьшие — летом при «цветении» воды синезелеными [15]. Для других внутренних водоемов в период «цветения» воды синезелеными пределы  $C_k/C_{хл.}$  были более значительными (табл. 5).

Таблица 5

**Отношение концентраций каротиноидов и хлорофилла а ( $C_{к1}/C_{хл.}$ ,  $C_{к2}/C_{хл.}$ ) в период летнего доминирования синезеленых в биомассе фитопланктона некоторых водоемов**

| Водоем                      | Год       | $C_{к1}/C_{хл.}$ | $C_{к2}/C_{хл.}$ | Литературный источник |
|-----------------------------|-----------|------------------|------------------|-----------------------|
| Можайское водохранилище     | 1975      | 0.7*             | 0.28             | (3)                   |
| Оз. Глубокое                | 1975      | 0.78*            | 0.31             | (3)                   |
| Кременчугское водохранилище | 1977—1980 | 0.75*—1.25*      | 0.3—0.5          | (13)                  |
| Рыбинское водохранилище     | 1969—1971 | 1.0—1.2          | 0.4—0.48*        | (9)                   |
| Иваньковское водохранилище  | 1973—1974 | 0.9—0.95         | 0.36—0.38*       | (11)                  |
| Ладожское оз.               | 1973      | 0.7—0.9          | 0.28—0.36*       | (20)                  |
| Оз. Окуновое                |           |                  |                  |                       |
| Харьбейская система         | 1969      | 0.89             | 0.36*            | (10)                  |
| Оз. Неро                    | 1987—1989 | 1.0*—1.25*       | 0.4—0.5          | Наши данные           |

*Примечание.*  $C_{к1}$  — концентрация каротиноидов, рассчитанная по формуле для диатомовых водорослей,  $C_{к2}$  — для синезеленых, \* данные, пересчитанные с учетом коэффициента 2.5.

При анализе причин изменений  $C_k/C_{хл.}$  в природных сообществах синезеленых водорослей выяснилось, что ре-

зультаты прежде всего зависят от выбранной для расчета концентрации каротиноидов формулы. Одни исследователи [3, 13] пользовались формулой [36], рекомендованной для синезеленых, другие [9, 10, 11, 20] — для диатомовых. Последняя завышает содержание каротиноидов и соответственно отношение  $C_k/C_{хл.}$  у синезеленых в 2.5 раза (табл. 5). Этот факт следует учитывать при использовании отношения  $C_k/C_{хл.}$  для оценки физиологического состояния фитопланктона и пигментного типа водоема. Согласно предложенной градации [1], водоемы, в которых  $C_k/C_{хл.}$  больше 1.0, относятся к «каротиноидным», меньше 1.0 — к «хлорофилловым». Очевидно, что один и тот же водоем может быть либо «каротиноидным», либо «хлорофилловым» в зависимости от способа расчета каротиноидов.

В последнее время вместо отношения концентраций каротиноидов и хлорофилла а используют отношение оптических плотностей экстракта пигментов в области преимущественного поглощения света каротиноидами (при длине волны 480 нм) и хлорофиллом а (при длине волны 664 нм) ( $D_{480}/D_{664}$ ) [16, 19, 30]. Отношение экстинкций более корректно, чем отношение концентраций, и поэтому лучше отражает физиологическое состояние фитопланктона. На основании высокого коэффициента корреляции (0.989) некоторые авторы [16] считают, что отношение экстинкций идентично отношению концентраций. Однако это мнение справедливо только при употреблении универсальной формулы для расчета каротиноидов. В случаях применения других способов оценки желтых пигментов, как например, в оз. Неро, коэффициент корреляции между  $C_k/C_{хл.}$  и  $D_{480}/D_{664}$  составлял 0.435 в среднем для 3 лет наблюдений. Отсюда ясно, что показатели  $C_k/C_{хл.}$  и  $D_{480}/D_{664}$  для природных проб фитопланктона неравноценны.

Одним из факторов изменчивости пигментного индекса считается степень обеспеченности азотом: при хорошем снабжении —  $D_{480}/D_{664}$  не выше 1.4, при умеренном дефиците — 1.4—2.4, при полном истощении запасов азота индекс превышает 2.4 [38]. В оз. Неро величины пигментного индекса  $D_{480}/D_{664}$  ацетонового экстракта из высушенных проб фитопланктона (табл. 3) часто свидетельствовали об отсутствии азотного дефицита [38]. При введении поправки на потери пигментов в процессе высушивания и хранения проб этот индекс увеличивался

(на 20%) до значений, характерных для умеренного дефицита азота. На различие выводов в зависимости от способа обработки проб следует обратить особое внимание, так как в отечественных работах обычно анализируется высушенный материал, а в зарубежных — свежий.

Величины индекса  $D_{480}/D_{664}$  зависят от содержания дериватов хлорофилла. Они увеличиваются по мере возрастания доли феопигментов в сумме с чистым хлорофиллом. Теоретически индекс повышается в 1.7 раза при полном превращении хлорофилла в феофитин, что обусловлено уменьшением оптической плотности в максимуме поглощения зеленых пигментов [33]. Для оценки роли дериватов рассчитали индекс с учетом оптической плотности при 664 нм после подкисления, умноженной на 1.7, т. е.  $D_{480}/(D_{664к} \cdot 1.7)$ . Последний индекс уменьшался по сравнению с  $D_{480}/D_{664}$ . Разница составляла 7% для проб 1988 г и 9% для проб 1989 г. На основании этих данных можно считать, что в оз. Неро роль дериватов хлорофилла в искажении пигментного индекса  $D_{480}/D_{664}$  невелика.

Влияние адаптационной изменчивости содержания каротиноидов фитопланктона на пигментный индекс выявляли при различном поступлении энергии солнечной радиации на поверхность озера. С мая по ноябрь 1989 г. значения пигментного индекса были выше, чем в предыдущие годы (табл. 3). Необычно высокая инсоляция в 1989 г., вероятно, и была причиной увеличения относительной концентрации каротиноидов и, соответственно, пигментного индекса. Этот вывод согласуется с представлениями об усилении защитной роли желтых пигментов при повышении интенсивности освещения [35] и не согласуется с данными для Рыбинского водохранилища, в котором при высокой интенсивности солнечной радиации отношение концентрации каротиноидов и хлорофилла а было минимальным [16]. Неоднозначный вывод о реакции пигментного аппарата фитопланктона оз. Неро и Рыбинского водохранилища на действие солнечной радиации прежде всего объясняется недостатками примененной в работе [16] формулы, о чем упоминалось выше.

Существует мнение, что отношение концентраций каротиноидов и хлорофилла а может увеличиваться за счет желтых пигментов планктонных животных [17, 25], поскольку области поглощения света каротиноидами фито- и зоопланктона совпадают [26, 34]. Каротиноиды

животных синтезируются не заново, а путем промежуточных превращений каротиноидов растительной пищи [26, 34], поэтому они могут быть индикаторами связи между фито- и зоопланктоном. Здесь проанализирована роль зоопланктона в искажении пигментного индекса  $D_{480}/D_{664}$  фитопланктона. Для этого сравнивали индексы собранных в 1989 г. проб общего сестона и зоопланктона. В мае пигментный индекс проб зоопланктона был в 1.5—3 раза выше, чем проб сестона, в другие сроки существенных различий не обнаружено (рис. 2). Увеличение индекса проб зоопланктона совпадало с максимумами его численности и биомассы и обусловлено, несомненно, наличием каротиноидов животных. Однако в расчете на единицу объема профильтрованной воды концентрация желтых пигментов зоопланктона составляла незначительную долю от общего фонда каротиноидов сестона, достигая только в отдельных случаях 2% поглощения света на длине волны 480 нм. Поэтому зоопланктон оз. Неро существенно не искажал величины пигментного индекса фитопланктона.

В гидробиологических работах в качестве маркера взаимоотношений между фито- и зоопланктоном обычно используют концентрацию продуктов распада хлорофилла — феопигментов. Известно, что в результате прохождения через пищеварительный тракт хлорофилл водорослей разрушается и превращается в феофитин и феофорбид [28, 37]. Увеличение содержания феопигментов в планктоне связывают не только с усилением активности растительного зоопланктона [25], но и абиотическими факторами: влиянием ветро-

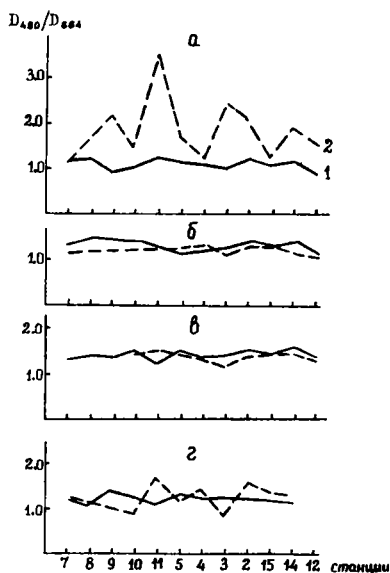


Рис. 2. Сравнение пигментного индекса  $D_{480}/D_{664}$  для проб фитопланктона (1) и зоопланктона (2) а — май, б — июль, в — сентябрь, г — ноябрь.

вого перешивания водных масс, света и др. [2, 4, 6].

В сестоне оз. Неро количество феопигментов в их сумме с чистым хлорофиллом было меньше (табл. 3), чем в других верхневолжских водоемах [6, 16, 18, 19, 25], а в целом соответствовало величинам, известным для пресных вод [2].

Сезонная динамика относительного содержания феопигментов характеризовалась весенним максимумом и летним минимумом (табл. 3). Наибольший вклад фео-

пигментов в их сумму с чистым хлорофиллом совпадал с пиком биомассы зоопланктона весной 1987 и 1989 гг. Заметное уменьшение этого показателя приходилось на летний период интенсивного развития синезеленых водорослей и мелкого зоопланктона.

Для оценки роли зоопланктона в разрушении хлорофилла изучалось содержание феопигментов в пробах зоопланктона в 1989 г. (рис. 3). Относительное количество феопигментов в этих пробах колебалось в соответствии с сезонной динамикой зоопланктона. Весной оно было выше, чем в пробах сестона, а в другие сроки изменялось незначительно. Максимальное содержание феопигментов в пробах зоопланктона совпадало с наибольшим их количеством в сестоне, а также с пиком численности и биомассы планктонных животных. Уменьшение этого показателя отмечалось одновременно с па-

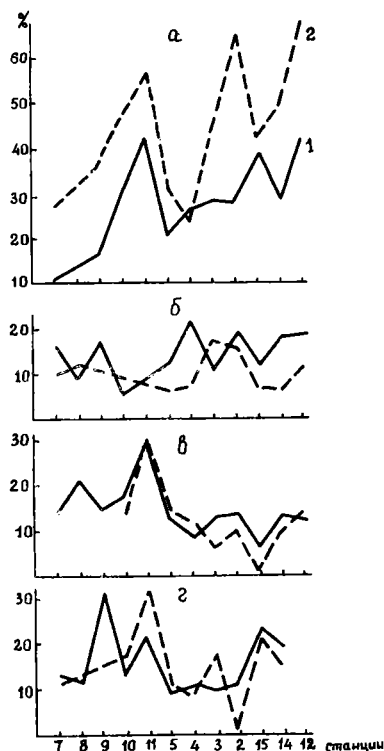


Рис. 3. Сравнение содержания феопигментов в пробах фитопланктона и зоопланктона.

По оси ординат: феопигменты, % от суммы с «чистым» хлорофиллом а. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2

дением их вклада в общий фон пигментов сестона и общей биомассы зоопланктонов. Эти данные можно рассматривать как свидетельство существенной роли зоопланктона в образовании феопигментов при выедании водорослей весной и снижения этой роли летом. К такому же выводу привел анализ изменений пигментного индекса  $D_{480}/D_{664}$  (рис. 2).

Эффект выедания водорослей зоопланктоном в оз. Неро прослеживался по пигментным характеристикам в период развития диатомовых, золотистых и зеленых и почти не регистрировался при интенсивном «цветении» воды синезелеными. Это соответствует представлениям о слабом потреблении синезеленых водорослей в период «цветения» [12]. В мезотрофных водоемах Верхней Волги [25] содержание синезеленых было ниже, а феопигментов выше, чем в оз. Неро, что позволяет считать более значительной роль зоопланктона в регулировании численности водорослей в этих водоемах.

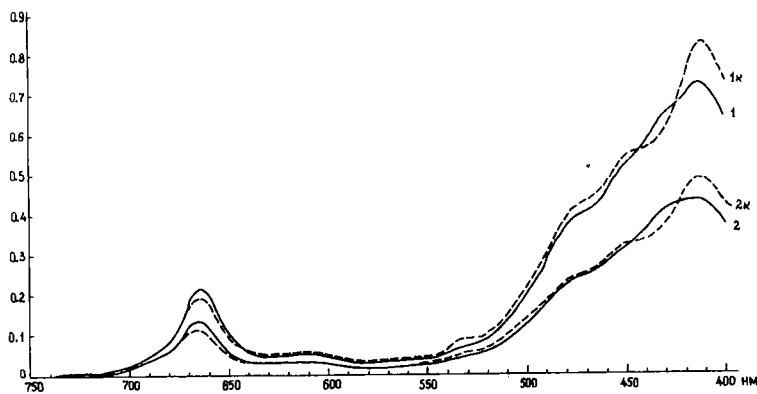


Рис. 4. Спектры поглощения света ацетоновой вытяжкой пигментов из олов озера на станциях 7 (1.1 к) и 14 (2.2 к),  
По оси ординат — оптическая плотность экстракта до (1, 2) и после (1<sub>к</sub>, 2<sub>к</sub>) подкисления

Существенным источником дериватов хлорофилла в планктоне мелководных водоемов могут быть донные отложения [6, 7]. Для оз. Неро этот фактор, по-видимому, имеет особое значение, поскольку его средняя глубина 1.2 м. Доля продуктов распада хлорофилла в илах оценивалась по изменениям спектра поглощения света суммар-



ным экстрактом пигментов после подкисления. Незначительные изменения спектра ацетоновой вытяжки из верхнего 5-сантиметрового слоя донных отложений (рис. 4) свидетельствовали о преобладании продуктов распада хлорофилла в фоне зеленых пигментов. Несмотря на это, относительное количество феопигментов в водной толще было сравнительно невелико: в 1987 г. оно составляло  $(25.8 \pm 2.2)\%$ , в 1988 г. —  $(21.6 \pm 2.3)\%$ , в 1989 г. —  $(18.0 \pm 1.5)\%$ . Уменьшение средних величин в отдельные годы совпадало с увеличением энергии солнечной радиации и снижением интенсивности турбулентного перемешивания. Одной из главных причин, ограничивающих накопление феопигментов в фотосинтезирующем слое воды, считается фоторазрушение [2, 4]. В оз. Неро роль светового фактора особенно велика, поскольку эвфотная зона занимает большую часть водной толщи [22].

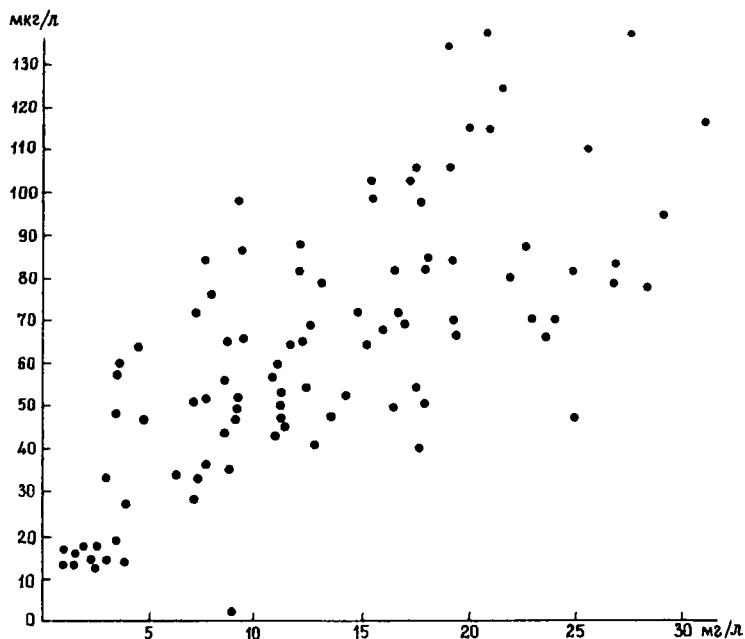


Рис. 5. Связь между содержанием хлорофилла а (мкг/л) и биомассой (мг/л) фитопланктона

В последнее время данные по пигментам все чаще используются для оценки состояния водоемов. Основанием для этого служат достоверные связи между содержанием хлорофилла и количеством органики в сестоне. Концентрация хлорофилла а прежде всего отражает биомассу фитопланктона (рис. 5). В оз. Неро получен сравнительно высокий коэффициент корреляции между концентрацией хлорофилла а и биомассой фитопланктона: в 1987 г. — 0.727, в 1988 г. — 0.550, а в целом за 2 года — 0.729.

Удельное содержание хлорофилла изменялось от 0.76 до 17.03 мкг/мг биомассы фитопланктона, составляя в среднем для двух безледных периодов  $5.86(\pm 0.31)$  мкг/мг или 0.59% от сырой массы. Эти значения укладываются в пределы (0.38—0.76%), известные для Кременчугского водохранилища с интенсивным «цветением» воды синезелеными [13] и соответствуют величинам, полученным для некоторых других высокопродуктивных водоемов [3]. Среди водоемов верхневолжского бассейна оз. Неро выделяется самым высоким средним удельным содержанием хлорофилла в фитопланктоне:

| Водоем                     | Удельное содержание хлорофилла а, % от сырой биомассы | Литературный источник |
|----------------------------|---|-----------------------|
| Оз. Неро                   | 0.51—0.61   | Наши данные           |
| Иваньковское водохранилище | 0.36—0.46   | (9)                   |
| Рыбинское водохранилище    | 0.27—0.37   | (8,9)                 |

Удельное содержание каротиноидов в биомассе (табл. 6) было почти в 2 раза меньше, чем хлорофилла а. Связь между содержанием желтых пигментов и биомассой водорослей слабее ( $r=0.664$ ), чем между количеством хлорофилла и биомассой ( $r=0.73$ ). Однако для других водоемов [29] получен высокий коэффициент корреляции (0.89—0.91) между каротиноидами и клеточным объемом водорослей [29], что позволило считать желтые пигменты лучшим индикатором биомассы фитопланктона по сравнению с содержанием хлорофилла. Окончательно этот вопрос не решен из-за методических проблем оценки каротиноидов в общем экстракте из смешанного фитопланктона.

**Удельное содержание каротиноидов в биомассе фитопланктона оз. Неро**

| Год       | Число проб | Удельное содержание каротиноидов, мкг/мг биомассы фитопланктона | Коэффициент корреляции между количеством каротиноидов и биомассой (r) |
|-----------|------------|---|---|
| 1987      | 59         | 0.45—10.71  | 0.637   |
| 1988      | 40         | $3.24 \pm 0.25$   | 0.554   |
|           |            | 0.82—7.43   |   |
| 1987—1988 | 99         | $2.45 \pm 0.20$   | 0.664   |
|           |            | 0.45—10.71  |   |
|           |            | $3.00 \pm 0.18$   |   |

В оз. Неро содержание хлорофилла достаточно надежно отражает биомассу фитопланктона и может быть использовано для ориентировочной оценки этого показателя. Однако расчет биомассы по концентрации хлорофилла в каждом отдельном случае нельзя рекомендовать из-за большой вариабельности удельного содержания пигментов.

Таким образом, в оз. Неро содержание хлорофилла и каротиноидов выше, чем в других водоемах верхне-волжского бассейна. Сезонная динамика хлорофилла а характеризуется одним летним максимумом. Удельное содержание хлорофилла составляет в среднем 0.59% от сырой массы фитопланктона, а содержание каротиноидов — 0.30%.

Показатели физиологического состояния водорослей — отношение концентраций каротиноидов и хлорофилла а ( $C_k/C_{хл.}$ ) и пигментный индекс  $D_{480}/D_{664}$  прежде всего зависят от состава фитопланктона: минимальные величины  $C_k/C_{хл.}$  в сочетании с максимальными значениями индекса характерны для синезеленых в период их доминирования в летнем фитопланктоне. Вклад желтых пигментов, содержащихся в зоопланктоне, не превышает 2% общего поглощения света каротиноидами сестона при длине волны 480 нм.

Феопигменты составляют незначительную долю от их суммы с «чистым» хлорофиллом. Роль зоопланктона в появлении продуктов распада хлорофилла невелика. Потенциальным источником феопигментов в толще воды являются обогащенные дериватами хлорофилла донные отложения.

По уровню концентраций хлорофилла а и особеннос-

тям изменчивости других пигментных характеристик оз. Неро относится к водоемам высокоэвтрофного типа. Межгодовые колебания концентраций хлорофилла а в среднем для озера невелики даже в наиболее контрастные по гидрометеорологическим условиям годы и существенно не влияют на оценку трофического статуса озера.

## ЛИТЕРАТУРА

1. **Бокова И. К.** Пигментные характеристики фитопланктона водоемов бассейна оз. Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988.
2. **Бульон В. В.** Содержание феопигментов в планктоне//Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 3.
3. **Бульон В. В.** Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
4. **Ведерников В. И., Коновалов Б. В., Кобленц-Мишке О. И.** Результаты применения спектрофотометрического метода определения феофитина «а» в пробах морской воды//Формирование биологической продукции и донных осадков в связи с особенностями циркуляции вод в юго-восточной части Атлантического океана. Калининград, 1973.
5. **Винберг Г. Г.** Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
6. **Елизарова В. А.** Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 12.
7. **Елизарова В. А.** Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища//Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 2.
8. **Елизарова В. А.** Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища//Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974.
9. **Елизарова В. А.** Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975.
10. **Елизарова В. А., Пырина И. Л., Гецен М. В.** Содержание пигментов фитопланктона в водах Харбейских озер//Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1976.
11. **Иваньковское водохранилище и его жизнь.** Л., 1978.
12. **Крючкова Н. М.** Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М., 1989.
13. **Курейшевич А. В.** Пигменты фитопланктона и факторы, влияющие на их содержание в водоеме: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1983.
14. **Ляшенко О. А.** Фитопланктон и содержание хлорофилла а в Угличском водохранилище//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83.
15. **Ляшенко О. А.** Фитопланктон оз. Неро//Наст. кн.
16. **Минеева Н. М., Пырина И. Л.** Исследование пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища (1977—1979 гг.)//Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
17. **Пырина И. Л.** Условия светового режима и развитие фитопланктона в подледный период в крупных озерных водоемах Северо-Запада//Проблемы исследования крупных озер СССР. Л., 1985.

18. **Пырина И. Л., Сигарева Л. Е.** Содержание пигментов фитопланктона в Ивановском водохранилище в 1973—1974 гг.//Биология низших организмов. Рыбинск, 1978.
19. **Пырина И. Л., Сигарева Л. Е.** Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище по гидрометеорологическим условиям года (1972—1976 гг.)//Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
20. **Пырина И. Л., Трифонова И. С.** Исследования продуктивности фитопланктона Ладожского озера//Гидробиол. журн. Киев, 1979.
21. **Ривьер И. К., Столбунова В. Н.** Зоопланктон оз. Неро//Наст. кн.
22. **Сигарева Л. Е.** Первичная продукция фитопланктона оз. Неро//Наст. кн.
23. **Трифорова И. С.** Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. Л., 1979.
24. **Трифорова И. С.** Сезонная и основная сукцессия озерного фитопланктона//Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3.
25. Экосистема озера Плещеево. Л., 1989.
26. (**Britton G.**) **Бриттон Г.** Биохимия природных пигментов. М., 1986.
27. **Carlson R. S.** A trophic state index for lakes//Limnol., Oceanogr. 1977. Vol. 22, N 2.
28. **Currie R. I.** Pigments in zooplankton faeces//Nature. 1962. N. 10, Vol. 193, N 4819.
29. **Foy R. H.** A comparison of chlorophyll a and carotenoid concentrations as indicators of algal volume//Freshwater Biol. 1987. Vol. 17, N 3.
30. **Gibson C. E.** Growth rate maintenance energy and pigmentation of planktonic Cyanophyta during one-hour light: dark cycles//Br. phycol. j. 1985. Vol. 20, N 2.
31. **Jeffrey S. W., Humphrey G. F.** New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants algae and natural phytoplankton//Biochem. Physiol. Pflanz. 1975. Vol. 167, N 2.
32. **Likens G. E.** Primary production of inland aquatic ecosystems//Primary Productivity of the Biosphere: Ecological Studies 14. Berlin; Heidelberg; N. Y. 1975.
33. **Lorenzen G. J.** Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations//Limnol., Oceanogr. 1967. Vol. 12, N 2.
34. **Paanakker J. E., Hallegraef G. M.** A comparative study on the carotenoid pigmentation of the zooplankton of lake Maarsseveen (Netherlands) and of Lac Pavin (Auvergne, France). I. Chromatographic characterization of carotenoid pigments//Comp. Biochem., Physiol. 1978. Vol. 60B, N 1.
35. **Paerl H. W., Tucker J., Bland P. T.** Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (Microcystis aeruginosa) blooms//Limnol. Oceanogr. 1983. Vol. 28, N 5.
36. **Parsons T. R., Strickland J. D. H.** Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids//J. Mar. Res. 1963. Vol. 21, N 3.
37. **Shuman F. R., Lorenzen C. J.** Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore//Limnol., Oceanogr. 1975. Vol. 20, N 4.

УДК 574.55(285.2)

Л. Е. СИГАРЕВА

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР

## ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА оз. НЕРО

Процесс новообразования органического вещества идет в озере до дна на большей части акватории. Величины первичной продукции характеризуют озеро как высокозвтрофный водоем.

Первичная продукция фитопланктона оз. Неро ранее специально не изучалась. Имеются лишь единичные данные, полученные радиоуглеродным методом в ходе микробиологических исследований [5]. В то же время оценка экологического состояния озера невозможна без сведений о закономерностях продуцирования органического вещества. Данные об интенсивности новообразования органического вещества в озере представляют интерес и в сравнительно-лимнологическом аспекте.

Первичную продукцию фитопланктона определяли в 1987 г. на двух станциях в опытах *in situ* ежемесячно в течение безледного периода. В другие годы (1988, 1989) продукцию планктонных водорослей рассчитывали по хлорофиллу *a* и прозрачности воды, исходя из установленных для оз. Неро ассимиляционных чисел фитопланктона и коэффициента связи (1.68) между первичной продукцией, определенной в опытах *in situ* и максимальным фотосинтезом и прозрачностью с учетом известных результатов исследований [2, 9, 11].

Опыты *in situ* ставили в наиболее глубоком участке, чтобы выяснить возможности фитопланктона к фотосинтезу не только в области светового насыщения, но и на глубинах, превышающих среднюю глубину озера. Экспери-

менты выполняли с отобранными из всей толщи воды пробами планктона мелководной станции глубиной 1—2 м и центральной станции глубиной 3—4 м. Отдельные опыты проводили в июне с планктоном двух других литоральных участков (ст. 3 и 9). Светлые склянки с интегральными пробами воды в двух повторностях экспонировали на 4—6 горизонтах в слое 0—2 м, иногда 0—3 м, темные склянки устанавливали на одном горизонте. Для снижения скляночного эффекта пробы экспонировали не сутки, как принято, а 5—7 ч. Этот промежуток времени оказался вполне достаточным для достоверной оценки интенсивности валового фотосинтеза кислородным методом, так как относительная ошибка определений не превышала 10%. Суточные величины фотосинтеза получали умножением скорости процесса за 1 ч на долготу дня. Продукцию фитопланктона под единицей площади водоема на опытных станциях определяли интегрированием скорости фотосинтеза на отдельных горизонтах с учетом толщины слоя воды между ними. На остальных участках первичную продукцию рассчитывали по хлорофиллу *a*, как указано выше. Интенсивность валового фотосинтеза определяли по разнице кислорода в светлых и темных склянках за время экспозиции [3].

Величины первичной продукции под 1 м<sup>2</sup> площади водоема коррелируют с максимальной (в единице объема воды) интенсивностью фотосинтеза, определенной в области светового оптимума [2, 7]. В оз. Неро скорость максимального фотосинтеза устанавливали по кривой вертикального распределения фотосинтеза.

Интенсивность максимального фотосинтеза фитопланктона озера (табл. 1) характеризуется величинами, которые были близки к наибольшим из известных для водоемов верхневолжского бассейна [11].

Максимальная скорость фотосинтеза отмечалась в мае при сравнительно высокой температуре воды (19°C), которая лишь на 1°C была ниже максимальной, измеренной в дни постановки опытов *in situ*. В это же время фитопланктон, состоящий преимущественно из диатомовых, золотистых и зеленых, характеризовался минимальными величинами других показателей продуктивности — биомассы и концентрации хлорофилла *a* [6, 12]. В дальнейшем интенсивность фотосинтеза возрастала в 4—6 раз, достигая наибольших величин в августе. Фитопланктон в этот период существенно отличался от наблюдаемого

Продукционные характеристики фитопланктона

| Дата    | Станция | Экспозиция, ч | Фотосинтез                          |                           |                              | Хлорофилл а, мкг/л | Ац., $\frac{\text{мг O}_2}{\text{мл. ч}}$ | САц., $\frac{\text{мг O}_2}{\text{мл. сут}}$ |
|---------|---------|---------------|-------------------------------------|---------------------------|------------------------------|--------------------|---|--|
|         |         |               | за экспозицию, мг O <sub>2</sub> /л | мг O <sub>2</sub> / (л.ч) | мг O <sub>2</sub> / (л.сут.) |                    |   |  |
| 21 V    | 7       | 5.17          | 0.94±0.04                           | 0.18                      | 3.03                         | 17.44±0.64         | 10  | 174  |
| 21 V    | 4       | 5.17          | 0.64±0.09                           | 0.12                      | 2.07                         | 19.77±0.26         | 6   | 105  |
| 16 VI   | 7       | 6             | 2.86±0.08                           | 0.48                      | 8.39                         | 54.24±0.61         | 9   | 155  |
| 16 VI   | 4       | 6             | 2.94±0.06                           | 0.49                      | 8.62                         | 52.71±0.60         | 9   | 164  |
| 17 VI   | 9       | 6.5           | 3.83±0.12                           | 0.59                      | 10.37                        | 63.43±1.35         | 9   | 163  |
| 17 VI   | 3       | 6.5           | 2.86±0.09                           | 0.44                      | 7.74                         | 53.85±1.17         | 8   | 144  |
| 8 VII   | 7       | 7             | 4.83±0.06                           | 0.69                      | 11.95                        | 68.33±1.45         | 10  | 175  |
| 8 VII   | 4       | 7             | 4.52±0.09                           | 0.65                      | 11.18                        | 63.98±1.36         | 10  | 175  |
| 12 VIII | 7       | 6             | 4.65±0.12                           | 0.78                      | 11.87                        | 81.55±1.70         | 10  | 146  |
| 12 VIII | 4       | 6             | 4.95±0.14                           | 0.83                      | 12.64                        | 79.77±1.66         | 10  | 158  |
| 15 IX   | 7       | 6.33          | 4.47±0.28                           | 0.71                      | 9.00                         | 105.53±1.92        | 7   | 85   |
| 15 IX   | 4       | 6.33          | 4.62±0.12                           | 0.73                      | 9.31                         | 115.18±2.35        | 6   | 81   |
| 6 X     | 7       | 5.5           | 3.52±0.18                           | 0.64                      | 7.15                         | 90.63±4.37         | 7   | 79   |
| 6 X     | 4       | 5.5           | 2.63±0.20                           | 0.48                      | 5.34                         | 64.88±4.34         | 7   | 82   |



весной. Основной фон создавали не диатомовые, а синезеленые в сочетании с зелеными водорослями при сравнительно высоких, но не максимальных для года, биомассе и концентрации хлорофилла *a*. Температура воды в этих опытах не превышала 16—20°C. Осенью интенсивность максимального часового фотосинтеза уменьшалась в 1.1—1.7 раза по сравнению с максимальными для летнего периода величинами, а суточного фотосинтеза — в 2.4 раза. Температура воды в октябре понизилась до 7.6°C. Значительные величины максимального фотосинтеза осенью отмечались при высокой степени развития фитопланктона и высоком уровне содержания хлорофилла *a*.

Литоральная и центральная зоны озера существенно не различались по величине максимального фотосинтеза в течение всего периода наблюдений. Это обусловлено сходством фитопланктона исследуемых участков по составу доминирующих групп водорослей, биомассе и концентрации хлорофилла *a*, а также идентичными условиями проведения опытов.

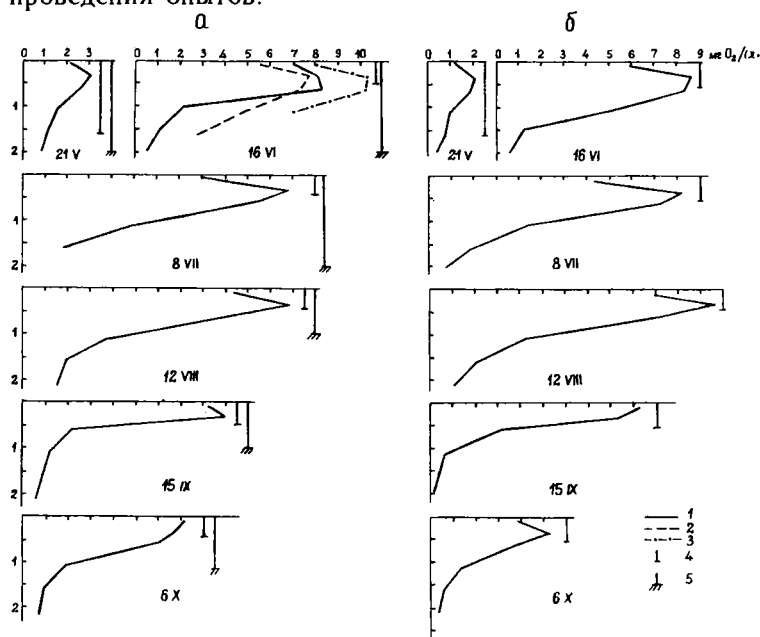


Рис. 1. Вертикальный профиль фотосинтеза в литоральной (а) и центральной (б) зонах озера.

1 — фотосинтез на ст. 7 (а) и на ст. 4 (б), 2 — то же на ст. 3, 3 — то же на ст. 9, 4 — прозрачность воды по диску Секки, 5 — глубина на ст. 7.

Вертикальное распределение фотосинтеза, изучаемое в опытах с интегральной пробой воды, показывает изменение скорости процесса в зависимости от световых условий. В поверхностном слое (0—0.1 м), куда проникает наибольшая энергия солнечной радиации, наблюдалось ингибирование фотосинтеза в течение всего безледного периода (рис. 1). Максимальная скорость фотосинтеза отмечалась на глубине 0.25 м. В более глубоких слоях воды она снижалась за счет недостаточной освещенности. Область прекращения фотосинтеза в опытах не была установлена, поскольку склянки экспонировались не глубже 2 м, а в отдельных случаях — 3 м.

Таблица 2

**Характеристика световых условий в опытах**

| Дата    | Энергия солнечной радиации, МДж/(м <sup>2</sup> ·сут) | Прозрачность, м | Глубина, м |               |                              |
|---------|---|-----------------|------------|---------------|------------------------------|
|         |   |                 | станции    | эвфотной зоны | зоны прекращения фотосинтеза |
| ст. 4   |   |                 |            |               |                              |
| 21 V    | 16.40   | 1.60            | 4.0        | 3.99          | 8.55                         |
| 16 VI   | 22.44   | 0.55            | 4.7        | 1.58          | 3.72                         |
| 8 VII   | 18.51   | 0.55            | 3.0        | 1.58          | 3.52                         |
| 12 VIII | 16.09   | 0.45            | 3.8        | 1.32          | 2.82                         |
| 15 IX   | 6.26  | 0.55            | 2.5        | 1.58          | 2.48                         |
| 6 X     | 1.32  | 0.55            | 3.8        | 1.58          | 1.31                         |
| ст. 7   |   |                 |            |               |                              |
| 21 V    | 16.40   | 1.6             | 2.0        | 3.99          | 8.55                         |
| 16 VI   | 22.40   | 0.5             | 1.9        | 1.45          | 3.42                         |
| 17 VI*  | 17.31   | 0.5             | 1.7        | 1.45          | 3.17                         |
| 17 VI*  | 17.31   | 0.55            | 2.0        | 1.58          | 3.45                         |
| 8 VII   | 18.51   | 0.4             | 2.0        | 1.19          | 2.64                         |
| 12 VIII | 16.09   | 0.45            | 1.0        | 1.32          | 2.82                         |
| 15 IX   | 6.26  | 0.5             | 1.0        | 1.45          | 2.28                         |
| 6 X     | 1.32  | 0.45            | 1.2        | 1.32          | 1.09                         |

*Примечание.* \*опыты поставлены с фитопланктоном ст. 9 и ст. 3.

Глубина эвфотной зоны (табл. 2) рассчитывалась на основе формулы Ф. Э. Арэ и Д. Н. Толстякова [1] как граница проникновения 1%-ной суммарной солнечной радиации. В большинстве случаев эта теоретическая граница располагалась в области достоверных величин фотосинтеза. Чтобы более точно установить границу прекращения фотосинтеза, сделаны расчеты той глуби-

ны, куда проникает энергия солнечной радиации, равная  $0.02 \text{ МДж}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ . Считают, что это — максимальная энергия, при которой фотосинтез еще равен нулю [13]. Глубины, теоретически соответствующие нулевому фотосинтезу, расположены, в основном ниже, чем граница эвфотной зоны (табл. 2). Однако в опытах на оз. Неро фотосинтез на указанных горизонтах не всегда равен нулю (рис. 1). Учитывая, что глубина озера в среднем 1.2 м, а фотосинтез идет до дна и в более глубоких местах, можно сделать вывод о том, что фитопланктон на большей части акватории не испытывает светового голодания, которое характерно для глубоких водоемов.

Ассимиляционные числа (АЧ) фитопланктона, полученные в результате расчета интенсивности максимального фотосинтеза на количество хлорофилла *a*, характеризовались довольно высокими для эвтрофных вод величинами (табл. 1). Максимальные АЧ отмечались весной и летом, минимальные — осенью. При снижении температуры воды осенью на  $10^\circ\text{C}$  АЧ уменьшались в 1.4—1.7 раза по сравнению с летним периодом. Аналогичные величины температурного коэффициента получены нами и в менее продуктивных водоемах, чем оз. Неро [11]. Причиной некоторого увеличения уровня АЧ, вероятно, следует считать особенности постановки опытов *in situ*, которые позволили выявить (в результате кратковременных экспозиций) более высокие потенциальные способности фитопланктона к фотосинтезу, чем ожидаемые при суточном экспонировании [11].

Фитопланктон мелководного и глубоководного участков не отличался значительно по ассимиляционной активности, поэтому для оценки интегральной первичной продукции использованы средние АЧ.

Первичная продукция фитопланктона в столбе воды под  $1 \text{ м}^2$ , рассчитанная интегрированием кривой вертикального распределения фотосинтеза, изменялась от 3.25 до 12.7 на центральной и от 3.72 до 10.02 г  $\text{O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$  на литоральной станциях в течение безледного периода 1987 г. (рис. 2). Сезонная динамика первичной продукции фитопланктона характеризовалась одновершинной кривой с довольно растянутым максимумом в летнее время. Подобный тип сезонной изменчивости отмечен нами для других показателей продуктивности фитопланктона — биомассы, концентрации хлорофилла *a*, интенсивности максимального фотосинтеза. Сходство особенностей се-

зонных изменений перечисленных показателей позволило выбрать для оценки продуктивности фитопланктона наиболее просто определяемый индикатор — содержание хлорофилла *a* и рассчитать по нему первичную продукцию в разных участках озера в 1987 г. и по всей акватории этого водоема в 1988 и 1989 г.

Рассчитанная по хлорофиллу первичная продукция фитопланктона (табл. 3) изменялась в пределах величин, характерных для высокопродуктивных водоемов [2, 3]. В среднем для всех станций озера первичная продукция составляла 7.34, 9.46 и 9.17 г O<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> за сутки в 1987, 1988 и 1989 гг. соответственно. Межгодовые изменения средней первичной продукции были невелики в сходные по гидрометеорологическим условиям годы (1988 и 1989) и достигали лишь 25% от наименьшей величины в контрастные (1987 и 1989).

Эффективность утилизации фитопланктоном солнечной энергии (табл. 4) в общем, выше, чем в изученных водоемах верхневолжского бассейна и озерах Северо-Двинской системы [8]. Средняя для оз. Неро эффективность утилизации солнечной энергии (0.84%) относится к наиболее высоким из известных для пресных водоемов [14].

Интенсивность деструкции органического вещества в толще воды изменялась от 3 до 13 г O<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут) в течение безледного периода 1987 г. на двух станциях в опытах *in situ* (рис. 2). Отношение интенсивности деструкции органического вещества к первичной продукции фитопланктона чаще всего было меньше 1. Только в отдельных случаях на самой глубокой станции скорость деструкции

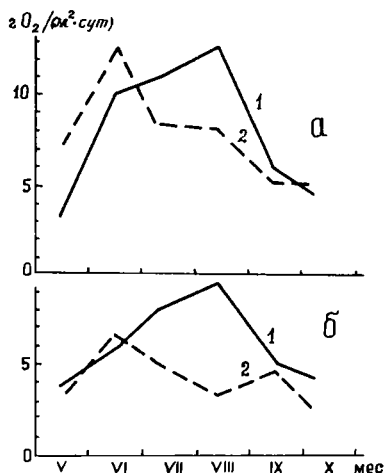


Рис. 2. Сезонная изменчивость интегральной первичной продукции фитопланктона и деструкции органического вещества по результатам опытов *in situ*.

а — глубоководная ст. 4, б — мелководная ст. 7; 1 — первичная продукция, 2 — деструкция.

**Первичная продукция фитопланктона**  
(средневзвешенная за период наблюдений,  
г O<sub>2</sub>/(м<sup>2</sup>·сут)

| Станция | Годы |       |       |
|---------|------|-------|-------|
|         | 1987 | 1988  | 1989  |
| 7       | 7.79 | 10.45 | 8.95  |
| 9       | 9.47 | 10.35 | 7.48  |
| 10      | 6.42 | 9.47  | 7.53  |
| 11      | 6.99 | 5.51  | 10.89 |
| 5       | 6.47 | 11.10 | 9.29  |
| 4       | 8.23 | 10.63 | 11.21 |
| 3       | 7.90 | 12.00 | 10.38 |
| 2       | 8.18 | 9.49  | 6.96  |
| 15      | 6.8  | 9.17  | 9.11  |
| 14      | 5.17 | 6.38  | 9.86  |

онных процессов превышала интенсивность первичного продуцирования. Примечательно, что такое превышение деструкции над продукцией отмечалось в весенний период при наиболее высоких показателях степени развития зоопланктона [10]. Об увеличении потребления кислорода планктоном при обогащении его планктонными животными сообщалось в работе, подводящей итоги изучения взаимоотношений между зоо- и фитопланктоном [4]. Однако вклад зоопланктона в планктон оз. Неро в остальные периоды снижался [10], и, по-видимому, не играл существенной роли в потреблении кислорода. При оценке средних для водоема величин интенсивности деструкции органического вещества влияние глубокой станции было невелико, так как объем водного слоя, ограниченный наибольшими глубинами, был незначителен.

Таблица 4

**Эффективность утилизации фитопланктоном энергии суммарной  
солнечной радиации, падающей на поверхность озера, %**

| Станция | 21 V | 16 VI | 17 VI | 8 VII | 12 VIII | 15 IX | 6 X  |
|---------|------|-------|-------|-------|---------|-------|------|
| 4       | 0.28 | 0.63  | —     | 0.84  | 1.12    | 1.35  | 1.40 |
| 7       | 0.32 | 0.38  | —     | 0.61  | 0.84    | 1.13  | 1.25 |
| 3       | —    | —     | 0.74  | —     | —       | —     | —    |
| 9       | —    | —     | 0.82  | —     | —       | —     | —    |

*Примечание.* Данные по общей солнечной радиации получены в Рыбинской гидрометобсерватории, расположенной от оз. Неро на расстоянии 100 км.

Таким образом, проведенные исследования показали, что по уровню максимального фотосинтеза и первичной продукции фитопланктона оз. Неро может быть отнесено к высокоэвтрофным водоемам [2, 3]. Процесс новообразования органического вещества фитопланктоном идет до дна на большей части акватории. Значительная скорость фотосинтеза в течение всего безледного периода обусловлена высокой степенью развития фитопланктона. Характерное для озера превышение первичной продукции над деструкцией свидетельствует о несбалансированности синтеза и распада органического вещества в толще воды, что может привести к ухудшению экологического состояния этого водоема в результате избыточного накопления органики.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Арз Ф. Э., Толстяков Д. Н. О проникновении солнечной радиации в воду//Метеорология и гидрология. 1969. № 6.
2. Бульон В. В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л., 1983.
3. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
4. Крючкова Н. М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М., 1989.
5. Лаптева Н. А., Монакова С. В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области//Микробиология. 1976. Т. 15, вып. 4.
6. Ляшенко О. А. Фитопланктон оз. Неро//Наст. кн.
7. Минеева Н. М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987.
8. Минеева Н. М., Сигарева Л. Е. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе фитопланктона в водоемах с различными гидрооптическими условиями//Использование актинометрической информации для нужд народного хозяйства. Иркутск, 1984.
9. Нестеренко Б. В. Сравнительная оценка расчетного метода определения интегральной первичной продукции//Гидробиол. журн. 1986. Т. 23, № 3.
10. Ривьер И. К., Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Неро//Наст. кн.
11. Сигарева Л. Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984.
12. Сигарева Л. Е., Ляшенко О. А. Пигментные характеристики фитопланктона оз. Неро//Наст. кн.
13. Экосистема озера Плещеево. Л., 1989.
14. Talling J. F., Wood R. B., Prosser M. V., Baxter R. M. The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton: evidence from Ethiopian soda lakes//Freshwater Biol. 1973. Vol. 3, N 1.

*И. В. ДОВБНЯ**Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР***ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ оз. НЕРО**

Показано, что растительный покров озера состоят 48 ассоциаций, относящихся к 13 формациям. На протяжении девяти десятилетий наблюдались периоды колебаний вегетации рдестов.

Первые сведения о растительности озера относятся к началу века [5], последующие наблюдения проводились примерно через 10—25-летний период [1—3, 6]. Подробно обследовалась растительность водоема автором в 1987—1989 гг.

Преобладание литорали и почти полное отсутствие пелагиали обуславливает развитие растительности не только вдоль береговой линии, но и в открытом пространстве на большом удалении от побережья. Обширное распространение фитоценозов макрофитов в центральной части плесов — особенность растительного покрова оз. Неро. Заращение с середины водоема — явление, характерное для прудов и небольших мелководных озер. Среди крупных естественных водоемов Европейской части СССР подобное наблюдается на оз. Лача, в меньшей степени — на оз. Кубенское.

Другая особенность растительности оз. Неро — фитоценотическое разнообразие. Растительный покров его состоят 48 ассоциаций высших растений, относящихся к 13 формациям. В заращении сходных по морфометрии и гидрологии крупных озер Северо-Запада СССР принимают участие 27 ассоциаций на оз. Лача, 26 — на оз. Воже, 23 — на оз. Кубенское [4].

Наибольшие площади зарослей находятся в южном районе водоема, что объясняется большой изрезанностью береговой линии, наличием глубоко впадающих в сушу заливов и впадающих в них рек, речек и ручьев (рис. 1). Так, устье р. Сары, Сарская коса и заливы восточнее Сарской косы зарастают тростником обыкновенным

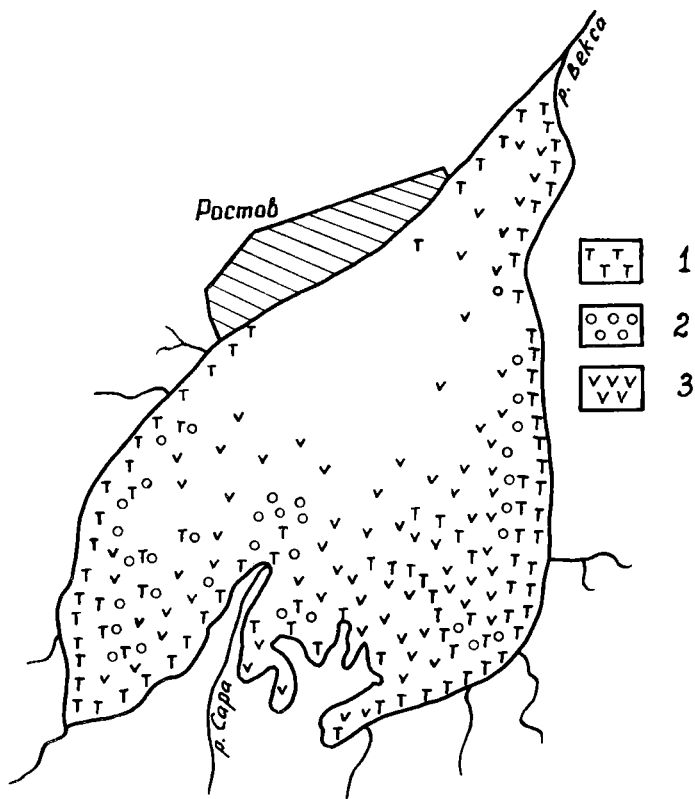


Схема зарастания оз. Неро

1 — воздушно-водная растительность, 2 — растительность с плавающими на поверхности воды листьями, 3 — погруженная растительность.

(*Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steud.), порозом узколистым (*Typha angustifolia* L.), встречается двукосточник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert.), с нарастанием глубины появляются группировки хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), камыша озерного (*Scirpis lacustris* L.). Далее следуют фитоценозы пороза узколистного с кубышкой желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith.), расположенные узкой прерывистой полосой или отдельными куртинами. По направлению к открытой части озера распространено сплошное поле кубышки, а в глухих заболоченных заливах — телорезовые (*Stratiotes aloides* L.) группиров-



ки. Пояс погруженных растений представлен пятнами рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.).

Большой юго-западный зал. р. Варус зарастает главным образом монодоминантными сообществами тростника, рогоза, камыша, которые развиваются длинными полосами и куртинами на различной глубине — от 40 до 200 см. Между ними внедряются рдестовые и кубышковые группировки. О. Левский окружен зарослями двукисточника и тростника. Вдоль западного берега зал. р. Варус доминируют заросли манника большого (*Glyceria maxima* (С. Haetm. Holmb.), отделенные от заболоченных лугов узкой полосой осочников с преобладанием *Carex acuta* L. С другой стороны чередуются ассоциации сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.), ежеголовника прямого (*Sparganium erectum* L.), тростника. Последние окаймляются сообществами кубышки.

В юго-восточной части озера сосредоточены самые крупные массивы зарослей. Многие заливы сплошь покрыты и пронизаны растениями. По берегам тростники и рогозы высотой более 2 м, в изолированных и малопроточных местах наблюдается сплавинообразование. Водная поверхность в заливах часто покрыта водокрасом (*Hydrocharis morsus-ranae* L.), кубышкой, рясками (*Lemna minor* L., *L. trisulca* L.), толщу воды пронизывает телорез, роголистник (*Ceratophyllum demersum* L.), уруть (*Myriophyllum spicatum* L., *M. verticillatum* L.), рдесты (*Potamogeton perfoliatus*, *P. lucens* L., *P. crispus* L.). На отдельных участках заказника целые «джунгли» из тростника, рогоза, камыша, которые тянутся на десятки и сотни метров, образуя лабиринты. В юго-восточной части озера отмечено наибольшее фитоценотическое разнообразие и видовая насыщенность сообществ. Причина, вероятно, заключается в том, что это — участок с наименьшим поступлением загрязняющих веществ с окружающих территорий и наиболее труднодоступное и ограниченное для посещения рыбаками и охотниками место.

В отличие от южного, слабо изрезанный западный берег на участке от Яковлевского монастыря до р. Мазихи зарастает меньше, полоса растительности значительно уже; распространены преимущественно фитоценозы тростника. Типичный профиль для западного побережья: заболоченные осоково-манниковые луга граничат с широкой полосой тростника, обрамленной узким бордюром

манника, сусака и ежеголовника (*Sparganium erectum*). Кое-где манник замещается рогозом узколистным, глубже развиваются сообщества кубышки.

На мелководьях восточного берега так же, как и западного, преобладают тростниковые заросли, расположенные вдоль берега (на отдельных участках шириной до 300 м). Со стороны берега они переходят в заболоченные луга, со стороны воды окружены ассоциациями *Glyceria maxima*+*Butomus umbellatus*, *Typha angustifolia*+*Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*. Глубже узкой прерывающейся полосой представлены сообщества *Polygonum amphibium* L. и пятна *Potamogeton perfoliatus*. Там, где тростник отсутствует, большими массивами развиваются рогозовые и манниковые заросли.

Своеобразие растительного покрова северного берега выражается прежде всего в его пятнистости. Заливные луга переходят в заросли двукисточника, далее по направлению к открытому водному пространству они сменяются манником, либо манником в сочетании с тростником. Затем следует скопление полевицы (*Agrostis stolonifera* L.) с сусаком, за которыми распространены группировки клубнекамыша (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla) с сусаком. Клубнекамыш морской — довольно редкий для водоемов Ярославской области вид. Развитие фитоценозов с участием этого вида как содоминанта — следствие повышенного содержания хлоридов в этом районе озера.

Растительность истока р. Вексы резко отличается от растительности устья р. Сары прежде всего малым фитоценотическим разнообразием, доминантным и ярусным строением. Фитоценозы истока Вексы беднее по видовому составу. Преобладают однодоминантные ассоциации *Phragmites australis* и *Scirpus lacustris*, которые образуют небольшие тростниковые острова и куртины камыша. Развитие более сложных и разнообразных по структуре и составу фитоценозов в устье р. Сары происходит вследствие притока минеральных веществ, приносимых рекой, в истоке р. Вексы явление обратное — минеральный состав грунтов и вод обедняется.

По направлению с севера на запад (к г. Ростову) вдоль береговой линии постепенно исчезает сусак, меньше становится манника. Преобладают куртины камыша. Берег в районе города почти лишен растительности.

В открытой акватории за исключением глубоководной впадины распространены очень редкие, разрозненные группировки и единичные экземпляры рдеста пронзеннолистного.

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ФОРМАЦИЙ

Тип водной растительности — *Aquiherbosa* подразделяется на три группы формаций.

*Воздушно-водная растительность* — *Aquiherbosa amphibia*

Воздушно-водная (полупогруженная) растительность по ценоотическому разнообразию наиболее широко представлена на оз. Неро. Сообщества этой группы развиваются в разных экологических условиях и встречаются повсеместно как по побережью на границе суша — вода, так и в открытой акватории, распространяясь до глубины 180—200 см.

**Формация тростника обыкновенного (*Phragmites australis*).**

Фитоценозы тростника наиболее обширны на водоеме. Встречают по побережью, гранича с луговым разнотравьем, в открытом пространстве плесов и окаймляют острова. Глубина распространения от 10 до 200 см, грунты разнообразные: песчаные, илистые, торфянистые. Травостой прибрежных тростниковых зарослей густой, более или менее однородный, развиваются и генеративные, и вегетативные экземпляры; травостой сообществ в открытой акватории значительно реже и состоит исключительно из вегетативных побегов. Структура ассоциаций, как правило, одноярусная, редко двухъярусная. Высота тростника 200—330 см. Проективное покрытие грунта 40—80%. Обилие доминанта сор 2—3, обилие содоминантов сор 1. В целом в формации отмечено 32 вида. Из сопутствующих видов чаще других встречаются манник большой, хвощ приречный, рдест пронзеннолистный, чистец болотный (*Stachys palustris* L.) с обилием sp-sol.

Формация представлена чистыми ассоциациями *Phragmites australis purum* и почти чистой ассоциацией *Phragmites australis subpurum*. Монодоминантные, односоставные заросли тростника преобладают на водоеме, реже встречаются ассоциации *Phragmites australis* + *Typha angustifolia*, *Phragmites australis* — *Nuphar lutea*.

**Формация порога узколистного (*Typha angustifolia*)**

Рогозовые сообщества так же, как и тростниковые, распространены широко, но больше сосредоточены в центральной части крупных заливов и меньше приурочены к побережью. Заселяя разные биотопы, фитоценозы рогоза узколистного развиваются чаще на глубинах 20—130 см, максимально 2 м. Грунты илистые. Травостой не всегда хорошо развит, на большой глубине угнетен. Высота его 200—310 см. Структура одно-двухъярусная. Общее проективное покрытие 40—80%. Обилие доминанта сор 2—3, содоминантов — сор 1. В формации отмечено 12 видов. Более или менее постоянными сопутствующими видами являются хвощ приречный, ежеголовник прямой, стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia* L.), сусак зонтичный с обилием *sp.-sol.*

В составе формации входят следующие ассоциации: наиболее типичная *Typha angustifolia subpurum*, *Typha angustifolia*+*Phragmites australis*, *Typha angustifolia*+*Phragmites australis*+*Butomus umbellatus*, *Typha angustifolia* — *Nuphar lutea*. В изолированных, защищенных от ветрового волнения заливах развиваются условные ассоциации *Typha angustifolia* — *Nuphar lutea*, *Typha angustifolia* — *Stratiotes aloides*.

#### **Формация камыша озерного (*Scirpus lacustris*).**

Сообщества камыша встречаются по всему водоему. Для открытой акватории озера характерны куртины камыша округлой формы. Вдоль берега заросли тянутся неширокими полосами или представлены отдельными группировками. Глубина распространения колеблется от 50 до 190 см, грунт большей частью илистый, редко песчаный с наилком. Особенность камышовых сообществ — сильное уплотнение грунта в результате мощного разрастания корней и корневищ, которое, вероятно, препятствует внедрению других растений. Поэтому преобладают односоставные ценозы, равномерного сложения, с хорошо развитым травостоем; высота его 180—300 см. Обилие доминанта сор 1—3. Проективное покрытие грунта 30—80%. В формации зарегистрировано 7 видов с *sol.-up.*

Формация представлена наиболее распространенными ассоциациями *Scirpus lacustris purum* и *Scirpus lacustris subpurum* и ассоциацией *Scirpus lacustris* — *Nuphar lutea*.

#### **Формация манника большого (*Glyceria maxima*).**

Фитоценозы манника расположены главным образом по побережью ниже пояса осочников, приурочены к глу-

бинам от 0 до 110 см, но преобладает глубина 30—80 см, грунт илистый. Травостой обычно одноярусный, высота его 70—130 см, сложение неоднородное, проективное покрытие 50—95%. Обилие доминанта сор 2—3, обилие содоминанта сор 1, редко сор 2. Флористический состав формации насчитывает 26 видов. Кроме содоминирующих видов, встречаются хвощ приречный, жерушник болотный (*Rorippa amphibia* (L.) Bess.), омежник водный (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.), тростник южный, стрелолист обыкновенный с обилием sp-sol.

В состав формации входят ассоциации *Glyceria maxima subpurum*, *Glyceria maxima*+*Equisetum fluviatile*, *Glyceria maxima*+*Phragmites australis*, *Glyceria maxima*+*Phragmites australis*+*Oenanthe aquatica*. В малопроточных заливах манник образует сплавины.

#### **Формация хвоща приречного (*Equisetum fluviatile*).**

Фитоценозы хвоща развиваются в прибрежной зоне глубже пояса осочников или граничат с манниковыми сообществами. Распространены на глубине 20—60 см. Грунты илистые с неразложившимися растительными остатками. Сложение травостоя неравномерное, высота его 120—130 см, структура одноярусная, общее проективное покрытие грунта 50—70%. Обилие доминанта сор 2—1, содоминантов — сор 1. Флористический состав формации насчитывает 11 видов. Более или менее постоянные сопутствующие виды: горец земноводный (*Polygonum amphibium* L.), чистец болотный, омежник водный, поручейник широколистный (*Sium latifolium* L.) с участием sp-sol.

В состав формации входят наиболее распространенные ассоциации *Equisetum fluviatile subpurum*, *Equisetum fluviatile*+*Glyceria maxima*, реже *Equisetum fluviatile*+*Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*+*Typha angustifolia*.

#### **Формация сусака зонтичного (*Butomus umbellatus*).**

Сообщества сусака встречаются по побережью неширокими (2—3 м) длинными полосами или разрозненными куртинами. Обычно ценозы сусака расположены на границе воздушно-водной растительности и погруженной или растительности с плавающими на поверхности воды листьями, приурочены к глубинам 30—110 см, грунт илистый. Сложение травостоя неравномерное, высота его 90—140 см, структура одноярусная, проективное покрытие 30—50%. Обилие доминанта сор 2—1, содоминантов —

сор 1. В формации зарегистрировано 13 видов. На участках с большими глубинами в травостое чаще встречаются погруженные и плавающие виды — рдест пронзеннолистный, роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.), кубышка желтая, на небольших глубинах — воздушно-водные: манник большой, стрелолист обыкновенный, ежеголовник прямой, ситняг болотный с участием *sp-sol*.

Формацию образуют ассоциации *Butomus umbellatus subpurum*, *Butomus umbellatus*+*Glyceria maxima*, *Butomus umbellatus*+*Scirpus lacustris*, *Butomus umbellatus*+*Sparganium erectum*, *Butomus umbellatus*+*Bolboschoenus maritimus*+*Typha angustifolia*.

#### **Формация осоки острой (*Carex acuta*).**

Пояс осочников развивается по побережью, гранича с луговой растительностью, и по островам, обрамляя их плотными узкими полосами небольшой ширины. Доминирующую роль играет осока острая. Осоковые сообщества приурочены к торфянистым грунтам на глубинах от 0 до 30 см. Травостой плотный, высотой от 70 до 110 см, одноярусный. Проективное покрытие грунта 70—90%. Обилие доминанта сор 2—3, обилие содоминантов сор 1. В сложении формации принимают участие 16 видов, наиболее распространенные из сопутствующих манник большой, рогоз узколистный, подмаренник болотный (*Galium palustre* L.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.), осока водная (*Carex aquatilis* Wahl.), осока вздутая (*Carex rostrata* Stokes) с обилием *sp-sol*.

Формация представлена следующими ассоциациями: *Carex acuta subpurum*, *Carex acuta*+*C. vesicaria*, *Carex acuta*+*Phalaroides arundinacea*, *Carex acuta*+*Equisetum fluviale*.

#### **Формация двукисточника тростниковидного (*Phalaroides arundinacea*).**

Сообщества двукисточника распространены на границе с луговым разнотравьем на глубине 0—20 см, грунт торфянистый. Травостой густой, одноярусный, высота его 70—80 см. Сложение более или менее равномерное, проективное покрытие 50—70%. Обилие доминанта сор 2, содоминантов — сор 1. В формации зарегистрировано 11 видов, сопутствующие виды: осока вздутая, хвощ приречный, подмаренник болотный, сусак зонтичный и др.

Характерными для формации являются ассоциации *Phalaroides arundinacea subpurum*, *Phalaroides arun-*

dinacea + Carex acuta. Phalaroides arundinacea + GlycERIA maxima.

Растительность с плавающими листьями — *Aquiherbosa natantia*

### **Формация кубышки желтой (*Nuphar lutea*).**

Сообщества кубышки характерны для глухих мелких заливов и мелководных плесов, защищенных высокими тростниковыми и рогозовыми зарослями. В открытой части водоема огромный массив кубышки отмечен в районе устья р. Сары. Глубина распространения ценозов *Nuphar lutea* — 100—180 см, грунт илистый. В односоставных фитоценозах травостой хорошо развит. Преобладают крупные экземпляры, листья и соцветия иногда перекрывают друг друга. Проективное покрытие 90—100%, обилие доминанта сор 3. В усложненных ассоциациях структура одно-двухъярусная, травостой менее развит, в некоторых даже угнетен, проективное покрытие 40—80%, обилие доминанта сор 2—1, содоминанта — сор 1. Флористический состав формации — 16 видов. Из сопутствующих чаще других встречаются рдест пронзеннолистный, уруть колосистая (*Myriophyllum spicatum* L.), роголистник темно-зеленый, камыш озерный с обилием sol-up.

Формация представлена ассоциациями *Nuphar lutea subpigrum* (наиболее распространенная), *Nuphar lutea* — *Typha angustifolia*, *Nuphar lutea* — *Sagittaria sagittifolia*, *Nuphar lutea* — *Sparganium erectum*.

### **Формация горца земноводного (*Polygonum amphibium*).**

Сообщества горца развиваются между поясом воздушно-водных растений и поясом погруженных вдоль берега на глубинах 80—100 см. Грунты песчаные или песчаные с наилком. Длинная полоса зарослей горца в несколько сот метров тянется вдоль открытого восточного берега. На водоеме широко распространена однодоминантная ассоциация *Polygonum amphibium*. Травостой одно-двухъярусный. Сложение разнообразное: на отдельных участках равномерное, на других — пятнистое, на третьих сообщества развиваются прерывистыми неширокими полосами. Проективное покрытие 50—70%, обилие доминанта сор 2. Из сопутствующих видов преобладают хвощ приречный, ситняг болотный (*Eleocharis palustris* (L.) Roem. et Schult), тростник обыкновенный, рогоз — узколистный — всходы, рдест пронзеннолистный с обилием sp-sol.

Формация представлена ассоциацией *Polygonum amphibium*.

*Погруженная растительность — Aquihervosa immersa*

**Формация рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus*).**

Фитоценозы рдеста развиваются преимущественно в открытых, подверженных прибою участках акватории озера на глубине 110—230 см, оптимальные глубины — 140—200 см, грунты песчаные, песчано-илистые, илистые.

Рдестовые сообщества представляют собой разреженные односоставные заросли, неравномерного, чаще всего пятнистого сложения. Травостой не создает сомкнутого полога, порою угнетен. Проективное покрытие грунта низкое — 20—30%, обилие доминанта сор 1.

В мелководьях, защищенных группировками воздушно-водных растений, встречаются усложненные сообщества одно-двухъярусной структуры с двумя доминантами. Проективное покрытие в таких ценозах достигает 80—90%. Обилие доминанта сор 2, содоминанта — сор 1. Флористический состав формации беден — всего 9 видов.

Формация представлена главным образом ассоциацией *Potamogeton perfoliatus purum*, значительно реже *Potamogeton perfoliatus — Nuphar lutea*, *Potamogeton perfoliatus + Ceratophyllum demersum*.

**Формация роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum*).**

Фитоценозы роголистника наиболее распространены на мелководьях, защищенных со всех сторон мощными тростниковыми и рогозовыми зарослями. Глубины колеблются от 120 до 180 см, грунты илистые. Односоставные ценозы роголистника развиваются небольшими пятнами, проективное покрытие грунта 20—30%, обилие доминанта сор 1.

Для формации в целом характерны усложненные по структуре фитоценозы с густым травостоем, более или менее равномерным сложением, общим проективным покрытием 70—100%. Обилие доминанта сор 2—3, содоминантов — сор 1. Флористический состав формации насчитывает 12 видов, из сопутствующих это главным образом рдесты (*Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *P. natans*), телорез алоэвидный, водокрас лягушачий (*Hydracharis morasus-ranae* L.), ряска (*Lemna minor*, *Spirodela polyrrhiza* L.).

Формация представлена следующими ассоциациями:



*Ceratophyllum demersum subpurum*, *Ceratophyllum demersum*+*Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*+*Myriophyllum spicatum*, *Ceratophyllum demersum*+*Utricularia vulgaris*+*Myriophyllum spicatum*.

#### **Формация телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*).**

Сообщества телореза развиваются в верховьях заболоченных заливов на глубинах 50—110 см, грунт илистый. Травостой густой, сложение более или менее равномерное, структура одно-двухъярусная. Общее проективное покрытие 80—90%. Обилие доминанта сор 2, содоминанта — сор 1. В ярусе растений с плавающими листьями часты скопления рясок (*Lemna minor*, L., *trislca*. *Spirodela polyrhiza*), ярус погруженных растений насыщен побегами телореза, урути, роголистника. Кроме того, из сопутствующих видов встречаются стрелолист, ежеголовник прямой, рогозы (*Typha angustifolia*, *T. latifolia*), дербенник иволистник (*Lythrum salicaria* L.) с участием *sp. gr.*, *sol.*, *un.* Флористический состав формаций 16 видов.

Формация представлена ассоциациями *Stratiotes aloides subpurum*, *Stratiotes aloides* — *Hydrocharis morsus-ranae*, *Stratiotes aloides* — *Nuphar lutea*, *Stratiotes aloides*+*Ceratophyllum demersum*+*Myriophyllum spicatum*.

Сравнение наблюдений за 90-летний период показало следующие изменения.

В 1902 г. озеро сильно зарастало, в сложении растительного покрова принимали участие несколько видов макрофитов, однако господство оставалось за тростником и камышом [5].

В 1913—1914 гг. отмечалась приблизительно такая же картина зарастания с доминированием сообществ тех же видов — тростника, камыша, кубышки, рдеста, но начал распространяться телорез [2].

По наблюдениям 1925—1927 гг. произошло расширение зарослей телореза, который завоевал большие площади в южном плесе озера. В открытом пространстве повсюду были распространены рдесты — *Potamogeton perfoliatus*, *P. crispus*, которые образовывали на отдельных участках сплошные подводные луга [1].

К 1954 г. основные изменения заключались в сокращении территорий, занятых рдестами, и изреживании рдестовых зарослей. Телорез занимал небольшие площади [7].

В 1962 г. господствовали те же фитоценозы, но по сравнению с 1954 г. наблюдалось массовое распространение рдеста пронзеннолистного [3].

И в настоящее время на озере преобладает воздушно-водная растительность, среди которой доминируют заросли тростника обыкновенного, рогоза узколистного. Широко распространены фитоценозы камыша озерного и манника большого. Сообщества растений с плавающими листьями представлены преимущественно кубышкой желтой, погруженные — рдестом пронзеннолистным. К 1989 г. по сравнению с 1962 г. площади рдестовых зарослей сократились, манниковых — несколько увеличились.

Таким образом, на протяжении почти десятилетий наблюдалось чередование периодов увеличения и уменьшения развития фитоценозов погруженных растений, главным образом, рдестов. Вспышки вегетации гидатофитов, сменяемые ослаблением их развития, нужно рассматривать как естественные флуктуации. Они могут быть связаны со следующими причинами: с изменением гидрологического режима и прежде всего колебаниями уровня вод в озере; с метеорологическими условиями; с увеличением притока биогенных элементов с водосборной площади; с возрастанием численности фитопланктона и т. п. Кроме того, сильное изреживание и исчезновение рдестовых сообществ на отдельных участках, возможно, зависит и от антропогенного влияния.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Грезе Б. С. Исследования озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. I: Гидрология//Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изуч. местного края. Ростов-Ярославский, 1929. Вып. 2.
2. Дамская С. А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны//Тр. Ярославского естественно-исторического и краеведного о-ва. 1921. Т. 3, вып. 1.
3. Монаков А. В., Экзерцев А. В. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
4. Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985.
5. Флеров А. Ф. Ботанико-географические очерки. III. Ростовский край//Землеведение. 1903. Т. 10, кн. 2—3.
6. Чижигов Н. В. Озера Ярославской области и их значение для сельского хозяйства//Краевед. зап. Яросл. обл. краевед. музея. Ярославль, 1956. Вып. 1.
7. Чижигов Н. В. Геоморфология и почвы бассейна озера Неро и реки Устье-Которосль//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6.

## ЗООПЛАНКТОН ОЗ. НЕРО

В зоопланктоне коловраток — 59 видов, ветвистоусых — 35, веслоногих — 15, доминантов — 11, среднее количество за 1987—1980 гг. 526 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 2.7 г/м<sup>3</sup>; индекс видового разнообразия 2.3 бит./инд., сапробности 1.55—2.2, сезонная динамика одновершинна. Эти показатели характерны для эвтрофного водоема.

Несмотря на научный и практический интерес к оз. Неро, зоопланктон его специально не исследовался. Имеются сведения, приводимые в работе А. А. Кулемина [3] по питанию леща. В желудках рыб были найдены остатки коловраток (2 вида), ветвистоусых (14 видов) и веслоногих (1 вид). При исследовании донных осадков Н. В. Кордэ [2] приводит названия 15 видов ветвистоусых. Среди остатков различных ветвистоусых из иловых отложений ею упомянуты *Bosmina coregoni* и *Leydigia leydigii*, не встреченные в период наших исследований в водоеме. Более подробное изучение планктона зарослевой зоны произведено А. В. Монаковым и В. А. Экзерцевым [4]. Авторы приводят перечни массовых видов, найденных в тех или иных ассоциациях водных растений. Всего ими обнаружено 24 вида коловраток, 34 — ветвистоусых, 12 — веслоногих. Полного списка не приводится. Среди ветвистоусых *Daphnia longispina* характеризуется как широко распространенный вид, биомасса которого достигала 10 г/м<sup>3</sup>.

Изучение водоема в течение круглого года, зимой с 1980 по 1990 гг. и в период открытой воды с 1987 по 1989 гг., позволило расширить список видов до 109, среди них коловраток обнаружено 59, ветвистоусых — 35 (из них пелагических около 10 видов) и веслоногих — 15 видов.

Роль отдельных групп и видов в сезонных изменениях, создании общей биомассы, расселение по акватории,

взаимоотношения между доминантами, зоопланктон как кормовая база и специфика сообщества этого озера-пруда рассматривается в соответствующих разделах.

Список видов зоопланктона оз. Неро приводится нами впервые

## **КЛАСС ROTATORIA**

### **ОТРЯД PLOIMIDA**

#### **Сем. Notommatidae**

*Cephalodella* sp.

*Monommata grandis* Tessin

#### **Сем. Trichocercidae**

*Trichocerca capucina* (Wierz. et Zacharias).

*T. elongata* (Gosse)

*T. cylindrica* (Imhof)

*T. similis* (Wierz.)

*T. ratus carinata* (Ehrenb.)

#### **Сем. Synchaetidae**

*Synchaeta pectinata* Ehrenb.

*S. oblonga* Ehrenb.

*S. grandis* Zach.

*S. kitina* Rousselet.

*Polyarthra dolichoptera* Idelson

*P. vulgaris* Carlin

*P. major* Burckhardt

*P. minor* Voigt.

*P. longiremis* Carlin.

#### **Сем. Asplanchnidae**

*Asplanchna priodonta* Gosse

#### **Сем. Lecanidae**

*Lecana luna luna* (O. Müll.)

*L. bulla* (Gosse)

*L. lunaris* (Ehrenb.)

*L. quadridentata* (Ehrenb.)

#### **Сем. Trichotriidae**

*Trichotria pocillum* (O. Müll.)

*Trichotria* sp.

#### **Сем. Mytilinidae**

*Mytilina ventralis* (Ehrenb.)

**Cem. Colurellidae**

*Colurella* sp.

*Lepadella patella patella* (O. Müll.)

**Cem. Euchlanidae**

*Euchlanis dilatata* Ehrenb.

*E. d. lucksiana* Hauer

*E. lyra* Hudson

*E. deflexa* Carlin

*E. incisa* Carlin

**Cem. Brachionidae**

*Brachionus angularis angularis* Gosse

*B. a. bidens* Plate

*B. diversicornis diversicornis* (Daday)

*B. d. homoceros* (Wierz.)

*B. calyciflorus calyciflorus* Pallas

*B. c. anuraeiformis* Brehm.

*B. c. amphiceros* Ehrenb.

*B. c. spinosus* Wierz.

*B. quadridentatus quadridentatus* Hermann

*B. q. zernovi* Voronkov

*B. q. cluniorbicularis* Skorikov

*B. q. ancylognathus* Schmarda

*B. q. brevispinus* Ehrenb.

*B. nilsoni* Ahlstrom

*Platyias quadricornis* (Ehrenb.)

*P. q. brevispinus* (Daday)

*P. patulus patulus* (O. Müll.)

*P. polyacanthoides* (Brezins)

*Keratella quadrata* (O. Müll.)

*K. hiemalis* Carlin

*K. cochlearis cochlearis* (Gosse)

*K. c. tecta* (Gosse)

*Kellicottia longispina* (Kellicott.)

*Notholca acuminata* (Ehrenb.)

*N. squamula squamula* (Müller.)

*Anuraeopsis fissa* (Gosse)

**Cem. Conochilidae**

*Conochilus unicornis* Rousselet

**Cem. Testudenellidae**

Testudinella patina (Hermann)

**Сем. Filiniidae**

Filinia longiseta longiseta (Ehrenb.)

F. l. minor (Evens)

F. maior (Colditz)

ОТРЯД PAEDOTROCHIDA

**Сем. Collothecidae**

Colloheca mutabilis (Huds.)

ОТРЯД BDELLOIDA

Philodina sp.

**КЛАСС CRUSTACEA**

**ПОДКЛАСС BRANCHIOPODA**

ОТРЯД CLADOCERA

**Сем. Sididae**

Sida crystallina (O. Müll.)

Diaphanosoma brachyurum (Lievin.)

**Сем. Daphniidae**

Daphnia longispina O. Müll.

D. cucullata G. O. Sars

D. galeata G. O. Sars

Simocephalus vetulus (O. Müll.)

S. expinosus (Koch.)

Ceriodaphnia pulchella Sars

C. megalops G. O. Sars

C. quadrangula (O. Müll.)

C. reticulata (Jurine).

Scapholeberis mucronata (O. Müll.)

**Сем. Macrothricidae**

Macrothrix laticornis (Jurine)

M. hirsuticornis Norm. et Brady

M. rosea (Jurine)

Ilyocryptus agilis Kurz.

**Сем. Chydoridae**

Eurycercus lamellatus (O. Müll.)

Pleuroxus aduncus (Jurine)

P. truncatus (O. Müll.)

Alonella nana (Baird)

Disparalona rostrata (Koch.)  
Chydorus sphaericus (O. Müll.)  
Ch. s. alexandrovi Poggenpol  
Alona rectangula G. O. Sars  
A. quadrangularis (O. Müll.)  
A. guttata G. O. Sars  
Acroperus harpae Baird  
Camptocercus rectirostris Schoedl.  
Graptoleberis testudinaria (Fisch.)  
Monosrilus dispar G. O. Sars

**Сем. Bosminidae**

Bosmina longirostris (O. Müll.)  
B. l. cornuta (Jurine)  
B. longispina Leydig

**Сем. Polyphemidae**

Polyphemus pediculus (L.)

**Сем. Leptodoridae**

Leptodora kindtii (Focke).

**ПОДКЛАСС COPEPODA**

**ОТРЯД CYCLOPOIDA**

**Сем. Cyclopidae**

Macrocyclops albidus (Jurine)  
Eucyclops serrulatus (Fisch.)  
E. macrurus G. O. Sars  
E. macruroides (Lill.)  
Paracyclops sp.  
Cyclops kolensis Lill.  
Acanthocyclops vernalis (Fisch.)  
A. viridis (Jur.)  
Microcyclops bicolor (G. Sars)  
Mesocyclops leuckarti Claus  
Thermocyclops crassus G. O. Sars  
Th. oithonoides G. O. Sars

**ОТРЯД CALANOIDA**

**Сем. Diaptomidae**

Eudiaptomus gracilis (G. O. Sars)  
Eu. graciloides Lill.

Материал собирали с 1980 по 1990 гг. на 12—15 постоянных станциях. Зоопланктон зарослей изучали в 1987—1989 гг. на 17 станциях в наиболее распространенных ассоциациях. Пробы отбирали планктобатометром объемом 5 л. На глубине более 1.5 м производили сборы по вертикали через каждые 0.5—1 м. Содержимое отдельных батометров сливали в одну склянку. Такую интегрированную пробу принимали как среднюю для всей толщи воды на данной станции. С глубин до 1 м процеживали 50 л воды через планктонную сеть из газа № 72. Камеральную обработку проб проводили обычным методом. Как летние, так и зимние качественные пробы просматривали в живом виде для определения беспанцирных коловраток. Всего собрано и обработано 335 проб:

| Месяц    | Годы |      |      |                  |      |                  |      |                  |      |
|----------|------|------|------|------------------|------|------------------|------|------------------|------|
|          | 1980 | 1982 | 1987 | 1987,<br>заросли | 1988 | 1988,<br>заросли | 1989 | 1989,<br>заросли | 1990 |
| Январь   | —    | —    | —    | —                | —    | —                | —    | —                | 10   |
| Февраль  | 5    | —    | —    | —                | —    | —                | 13   | —                | —    |
| Март     | 5    | 7    | —    | —                | 13   | —                | 13   | —                | —    |
| Апрель   | —    | —    | 10   | —                | —    | —                | —    | —                | —    |
| Май      | —    | —    | 10   | —                | 12   | —                | 12   | —                | —    |
| Июнь     | —    | —    | 10   | —                | 16   | 10               | —    | —                | —    |
| Июль     | —    | —    | 10   | 12               | 12   | 17               | 12   | 8                | —    |
| Август   | —    | —    | 7    | 10               | —    | —                | —    | —                | —    |
| Сентябрь | —    | —    | 6    | 10               | 12   | 10               | 13   | —                | —    |
| Октябрь  | —    | —    | 4    | 10               | 12   | 10               | —    | —                | —    |
| Ноябрь   | —    | —    | —    | —                | —    | —                | 14   | —                | —    |

### Характеристика отдельных станций и участков озера.

Сетка станций была установлена с учетом разнообразия местных условий. Ст. 2, расположенная вблизи устья р. Сары, находится под влиянием ее стока, ст. 5 — вблизи истоков р. Вексы. Такие участки в озерах, как правило, выделяются богатым количественно и разнообразным планктоном. Левский залив — наиболее обширный (ст. 10, 11), по сравнению с открытым озером защищен от волнения и взмучивания берегами и зарослями. Ст. 7 находится в наиболее загрязненном участке, где расположены лодочная станция, причалы для моторного флота. Ст. 3, 4, 13 характеризуют открытую часть озера, наиболее подверженную взмучиванию, 4 — находится над ложби-



ной с глубиной 4—5 м. Среда некоторых участков озера изменяется в течение сезона в зависимости от объема стока впадающих рек, развития зарослей, сгонно-нагонных явлений. Специфика отдельных районов (например, устье р. Сары, Левский залив), проявляющаяся в своеобразии зоопланктона, сохраняется в течение всего периода открытой воды.

Ранней весной акватория вблизи устья р. Сары отличается от всех станций озера значительно (индекс биоценотического сходства в среднем — 33.6%), чем летом, в июне и июле (индекс в среднем — 49.8% и 60%) (табл. 1—3). Весной это связано с сильным влиянием паводка, вносящего в озеро речные формы, максимум которого по многолетним данным приходится на середину мая [10]. Летом при снижении расхода р. Сары влияние речного стока уменьшается, зона смешения вод сужается, и зоопланктон здесь и в открытых участках озера приобретает больше сходных черт. Сообщество, развивающееся в глубине Левского залива, специфично в течение всего сезона, лишь в середине лета здесь появляется больше общих форм, чем в остальных участках озера, и индекс сходства несколько увеличивается в среднем от 22.5% в мае, до 47.3—47.4% — в июне и июле.

Весной и в первой половине лета сообщества в других районах в большей степени сохраняют специфические черты, чем в середине лета, когда все озеро, за исключением района вблизи р. Сары и верховьев Левского залива, оказывается населенным единым зоопланктонным комплексом: индексы биоценотического сходства в это время высоки и колеблются от 70 до 90% (табл. 3).

**Сезонная динамика.** Изменения зоопланктона с мая по октябрь в таком восприимчивом к метеоусловиям водоеме требуют более частых сборов, чем ежемесячные, поэтому имеющиеся материалы позволяют представить лишь схему сезонной динамики.

Значительные различия в погодных условиях 1987—1989 гг. позволили выявить общие наиболее четко проявившиеся особенности реакций сообщества на важнейшие экологические факторы: температуру, ветровое воздействие — взмучиваемость, инсоляцию и т. д., а также проследить некоторые взаимоотношения отдельных комплексов и массовых видов внутри комплекса.

Развитие зоопланктона определяется сроками вскрытия водоема и скоростью таяния льда, после чего прогрев

Индекс биогенотического сходства (%), съемка 20--22 мая 1987 г.

| Район исследо-<br>ваний   | Устье<br>р. Сары |      | Центральная открытая часть озера |      |      |      | Истоки реки<br>Вексы |      | Городской берег |      | Левский за-<br>лив «Варус» |      | Устье<br>р. Пича |
|---|------------------|------|----------------------------------|------|------|------|----------------------|------|-----------------|------|----------------------------|------|------------------|
|   | Номер<br>станций | 2    | 3                                | 4    | 13   | 5    | 7                    | 9    | 10              | 11   | 14                         |      |                  |
| Центральная<br>открытая<br>часть озера<br>Истоки<br>р. Вексы<br>Городской<br>берег<br>Левский<br>залив<br>«Варус» | 3                | 35.2 |                                  |      |      |      |                      |      |                 |      |                            |      |                  |
|   | 4                | 30.7 | 88.6                             |      |      |      |                      |      |                 |      |                            |      |                  |
|   | 13               | 37.7 | 62.8                             | 53.7 |      |      |                      |      |                 |      |                            |      |                  |
|   | 5                | 27.5 | 81.1                             | 76.0 | 87.4 |      |                      |      |                 |      |                            |      |                  |
|   | 7                | 34.8 | 84.2                             | 71.6 | 59.5 | 72.3 |                      |      |                 |      |                            |      |                  |
|   | 9                | 40.5 | 49.7                             | 43.0 | 64.5 | 55.0 | 44.1                 |      |                 |      |                            |      |                  |
|   | 10               | 44.6 | 80.6                             | 77.4 | 69.5 | 76.0 | 71.3                 | 55.5 |                 |      |                            |      |                  |
|   | 11               | 20.2 | 18.4                             | 33.0 | 21.0 | 17.6 | 19.6                 | 23.8 | 24.0            |      |                            | 25.4 |                  |
|   | 14               | 31.8 | 77.4                             | 89.6 | 72.8 | 87.4 | 65.0                 | 57.4 | 85.0            | 25.4 |                            |      |                  |

98.7

| Район исследования   | Устье р. Сары |      | Центральная открытая часть озера |      | Истоки р. Вексы | Городской берег | Левский залив |      | Устье р. Пича | С. Угодичи |
|----------------------|---------------|------|----------------------------------|------|-----------------|-----------------|---------------|------|---------------|------------|
|                      | Номер станций | 2    | 3                                | 4    |                 |                 | 5             | 10   |               |            |
| Открытая часть озера | 3             | 49.6 | 52.3                             | 64.2 | 64.3            | 7               | 10            | 11   | 14            | 15         |
|                      | 4             | 59.4 |                                  |      |                 |                 |               |      |               |            |
|                      | 5             | 60.8 |                                  |      |                 |                 |               |      |               |            |
|                      | 7             | 63.5 |                                  |      |                 |                 |               |      |               |            |
|                      | 10            | 64.7 | 51.7                             | 63.0 | 54.3            | 88.0            | 51.4          | 49.7 |               |            |
|                      | 11            | 46.9 | 50.2                             | 60.4 | 51.6            | 50.0            |               |      | 27.2          | 38.7       |
|                      | 14            | 23.6 | 34.7                             | 52.6 | 39.6            | 24.1            |               |      |               |            |
| 15                   | 30.1          | 35.1 | 54.7                             | 41.0 | 28.3            | 28.3            | 71.4          |      |               |            |
| С. Угодичи           |               |      |                                  |      |                 |                 |               |      |               |            |

| Район исследо-<br>ваний  | Номер<br>станций | Центральная открытая<br>часть озера |      |      |      |      | Городской берег |      |      | Левский залив<br>«Варус» |    | Устье<br>р. Пичи | С. Угодич. |
|--|------------------|-------------------------------------|------|------|------|------|-----------------|------|------|--------------------------|----|------------------|------------|
|  |                  | 2                                   | 3    | 4    | 5    | 7    | 9               | 10   | 11   | 14                       | 15 |                  |            |
| Открытая<br>часть озера<br>Истоки<br>р. Вексы<br>Городской<br>берег<br>Левский<br>залив<br>«Варус»<br>Устье<br>р. Пичи<br>С. Угодичи | 3                | 61.4                                |      |      |      |      |                 |      |      |                          |    |                  |            |
|  | 4                | 59.3                                | 82.0 |      |      |      |                 |      |      |                          |    |                  |            |
|  | 5                | 53.3                                | 76.5 | 80.6 |      |      |                 |      |      |                          |    |                  |            |
|  | 7                | 46.3                                | 79.2 | 79.8 | 79.6 |      |                 |      |      |                          |    |                  |            |
|  | 9                | 57.0                                | 77.0 | 80.9 | 86.3 | 81.1 |                 |      |      |                          |    |                  |            |
|  | 10               | 57.3                                | 77.4 | 74.7 | 70.0 | 72.0 | 73.8            |      |      |                          |    |                  |            |
|  | 11               | 49.1                                | 51.2 | 48.8 | 43.0 | 43.3 | 44.9            | 51.0 |      |                          |    |                  |            |
|  | 14               | 57.1                                | 80.6 | 82.1 | 85.2 | 77.6 | 89.9            | 75.9 | 48.3 |                          |    |                  |            |
|  | 15               | 62.5                                | 74.1 | 83.8 | 82.5 | 80.5 | 87.0            | 73.9 | 47.3 |                          |    |                  | 86.3       |

Численность (1, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (2, г/м<sup>3</sup>) основных видов зоопланктона в 1987 г.

| Вид                     | 20—22 V |       | 16—18 VI |       | 8—12 VII |       | 12 VIII |       | 15 IX |       | 6—7 X  |       | Среднее |       |
|-------------------------|---------|-------|----------|-------|----------|-------|---------|-------|-------|-------|--------|-------|---------|-------|
|                         | 1       | 2     | 1        | 2     | 1        | 2     | 1       | 2     | 1     | 2     | 1      | 2     | 1       | 2     |
| Brachionus calyciflorus | 175.25  | 1.14  | 0        | 0     | 0        | 0     | 0       | 0     | 0     | 0     | 0.05   | 0.001 | 29.22   | 0.19  |
| Br. angularis           | 219.25  | 0.09  | 4.50     | 0.002 | 0.85     | 0.001 | 40.18   | 0.02  | 8.03  | 0.03  | 17.25  | 0.01  | 48.34   | 0.03  |
| Br. diversicornis       | 0.12    | 0.001 | 4.02     | 0.03  | 0        | 0     | 0       | 0     | 0     | 0     | 0      | 0     | 0.69    | 0.005 |
| Keratella quadrata      | 33.00   | 0.01  | 17.04    | 0.01  | 0.25     | 0.001 | 4.51    | 0.002 | 73.33 | 0.03  | 313.00 | 0.13  | 73.52   | 0.03  |
| K. cochlearis           | 3.00    | 0.001 | 2.50     | 0.001 | 0.08     | 0.000 | 3.85    | 0.001 | 35.42 | 0.01  | 10.00  | 0.002 | 9.14    | 0.003 |
| Asplanchna priodonta    | 5.51    | 0.14  | 4.04     | 0.08  | 66.25    | 1.33  | 162.12  | 3.24  | 6.12  | 0.12  | 2.85   | 0.06  | 41.15   | 0.83  |
| Synchaeta sp.           | 34.51   | 0.03  | 2.50     | 0.003 | 0.10     | 0.001 | 2.16    | 0.01  | 2.62  | 0.01  | 18.37  | 0.05  | 10.04   | 0.02  |
| Polyarthra vulgaris     | 2.00    | 0.001 | 0.25     | 0.001 | 0.65     | 0.001 | 15.71   | 0.01  | 4.58  | 0.002 | 0      | 0     | 3.87    | 0.003 |
| P. dolichoptera         | 8.75    | 0.003 | 0        | 0     | 0        | 0     | 0       | 0     | 0     | 0     | 0      | 0     | 1.46    | 0.001 |
| Filinia longiseta       | 0.79    | 0.001 | 0        | 0     | 0.10     | 0     | 23.75   | 0.01  | 18.38 | 0.01  | 12.80  | 0.004 | 9.30    | 0.004 |
| Conochilus unicornis    | 0.20    | 0.001 | 1.47     | 0.001 | 0.80     | 0.001 | 172.32  | 0.03  | 91.50 | 0.02  | 11.37  | 0.01  | 46.28   | 0.01  |
| Rotatoria прочие        | 1.08    | 0.001 | 0.30     | 0.001 | 0.51     | 0.001 | 10.51   | 0.004 | 16.00 | 0.01  | 5.36   | 0.004 | 5.63    | 0.003 |

| Вид                           | 20—22 V |       | 16—18 VI |       | 8—12 VII |       | 12 VIII |       | 15 IX  |       | 6—7 X  |       | Среднее |      |
|-------------------------------|---------|-------|----------|-------|----------|-------|---------|-------|--------|-------|--------|-------|---------|------|
|                               | 1       | 2     | 1        | 2     | 1        | 2     | 1       | 2     | 1      | 2     | 1      | 2     | 1       | 2    |
| ROTATORIA                     | 483.46  | 1.42  | 36.62    | 0.13  | 69.59    | 1.34  | 435.11  | 3.36  | 255.98 | 0.24  | 391.05 | 0.27  | 278.64  | 1.13 |
| общие                         |         |       |          |       |          |       |         |       |        |       |        |       |         |      |
| Mesocyclops leuckarti         | 0.5     | 0.001 | 53.50    | 0.73  | 1.60     | 0.03  | 18.86   | 0.17  | 4.42   | 0.07  | 0.07   | 0.001 | 13.08   | 0.17 |
| Cyclops kolensis + Copepodina | 22.26   | 0.27  | 0        | 0     | 0.28     | 0.004 | 0.01    | 0.001 | 0.01   | 0.001 | 0.05   | 0.002 | 3.77    | 0.05 |
| прочие                        | 21.33   | 0.11  | 88.50    | 0.31  | 11.77    | 0.06  | 65.66   | 0.34  | 17.12  | 0.09  | 2.51   | 0.01  | 34.48   | 0.15 |
| COPEPODA                      | 43.64   | 0.39  | 142.00   | 1.04  | 13.65    | 0.09  | 84.53   | 0.51  | 21.55  | 0.16  | 2.63   | 0.02  | 51.33   | 0.37 |
| общие                         |         |       |          |       |          |       |         |       |        |       |        |       |         |      |
| Bosmina longirostris          | 1.43    | 0.01  | 262.75   | 1.77  | 5.18     | 0.04  | 13.39   | 0.08  | 0.27   | 0.001 | 0.78   | 0.001 | 47.30   | 0.32 |
| Daphnia cucullata             | 0.01    | 0.001 | 1.00     | 0.004 | 0.03     | 0.001 | 0.57    | 0.01  | 0.78   | 0.02  | 0.20   | 0.02  | 0.43    | 0.01 |
| Leptodora kindtii             | 0       | 0     | 0.87     | 0.03  | 0.16     | 0.04  | 0.10    | 0.02  | 0.12   | 0.01  | 0.03   | 0.001 | 0.21    | 0.02 |
| Chydorus sphaericus           | 0       | 0     | 0.18     | 0.002 | 0.02     | 0.001 | 12.68   | 0.11  | 107.92 | 1.39  | 15.50  | 0.14  | 22.71   | 0.27 |
| Alona reticulata              | 0       | 0     | 0        | 0     | 0.17     | 0.003 | 1.07    | 0.02  | 6.00   | 0.12  | 4.48   | 0.09  | 1.95    | 0.04 |
| Cladocera прочие              | 0.04    | 0.003 | 0.21     | 0.03  | 2.89     | 0.02  | 0.09    | 0.02  | 50.53  | 0.17  | 0      | 0     | 8.96    | 0.04 |
| CLADOCERA                     | 1.48    | 0.014 | 265.01   | 1.84  | 8.45     | 0.11  | 27.90   | 0.26  | 165.62 | 1.71  | 20.99  | 0.25  | 81.58   | 0.70 |
| общие                         |         |       |          |       |          |       |         |       |        |       |        |       |         |      |
| Весь зоопланктон              | 528.58  | 1.82  | 443.61   | 3.01  | 91.69    | 1.54  | 547.54  | 4.13  | 443.15 | 2.11  | 414.65 | 0.54  | 411.55  | 2.20 |

Численность (1, тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (2, г/м<sup>3</sup>) основных видов зоопланктона в 1988 г.

| Вид                            | 8—10 V |       | 8—12 VI |       | 27—29 VIII |       | 8—10 IX |       | 13—17 X |       | Среднее |       |
|--------------------------------|--------|-------|---------|-------|------------|-------|---------|-------|---------|-------|---------|-------|
|                                | 1      | 2     | 1       | 2     | 1          | 2     | 1       | 2     | 1       | 2     | 1       | 2     |
| <i>Brachionus calyciflorus</i> | 27.71  | 0.18  | 0       | 0     | 1.25       | 0.01  | 0.14    | 0.001 | 0       | 0     | 5.82    | 0.04  |
| <i>Br. angularis bidens</i>    | 84.38  | 0.03  | 537.50  | 0.22  | 0.83       | 0.001 | 5.45    | 0.002 | 13.47   | 0.005 | 128.33  | 0.05  |
| <i>Br. diversicornis</i>       | 0      | 0     | 380.16  | 2.47  | 131.67     | 0.86  | 3.72    | 0.02  | 0       | 0     | 103.11  | 0.67  |
| <i>Keratella quadrata</i>      | 126.04 | 0.05  | 168.75  | 0.07  | 0.83       | 0.001 | 10.63   | 0.004 | 200.69  | 0.08  | 101.39  | 0.04  |
| <i>K.cochlearis</i>            | 0.63   | 0.001 | 23.05   | 0.005 | 5.42       | 0.001 | 12.43   | 0.003 | 28.31   | 0.01  | 13.97   | 0.004 |
| <i>Asplanchna priodonta</i>    | 11.67  | 0.04  | 2.19    | 0.04  | 384.58     | 6.27  | 90.38   | 1.00  | 155.56  | 1.71  | 128.88  | 1.81  |
| <i>Synchaeta</i> sp.           | 122.39 | 0.31  | 0       | 0     | 5.84       | 0.03  | 14.31   | 0.08  | 2.78    | 0.01  | 29.04   | 0.09  |
| <i>Polyarthra vulgaris</i>     | 0      | 0     | 6.88    | 0.003 | 117.08     | 0.05  | 0       | 0     | 0       | 0     | 24.79   | 0.01  |
| <i>P.dolichoptera</i>          | 1.25   | 0.001 | 0       | 0     | 0          | 0     | 11.60   | 0.005 | 8.06    | 0.003 | 4.18    | 0.002 |
| <i>Filinia longiseta</i>       | 0      | 0     | 448.13  | 0.13  | 436.25     | 0.13  | 6.74    | 0.002 | 0.56    | 0.001 | 178.34  | 0.05  |
| <i>Conochilus unicornis</i>    | 0      | 0     | 180.47  | 0.04  | 0.42       | 0.001 | 0       | 0     | 0       | 0     | 36.18   | 0.01  |
| <i>Rotatoria</i> прочие        | 15.00  | 0.01  | 67.10   | 0.03  | 46.26      | 0.02  | 4.25    | 0.003 | 1.82    | 0.001 | 26.89   | 0.01  |
| ROTATORIA общие                | 389.07 | 0.62  | 1814.23 | 3.01  | 1130.43    | 7.37  | 159.65  | 1.12  | 411.25  | 1.82  | 780.92  | 2.79  |
| <i>Mesocyclops leuckarti</i>   | 10.08  | 0.21  | 18.77   | 0.33  | 0.71       | 0.01  | 0.28    | 0.01  | 0       | 0     | 5.97    | 0.11  |
| <i>Cyclops kolensis</i>        |        |       |         |       |            |       |         |       |         |       |         |       |
| <i>Cop.C.kol.</i>              | 78.64  | 1.38  | 0       | 0     | 0          | 0     | 0       | 0     | 0       | 0     | 15.72   | 0.28  |
| <i>Copepoda</i> прочие         | 206.87 | 1.57  | 233.94  | 1.43  | 85.02      | 0.38  | 26.20   | 0.19  | 0.31    | 0.004 | 110.47  | 0.71  |
| COPEPODA общие                 | 295.59 | 3.16  | 252.71  | 1.76  | 85.73      | 0.40  | 26.48   | 0.20  | 0.31    | 0.004 | 132.16  | 1.10  |
| <i>Bosmina longirostris</i>    | 0.18   | 0.01  | 287.89  | 0.99  | 65.43      | 0.17  | 184.03  | 0.68  | 170.56  | 1.02  | 141.62  | 0.57  |
| <i>Daphnia cucullata</i>       | 0.03   | 0.001 | 31.35   | 0.54  | 0          | 0     | 0.003   | 0.001 | 0       | 0     | 6.28    | 0.11  |
| <i>Leptodora kindtii</i>       | 0      | 0     | 1.30    | 0.18  | 0.70       | 0.16  | 0.14    | 0.04  | 0       | 0     | 0.43    | 0.08  |
| <i>Chydorus sphaericus</i>     | 0.91   | 0.005 | 16.02   | 0.08  | 0          | 0     | 1.08    | 0.01  | 2.92    | 0.01  | 4.19    | 0.02  |
| <i>Alona rectangula</i>        | 0.03   | 0.001 | 1.72    | 0.01  | 0.01       | 0     | 2.92    | 0.01  | 1.24    | 0.01  | 1.18    | 0.01  |
| <i>Cladocera</i> прочие        | 0.02   | 0.001 | 10.17   | 0.16  | 0.03       | 0.001 | 0.19    | 0.004 | 0.01    | 0.001 | 2.08    | 0.03  |
| CLADOCERA общие                | 1.17   | 0.03  | 348.45  | 1.96  | 66.17      | 0.33  | 188.36  | 0.75  | 174.73  | 1.04  | 155.78  | 0.82  |
| Весь зоопланктон               | 685.83 | 3.81  | 2415.39 | 6.73  | 1282.33    | 8.10  | 374.49  | 2.07  | 586.29  | 2.86  | 1068.86 | 4.71  |

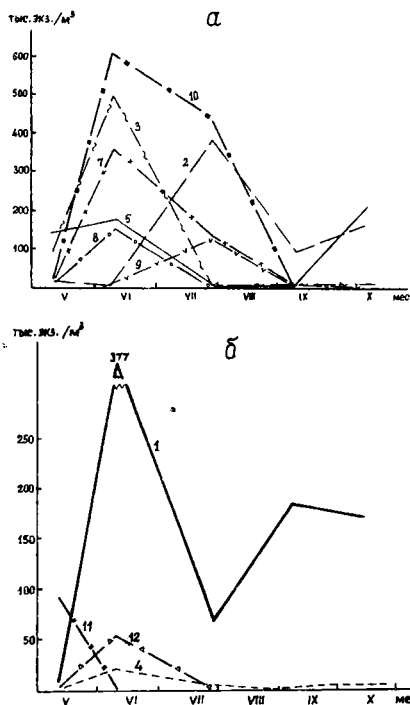


Рис. 2. Сезонная динамика численности доминирующих видов коловраток (а) и ракообразных (б) в 1988 г.

7 — *Brachionus diversicornis*, 8 — *Conochilus unicornis*, 9 — *Polyarthra vulgaris*, 10 — *Filinia longiseta*, 11 — *Cyclops kolensis*, 12 — *Daphnia cucullata*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

мы *Daphnia cucullata*,  
которая затем быстро  
исчезла из планктона.

В холодное и пасмурное лето 1987 г. набор доминирующих видов был уже, чем в 1988 и 1989 гг., когда высокой численности достигли *Brachionus diversicornis*, *Filinia longiseta* и *Conochilus unicornis*, встречавшиеся в 1987 г. единичными экземплярами (табл. 4—6). Все эти виды имеют различные экологические оптимумы и, видимо, не одни и те же условия оказались решающими для вспышки массового размножения каждого. *Brachionus diversicornis*—вид, более характерный для южных эвтрофных водоемов. Необычайно высокая температура воды в июне и июле 1988 и 1989 гг. создала благоприятную среду для размножения этой коловратки. *Fili-*

*nia longiseta* и *Conochilus unisornis* не переносят сильного волнового перемешивания и взмучивания донных осадков. Кроме того, *Filinia* хорошо приспособлена к дефициту кислорода и в стратифицированных водоемах приурочена к оксиклину. В летние месяцы 1988 г. длительные штилевые периоды, когда образовывался дефицит кислорода у дна, создали благоприятные условия для массового размножения и расселения по озеру этого вида.



Численность (1, тыс. экз./м³) и биомасса (2, г/м³) основных видов зоопланктона в 1989 г.

| Вид  | 13—16 V |       | 19—22 VII |       | 14—17 IX |       | 30 X—1 XI |       | Среднее |       |
|--|---------|-------|-----------|-------|----------|-------|-----------|-------|---------|-------|
|  | 1       | 2     | 1         | 2     | 1        | 2     | 1         | 2     | 1       | 2     |
| <i>Brachionus calyciflorus</i>             | 35      | 0.23  | 0.2       | 0.001 | 0        | 0     | 0.1       | 0.001 | 9       | 0.06  |
| <i>Br. angularis bidens</i>                | 208     | 0.08  | 23        | 0.01  | 5        | 0.002 | 3         | 0.001 | 60      | 0.02  |
| <i>Br. diversicornis</i>                   | 0       | 0     | 112       | 0.46  | 0        | 0     | 0         | 0     | 28      | 0.11  |
| <i>Keratella quadrata</i>                  | 397     | 0.16  | 0.2       | 0.001 | 0.7      | 0.001 | 28        | 0.01  | 106     | 0.04  |
| <i>K. cochlearis</i>                       | 12      | 0.002 | 0.8       | 0.001 | 2        | 0.001 | 13        | 0.002 | 7       | 0.001 |
| <i>Asplanchna priodonta</i>                | 688     | 12.66 | 118       | 1.67  | 17       | 0.28  | 36        | 0.39  | 215     | 3.75  |
| <i>Synchaeta</i> sp.                       | 65      | 0.34  | 0         | 0     | 13       | 0.01  | 1.0       | 0.001 | 17      | 0.09  |
| <i>Polyarthra vulgaris</i>                 | 0       | 0     | 13        | 0.004 | 0        | 0     | 0         | 0     | 3       | 0.001 |
| <i>P. dolichoptera</i>                     | 35      | 0.01  | 0         | 0     | 19       | 0.01  | 33        | 0.01  | 22      | 0.01  |
| <i>Filinia longisetia</i>                  | 27      | 0.01  | 20        | 0.01  | 11       | 0.003 | 0.3       | 0.001 | 14      | 0.01  |
| <i>Conochilus unicornis</i>                | 133     | 0.03  | 14        | 0.003 | 0        | 0     | 0         | 0     | 37      | 0.008 |
| <i>Rotatoria</i> прочие                    | 2       | 0.01  | 11        | 0.27  | 0        | 0     | 0         | 0     | 3       | 0.07  |
| ROTATORIA общие                            | 1602    | 13.53 | 312       | 2.43  | 56       | 0.31  | 114       | 0.42  | 521     | 4.17  |
| <i>Mesocyclops leuckarti</i>               | 0.02    | 0.001 | 11        | 0.29  | 0.2      | 0.005 | 0         | 0     | 3       | 0.07  |
| <i>Cyclops kolensis</i> + <i>Copepodit</i> | 12      | 0.30  | 0         | 0     | 0        | 0     | 20        | 0.61  | 8       | 0.23  |
| <i>Copepoda</i> прочие                     | 51.08   | 0.12  | 129       | 0.82  | 27.8     | 0.115 | 1.0       | 0.01  | 52      | 0.27  |
| COPEPODA общие                             | 64.00   | 0.42  | 140       | 1.11  | 28       | 0.12  | 21        | 0.62  | 63      | 0.57  |
| <i>Bosmina longirostris</i>                | 38      | 0.25  | 12        | 0.03  | 10       | 0.04  | 43        | 0.25  | 26      | 0.14  |
| <i>Daphnia cucullata</i>                   | 0       | 0     | 0.01      | 0.001 | 0.01     | 0.001 | 0         | 0     | 0.006   | 0.001 |
| <i>Leptodora kindtii</i>                   | 0       | 0     | 0.07      | 0.01  | 0.02     | 0.01  | 0         | 0     | 0.02    | 0.004 |
| <i>Chydorus aphaeus</i>                    | 1       | 0.004 | 11        | 0.04  | 9        | 0.04  | 29        | 0.14  | 12      | 0.06  |
| <i>Alona rectangularis</i>                 | 0       | 0     | 1         | 0.01  | 8        | 0.04  | 2         | 0.01  | 4       | 0.01  |
| <i>Cladocera</i> прочие                    | 0       | 0     | 0         | 0     | 0        | 0     | 2         | 0.01  | 0.5     | 0.002 |
| CLADOCERA общие                            | 39      | 0.25  | 24        | 0.09  | 27       | 0.13  | 76        | 0.41  | 42      | 0.22  |
| Весь зоопланктон                           | 1705    | 14.2  | 476       | 3.63  | 111      | 0.56  | 211       | 1.45  | 626     | 4.96  |

*Conochilus unicornis*, как и *C. hippocrepis*, погибает при прилипанию взвешенных частиц к слизистой капсуле. В 1987 г. редкие колонии конохилуса встречались лишь в открытых участках Левского залива, где меньше выражено воздействие взмучивания и постоянно выше прозрачность воды. В июне 1988 и мае 1989 гг. *Conochilus unicornis* встречался в количестве до 150 и 400 тыс. экз./м<sup>3</sup> в открытых участках озера.

Указанные выше особенности экологической ситуации в озере в 1988 и 1989 гг. создали более благоприятные условия для развития лимнического комплекса, в состав которого входят *C. unicornis*, *Daphnia cucullata*, *D. galeata*, *D. longispina*, *Leptodora*, *Eudiaptomus*. Прудовый комплекс, включающий в себя брахионусов (*Brachionus calyciflorus*, *B. diversicornis*, *B. angularis*), а также *Bosmina longirostris* имел в озере преимущественное развитие, реализовал свои возможности в 1987—1989 гг. при более широком диапазоне экологических условий. В 1988 г. длительные периоды штилевой погоды способствовали успешному размножению в пелагической части озера лимнических форм: конохилуса, дафнии, и роль озерного комплекса была намного выше, чем в 1987 г. Это в значительной мере связано с динамикой водных масс в таком озере-пруде. В 1987 г. при постоянном ветровом перемешивании, легкой взмучиваемости мягких донных отложений, переносом иловых частиц до поверхности условия существования тонких фильтраторов — дафний, а также конохилуса были неблагоприятны. Однако явно доминирует в озере прудовый комплекс (рис. 3). Озерный даже

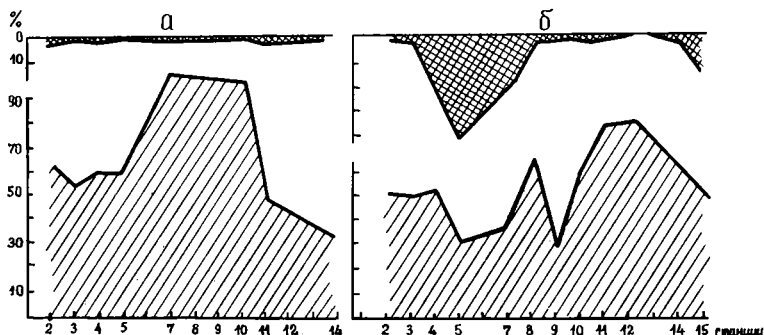


Рис. 3. Роль озерного (I) и прудового (II) комплексов в июне 1987 г. (а) и 1988 г. (б)

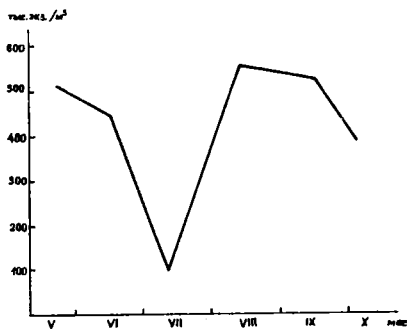


Рис. 4. Сезонная динамика общей численности зоопланктона в 1987 г.

ров, обычное для водоемов средней полосы. Оно связано с падением численности доминантов: брахионусов, босмин, дафний, конохилуса — мирных форм (рис. 4). В этот период достигает своего максимума «хищное» звено — *Asplanchna priodonta*. В 1987 г. численность этого вида повышалась от июля к августу. В сентябре аспланхна исчезла из планктона. В 1988 г. численность оставалась относительно высокой и в октябре, в 1989 г. снизилась в сентябре. Таким образом, этот вид многочислен в планктоне в озере в течение 3—5 мес.

Отсутствие наблюдений в июне 1989 г. сделало невозможным получить полное представление о первом максимуме развития сообщества, а июльская съемка застала зоопланктон в период его летней депрессии. Численность организмов снизилась в 3—8 раз. Исчезли все весенне-летние формы: синхеты, *Keratella quadrata*, *Brachionus angularis bidens*. Планктон состоял практически из трех видов: *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longirostris* и *Brachionus diversicornis* (табл. 6). Размножение последнего вида в июле связано с периодом максимальных, наблюдаемых за последние годы, летних температур воды (27—22°C), что соответствует экологическому оптимуму *Br. diversicornis*.

В 1987 г., когда летние температуры были относительно низки, наблюдалась последовательность в развитии доминирующих видов; в 1988 и особенно 1989 гг. регистрировалось одновременное размножение всех доминантов озера (табл. 4—6, рис. 1, 2).

Второй осенний максимум развития образуют иные

при благоприятных условиях имеет значительно меньшие значения и функционирует в относительно короткие промежутки времени.

В июле кончается первый максимум развития зоопланктона. Несмотря на значительные различия условий среды в 1987 и 1988—1989 гг., в середине лета наблюдалось снижение плотности зоопланкто-

мирные виды, чем первый — летний. В 1987 г. в состав осеннего зоопланктона входили два массовых вида: *Chydorus sphaericus* и *Keratella quadrata*. Относительно поздний пик хидоруса — в сентябре связан с установившейся штилевой погодой, вызвавшей усиление размножения синезеленых водорослей. Осенний максимум *K. quadrata* явился особенностью сезона 1987 г. В октябре была зарегистрирована численность коловраток до 600 тыс. экз./м<sup>3</sup>, которая наблюдалась на фоне угасания всего сообщества. В 1988 и 1989 гг. этот вид имел хорошо выраженный весенний максимум.

В 1988 г. второй, относительно продолжительный период интенсивного развития имела *Bosmina longirostris*, численность вида в сентябре и октябре оставалась высокой. Это определилось массовой вспышкой *Oscillatoria agardii* — вида, хорошо потребляемого босминой [7]. Небольшой подъем количественных показателей наблюдался и у *Asplanchna priodonta*.

Жаркие, с малым количеством осадков летние месяцы 1989 г. вызвали длительную летнюю депрессию в развитии сообщества, которая продолжалась до сентября. Исследования, проведенные на озере в конце октября, позволили зарегистрировать небольшой осенний максимум в развитии зоопланктона, в образовании которого участвовали *Keratella quadrata*, *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*. До конца октября в сообществе в значительном количестве присутствовала аспланхна. Динамика и распределение этого вида в течение трех лет исследований оказалась сходной: вид присутствовал в числе доминантов на протяжении всего периода открытой воды.

*Горизонтальное распределение.* Особенности отдельных участков озера, рассмотренные в начале главы, в значительной степени определили распространение и образование в тех или иных местах плотных скоплений доминирующих видов.

Ранней весной в период размножения (начало мая 1988 г.) *Cyclops kolensis* образовал скопление в самом центре озера над его ложбиной с максимальной глубиной 4—5 м (рис. 5). Здесь плотность только половозрелых особей достигала 65 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Численность циклопов вблизи берегов была всего 0.2—0.7 тыс. экз./м<sup>3</sup>. Несмотря на быстрый относительно равномерный весенний прогрев, свойственный озеру, температура над участком с максимальной глубиной была ниже (8°C), чем в других районах

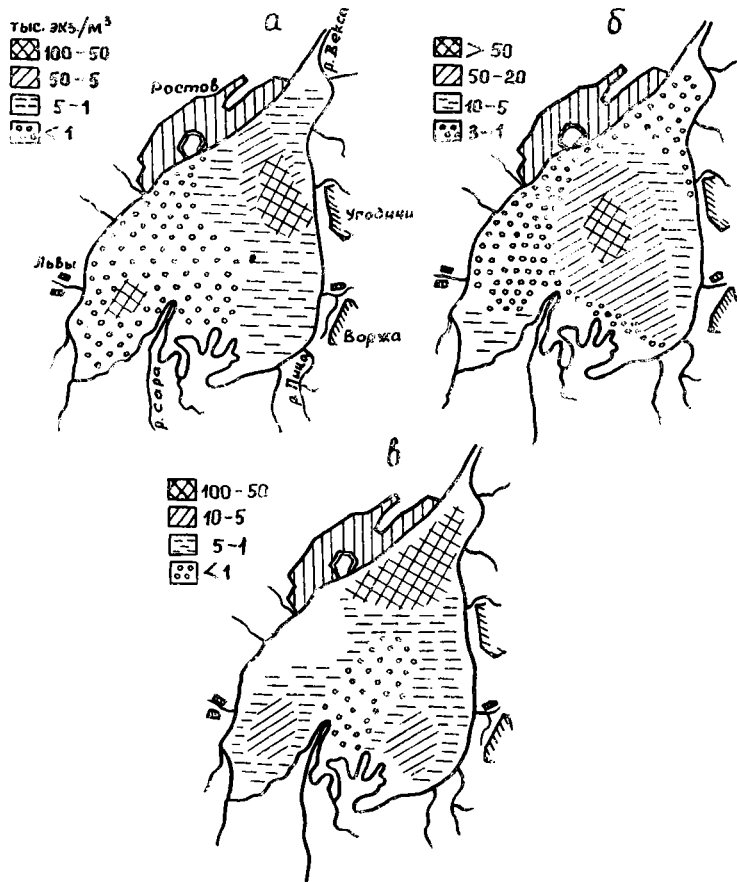


Рис. 5. Распределение *Cyclops kolensis* в марте (а), мае (б) 1988 г. и в марте 1989 г. (в)

озера (10—11°C). Высокая численность размножающейся популяции *C. kolensis* в центральных, наименее прогретых участках, характерна для этого вида и наблюдалась на более крупных водоемах: оз. Белом, Рыбинском водохранилище и т. д. [6].

В период первого максимума развития зоопланктона, когда по всему озеру расселяются брахионусы (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis* и *B. diversicornis*), складывается иная картина: наиболее плотно заселены коловратками прибрежные участки. Так, в мае 1987 г.

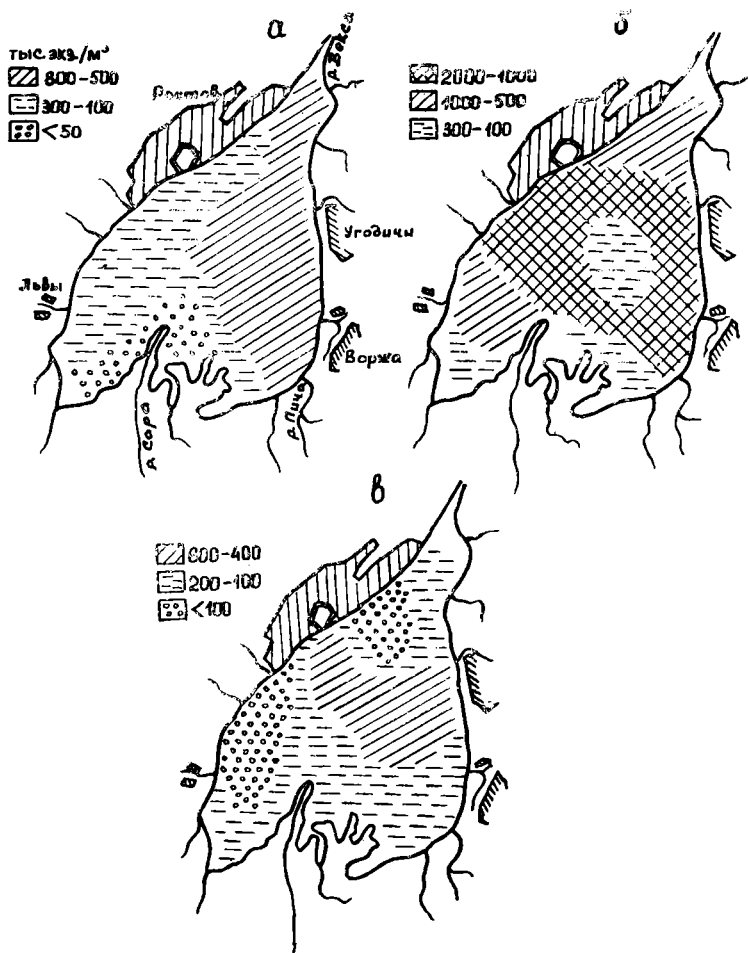


Рис. 6. Распределение брахионусов в мае 1987 г. (а), в июне 1988 г. (б) и мае 1989 г. (в).

большая плотность (до 700 тыс. экз./м<sup>3</sup>) наблюдалась по берегу вблизи сел Угодищи, Воржа и у истоков р. Вексы, в июне 1988 г. — по городскому берегу (до 2.2 млн. экз./м<sup>3</sup>). В 1989 г. максимальная численность брахионусов также наблюдалась в средней части озера против с. Угодищи. Низкая численность брахионусов отмечена в наименее загрязненных южных заливах озера (ст. 10, 11, 12) (рис. 6).

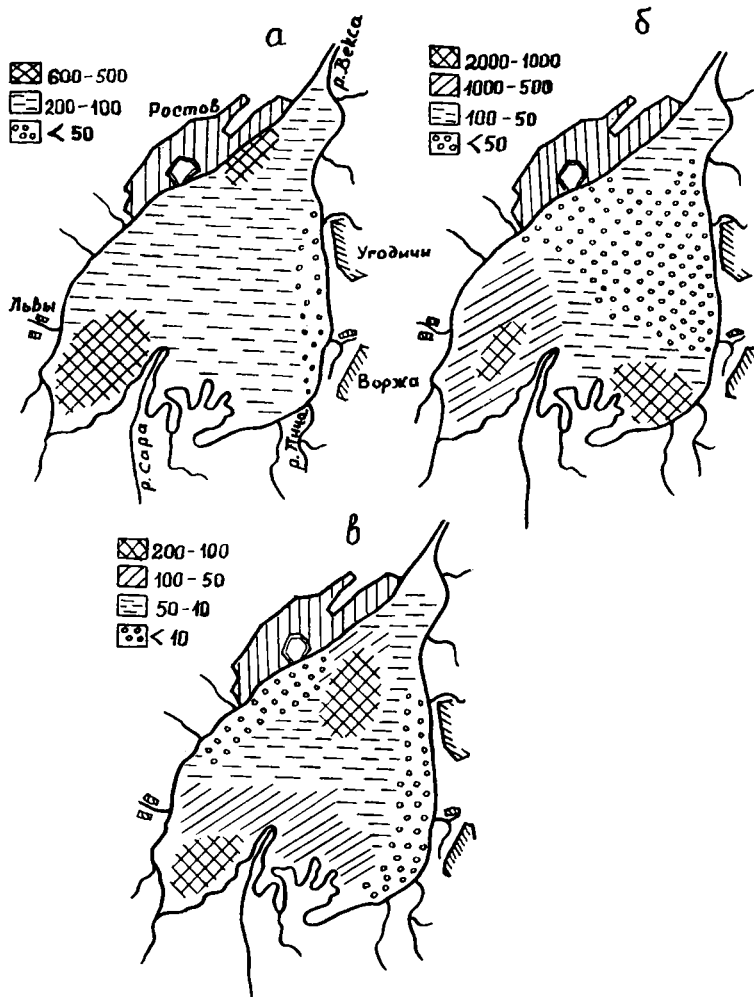


Рис. 7 Распределение *Bosmina longirostris* в июне 1987 (а), в июне 1988 (б) и мае 1989 гг. (в)

*Bosmina longirostris* — единственный среди ветвистых озера вид, достигающий высокой плотности, все же избегает открытых, наиболее взмучиваемых участков и образует плотные скопления в Левском заливе. В этом, защищенном берегами, участке с хорошо развитыми куртинами тростника, создается более стабильная и бла-

гоприятная для фильтраторов среда (рис. 7). Так, в июне 1987 г. скопление *B. longirostris* в Левском заливе достигало 600 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в июне 1988 г. было еще более плотным — до 1.7 млн. экз./м<sup>3</sup>. В остальной части озера, особенно вдоль берегов, плотность босмин была в десятки и сотни раз ниже (до 50 тыс. экз./м<sup>3</sup>). В наиболее ранний срок наблюдения за распределением босмины в мае 1989 г. плотное скопление также отмечено в Левском заливе, второе — вблизи северной части города у истоков р. Вексы. Скопление в этом районе озера, хотя и менее плотное, чем в Левском заливе, регистрировалось и в предыдущие годы.

В 1987 г. вследствие слабого и медленного прогрева озера (в июне до 15.7°C, в июле до 17.4°C) размножение массовых видов *Brachionus calyciflorus* и *B. longirostris* (соизмеримых по размеру особей, численности и биомассе) произошло разновременно. Брахионусы в июне почти исчезли по всему озеру, а босмина в это время достигала максимума. В 1988 г. при быстром и интенсивном повышении температуры в течение июня до 18.7°C, максимумы развития этих видов совпали во времени. Однако распространение их по акватории было асимметричным: на участках, где наблюдалась наибольшая плотность босмин (Левский залив, заливы юго-восточной части озера), численность брахионусов была низкая. В средней части озера, где отмечалась большая плотность брахионусов (от 1 до 2.2 млн. экз./м<sup>3</sup>), босмин было очень мало (от 5 до 3.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (рис. 6, 7).

Обычно в июле в озере появляется *Asplanchna priodonta*, которая затем широко расселяется по значительной части акватории. В августе численность аспланхны еще более возрастает. Одновременно снижается количество фильтраторов (брахионусов и босмин). В июле и августе 1987 г. распространение аспланхны по озеру было сходным: наиболее плотное скопление было отмечено вблизи истоков р. Вексы. С меньшей плотностью, но относительно равномерно, распределялся вид по основной акватории озера, включая прибрежные участки (рис. 8). Низкая численность наблюдалась вблизи устья р. Сары и в южных заливах. В августе скопление в горловине озера, у истоков р. Вексы уплотнилось в 4—5 раз, а по остальному озеру — в 2—3 раза. В июле 1988 г. характер распределения сохранился: все озеро было заселено *A. priodonta*, более высокая численность отмечена в северном сужении озера (район истоков р. Вексы) и в



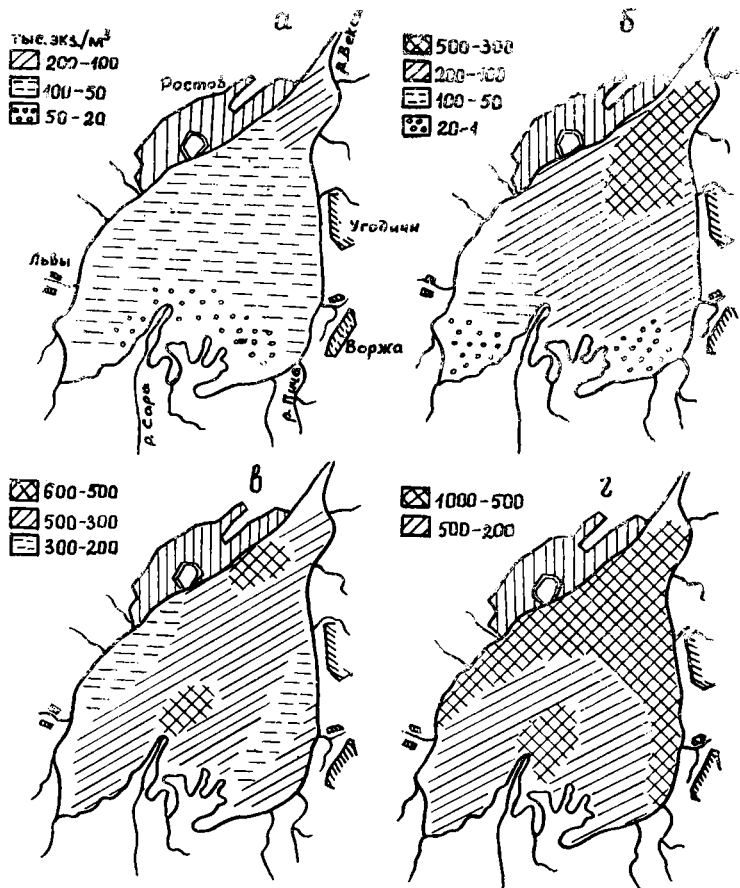


Рис. 8. Распределение *Asplanchna priodonta* в июле 1987 (а), в августе 1987 (б), в июле 1988 (в), в мае 1989 гг. (г)

центре озера. Плотность на отдельных станциях в 1988 г. была выше, чем в 1987 г. и достигала 600 тыс. экз./м³, при этом биомасса только этого вида составляла до 10 г/м³. В 1989 г. акватория озера, заселенная *A. priodonta* с количеством не менее 500 экз./л, занимала половину озера. Особенно высокие величины отмечены в горловине, у истоков р. Вексы — 1 млн. экз./м³ и 19.5 г/м³. На остальной акватории озера численность этого вида была не ниже 200 тыс. экз./м³.

В 1988 г. в озере зарегистрировано кратковременное,

но интенсивное размножение *Daphnia cucullata*. Распределение дафний было своеобразным — максимальная плотность отмечена у истоков р. Вексы (до 200 тыс. экз./м<sup>3</sup>) (ст. 5), затем более разреженная часть популяции (40—60 тыс. экз./м<sup>3</sup>) — над самыми глубокими участками озера. На остальной акватории, включая заливы, численность *D. cucullata* не превышала 15 тыс. экз./м<sup>3</sup> (рис. 9).

Кроме рассмотренного

вида, в состав озерного комплекса входит *Conochilus unicornis*. В ветреное и холодное лето 1987 г. конохилиус появился в планктоне поздно, только в августе. Скопление его было обнаружено в Левском заливе, где высокая прозрачность воды и небольшое волнение. Расселение *C. unicornis* по пелагической части озера произошло только в октябре, когда благодаря установлению штилевой погоды сложились благоприятные условия для этого вида. В 1988 и 1989 гг. в период максимального развития наибольшая плотность конохилиуса (до 500—1000 экз./л) регистрировалась в пелагической части озера ближе к истоку р. Вексы (рис. 10).

Сужение озера вблизи истоков р. Вексы — акватория, наиболее богатая зоопланктоном: здесь постоянно имеют высокую плотность *Asplanchna priodonta*, весной отмечаются скопления *Cyclops kolensis* и *Keratella quadrata*, летом — *Daphnia cucullata* и *Conochilus unicornis*. Такое явление отмечается для акваторий вблизи истоков рек и в других озерах (оз. Белое, Плещеево) [8, 9]. Оно связано, видимо, не столько с влиянием течения, на самых зоопланктеров, сколько на фитопланктон, увлекаемый течением. Здесь постоянно повышена биомасса водорослей.

Таким образом, несмотря на однообразие глубин, мелководность озера, отсутствие стратификации, большую подверженность водных масс ветровому перемешиванию

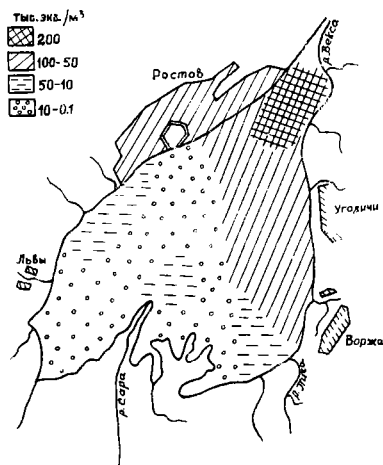


Рис. 9. Распределение *Daphnia cucullata* в июне 1988 г.

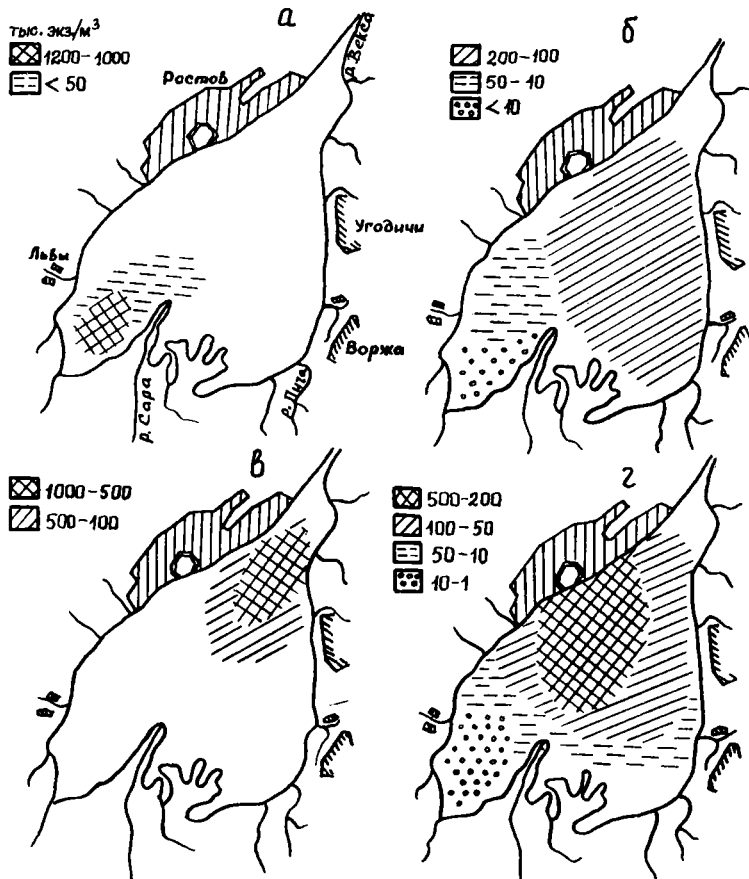


Рис. 10. Распределение *Conochilus unicornis* в августе (а), сентябре (б) 1987 г., в июне 1988 (в) и мае 1989 гг. (г)

горизонтальное распределение доминирующих видов, входящих в прудовый комплекс, имеет специфические особенности, которые сохраняются вне зависимости от погодных условий. Виды, принадлежащие к лимническому комплексу, дают кратковременные всплески развития, заселяя пелагическую часть озера только при установлении штилевой погоды.

**Зимний зоопланктон озера.** В подледный период материал собирали в марте 1980, 1982 гг., в апреле 1987 г., в марте 1988 г., в феврале — марте 1989 г. и январе 1990 г.

Для зимнего периода характерен дефицит кислорода, который охватывает ко второй половине зимы всю толщу воды. В это же время наблюдается интенсивное образование сероводорода, особенно в ложбине озера и заросших заливах. Более благоприятен весной в марте — апреле кислородный режим вблизи устья р. Сары, а также в некоторых небольших участках, куда поступают ключевые воды.

Температурный режим характеризуется интенсивным прогревом толщи воды. Холодный (около 0°C) изотермический слой практически отсутствует, придонная температура достигает 3.6-4.4°C, что способствует интенсивному размножению коловраток [11]. Низкие температуры наблюдаются вдоль струи р. Сары. Распространение их увеличивается по мере поступления в реку талых вод, которые снижают температуру в центральной ложбине. Усиливающаяся весной проточность вдоль озера частично сносит скопления циклопов, сосредоточенные у нижней кромки льда, к истоку р. Вексы. В районе устья р. Сары численность *Cyclops kolensis* в марте минимальна. Местоположение зимующей популяции циклопов в Левском заливе более устойчиво в связи с отсутствием направленного течения в этом участке (рис. 5).

Зоопланктон представлен в основном зимним комплексом. Мелководность озера, отсутствие стратификации летом не способствует образованию холодолюбивых генераций. Зимние виды летом находятся в покоящихся стадиях. В подледный период в озере зарегистрированы *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. vulgaris*, *Asplanchna priodonta*, *Keratella hiemalis*, *K. quadrata*, *K. cochlearis*, *Filinia maior*, *Brachionus angularis*, *Notholca acuminata*, *N. squamula*, *Conochilus unicornis*, *Cyclops kolensis*, *C. vicinus*, *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*.

Видовой состав и количественное развитие зоопланктона в начале зимы после становления льда и во второй половине зимы при дефиците кислорода значительно различаются. Исследования озера, проведенные 18—20 января 1990 г. на разрезе ст. 7 — с. Угодищи, позволили проследить интенсивное развитие коловраток и в том числе *Brachionus angularis bidens*, не встречавшегося в обследованных ранее зимних водоемах [6]. В пробах было обнаружено 13 видов, максимальная численность которых (тыс. экз./м<sup>3</sup>) составила:

|   |   |      |
|---|---|------|
| <i>Brachionus angularis bidens</i>                  | — | 47.5 |
| <i>Keratella quadrata</i> + <i>K. hiemalis</i>      | — | 127  |
| <i>K. cochlearis</i>                                | — | 2    |
| <i>Polyarthra dolichoptera</i> + <i>P. vulgaris</i> | — | 20   |
| <i>Synchaeta pectinata</i>                          | — | 1.1  |
| <i>Asplanchna priodonta</i>                         | — | 2.5  |
| <i>Filinia longiseta</i> + <i>F. maior</i>          | — | 1.7  |
| <i>Conochilus unicornis</i>                         | — | 0.5  |
| <i>Bosmina longirostris</i>                         | — | 0.6  |
| <i>Chydorus sphaericus</i>                          | — | 1.0  |
| <i>Cyclops kolensis</i>                             | — | 1.1  |

Наибольшее количество коловраток (до 160 тыс. экз./м<sup>3</sup>) отмечалось на акватории озера с глубиной 2—2.5 м, где развился брахионус. Керателли были распределены относительно равномерно; в котловине (глубина около 4 м) обнаружено небольшое скопление взрослых особей и копепоидитных стадий *Cyclops kolensis*.

В период исследований содержание кислорода в озере было уже низким, от 1.5 до 0.6 мг/л. Наблюдался интенсивный прогрев всей толщи воды: на глубине 0.5 м — 1°C, у дна на глубине 2 м — 3.3°C; на глубине 4 м — 3.6°C. Обильный коловраточный зоопланктон, существующий в начале зимы, в дальнейшем по мере развития замора, отмирает, численность его к февралю и марту снижается до 2.5 тыс. экз./м<sup>3</sup>, что отмечалось нами ежегодно в феврале — марте 1980—1982 и 1987—1989 гг.

В феврале 1989 г. скопление циклопов регистрировалось в центре озера (ст. 4) и вблизи городского берега. В марте циклопы в районе котловины вследствие замора поднялись от дна, скопились на глубине 2 м и у нижней кромки льда, где количество их было велико:

|                                       | Поверхность | Глубина 2 м | Дно, 4 м |
|---------------------------------------|-------------|-------------|----------|
| Численность, тыс. экз./м <sup>3</sup> | 17.2        | 98.8        | 3.5      |
| Биомасса, г/м <sup>3</sup>            | 0.61        | 3.74        | 0.13     |

Большое скопление (до 101 тыс. экз./м<sup>3</sup>) обнаружено на ст. 5 (вблизи истоков р. Вексы), куда циклопы, всплывшие к поверхности, подтягивались течением. Здесь зоопланктон был представлен чистой культурой *C. kolensis*. На остальных станциях численность циклопов была значительно меньше, встречались коловратки (табл. 7).

Таблица 7

**Численность (над чертой, экз./м<sup>3</sup>) и биомасса (под чертой, г/м<sup>3</sup>)  
зоопланктона в марте 1989 г.**

| Группа организмов | Станции |      |       |        |       |      |      |       |      |       | Среднее по озеру |
|-------------------|---------|------|-------|--------|-------|------|------|-------|------|-------|------------------|
|                   | 1       | 3    | 4     | 5      | 8     | 10   | 11   | 12    | 14   |       |                  |
| Rotatoria         | 300     | 200  | 2516  | 0      | 0     | 100  | 100  | 100   | 200  | 391   |                  |
| Copepoda          | 0.0001  | 0.00 | 0.001 |        |       | 0.00 | 0.00 | 0.00  | 0.00 | 0.001 |                  |
|                   | 800     | 300  | 39817 | 101250 | 36600 | 8400 | 2600 | 16900 | 1800 | 23163 |                  |
| Общий зоопланктон | 0.02    | 0.01 | 1.51  | 3.78   | 1.37  | 0.31 | 0.08 | 0.64  | 0.07 | 0.87  |                  |
|                   | 1100    | 500  | 42333 | 101250 | 36600 | 8500 | 2700 | 17000 | 2000 | 23554 |                  |
|                   | 0.02    | 0.01 | 1.51  | 3.78   | 1.37  | 0.31 | 0.08 | 0.64  | 0.07 | 0.87  |                  |

В конце зимы перед вскрытием озера (апрель 1987 г.) в районе котловины отмечено интенсивное образование сероводорода. У нижней кромки льда присутствовали коловратки в количестве 3—4 тыс. экз./м<sup>3</sup> и немногочисленные особи *C. kolensis*. Циклопы скапливались ближе к берегу (глубина 2 м) у поверхности, их численность составляла до 300 тыс. экз./м<sup>3</sup>, биомасса 5—6 г/м<sup>3</sup>.

Популяция *C. kolensis* до вскрытия озера почти не размножается, в отличие от популяций в водоемах с более благоприятным кислородным режимом. В оз. Неро зимой циклопы представлены копеподами IV—V стадии (93.2%), самками (5%) и самцами (1.8%). Однако самки не имеют прикрепленных сперматофоров, яйцевых мешков, яичники их прозрачны. Науплии *C. kolensis* в пробах за все сроки зимних исследований не обнаружены. Популяция циклопов в озере находится в угнетенном состоянии из-за дефицита кислорода, присутствия сероводорода и, видимо, низкой плотности пищевых объектов (коловраток). По многолетним наблюдениям в Рыбинском водохранилище в марте — апреле размножение имеет место. В обследованных водоемах бассейна Верхней Волги такого состояния популяции перед вскрытием льда никогда не наблюдалось [6].

Средняя биомасса зимнего зоопланктона в озере — 0.87 г/м<sup>3</sup>, это очень близкая величина к показателю, полученному в результате многолетних наблюдений на Рыбинском водохранилище — 0.73 г/м<sup>3</sup>, оз. Плещеево — 0.86 г/м<sup>3</sup> и оз. Сиверском — 0.59 г/м<sup>3</sup> [6].

*Основные структурные характеристики оз. Неро.* Специфические черты структуры сообщества гидробионтов характеризуют тот или иной тип водоема. Для сопоставления отдельных показателей зоопланктона эвтрофного оз. Неро были привлечены материалы по расположенному рядом мезотрофному (в начале века олиготрофному, а теперь только с отдельными чертами олиготрофии) оз. Плещеево [5, 9] (табл. 8). Зоопланктон озер Неро и Плещеево значительно различается. В оз. Неро меньше видов и среди них доминируют очень немногие, ниже показатель видового разнообразия. В отдельные годы он оказался меньше средней величины (табл. 8, 9).

Величина индекса связана с разной долей лимнического комплекса в общем количестве зоопланктона. Особенно низкими индексами характеризовался 1987 г. (минимальное значение 1.03, среднее 1.9), более высоки-

## Структурные показатели зоопланктона озер

| Озеро    | Общее число видов | Число доминирующих видов | Основные группы |           |          | Индекс видового разнообразия | Отношение биомассы (В) отдельных групп |                   |                    |                    |                      | Динамика количественных показателей |  |                   |                    |
|----------|-------------------|--------------------------|-----------------|-----------|----------|------------------------------|--|-------------------|--------------------|--------------------|----------------------|-------------------------------------|--|-------------------|--------------------|
|          |                   |                          | Rotatoria       | Cladocera | Copepoda |                              | B <sub>Cg.</sub>                       | B <sub>Rot.</sub> | B <sub>Cycl.</sub> | B <sub>летн.</sub> | B <sub>зим.</sub>    |                                     |  | B <sub>зоо.</sub> | B <sub>фито.</sub> |
|          |                   |                          |                 |           |          |                              |  |                   |                    |                    |                      |                                     |  |                   |                    |
| Плещеево | 132               | 22                       | 241             | 40        | 90       | 3.34                         | 10.2                                   | 6.3               | 2.83               | 0.89               | Двухвершинная кривая | Однодвухвершинная кривая            |  |                   |                    |
|          |                   |                          | 0.27            | 0.92      | 1.83     |                              |  |                   |                    |                    |                      |                                     |  |                   |                    |
|          |                   |                          | 526             | 93        | 82       |                              |  |                   |                    |                    |                      |                                     |  |                   |                    |
| Неро     | 109               | 11                       | 2.68            | 0.69      | 0.54     | 2.3                          | 0.4                                    | более 100         | 4.54               | 0.31               |                      |                                     |  |                   |                    |
|          |                   |                          |                 |           |          |                              |  |                   |                    |                    |                      |                                     |  |                   |                    |

Примечание. Над чертой — численность, тыс. экз./м³, под чертой — биомасса, г/м³.



Изменение индекса видового разнообразия в течение сезона, бит./инд.

| Станция                          | Оз. Неро   |             |             |            |          |         |              |           |             |              |           |            |              |            |              |             |              |              |
|----------------------------------|------------|-------------|-------------|------------|----------|---------|--------------|-----------|-------------|--------------|-----------|------------|--------------|------------|--------------|-------------|--------------|--------------|
|                                  | 1987       |             |             |            |          | 1988 г. |              |           |             |              | 1989 г.   |            |              |            |              |             |              |              |
|                                  | 20-21<br>V | 16-17<br>VI | 8-12<br>VII | 12<br>VIII | 15<br>IX | 6 X     | Сред-<br>нее | 8-10<br>V | 10-12<br>VI | 27-28<br>VII | 8-9<br>IX | 13-14<br>X | Сред-<br>нее | 15-16<br>V | 19-21<br>VII | 15-17<br>IX | 31X-<br>I XI | Сред-<br>нее |
| 3                                | 1.61       | 2.12        | 1.64        | 2.98       | 2.90     | —       | 2.25         | 2.88      | 2.73        | 2.02         | 1.21      | 1.70       | 2.11         | 2.50       | 2.78         | 3.05        | 2.69         | 2.75         |
| 4                                | 1.76       | 1.73        | 1.42        | 2.17       | —        | 1.45    | 1.71         | 3.32      | 2.99        | 1.85         | 2.01      | 1.87       | 2.41         | 2.13       | 2.39         | 2.94        | 2.93         | 2.60         |
| 5                                | 1.54       | 1.83        | 1.03        | 2.00       | 2.35     | —       | 1.75         | 3.20      | 2.94        | 1.84         | 2.53      | 2.15       | 2.53         | 2.18       | 2.60         | 3.07        | 2.63         | 2.62         |
| Сред-<br>нее по<br>стан-<br>циям |            |             |             |            |          |         | 1.90         |           |             |              |           |            | 2.35         |            |              |             |              | 2.66         |

Оз. Плещеево, ст.3

| 1983 г. |       |       |        |       |      | 1984 г. |      |      |        |        |         |
|---------|-------|-------|--------|-------|------|---------|------|------|--------|--------|---------|
| 28 V    | 19 VI | 12VII | 4 VIII | 15 IX | 12 X | Среднее | 14 V | 14VI | 26 VII | 1 VIII | Среднее |
| 3.03    | 4.02  | 3.71  | 2.85   | 3.28  | 3.44 | 3.39    | 2.43 | 3.81 | 3.75   | 3.69   | 3.29    |
|         |       |       |        |       |      |         | 2.43 | 3.04 | 3.00   | 3.04   |         |

ми — 1988 г. (соответственно 1.21 и 2.35) и 1989 г. (соответственно 2.39 и 2.66). В 1988 и 1989 гг. в большом количестве развились виды, имевшие в 1987 г. низкую численность, либо встречавшиеся единично: *Filinia longiceta*, *Brachionus diversicornis*, *Conochilus uniserratus*, *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma*. Как известно, эвтрофные озера характеризуются преобладанием коловраток — форм с коротким жизненным циклом (несколько суток), в олиго-мезотрофных озерах большой численности достигают формы с длительным жизненным циклом (несколько месяцев) — диапомусы.

Присутствием в планктоне глубокого стратифицированного оз. Плещеево холодолюбивых генераций *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cristata* объясняется относительно высокая биомасса в зимний период (0.86 г/м<sup>3</sup>) и меньшая разница между летним и зимним количеством зоопланктона, чем в оз. Неро (табл. 8).

Приведенные структурные показатели оз. Неро соответствуют данным, приводимым И. Н. Андрониковой [1] для характеристики эвтрофных озер. По некоторым же параметрам: господствующей роли коловраток как по численности, так и биомассе, ничтожной доли диапомид, оз. Неро относится к высокотрофным водоемам.

Сапробность открытых участков оз. Неро была рассчитана по материалам 1988 г. В течение сезона индексы колебались от 1.55 до 2.2 (табл. 10).

Таблица 10

**Сапробность открытых участков в 1988 г.**

| Станция | Месяцы |      |      |      |      |
|---------|--------|------|------|------|------|
|         | X      | VI   | VII  | IX   | X    |
| 2       | 1.77   | 1.95 | 1.85 | 1.57 | 1.56 |
| 3       | 1.76   | 1.96 | 1.85 | 1.55 | 1.55 |
| 4       | 1.76   | 1.79 | 1.72 | 1.61 | 1.56 |
| 5       | 1.74   | 1.63 | 1.85 | 1.63 | 1.56 |
| 7       | 1.66   | 1.82 | 1.86 | 1.59 | 1.55 |
| 8       | 1.69   | 1.94 | 2.17 | 1.59 | 1.56 |
| 9       | 1.68   | 2.18 | 2.06 | 1.55 | 1.56 |
| 10      | 1.79   | 1.83 | 1.91 | 1.58 | 1.58 |
| 11      | 1.71   | 1.65 | 1.84 | 1.57 | 1.58 |
| 12      | 1.66   | 1.63 | 1.86 | 1.58 | 1.56 |
| 14      | 1.72   | 1.86 | 1.89 | 1.60 | 1.56 |
| 15      | 1.74   | 1.84 | 1.88 | 1.58 | 1.55 |
| Среднее | 1.72   | 1.84 | 1.90 | 1.58 | 1.56 |

Максимальные величины наблюдались летом у городского берега. Такая величина индексов, приближающаяся к 2 или превышающая этот показатель, характеризует  $\alpha$ -мезосапробную зону.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов: Автореф. дис. докт. биол. наук. Л., 1989.
2. Кордэ Н. В. История микрофлоры и микрофауны оз. Неро//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 4.
3. Кулемин А. А. Исследования оз. Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. III: Питание и рост леща//Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изучению местного края. Ростов-Ярославский, 1930. Вып. 2.
4. Монаков А. В., Экзерцев В. А. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
5. Пырина И. Л., Сигарева Л. Е., Дзюбан А. Н. Первичная продукция фитопланктона//Экосистема оз. Плещеево. Л., 1989.
6. Ривьер И. К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л., 1986.
7. Семенова Л. М. О питании *Bosmina coregoni* Baird. (Cladocera)//Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 3.
8. Смирнова Т. С., Ривьер И. К., Пихтова Т. С. Зоопланктон//Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л., 1981. Ч. 2.
9. Столбунова В. Н. Зоопланктон//Экосистема оз. Плещеево. Л., 1989.
10. Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
11. Berzins V., Pejler B. Rotifer occurrence in relation to temperature//Hydrobiologia. 1989. Vol. 175, N 3.

УДК 574.587:556.55

А. И. БАКАНОВ

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР*

#### БЕНТОС оз. НЕРО

Показано, что обилие бентоса озера оценено как «среднее». Оно лимитируется неблагоприятным кислородным режимом и характером субстрата — жидкого сапропеля.

© А. И. Баканов.

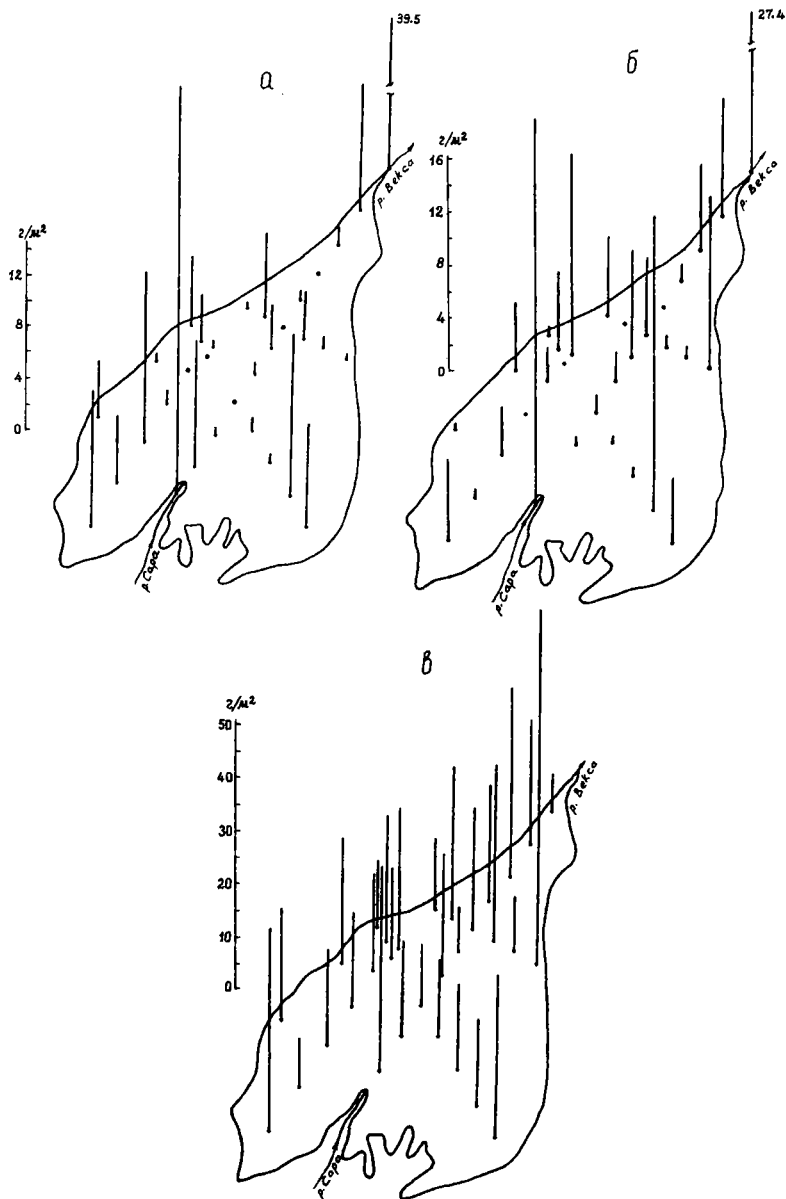


Рис. 1. Размещение станций и распределение биомассы бентоса ( $г/м^2$ )  
а — весной, б — летом, в — осенью 1987 г.

Изучение бентоса озера проводилось в рамках комплексных исследований экосистем пресноводных вод, выполняемых сотрудниками ИБВВ АН СССР. Целью исследований была оценка современного состояния бентоса, выявление тенденций его развития, характеристика сообществ нагула рыб-бентофагов, мониторинг экологического состояния озера по организмам зообентоса.

В мае, августе и октябре 1987 г. были выполнены три бентосные съемки на 30 станциях, располагавшихся на разрезах, предложенных еще Б. С. Грезе [10]. Дополнительно был сделан разрез от Городского острова до юго-западной оконечности озера (рис. 1). Эти разрезы охватывали все разнообразие биотопов и позволяли получить сравнительный материал. Дополнительно отбирали пробы на станциях, расположенных в 500 м от устья впадающей в озеро р. Сары и в вытекающей из озера р. Вексы у д. Белогостицы. Для отбора проб использовали дночерпатель «ДАК-100» в облегченном варианте, т. е. без съемных грузов, лишь на песчаной литорали Городского острова и в реках применялся пневматический штанговый дночерпатель конструкции Ф. Д. Мордухай-Болтовского. На каждой станции брали по 2 дночерпателя, пробы промывали через сито из шелкового мельничного газа № 17, разбирали в фиксированном формалинном виде, т. е. учитывали в основном организмы макрозообентоса. Из 30 станций 14 были общими для других участников комплексной экспедиции, на них детально изучали гидрологические, гидрохимические и гидробиологические параметры озера. Необходимость более подробной сетки бентосных станций объясняется высокой гетерогенностью условий обитания бентоса и для получения нужной точности приходится брать больше проб. Данное количество станций обеспечило стандартную ошибку биомассы общего бентоса в пределах 10—25%, что считается вполне допустимым для бентосных съемок.

Для развития бентосных организмов характер грунта имеет первостепенное значение. Почти все дно оз. Неро покрыто слоем сапропеля (греч. «грязный ил») толщиной до 20 м. Он содержит до 41% органических веществ, 0.17—1.7% азота, 0.25—5.1% фосфора и до 41% кальция [5, 18]. Обильное развитие протококкового и диатомового фитопланктона, попадающего после отмирания в грунт,

Таблица 1

Основные характеристики биомассы бентоса озера Неро.

| Характеристика               | Хирономиды |      | Олигохеты |       |      |       | Общий бентос |      |       |
|------------------------------|------------|------|-----------|-------|------|-------|--------------|------|-------|
|                              | Весна      | Лето | Осень     | Весна | Лето | Осень | Весна        | Лето | Осень |
| $\bar{X}$ , г/м <sup>2</sup> | 1.9        | 3.2  | 18.7      | 1.4   | 0.8  | 3.3   | 3.5          | 4.0  | 22.4  |
| s                            | 0.5        | 0.9  | 2.3       | 0.4   | 0.2  | 1.1   | 0.8          | 1.0  | 2.3   |
| D, %                         | 54.5       | 80.8 | 83.1      | 41.8  | 19.1 | 14.7  | 100          | 100  | 100   |
| s                            | 9.2        | 7.3  | 7.0       | 9.2   | 7.3  | 6.6   | 0            | 0    | 0     |
| CV                           | 1.56       | 1.43 | 0.66      | 1.33  | 1.39 | 1.80  | 1.24         | 1.29 | 0.55  |
| s                            | 0.20       | 0.18 | 0.09      | 0.17  | 0.18 | 0.23  | 0.16         | 0.17 | 0.07  |
| P, %                         | 56.7       | 70.0 | 96.7      | 80.0  | 93.3 | 96.7  | 83.8         | 96.7 | 100   |
| s                            | 9.2        | 8.5  | 3.3       | 7.4   | 4.6  | 3.3   | 6.9          | 3.3  | 0     |
| C <sub>L</sub>               | 3.37       | 3.02 | 1.43      | 2.69  | 2.80 | 4.22  | 2.50         | 2.65 | 1.30  |
| s                            | 1.14       | 0.92 | 0.13      | 0.74  | 0.83 | 1.72  | 0.63         | 0.70 | 0.09  |
| ППИ                          | 7.7        | 13.2 | 24.8      | 3.5   | 2.2  | 8.2   | 10.2         | 14.8 | 25.4  |
| s                            | 4.1        | 7.1  | 6.6       | 1.6   | 1.1  | 4.5   | 4.6          | 7.9  | 4.4   |

*Примечание.*  $\bar{X}$  — средняя арифметическая, D — доля группы в общей биомассе бентоса, CV — коэффициент вариации, P — встречаемость, S<sub>L</sub> — индекс агрегированности Ллойда (44), ППИ — пространственно-плотностной индекс (4), s — стандартная ошибка характеристики.

приводит к его обогащению этими одноклеточными водорослями, служащими излюбленной пищей донным организмам. Поэтому трофические условия для бентоса в оз. Неро весьма благоприятные, это подтверждается и высоким содержанием бактерий в грунте. Следовательно, можно было бы ожидать высокой плотности донных животных, но это не так (табл. 1). Уровень развития бентоса здесь можно оценить как средний. В табл. 1 не включены данные по крупным двустворчатым моллюскам, представленным главным образом родами Anodonta и Unio. Они в большом количестве встречались в прибрежной зоне, иногда в один дночерпатель попадало по два крупных моллюска. Их средняя по озеру биомасса достигала 230 г/м<sup>2</sup>, хотя учет весьма неточен.

Песчаный грунт встретился лишь на трех станциях. На чистом без зарослей песке в районе Городского острова бентос был беден и представлен отдельными экземплярами олигохет, на слегка заиленном песке в районе устья р. Ишня и на заросшем высшей водной растительностью песке у с. Угодичи — достаточно богат и разнообразен. В целом озеро может быть охарактеризовано как унионидно-хирономидно-олигохетный водоем. В кормовом бентосе во все сезоны года доминируют личинки хирономид, среди которых более 90% биомассы приходится на долю моты-

ля — личинок комаров рода *Chironomus*<sup>1</sup>. На втором месте по биомассе стоит *Procladius choreus*. Основную массу олигохет дает *Potamothrix hammoniensis*, затем *Limnodrilus hoffmeisteri*. Всего в бентосе нами обнаружено 13 видов олигохет и 32 «низших определяемых таксона»<sup>2</sup> хирономид (табл. 2). Таксономический состав донной фауны озера достаточно обычен и характерен для мезо- и эвтрофных водоемов. Т. Л. Поддубная [28] в 1977 г. обнаружила в озере 7 видов олигохет и 17 форм хирономид, Б. С. Грезе [10] не описывал подробно фауну озера, а отметил только немногие доминирующие виды.

Часть проб промывали через газ № 39 для учета организмов мейобентоса. Среди них доминируют по биомассе низшие ракообразные, главным образом *Cyclops kolenis* и *Acanthocyclops viridis*. Эти ракообразные в большом количестве встречаются в пищевом комке леща, обитающего в этом озере. Известно, что они могут образовывать в углублениях дна агрегации с очень высокой плотностью, достигающей нескольких десятков граммов на 1 м<sup>2</sup> [36], что делает их доступными для рыб-бентофагов.

Сезонная динамика бентоса характеризуется сравнительно невысокими биомассами весной и летом и резким повышением обилия организмов к осени, в первую очередь за счет хирономид. Происходит и некоторое перераспределение бентоса по акватории озера. Если весной на 16.7% станций, расположенных главным образом в центре озера, бентоса вообще не было обнаружено (рис. 1), то к осени встречаемость донных организмов достигала 100%. Если весной бентос богаче в юго-западной части озера, то летом — в северо-восточной, а осенью он обилен во всех частях озера. Изменение в распределении бентоса связано как с развитием высшей водной растительности, так и с эвтрофирующим влиянием сточных вод г. Ростова. Сравнительную однородность рас-

---

<sup>1</sup> А. И. Шиловой среди хирономид обнаружен *Ch. plumosus*; есть и другие виды, определить которые только по личинкам затруднительно.

<sup>2</sup> Известно, что многие личинки насекомых, особенно двукрылых, не могут быть определены до вида по личиночной стадии, для этого нужно выведение имаго, что является задачей зоолога-систематика. Поэтому хирономиды могут быть определены до вида, до рода, до группы видов или до личиночной формы, что мы и объединяем термином «низший определяемый таксон».

пределения бентоса осенью можно проиллюстрировать следующим образом. Если разделить озеро на две части вначале по продольной оси, а затем по поперечной, то биомасса бентоса в этих частях достоверно не различается.

## Т а б л и ц а 2

### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЗООБЕНТОСА оз. НЕРО

#### I. Oligochaeta

*Chaetogaster diastrophus* (Gruit.).  
*Dero digitata* (O. F. Müll.).  
*Enchitraeus* sp. Henle.  
*Isochaetides newaensis* (Mich.).  
*Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.  
*L. udekemianus* Clap.  
*Nais barbata* O. F. Müll.  
*Peloscolex ferox* (Eisen).  
*Potamothrix hammoniensis* (Mich.).  
*Psammoryctides albicola* (Mich.).  
*P. barbatus* (Grube).  
*Rhynchelmis limosella* Hoff.  
*Stylaria lacustris* (L.).

#### II. Chironomidae

*Ablabesmyia* gr. *lentiginosa* Fries.  
*A. monilis* (L.).  
*Chironomus* f. l. *plumosus* L.  
*Ch. f. l. semireductus* Lenz.  
*Ch. f. l. thummi* Kieff.  
*Cladotanytarsus* sp. Kieff.  
*Clinotanypus nervosus* (Mg.).  
*Corynoneura scutellata* Winn.  
*Cricotopus* gr. *silvestris* F.  
*Cryptochironomus* gr. *defectus* Kieff.  
*Einfeldia carbonaria* (Mg.).  
*Endochironomus albipennis* (Mg.).  
*E. dispar* (Mg.).  
*E. impar* (Walk.).  
*E. tendens* (F.).  
*Glyptotendipes barbipes* (Staeg.).  
*G. glaucus* (Mg.).  
*G. mancurianus* Edw.  
*Guttipelopia guttipennis* (v. d. Wulp).



*Limnochironomus nervosus* (Staeg.).  
*Parachironomus arcuatus* G.  
*Paratanytarsus* sp. Bause.  
*Pentapedilum exectum* K.  
*P. sordens* (v. d. Wulp).  
*Polypedilum bicrenatum* K.  
*P. convictum* (Walk.).  
*P. nubeculosum* (Mg.).  
*Procladius choreus* (Mg.).  
*P. ferrugineus* (K.).  
*Psectrocladius psilopterus* K.  
*Tanytarsus* gr. *gregarius* Kieff.  
*Tanypus kraatzi* Kieff.

### **III. Прочие личинки насекомых**

*Chaoborus cristallinus* De Geer.  
*Culicoides* sp. Latr.  
*Dolichopodidae*.  
*Tabanidae*.  
*Chrisomelidae*.  
*Donacia* sp. F.  
*Cyrnus flavidus* Mc Lach.  
*Phryganea bipunctata* Retz.  
*Molanna angustata* Curt.  
*Mystacides sibirica* Mart.  
*Enallagma cyathigerum* Charp.  
*Brachycercus* sp. Curt.

### **IV. Malacostraca**

*Asellus aquaticus* (L.).

### **V. Mollusca**

*Acroloxis lacustris* (L.).  
*Anodonta* sp. Lamarck.  
*Bithynia tentaculata* (L.).  
*Pisidiidae*.  
*Unio* sp. Philip.  
*Viviparus viviparus* (L.).

### **VI. Hirudinea**

*Boreobdella verrucata* (O. F. Müll.).  
*Glossiphonia complanata* (L.).  
*Helobdella stagnalis* (L.).  
*Hemiclepsis marginata* (O. F. Müll.).  
*Herpobdella octoculata* (L.).  
*Piscicola geometra* (L.).

Подсчет пространственной корреляции между обилием хирономид и олигохет дал цифру  $r=0.39\pm 0.19$ , т. е. корреляция хотя и достоверно положительная, но очень слабая. Это говорит об отсутствии взаимного притяжения и отталкивания у этих организмов, а также о сколь-ко-нибудь значительной конкуренции между ними за пространство.

В реках Сары и Вексе бентофауна богата и разнообразна. Весной биомасса бентоса в р. Сара равнялась  $31.7 \text{ г/м}^2$ , причем основная ее часть приходилась на крупную олигохету *Isochaetides newaensis* (Mich.), не встречавшуюся в самом озере, в р. Вексе биомасса бентоса была еще выше —  $39.5 \text{ г/м}^2$ , доминировали тоже олигохеты, но другие виды — *Psammoryctides barbatus* (Grube) и *Rhynchelmis limosella* Hoff.

Целесообразно сравнить бентос двух озер — Неро и Плещеева, расположенных в зоне среднеминерализованных вод дерново-подзолистых почв [5]. Расстояние между озерами невелико — около 50 км, так что глобальные и региональные климатические изменения не могут служить причиной разницы в характере донной фауны. Эти озера практически одинаковы по площади, но различаются глубиной, изрезанностью берегов, водообменом, гидрохимическими показателями (табл. 3). Помимо общей минерализации, вода оз. Неро отличается большим содержанием ионов хлора и кальция, что объясняется близким залеганием богатых солями горных пород. Летом за счет фотосинтетической деятельности макрофитов, усиленно поглощающих углекислоту, происходит интенсивная декальцинация воды, и соли кальция оседают на поверхности растений, после отмирания которых попадают в грунт, отчего он приобретает белесоватый оттенок. Мелководность и высокая степень минерализации воды определяют и трофический статус оз. Неро — в отличие от мезотрофного оз. Плещеево оно гиперэвтрофное (гипертрофное). Этому соответствует и более высокий уровень развития фитопланктона, зоопланктона, бактериального населения воды и грунтов (табл. 3). Бентос оз. Плещеево изучался нами ранее по той же методике, что и бентос оз. Неро [2, 41]. При сравнении результатов видно, что в оз. Плещеево среднегодовая биомасса ( $\text{г/м}^2$ ) в два раза

выше, причем доминируют олигохеты, а в оз. Неро их в 4.4 раза меньше, чем хирономид:

|              | Оз. Неро | Оз. Плещеево |
|--------------|----------|--------------|
| Хирономиды   | 7.9      | 8.5          |
| Олигохеты    | 1.8      | 11.1         |
| Прочие       | 0.3      | 1.4          |
| Общий бентос | 10.0     | 21.0         |

Чем же объясняется несоответствие биомассы бентоса весьма благоприятным трофическим условиям? Во-первых, неудовлетворительным кислородным режимом. На окисление органического вещества илов зимой потребляется много кислорода, в результате его содержание

Т а б л и ц а 3

**Некоторые характеристики озер**

| Характеристики  | Оз. Неро       | Оз. Плещеево | Литературный источник |
|---|----------------|--------------|-----------------------|
| Площадь, км <sup>2</sup>                                | 51.7           | 50.8         | [34]                  |
| Объем, км <sup>3</sup>                                  | 0.0775         | 0.559        | [34]                  |
| Глубина средняя, м                                      | 1.5            | 11.0         | [34]                  |
| Глубина максимальная, м                                 | 4.5            | 24.0         | [34]                  |
| Водообмен   | 0.23           | 2.99         | [34]                  |
| Коэффициент развития берегов                            | 1.93           | 1.07         | [39]                  |
| Прозрачность летом, м                                   | 0.3—0.5        | 1.8—6.4      | [7]                   |
| Цветность воды, °                                       | 10—20          | 20—30        | [22]                  |
| pH  | 7.0—9.3        | 7.0—8.2      | [7]                   |
| Сумма ионов, мг/л                                       | 168—589        | 238—300      | [39,41]               |
| Расслоение на эпи- и гипolimнион                        | нет            | есть         | [39]                  |
| Взвеси, мг/л  | 13.6—58.0      | 1.9—10.8     | [19]                  |
| Потери ила при прокаливании, %                          | 34.3—41.9      | 14.4—36.7    | [9]                   |
| Биомасса зоопланктона пелагиали летом, г/м <sup>3</sup> | 2.06—8.09      | 2.10—3.49    | [32]                  |
| Бактерии в воде, млн. кл./мл                            | 2.7            | 0.2—0.5      | [9,41]                |
| Бактерии в иле, млн. кл./г                              | 870—1590       | 310—840      | [9]                   |
| Фитопланктон, мг/л                                      | 5.2—11.3       | 0.8          | [15,41]               |
| Доминируют в фитопланктоне                              | Протококковые  | Диатомовые   | [15,41]               |
| Зарастаемость макрофитами, %                            | 80             | 6.3          | [39,41]               |
| Трофность   | гиперэвтрофное | мезотрофное  | [15,41]               |

у дна падает до аналитического нуля, что вызывает заморные явления и резкое (в 6 раз) снижение биомассы бентоса в течение зимнего периода. Летом из грунтов выделяется метан, что также неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности гидробионтов, наблюдаются даже летние заморы. Кроме того, сапрпель имеет влажность до 90—91% [18]. Он очень жидкий в верхних слоях и не может служить достаточно подходящим субстратом для крупных макробентических организмов. Из-за небольшой глубины озера ил взмучивается даже при ветрах средней силы, что ведет к забиванию фильтровального аппарата многих донных животных с фильтрационным способом питания, в первую очередь личинок хирономид. Осеннее развитие зарослей макрофитов уменьшает взмучивание озера и неблагоприятное влияние взвеси на бентосные организмы. Это отмечено и на других водоемах [30]. В результате заморных явлений, наличия специфического жидкого ила и высокой мутности биомасса бентоса в оз. Неро ниже, чем можно было ожидать, учитывая высокий трофический статус водоема. Это явление отмечал еще А. А. Салазкин [35], обобщивший материал по многим озерам гумидной зоны СССР. Уровень развития бентоса не обязательно находится в прямой зависимости от трофического типа водоема.

Для оценки бентоса как кормовой базы рыб, помимо биомассы, желательно знать степень его агрегированности, с которой связаны условия питания рыб-бентофагов. Все группы бентосных организмов достоверно и довольно значительно агрегированы (табл. 1), за исключением олигохет в осенний сезон, когда большая ошибка индекса агрегированности не позволяет утверждать о наличии достоверной агрегированности олигохет. Интересно отметить, что показатели агрегированности бентоса двух рассматриваемых озер сходны. Но ведь известно, что оз. Плещеево — гораздо более гетерогенный водоем, в нем выделяются три зоны — литораль, сублитораль и профундаль с различными грунтами и условиями обитания гидробионтов. Здесь отмечается постепенное падение плотности бентоса от литорали к профундали, которая практически лишена донных организмов. Объясняется это в первую очередь наличием анаэробных условий в глубинной зоне. В озеро Неро таких зон нет. Близость же степени агрегированности объясняется тем, что в оз. Плещеево — это главным образом макроагрегированность,

вызываемая крупномасштабной неоднородностью дна озера. В оз. Неро большее значение имеет мезоагрегированность, обусловленная внутрибиотопной неоднородностью условий обитания вследствие наличия пятен высшей водной растительности. Максимальные биомассы бентоса наблюдаются на маленьких участках чистой воды между зарослями макрофитов. Осенью, в период отмирания макрофитов, фитофильная фауна с которых попадает на дно, агрегированность бентоса оз. Неро становится достоверно меньше, чем оз. Плещеево. Индекс агрегированности соответственно равен  $1.30 \pm 0.09$  и  $2.00 \pm 0.28$ ,  $t=2.4$ .

Для совместного учета биомассы кормовых организмов и степени их агрегированности предложен пространственно-плотностной индекс (ППИ) [4], характеризующий условия нагула рыб. В оз. Неро этот индекс по сезонам менялся так: весна — 10.2, лето — 14.8, осень — 25.4. В оз. Плещеево соответственно 45.5, 46.2, 59.5 г/м<sup>2</sup>. Видно, что в первом озере условия нагула рыб в 2 и более раза хуже и менее стабильны по сезонам года.

Средняя биомасса бентоса оз. Неро — около 10 г/м<sup>2</sup>. Она близка к величинам, характерным для озер средней полосы. Так, в Ленинградской обл. она равна 6 г/м<sup>2</sup>, Псковской — 12.8 г/м<sup>2</sup>, Вологодской — 2.3 г/м<sup>2</sup>, Белоруссии — 5.6 г/м<sup>2</sup> [12, 17]. Поэтому уровень развития бентоса этого озера можно характеризовать как «средний». Такая биомасса свойственна мезотрофным водоемам, а для гиперэвтрофных С. П. Китаев [17] считает характерной биомассу около 40 г/м<sup>2</sup>.

Сравнивать бентос различных водоемов можно не только по биомассе, но и по целому ряду других показателей, характеризующих структуру бентосных сообществ. Для этого существует ряд достаточно сложных методов многомерной статистики. Мы предлагаем для визуального сравнения простой и наглядный способ, основанный на построении графика, подобного «розе ветров», широко применяемого в гидрометеорологии (рис. 2). Из одной точки проводится столько осей, сколько признаков выбрано для сравнения, в нашем случае — 8. Для каждого признака находится среднее значение по всем сравниваемым водоемам, оно принимается за единицу. В выбранном масштабе радиусом, равным единице, проводится окружность. По радиусам ее откладывается значение отдельных признаков в относительных величинах — долях единицы.

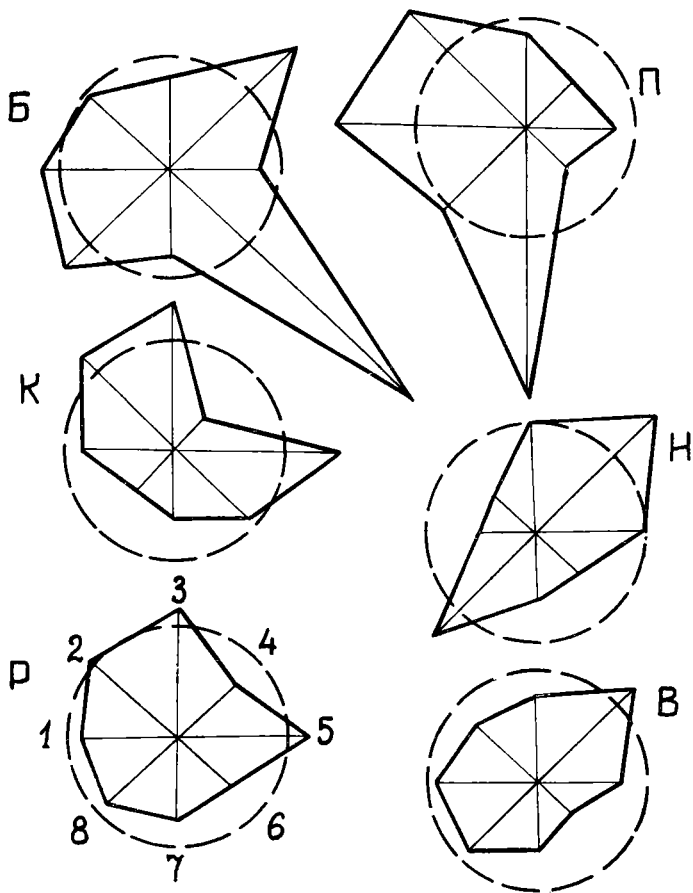


Рис. 2. Структура количественных показателей бентоса  
 Б — оз. Белое, П — оз. Плещеево, К — оз. Кубенское, Н — оз. Неро, Р — Ры-  
 бинское водохранилище, В — оз. Воже.  
 1 — X, 2 —  $\sigma$ , 3 — CV, 4 —  $D_X$ , 5 —  $C_L$ , 6 —  $X/X$ , 7 — ППИ, 8 — CD.

Полученные точки соединяются прямыми линиями, образующими многоугольник, отражающий структуру бентоса каждого водоема по выбранным показателям. Сравнение с «единичной окружностью» показывает, насколько признаки отклоняются от среднего значения. Для сравнения мы располагали данными по 5 озерам, расположенным в Ярославской и Вологодской областях, и по Рыбинскому водохранилищу, все характеристики относятся к

летнему сезону. Исходные для расчетов данные по озерам Белое, Воже и Лача предоставлены в наше распоряжение Т. Д. Слепухиной. Помимо ранее использованных статистических показателей применены некоторые дополнительные. Среднеквадратическое отклонение ( $\sigma$ ) показывает, что в наибольшей степени абсолютное значение биомассы отклоняется от среднего в оз. Плещеево. В оз. Неро абсолютная вариабельность биомассы минимальна. Доля хирономид в общей биомассе бентоса ( $D_x$ ) наиболее высока в Белом озере, а самая низкая — в Кубенском. Отношение средней плотности в агрегациях ( $X$ ) к средней плотности на фоне ( $X$ ) [33] показывает, что наибольшая «интенсивность» агрегированности наблюдается в Белом озере, наименьшая — в оз. Воже. Показатель «концентрации доминирования» ( $CD$ ), равный  $\sum p_i^2$ , где  $p_i$  — доля отдельных групп в общей биомассе бентоса [3], свидетельствует, что наиболее резко выражено доминирование в озерах Белое и Неро, оно минимально в оз. Кубенском. Из этих водоемов наилучшие условия нагула рыб в оз. Плещеево, наихудшие — в озерах Воже, Кубенском и Неро, о чем говорят низкие значения ППИ.

Наиболее близки к средним оказались параметры бентоса Рыбинского водохранилища. Это было неожиданно, поскольку водохранилище — водоем совсем иного типа, чем озеро. Но этот феномен можно объяснить. В отличие от мелководных с выровненным ложем озер Воже, Белое, Неро и глубоководного стратифицированного оз. Плещеево водохранилище — сложный водоем, где огромные ровные площади залитой суши чередуются с глубокими участками русел и впадинами затопленных озер. Значительны различия и в проточности участков. В водохранилище можно найти участки, являющиеся аналогами рассматриваемых озер. При обобщении данных по водоему эти участки осредняются. Оз. Неро по структуре бентоса ближе к оз. Воже — у них минимальное число показателей превышает среднее значение.

Чем больше среднее отклонение показателей какого-либо водоема от радиуса «единичной окружности», тем более этот водоем отличается от среднего для рассматриваемой группы. В данном случае это оз. Плещеево. Из всех использованных показателей наиболее устойчивым оказался коэффициент вариации, наименее — «интенсивность агрегированности»:

| Водоем                       | Отклонение | Показатель     | Отклонение |
|------------------------------|------------|----------------|------------|
| Оз. Белое                    | 3.6        | X              | 1.8        |
| Оз. Воже                     | 2.0        | $\sigma$       | 1.5        |
| Оз. Кубенское                | 2.8        | CV             | 1.0        |
| Оз. Неро                     | 2.8        | Dx             | 2.7        |
| Оз. Плещеево                 | 4.0        | C <sub>L</sub> | 1.3        |
| Рыбинское водохрани-<br>лище | 1.5        | X/X            | 4.0        |
|                              |            | ППИ            | 3.0        |
|                              |            | Сд             | 1.4        |

Первое достаточно подробное изучение бентоса оз. Неро проведено в 1927—1929 гг. Б. С. Грезе [10]. Он отметил бедность систематического состава, причиной чего считал неспособность многих видов переносить зимние заморы. Он оценил среднюю биомассу бентоса цифрой 9.2 г/м<sup>2</sup>. Среди хирономид доминировал также хирономус, а среди олигохет — те же два вида, что и при нашем исследовании. Соотношение биомассы хирономид и олигохет было 4.5:1, т. е. примерно такое же, как и сейчас. Распределение бентоса по площади озера и его сезонная динамика близки к таковым в настоящее время. Отсюда можно было бы сделать вывод, что за прошедшие 60 лет заметных изменений в бентосе не произошло. Но это не так. Дело в том, что Б. С. Грезе работал до того, как Е. В. Боруцкий предложил унифицированную методику обработки собранного бентосного материала [8]. Сейчас взвешивание организмов производится после минутного обсушивания организмов на фильтровальной бумаге при комнатной температуре, а Б. С. Грезе обсушивал хирономид в течение 1 ч, олигохет — 15 мин. Проведенные нами опыты показали, что масса хирономид при этом изменяется в 2 раза, олигохет — в 1.7 раза. Умножив данные Б. С. Грезе на эти коэффициенты, получим, что средняя биомасса бентоса во время его исследований равнялась 17.5 г/м<sup>2</sup>, т. е. была в 1.7 раза выше, чем сейчас. Интересно отметить исчезновение бокоплавов из фауны озера, которые ранее были весьма обильны. Значительное снижение численности бокоплавов отмечено нами и для оз. Плещеево. В обоих водоемах уменьшилось количество ракушки в грунте.

Летом 1962 г. во время исследования фауны растительности А. В. Монаков и В. А. Экзерцев [24] собрали пробы бентоса на 5 станциях на разрезе г. Ростов — с. Угодичи. Средняя по всем станциям биомасса бентоса равнялась 0.75 г/м<sup>2</sup>. В наших исследованиях в этом районе соот-



ветствующий показатель равнялся  $1.9 \text{ г/м}^2$ . Эти исследователи отбирали бентос еще в устье р. Сары. Необходимо отметить, что они не обнаружили там представителей рода *Isochaetides*, который доминировал во время наших исследований.

Детальное исследование бентоса предприняла Т. Л. Поддубная [28] в 1977—1978 гг. Среднегодовая биомасса бентоса в эти годы равнялась  $4.2 \text{ г/м}^2$ , т. е. была практически такой же, как в наших исследованиях. Отмечается лишь разница в характере доминирования — в этот период среди хирономид преобладал *Einfeldia carbo-pagia*, а не хирономус. Можно сказать, что за последние 10 лет бентос озера значительных изменений не претерпел.

Прогнозировать сукцессию сообществ бентоса можно несколькими способами: по математической модели экосистемы, по эмпирическим зависимостям и по аналогии. Построение математической модели ожидается как результат комплексных исследований. Установление эмпирической зависимости уровня развития бентоса от факторов среды требует длительных комплексных исследований, проводимых по единой программе, и даже в этом случае прогноз получается не слишком надежным. Например, Рассмуссен и Колф [46] использовали для построения эмпирических зависимостей данные по 131 озеру мира, они учитывали глубину, концентрацию хлорофилла «а», общий фосфор, прозрачность, цветность, рН, площадь озера, угол наклона дна, отношение средней глубины к максимальной, среднюю годовую температуру и электропроводность воды. Множественная регрессионная модель объясняла только 63—74% дисперсии бентоса, причем для литорали прогнозируемость еще хуже. В. В. Скворцов и В. П. Беляков [37], применив многомерный анализ к бентосу озер Латвии, нашли, что 6 главных компонент объясняют 77% общей дисперсии. Следовательно, при прогнозировании бентоса по регрессионным зависимостям приходится учитывать множество факторов, но и при этом остается немалым элемент случайности. Пользуясь методом огибающих кривых, полученных на основе анализа бентоса 384 водоемов [40], мы нашли, что биомасса бентоса оз. Неро может достигать  $30 \text{ г/м}^2$ , но эта потенция не реализуется, по уже обсуждавшимся причинам. По нашему мнению, предлагаемое удаление из озера определенного слоя сапропеля для использования его в сельском хозяйстве в конечном итоге положительно скажется на биомассе бентоса.

Во многих озерах обнаружены циклические многолетние колебания бентоса, связанные с циклами различных географических и климатических характеристик [14, 16, 38]. По мнению Ю. С. Решетникова [31] для прогнозирования бентоса нужно иметь как минимум десятилетний ряд непрерывных наблюдений за озером. Но для выявления многолетних циклов и такого ряда недостаточно. По результатам всех вышеупомянутых исследований можно составить заключение, что в ближайшие годы бентос будет достаточно стабилен, при условии усиления антропогенной нагрузки на озеро его обилие будет медленно падать.

В данной работе не рассматривается специально вопрос об индикации загрязнений по составу бентосных организмов, можно только указать, что доминирующие в бентосе виды относятся к  $\beta$ - $\alpha$ ,  $\alpha$  — мезосапробным и даже полисапробным [23, 29, 48]. Следовательно, загрязнение озера достаточно велико. Но никаких локальных источников загрязнения при бентосных съемках не выявлено. Даже в районе, прилегающем к устью р. Романихи, в которую сбрасывают сточные воды мясокомбинат и фабрика финифти, бентос ничем особым не выделялся.

Основу уловов в оз. Неро составляют рыбы-бентофаги. Поэтому особенно важна оценка бентоса как кормовой базы. По принятой классификации водоемов по кормности [27] озеро можно считать средnekормным. Уловы рыбы в нем достигали  $1.14\text{--}3.14\text{ т/км}^2$ , в среднем —  $2.04\text{ т/км}^2$ , а учитывая любительский лов, рыбопродуктивность озера оценивалась в  $2.5\text{--}3.0\text{ т/км}^2$  [39]. Расчет потенциальной рыбопродукции по бентосу, проведенный А. А. Кулеминым [21], дал цифру  $6.5\text{ т/км}^2$ . Он отмечал вполне благоприятные условия питания леща, особенно старших возрастов [20]. Прогнозирование возможной биомассы рыб с использованием морфоэдафического индекса (МЭИ) [43, 47] дает цифру всего  $2.4\text{ т/км}^2$ . Использование корреляционной зависимости между рыбопродукцией и бентосом [17] позволяет оценить возможные уловы в  $2.5\text{--}5.0\text{ т/км}^2$ , а применение того же метода, которым пользовался А. А. Кулемин  $2.1\text{--}5.0\text{ т/км}^2$ . Близость результатов применения различных методов позволяет предположить, что в настоящее время зообентос озера мог бы обеспечить нагул  $2.5\text{--}5.0\text{ т/км}^2$  рыбы. Однако в настоящее время в связи с многосторонним антропогенным воздействием на экосистему озера потенциальные

возможности бентоса недоиспользуются наличным стадом рыб-бентофагов.

В июле 1988 г. изучали бентос в зарослях высшей водной растительности. Пробы отбирали трубчатым пневматическим дночерпателем и промывали через сито из газа № 39. Учитывали животных, обитающих в грунте и на его поверхности. Организмы, обитающие на растениях, изучала Н. Н. Жгарева, им посвящена отдельная статья в данном сборнике. При исследовании населения зарослей, к сожалению, в большинстве случаев принимается во внимание только та его часть, которая связана с растительностью, или же она смешивается с животными, обитающими в грунте, хотя это разные экологические категории — зоофитос и зообентос [13].

Пробы отбирали в 10 чистых (т. е. с резким доминированием одного вида) и 5 смешанных ассоциациях, каждой из которых для удобства дальнейшего описания присвоен

Т а б л и ц а 4

**Плотность организмов бентоса в растительных ассоциациях**

| Ассоциация     | Хирономиды |       | Олигохеты |      | Прочие |      | Общий бентос |       |
|----------------|------------|-------|-----------|------|--------|------|--------------|-------|
|                | Ч          | Б     | Ч         | Б    | Ч      | Б    | Ч            | Б     |
| 1              | 4600       | 2.4   | 600       | 1.5  | 1900   | 0.7  | 71.00        | 4.6   |
| 2              | 100800     | 330.7 | 2700      | 2.7  | 3200   | 4.8  | 106700       | 338.2 |
| 3              | 2900       | 15.5  | 1800      | 1.2  | 100    | 6.2  | 4800         | 22.9  |
| 4              | 0          | 0     | 800       | 0.4  | 0      | 0    | 800          | 0.4   |
| 5              | 2100       | 2.8   | 2650      | 2.5  | 1300   | 17.9 | 6050         | 23.2  |
| 6              | 0          | 0     | 400       | 0.6  | 300    | 2.2  | 700          | 2.8   |
| 7              | 2300       | 12.2  | 3800      | 10.0 | 1900   | 26.1 | 8000         | 48.3  |
| 8              | 16700      | 19.5  | 58100     | 10.4 | 1600   | 2.6  | 76400        | 32.5  |
| 9              | 2450       | 7.1   | 2200      | 2.6  | 3050   | 12.0 | 7700         | 21.7  |
| 10             | 3200       | 4.4   | 9300      | 4.4  | 0      | 0    | 12500        | 8.8   |
| Х <sub>ч</sub> | 13505      | 39.5  | 8235      | 3.6  | 1335   | 7.2  | 23075        | 50.3  |
| 11             | 1300       | 2.0   | 5300      | 14.5 | 4800   | 18.3 | 11400        | 34.8  |
| 12             | 700        | 4.5   | 1400      | 1.8  | 700    | 2.9  | 2800         | 9.2   |
| 13             | 300        | 0.6   | 10000     | 16.1 | 400    | 13.7 | 10700        | 30.4  |
| 14             | 10000      | 12.6  | 400       | 0.6  | 800    | 0.8  | 11200        | 14.0  |
| 15             | 1300       | 3.8   | 200       | 0.1  | 0      | 0    | 1500         | 3.9   |
| Х <sub>с</sub> | 2720       | 4.7   | 3460      | 6.6  | 1340   | 7.1  | 7520         | 18.4  |
| Х <sub>о</sub> | 9910       | 27.9  | 6643      | 4.6  | 1337   | 7.2  | 17890        | 39.7  |

*Примечание.* Х — среднее значение в чистых ассоциациях, Х<sub>с</sub> — то же в смешанных, Х<sub>о</sub> — то же во всех ассоциациях; здесь и в табл. 5: Ч — численность, экз./м<sup>2</sup>, Б — биомасса, г/м<sup>2</sup>.

порядковый номер: 1 — гречиха, 2 — камыш, 3 — кубышка, 4 — рдест, 5 — рогоз, 6 — роголистник, 7 — сусак, 8 — телорез, 9 — тростник, 10 — уруть, 11 — манник + хвощ, 12 — телорез + кубышка, 13 — рдест + кубышка + ежеголовник, 14 — ежеголовник + сусак + стрелолист, 15 — хвощ + рогоз + гречиха. Все заросли макрофитов оз. Неро относятся к ландшафту затишной литорали [25]. К сожалению, в работах исследователей, изучавших ранее зону макрофитов [10, 11, 24, 28], никаких количественных показателей ее бентоса не приводится. По нашим данным, бентос зарослей весьма богат и разнообразен и превосходит бентос открытых частей озера (табл. 4). Из 71 таксона бентосных животных в зарослях обнаружено 49, причем в чистых ассоциациях — 44, в смешанных — 30. Колебания плотности организмов по типам зарослей очень велики, по численности — от 700 до 106700 экз./м<sup>2</sup>, по биомассе — от 0.4 до 338.2 г/м<sup>2</sup>. Чис-

Таблица 5

**Некоторые характеристики бентоса зоны зарослей**

| Ассоциация | S  | W   | H ± S <sub>H</sub> | Е           |      |      | F <sub>a</sub> | Φ    |
|------------|----|-----|--------------------|-------------|------|------|----------------|------|
|            |    |     | Ч                  | Б           | Ч    | Б    |                |      |
| 1          | 7  | 0.7 | 2.00 ± 0.15        | 2.09 ± 0.15 | 0.71 | 0.74 | —0.75          | 0.25 |
| 2          | 11 | 3.2 | 1.47 ± 0.05        | 0.51 ± 0.03 | 0.42 | 0.15 | —0.78          | 0    |
| 3          | 7  | 4.8 | 2.24 ± 0.16        | 1.71 ± 0.08 | 0.80 | 0.61 | —0.79          | 0    |
| 4          | 1  | 0.4 | 0                  | 0           | 0    | 0    | —0.96          | 0    |
| 5          | 15 | 3.8 | 3.51 ± 0.01        | 2.32 ± 0.12 | 0.90 | 0.59 | —0.53          | 0.12 |
| 6          | 4  | 4.0 | 2.26 ± 0.41        | 1.39 ± 0.23 | 1.13 | 0.69 | —0.85          | 0    |
| 7          | 18 | 6.0 | 3.90 ± 0.09        | 2.95 ± 0.06 | 0.94 | 0.71 | —0.40          | 0.21 |
| 8          | 15 | 0.4 | 1.69 ± 0.07        | 2.57 ± 0.08 | 0.43 | 0.66 | —0.56          | 0.25 |
| 9          | 14 | 2.8 | 3.32 ± 0.07        | 2.80 ± 0.08 | 0.87 | 0.74 | —0.57          | 0.07 |
| 10         | 10 | 0.7 | 2.45 ± 0.10        | 2.50 ± 0.09 | 0.74 | 0.75 | —0.69          | 0.27 |
| Хч         | 10 | 2.2 | 3.26 ± 0.12        | 2.45 ± 0.11 | 0.60 | 0.45 | —              | —    |
| 11         | 16 | 3.1 | 3.52 ± 0.08        | 2.91 ± 0.07 | 0.88 | 0.73 | —0.47          | 0.18 |
| 12         | 10 | 3.3 | 3.32 ± 0.18        | 2.50 ± 0.13 | 1.00 | 0.75 | —0.65          | 0    |
| 13         | 11 | 2.8 | 0.88 ± 0.19        | 1.72 ± 0.08 | 0.25 | 0.50 | —0.73          | 0.08 |
| 14         | 10 | 1.2 | 2.63 ± 0.11        | 2.33 ± 0.11 | 0.79 | 0.70 | —0.74          | 0    |
| 15         | 7  | 2.6 | 2.81 ± 0.23        | 1.20 ± 0.27 | 1.00 | 0.43 | —0.76          | 0.12 |
| Хс         | 11 | 2.5 | 3.80 ± 0.14        | 3.72 ± 0.09 | 0.77 | 0.76 | —              | —    |
| Хо         | 10 | 2.3 | 3.62 ± 0.12        | 2.83 ± 0.12 | 0.64 | 0.51 | —              | —    |

*Примечание.* Здесь и в табл. 6: S — число таксонов в данной ассоциации, W — средняя масса 1 экз., H — показатель Шеннона-Винера, Е — эквивалентность, F<sub>a</sub> — индекс относительной биотопической привлекательности, Φ — индекс оригинальности фауны.

ленность общего бентоса в чистых зарослях в 3 раза, а биомасса в 2.7 раза больше, чем в смешанных. В первую очередь это объясняется огромной плотностью личинок хирономид в ассоциации камыша, среди которых доминировали *Glyptotendipes glaucus* и *Pentapedilum sordens*. В определенной степени о разнообразии экологических ниш можно судить по индексу видового разнообразия Шеннона-Винера. При расчете этого индекса учитывалась поправка Г. П. Башарина [6]. Максимально разнообразно население ассоциации сусака, минимально — рдеста (табл. 5), где был обнаружен всего один вид, олигохета *Potamothrix hammoniensis*. Среднее разнообразие как по численности, так и по биомассе в смешанных ассоциациях достоверно выше, чем в чистых; очевидно, в первых больше экологических ниш. Индекс эквитабельности [45] показывает степень равномерности распределения численности или биомассы по видам, он рассчитан по формуле  $E = N / \log_2 S$ . Минимальное значение, равное нулю, он принимает в том случае, когда все организмы в ассоциации представлены одним видом, если плотность всех видов одинакова, то  $E = 1$ , но при использовании поправки Г. П. Башарина эквитабельность может быть и больше единицы.

Для каждого вида находился показатель степени относительной биотопической приуроченности [26] к каждой растительной ассоциации. Среднее значение этого показателя по всем видам, обитающим в зарослях, рассчитанное для каждой ассоциации, мы называем «индекс относительной биотопической привлекательности». Наименее привлекательны для данного набора видов заросли рдеста, наиболее — сусака.

При анализе видового состава представляет интерес указание степени «банальности» или «экзотичности» [1] населения биотопа. Для этой цели может быть использован показатель, равный отношению числа специфических признаков населения к общему числу признаков [42]. В настоящем случае это отношение числа видов, найденных только в данной ассоциации, к общему числу видов в ней. Но этот показатель обладает определенным недостатком — если в одном случае все население состоит, допустим, только из 5 специфических видов, а в другом — из 25, то величина индекса будет одинакова и равна единице.

Поэтому предлагается его модификация.  $\Phi = \frac{S_c}{S_o + 1}$ , где

$\Phi$  — индекс оригинальности фауны (населения),  $S_o$  — число видов в ней, найденных и в других ассоциациях.  $S_c$  — число видов, обнаруженных только в данной ассоциации. При отсутствии специфических видов индекс равен нулю, если все население представлено только специфическими видами, индекс равен числу этих видов. Наиболее оригинален состав животного населения в зарослях урути.

Таблица 6

**Корреляция между некоторыми показателями бентоса зарослей**

| Показатели                                    | r                | t    |
|---|------------------|------|
| Численность хирономид — численность олигохет  | $0.06 \pm 0.28$  | 0.23 |
| Биомасса хирономид — биомасса олигохет        | $-0.09 \pm 0.28$ | 0.34 |
| $N_{\text{ч}}$ — общая численность организмов | $-0.28 \pm 0.27$ | 1.06 |
| $N_{\text{б}}$ — общая биомасса организмов    | $-0.36 \pm 0.26$ | 1.39 |
| $N_{\text{ч}} - S$                            | $0.63 \pm 0.22$  | 2.93 |
| $N_{\text{б}} - S$                            | $0.76 \pm 0.18$  | 4.19 |
| $N_{\text{б}} - W$                            | $0.18 \pm 0.27$  | 0.66 |
| $N_{\text{б}} - Fa$                           | $0.76 \pm 0.18$  | 4.19 |
| $S$ — общая численность                       | $0.26 \pm 0.27$  | 0.99 |
| $S$ — общая биомасса                          | $0.18 \pm 0.27$  | 0.65 |

*Примечание.*  $N$  — видовое разнообразие, рассчитанное по численности,  $N_{\text{б}}$  — то же по биомассе,  $r$  — коэффициент корреляции и его стандартная ошибка,  $t$  — критерий Стьюдента.

Подсчитаны некоторые связи между структурными показателями бентоса зарослей (табл. 6). Видовое разнообразие наиболее сильно скоррелировано с числом видов и с индексом привлекательности и не коррелирует с плотностью организмов или их средней массой. В ценозах макрозоофитоса водохранилищ Днестра видовое разнообразие коррелирует с количеством видов ( $r=0.68$ ), биомассой организмов ( $r=-0.74$ ) и средней массой особи ( $r=-0.73$ ) [13]. Двух последних корреляций в бентосе исследованных нами зарослей не обнаружено. Очевидно, что характер связей между организмами, обитающими в грунте, отличается от таковых в сообществах животных, обитающих на растениях. В дальнейшем необходимо углубленное совместное изучение структуры этих двух тесно связанных между собой экологических группировок животных.

1. **Андреев В. Л.** Классификационные построения в экологии и систематике. М., 1980.
2. **Баканов А. И.** Бентос оз. Плещеево//Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
3. **Баканов А. И.** Количественная оценка доминирования в экологических сообществах//ИБВВ АН СССР. 1987. 63 с. Деп. в ВИНТИ. 08.12.1987. № 8593—В87 деп.
4. **Баканов А. И.** Об одновременном учете плотности, агрегированности и доступности организмов//Экология. 1989. № 6.
5. **Баранов И. В.** Лимнологические типы озер СССР. Л., 1962.
6. **Башарин Г. П.** О статистической оценке энтропии последовательности независимых случайных величин//Теория вероятностей и ее применение. 1959. Т. 4, № 3.
7. **Бикбулатов Э. С., Скопинцев Б. А., Бикбулатова Е. М.** Валовой органический углерод в водах некоторых водоемов Московской и Ярославской областей//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1972, № 14.
8. **Боруцкий Е. В.** К вопросу о технике количественного учета донной фауны. V. Стандартные методы фиксации и количественной обработки озерного бентоса//Тр. Лимнол. ст. в Косине. М., 1935. Вып. 19.
9. **Буторин А. Н.** Численность и активность бактерий в придонной воде и илах ряда озер Ярославской области//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 79.
10. **Грезе Б. С.** Исследования озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 2: Бентос//Сб. тр. Ростов. научн. о-ва по изуч. местного края. Ростов-Ярославский, 1930. Вып. 2.
11. **Дамская С. А.** Очерк зарослей озера Неро и их фауны//Тр. Ярославского естественно-исторического и краеведного о-ва. Ярославль, 1921. Т. 3, вып. 1.
12. **Жаков Л. А.** Общая гидробиологическая характеристика и рыбохозяйственная оценка озер//Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда, 1981.
13. **Зимбалева Л. Н.** Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев, 1981.
14. **Иконников В. Ф.** Межгодовая цикличность некоторых биологических характеристик экосистемы Нарочанских озер//Вестн. Белорус. ун-та. 1989. Сер. 2, № 1.
15. **Ильинский А. Л.** О фитопланктоне озер Ярославской области//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
16. **Кангур К.** О количественном распределении, динамике численности и биомассы зообентоса озера Выртсъярв//Гидробиол. исследования. Тарту, 1982, № 11.
17. **Китаев С. П.** Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М., 1984.
18. **Кордэ Н. В.** Типологическая характеристика отложений озера Неро//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6.
19. **Кузьмин Г. В., Ларионов Ю. В.** Количество и состав взвесей озер разной степени трофии//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 45.
20. **Кулемин А. А.** Ростовское озеро (Неро)//Рыбное хозяйство Ивановской промышленной области и его перспективы. М.; Иваново, 1933. Вып. 1.

21. **Кулемин А. А.** Исследование Ростовского озера (Неро) в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 4: Рыбохозяйственная бонитировка//Рыбное хозяйство Ивановской промышленной области и его перспективы. М.; Иваново, 1934. Вып. 2.
22. **Ларионов Ю. В.** Сезонная динамика содержания растворенного и взвешенного органического вещества в озерах разной степени трофии //Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978. № 39.
23. **Макрушин А. В.** Библиографический указатель по теме «Биологический анализ качества вод» с приложением списка организмов-индикаторов загрязнения. Л., 1974.
24. **Монаков А. В., Экзерцев В. А.** Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
25. **Московский Б. Д.** Ландшафты литорали некоторых озер Ярославского Поволжья//Докл. на научн. конф. Ярославского гос. пед. ин-та. 1984. Т. 2, вып. 4.
26. **Песенко Ю. А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М., 1982.
27. **Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И.** и др. Краткая биологопродукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР/Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Л., 1968.
28. **Поддубная Т. Л.** Фауна дна и зарослей оз. Неро//Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
29. **Пшеницына В. Н.** Биоиндикация качества воды на примере Средне-Волжского бассейна//Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985.
30. **Распопов И. М., Слепухина Т. Д., Воронцов Ф. Ф., Рычкова М. А.** Динамика вод и формирование биоценозов литорали (на примере Кубенского озера)//Экология. 1978. № 6.
31. **Решетников Ю. С.** Изменение озерных экосистем и экологическое прогнозирование//Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Матер. 22. Научн. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987.
32. **Ривьер И. К., Столбунова В. Н.** Зоопланктон оз. Неро//Наст. кн.
33. **Романовский Ю. Э., Смуров А. В.** Методика исследования пространственного распределения организмов//Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36, № 2.
34. **Рохмистров В. А.** Водный баланс озер Неро и Плещеево//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
35. **Салазкин А. А.** Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биологопродукционная характеристика//Изв. Гос. н.-и. ин-та оз. и речн. рыб. х-ва. 1976. Т. 108.
36. **Сахарова М. И.** Микробентос Можайского водохранилища//Комплексные исследования водохранилищ. М., 1978. Вып. 4.
37. **Скворцов В. В., Беляков В. П.** Использование методов многомерного анализа для изучения закономерностей формирования бентосных сообществ малых озер, подвергающихся антропогенному эвтрофированию//Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря: Матер. 22. Научн. конф. по изуч. водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1987.
38. **Тимм Т., Тимм В., Тыльп Ы.** Состав и многолетние изменения количества зообентоса в Псковско-Чудском озере//Гидробиол. исследования. Тарту, 1982. № 11.
39. **Фортунатов М. А., Московский Б. Д.** Озера Ярославской области



ти//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.

40. Широков Л. В. К разработке методики составления экологических прогнозов//Сб. науч. тр. Гос. н.-и. ин-та оз. и речн. рыб. х-ва. 1982. № 180.

41. Экосистема озера Плещеево. Л., 1989.

42. Юрцев Б. А. Флора Сунтар-Хаята//Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. М., 1968. Вып. 1.

43. Leach J. H., Dickie L. M., Shuter B. J. e. a. A review of methods for prediction of potential fish production with application to the Great Lakes and Lake Winnipeg//Canad. J. Fish. Aquat. Sc. 1987. Vol. 44, Suppl. 2.

44. Lloid M. Mean crowding//J. Animal Ecol. 1967. Vol. 36, N 1.

45. Pielou E. C. The measurement of diversity in different types of biological collections//J. Theor. Biol. 1966. Vol. 13, N 1.

46. Rasmussen J. B., Kalff J. Empirical models for zoobenthic biomass in lakes//Canad. J. Fish. Aquat. Sc. 1987. Vol. 44, N 5.

47. Ryder R. A., Kerr S. R., Loftus K. N., Reigier H. A. The morphoedaphic index, a fish yield estimator. Review and evaluation//J. Fish. Res. Board Canada. 1973. Vol. 31, N 5.

48. Uzunov J., Kosel V., Sladeczek V. Indicator value of freshwater oligochaeta//Acta hydrochim. et. hydrobiol. 1988. Vol. 16, N 2.

УДК 595.142.3 (285.2)

Н. Н. ЖГАРЕВА

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР*

## ФАУНА ЗАРОСЛЕЙ оз. НЕРО

Показано, что видовой состав биоценозов зарослей озера за 75 лет наблюдений в основном сохранился, но произошли изменения в их доминирующих комплексах.

Впервые подробное обследование зоны макрофитов было проведено в 1913—1914 гг. С. А. Дамский [2] с целью выяснения связи между отдельными типами зарослей и их населением. Она детально описала растительные группировки, их животное население. Некоторые данные о фауне есть и в других источниках [1, 4, 6, 10].

Более подробные сведения о состоянии фауны зарослей в 1977—1978 гг. представлены в работе Т. Л. Поддубной [12]. Имеющиеся наблюдения дают некоторый сравнительный материал для выяснения характера изменений, происходящих в озере за продолжительный промежуток времени.

© Н. Н. Жгарева.

Мы исследовали фауну зарослей макрофитов в 1987—1989 гг. (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

**Количество обработанных проб**

| Год  | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь |
|------|------|------|--------|----------|---------|
| 1987 | —    | —    | 8      | 9        | 9       |
| 1988 | 7    | 15   | —      | 11       | 9       |
| 1989 | —    | 9    | 9      | —        | —       |

Наблюдения проводили на 8 стандартных станциях. Обследовали 14 ассоциаций водных растений: погруженных — рдест, уруть, роголистник и телорез; воздушно-водных — рогоз, тростник, камыш, стрелолист, сусак, ежеголовник, хвощ, манник; с плавающими листьями — кубышка и горец.

Характеристику современного состояния и распределения растительности в озере приводит И. В. Довбня [3]. В данной работе представлен видовой состав, распределение, дана количественная оценка сообществ беспозвоночных макрофауны зарослей.

Оз. Неро, как и оз. Плещеево, имеет одновременное с ним ледниковое происхождение [13—15] и в своем геологическом прошлом было населено аналогичной единой фауной, элементы которой прослеживаются до сих пор. Благодаря геоморфологическим и гидрологическим условиям в результате естественно-исторического развития оз. Неро превратилось в озеро-пруд, а в прибрежной мелководной области представляет собой тростниковое и камышовое болото [1].

На основании анализа остатков животных (остракод, моллюсков, губок и мшанок) в отложениях озера Л. С. Козловская [4] выделяет два периода обмеления (не считая современного) и три периода обводнения. Подтверждения своим предположениям автор находит и в данных пылецевого анализа [13] и альгологических исследований [5]. Смена стадий обводнения и обмеления объясняется климатическими причинами. В. А. Новский [11] считает возможным и другое предположение, а именно, что смена обводнений и обмелений обусловлена колебательным характером тектонических движений. При усилении прогибания дна несколько увеличиваются глубины, усиливается сток, преобладает окислительный режим в придонном слое. При замедлении прогибания озе-

ро мелеет за счет быстрого накопления осадков, сток ослабляется, кислородный режим ухудшается. В современной стадии мелководного интенсивного эвтрофирующегося водоема оз. Неро существует уже довольно продолжительное время [14, 15], хотя многие исследователи предсказывали ему скорое перерождение в болото.

Видовой состав. Благодаря пышному развитию, широкому распространению и видовому богатству сообществ макрофитов фитофильная фауна очень разнообразна по систематическому составу. За 1987—1989 гг. в биоценозах макрофитов было обнаружено около 130 таксономических групп беспозвоночных. В доминирующий комплекс, составляющий до 95% плотности и биомассы сообществ, вошло 35 таксонов. Они относятся к эврибионтным видам, способным переносить некоторый дефицит кислорода, органическое загрязнение и широко представлены в эвтрофных мелководных водоемах. Видовой состав современной фауны зарослей оз. Неро отражает особенности этого водоема. Так, здесь распространены комплексы организмов, характерные для стариц, затонов рек, пойменных водоемов. Однако в озере встречаются и некоторые реофильные элементы, нахождение которых приурочено к участкам водоема с повышенной гидродинамикой, например, к устью р. Сары и истоку р. Вексы.

Одними из самых распространенных организмов, населяющих все типы зарослей в водоеме, являются мшанки (Bryozoa). Наиболее массовые среди них *Plumatella repens*, *Pl. fungosa* и *Crystatella mucedo*. На макрофитах их колонии при обильном развитии образуют дополнительный субстрат для поселения мелких организмов — клещей, нематод, олигохет, хирономид (например, *Glyptotendipes varipes*, специфического вида, живущего в колониях *Plumatella fungosa*). В течение всего вегетационного сезона мшанки постоянно встречаются во всех типах зарослей, одни виды сменяются другими, максимумы их развития не совпадают. Однако общий пик биомассы наблюдается в июле — августе. В некоторых биоценозах они составляют большую долю от всей биомассы сообщества. Например, в зарослях хвоща до 89.3%, рогоза — 58%, кубышки — 49.2%, рдеста — 6.2%. На стеблях горца земноводного образуются наросты колоний *Pl. fungosa* до 1.5 кг на 1 кг массы растений. Эти наросты занимают большие площади стеблей, отчасти препятствуя поселению на них организмов-обраста-

телей. В то же время в самих тканях мшанок и в частях растений, покрытых колониями, находится значительное количество личинок и куколок *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes glaucus*, *Gricotopus* gr. *silvestris*, *Pentapedilum sordens*, *Parachironomus pararost-ratus*.

В устье р. Сары на корневищах кубышки и в заливе Варус на рогозе найдены губки *Spongilla* sp. Колонии губок и мшанок населяют озеро в течение всей его геологической истории. Их остатки прослеживаются в отложениях на глубинах 19.05 м и 16.8 м [4, 5], которые В. А. Новский [11] датирует плейстоценом, временем последнего межледникового.

На погруженной растительности и на растениях с плавающими листьями поселяются гидры (*Hydra vulgaris*) — до 200—400 экз./кг. В прибрежных участках во всех типах зарослей обычно нахождение *Turbellaria* (n. det.). В значительных количествах встречаются и *Nematoda* (n. det.), в среднем 800, до 5000 экз./кг.

Фауна пиявок (*Hirudinea*) особенно богата количественно и представлена видами, характерными для водоемов эвтрофного типа. Четыре вида — *Ergobdella oscitculata*, *E. nigricollis*, *Helobdella stagnalis*, *Glossiphonia complanata* — входят в доминирующий комплекс. Часто встречаются *Gl. heteroclita*, *Hemiclepsis marginata*, *Proteoclepsis* sp. Рыба пиявка *Piscicola geometra* более оксифильна и встречается реже.

Из 16 видов олигохет сем. *Naididae* в доминирующий комплекс входят *Nais barbata*, *Ophidonais serpentina*, *Dero obtusa*, *D. dorsalis*, *Pristina longiseta*, *Stylaria lacustris*.

Очень многочисленна в озере фауна *Mollusca*. В зарослях обнаружено 25 видов. Самые массовые из них *Acroloxis lacustris*, *Lymnaea ovata*, *L. peregra*, *L. lagotis*, *Physa fontinalis*, *Armiger crista*, *Anisus albus*, *Bithynia tentaculata*, *Valvata pulchella*, *V. depressa*. Заросли на небольших глубинах и у заболоченных берегов населяют виды, более приспособленные к болотным условиям — *Valvata pulchella*, *Armiger crista*, *Planorbis planorbis*, *Lymnaea fusca*, *L. palustris*, *L. lagotis*, *Bithynia inflata*. На участках с благоприятными гидродинамическими условиями — вблизи устьев притоков обитают *Valvata depressa*, *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata*.

Из высших ракообразных в прибрежье на глубинах до 0.5 м обнаруживаются иногда довольно значительные скопления *Asellus aquaticus*, особенно в зарослях манника, тростника, хвоща и рогоза. С. А. Дамская [2] указывала этот вид как сопутствующий *Gammarus pulex*, широко распространенному в 20-е годы и обильно населяющему почти все типы зарослей озера. За время наших 3-летних наблюдений *G. pulex* не был обнаружен. Он уже не упоминается в материалах, собранных в 1962 г. [10] и в наблюдениях за 1977—1978 гг. [12].

Из *Arachnoidea* в зарослях многочисленны *Hydracarinae* (n. det.) и два вида пауков — *Argyroneta aquatica* и *Dolomedes fimbriatus*.

Фауна насекомых (*Insecta*) в озере самая многочисленная и представлена эвритопными формами. Видовое разнообразие насекомых и их количественные показатели значительно зависят от условий года. В озере обнаружено 8 видов стрекоз (*Odonata*). *Aeschna viridis* обитает преимущественно среди зарослей телореа. Найденные здесь же *Coenagrion puella* и *Enallagma cyathigerum* распространены более широко и встречаются также в зарослях урути, рдеста и роголистника. Нередки и *Ichnura elegans*, *I. pumilio*, *Erythromma najas*, *Lestes sponsa*. Реофильный *Agriion splendens* обнаружен у устья р. Сары и в районе истока р. Вексы.

Из поденок (*Ephemeroptera*) встречены только *Caenis horaria* и *Cloeon dipterum*, образующие в погруженной растительности скопления до 2000 экз. с биомассой 0.5 г на 1 кг растений. Клопы сем. *Corixidae* отлавливаются преимущественно в личиночной фазе. В заболоченных участках водоема обычен *Cymatia coleoptrata*.

Из водных жуков (*Coleoptera*) особенно часты в биоценозах личинки, куколки и имаго рода *Enochrus*. В прибрежье на небольших глубинах много мелких форм сем. *Dytiscidae* — роды *Noterus*, *Hydroporus*, *Graphoderes*, *Laccophilus*, сем. *Halipilidae* — род *Halipilus*, сем. *Hydrophilidae*, сем. *Girinidae*. Все эти формы обычно обитают в лужах, мелких зарастающих, богатых илом прудах. Из семейства листоедов (*Chrysomelidae*) наиболее многочисленны личинки *Galerucella nymphaeae*, обнаруженные на кубышке, и виды рода *Donacia*, часто встречающиеся, кроме кубышки, в тростнике, ежеголовнике, маннике, стрелолисте и рдесте.

Фауна ручейников (*Trichoptera*) представлена 13 ви-

дами, обычными для литорали эвтрофных стоячих водоемов. Это эврибионтные лито- и фитофильные формы: *Cyrrhus flavidus*, *Molanna angustata*, *Triaenodes bicolor*, *Mystacides longicornis*, *M. azurea*, *Agryphia pagetana*, *Oecetis ochracea*, *Phryganea bipunctata*, *Athripsodes senilis* и многочисленные мелкие виды сем. **Hydroptilidae** — *Agraylea multipunctata*, *Oxyethira costalis*, *Orthotrichia tetensii*, *Tricholeochiton fagesii*. Два последних вида могут переносить повышенные загрязнения [8] и встречаются чаще других во всех типах зарослей. При обильном развитии нитчаток на хвоще и урути оба вида и *Oxyethira costalis* образуют скопления до 600—1200 экз./кг. Примечательно нахождение в зарослях сусака зонтичного в районе истока р. Вексы вида, определенного нами как *Mystacides sibirica* Mart., распространение которого указано для озер и рек Восточной Сибири, Приморского края и Амурской области [9].

Личинки *Nymphula nymphaeata* и *Paraponyx stratiotata* из отр. *Lepidoptera* встречены среди зарослей рдеста, урути, кубышки и манника.

Самое многочисленное среди *Diptera* сем. *Chironomidae* составляет основу доминирующего комплекса. В него входят 12 из 26 видов хирономид, встреченных во всех типах зарослей. По всему озеру широко распространены личинки хирономид трибы *Chironomini*. Особенно много минирующих форм — *Glyptotendipes glaucus*, *Gl. caulicola*, *Gl. imbecilis*, *Gl. gripecoveni*, *Endochironomus impar*, *E. tendens*. Обилие минеров отмечено даже в ассоциациях растений, которые не свойственны для их поселений, например, в урути они могут составлять до 15% биомассы всех организмов. Кроме того, в доминирующий комплекс входят *Endochironomus albipennis*, *Pentapedilum sordens*, *Parachironomus pararostratus*, *Polypedilum nubeculosum*, *Gl. varipes* и *Cricotopus gr. silvestris*. Наблюдается небольшое развитие в озере личинок хирономид п/сем. *Orthocladiinae*, незначительное — трибы *Tanytarsini*, обычно составляющих в других водоемах (например, в мезотрофном оз. Плещеево) основу численности и биомассы фитофилов.

Из других двукрылых среди зарослей, особенно на глубинах до 0.5 м, встречаются в значительных количествах личинки комаров (*Culicidae*), мокрецов (*Ceratopogonidae*), слепней (*Tabanidae*), *Stratiomyia* (*Stratio-*

myidae), минирующие личинки мух-береговушек Hydrrellia и Ephydra (Ephydriidae), личинки Tipulidae и Syrphidae (Eristalis). Нахождение их указывает на загрязненные или заболачиваемые участки.

Для характеристики биоценозов использованы следующие показатели. 1. Согласно классификации В. Я. Леванидова [7] удобной для многовидовых сообществ, проведено выделение доминантов (15% и более от биомассы сообщества), субдоминантов (5.0—14.9%) и второстепенных видов (1—4.9%). 2. Рассчитаны индексы видового сходства фаун по формуле  $K = \sum \min (a_i^1, a_i^2)$ , где  $A_i^1$  и  $a_i^2$  — соответственно биомассы вида  $i$  в долях от общей биомассы в 1-м и 2-м сравниваемых биоценозах.

На основе анализа этих показателей все биоценозы зарослей озера можно разделить на 4 группы (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

**Биоценозы зарослей озера**

| Группа биоценозов | Средний индекс сходства, % | Глубина распространения, м                                 | Доминанты  | Субдоминанты  | Ассоциации растений  |
|-------------------|----------------------------|--|------------|---|--|
| I                 | 8                          | до 1.8<br>0.6<br>0.9                                       | Моллюски   | Хирономиды<br>Хирономиды<br>Пиявки  | Кубышка<br>Телорез<br>Телорез + кубышка                                      |
| II                | 12                         | до 1.0   | Олигохеты  | Моллюски  | Уруть  |
| III               | 16                         | до 0.5   | Пиявки     | Моллюски<br>Хирономиды<br>Хирономиды  | Манник<br>Тростник<br>Рогоз  |
| IV                | 30                         | 1.5<br>0.5<br>0.5<br>0.5<br>до 1.5<br>до 1.5<br>1.0<br>1.0 | Хирономиды | Моллюски<br>Моллюски<br>Моллюски<br>Пиявки<br>Пиявки<br>Пиявки<br>Пиявки<br>Олигохеты | Рдест<br>Сусак<br>Хвощ<br>Ежеголовник<br>Рогоз<br>Тростник<br>Камыш<br>Горец |

**I. Биоценозы с наименьшим средним индексом сходства 8%**

Доминирующая группа организмов — моллюски (87—98% биомассы)

Ассоциация кубышки желтой расположена в южном участке озера вблизи устья р. Сары на глубине около 1.8 м. Зарослевая макрофауна по видовому составу и

количественной представленности отличается от населения других ассоциаций. Индекс сходства наименьший и в среднем составляет 2.9%, что обусловлено спецификой предустьевых участков. В сообществе обнаружено 30 таксонов. Моллюски представлены 12 видами, которые образуют скопления до 2 тыс. экз./кг с биомассой от 14 до 53 г/кг (50—87% от общей). Самые массовые среди них — *Lymnaea auricularia*, *L. ovata*, *Bithynia tentaculata*, *Physa fontinalis*, *Acroloxis lacustris*, *Viviparus viviparus*. Всегда много кладок и молоди моллюсков. На кубышке наблюдается большая плотность населения (до 2.5 тыс. экз./кг) личинок хирономид. Из 10 видов до 43% численности приходится на минирующих личинок — *Glyptotendipes caulicola* и *Gl. glaucus*, 30% — *Cricotopus gr. silvestris*, 16% — *Endochironomus albipennis*. Встречаются здесь и *Paratanytarsus gr. lauterborni*. Многочисленны также наидиды, гидры, пиявки, ручейники (преимущественно мелкие формы сем. *Hydroptilidae*), водяные клещи и клопы. В период массового развития мшанок в июле — августе, когда они могут составлять до 50% биомассы всего сообщества, количество мелких организмов возрастает за счет увеличения площади субстрата. Распределение массовых видов, особенно моллюсков, в зарослях кубышки отличается высокой агрегированностью, что обуславливает значительные колебания общей биомассы фитофилов от 16.2 до 105.7 г/кг при средней численности 5 тыс. экз./кг.

*Ассоциация телореза алоэвидного* встречается в глухих заболоченных заливах на глубинах 0.6—0.9 м. Индекс биоценотического сходства фауны с населением других ассоциаций также невелик и в среднем равен 7%. Фауна насчитывает 62 вида, из которых 18 составляют доминирующую группу моллюсков (до 46.5 г/кг, равным 87% биомассы сообщества). По биомассе преобладают *Lymnaea stagnalis*, *L. lagotis*, *L. palustris*, *L. patula* и *Bithynia tentaculata*. По плотности населения к доминантам относятся также *Anisus albus*, *Physa fontinalis*, *Acroloxis lacustris*, *Armiger crista*, *Hippeutis complanata*. Весьма обильны в телорезе и личинки хирономид (от 0.5 до 2 тыс. экз./кг при биомассе 0.2—4.0 г/кг). Из 13 видов наиболее массовые *Pentapedilum sordens* — до 40%, *Endochironomus impar* — до 27% и *Glyptotendipes gripecoveni* — до 20%. В густых зарослях телореза водообмен очень слаб и часто наблюдаются застойные



явления. На фоне этого здесь развиваются комплексы животных, экологически близкие к болотным или переносящим значительное органическое загрязнение. Например, обычно нахождение личинок и куколок *Brachicera* и *Nematocera* — семейств *Ephydriidae* (*Hydrellia* sp.), *Syrphidae* (*Eristalis* sp.), *Stratiomyidae*, *Tipulidae*, *Tabanidae*, *Ceratoposonidae*, *Culicidae*. Осаждение на листьях телореза тонкой органической взвеси благоприятно для развития большого количества нематод — 0.5 тыс. экз./кг, поденок *Caenis* — 0.5 тыс. экз./кг, наидид (12 видов) — 1.8 тыс. экз./кг. Особенно велика доля 3 видов рода *Dero*, *Ripistes parasita*, *Pristina longiseta*, *Ophidonais serpentina* и *Nais variabilis*. Общая численность организмов 6.9 тыс. экз./кг, биомасса 53.5 г/кг.

Видовое сходство биоценозов кубышки и телореза равно 3.7%, так как они обитают в различных биотопах озера: кубышка на участках с ощутимой проточностью, а телорез в заболачиваемых заливах. В смешанной ассоциации телореза с кубышкой средний индекс видового сходства повышается до 10.5%. Количество видов сообщества возрастает до 81, а численность и биомасса бионтов составляет 4.5 тыс. экз./кг и 19.3 г/кг.

## **II. Биоценозы со средним индексом сходства около 12%**

Доминирующая группа организмов — олигохеты  
(30% биомассы)

Ассоциация урути колосистой распространена в южных заливах, вблизи Сарской косы на глубинах до 1 м. В биоценозе обнаружено 48 видов беспозвоночных. Доминируют олигохеты — наидиды (6 видов) (30.5 тыс. экз./кг и 11.9 г/кг (27.7% общей биомассы)). Наиболее многочисленны *Dero obtusa*, *Ophidonais serpentina*, *Nais barbata*. В разряд субдоминантов входят *Erpobdella octoculata*, *Lymnaea palustris*, *Endochironomus impar*, *Enalagma cyathigerum*, *Caenis horaria* и *Cyrrnus flavidus*, составляющие от 5.3 до 13.5% биомассы. К второстепенным относятся 11 видов. Благодаря морфологическому строению урути на ее мелких рассеченных листьях, как на фильтре, осаждается большое количество тонкой органической взвеси, что и обуславливает здесь концентрацию таких организмов как наидиды, нематоды (5 тыс. экз./кг), поденки *Caenis* (22 тыс. экз./кг). Богатство пищи и удобные экологические ниши благоприятству-

ют поселению и других фитофилов — моллюсков (800 экз./кг), хирономид — 13 видов (6 тыс. экз./кг), клещей (1 тыс. экз./кг), клопов, мелких ручейников (600 экз./кг). Общая численность и биомасса организмов на урути в среднем 68 тыс. экз./кг и 42.9 г/кг.

К этой же группе можно отнести биоценоз роголистника темнозеленого, сильноразреженные заросли которого встречаются в изолированных окнах между куртинами рогоза и тростника до глубины 1 м. В таких условиях отсутствие ветрового перемешивания вызывает дефицит  $O_2$  у дна. Илы с перегнившими растительными остатками приобретают запах  $H_2S$ . Здесь развивается своеобразный обедненный биоценоз, который быстро деградирует. В придонном слое обнаружены только пустые раковины моллюсков *Planorbis vortex*, *Pl. planorbis*, *Anisus albus*, *Sphaerium* sp., *Lymnaea palustris*, *Valvata pulchella*, *Viviparus contectus*. Ближе к поверхности на растениях биоценоз слагается в основном из олигохет Naididae: *Nais barbata*, *N. pseudobutusa*, *Chaetogaster diaphanus*, *Dero obtusa*, *Ripistes parasa*, *Stylaria lacustris*, которые составляют до 44% биомассы. Из Mollusca (12%) наиболее массовые *Acroloxis lacustris*, *Planorbis planorbis*, *Anisus albus* и *Valvata pulchella*. По биомассе доминирует *Lymnaea palustris* (9.8%). Из других организмов следует отметить паука *Argyroseta aquatica*, личинок жуков-плавунцов *Hydroporus* и водолюбов *Eponurus*. Всего в сообществе встречено 23 вида, численность и биомасса которых невелики — 5 тыс. экз./кг и 2.7 г/кг.

### III. Биоценозы со средним индексом сходства 16%

Доминирующая группа — пиявки (35—80% биомассы). Прибрежные биоценозы, распространенные на небольших глубинах (до 0.5 м)

Ассоциация манника большого расположена наиболее близко к берегу на глубинах 0.1—0.3 м. Биоценоз отличается большим видовым разнообразием беспозвоночных (35 видов), присутствием преимущественно прибрежного комплекса организмов, не встречающихся в других ассоциациях: личинок и имаго жуков, личинок двукрылых — мух-львинок, береговушек, комаров сем. Culicidae. Обычны здесь нематоды, планарии, пауки *Dolomedes fimbriatus*. По биомассе доминируют пиявки *Clossiphonia heteroclita*, *Helobdella stagnalis*. В доминанты и

субдоминанты входят также моллюски *Acroloxis lacustris* и *Anisus vortex* — 15.6% и 10.8% соответственно. Часто обнаруживаются скопления *Asellus aquaticus*, составляющие до 13% биомассы. Несмотря на большое таксономическое разнообразие, количественно биоценоз небогат. На 1 кг растительности приходится 1.06 тыс. экз. и 1.73 г. организмов.

*Ассоциация тростника*, расположенная на небольших глубинах (до 0.5 м), имеет много общих черт с ассоциацией манника по видовому составу (28 видов) и доминирующему комплексу, однако население здесь более обильно — до 9.2 тыс. экз./кг и 8.88 г/кг растений. Пиявки, особенно *Ergobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis*, составляя основу биомассы (до 79%).

*Ассоциация рогоза узколистного* населена 31 видом беспозвоночных. Здесь доминируют те же два вида пиявок, которые образуют 42% от общей биомассы. В группу субдоминантов входят *Acroloxis lacustris* (11%), *Pentapedilum sordens* (8%), *Clossiphonia heteroclitata* (5%). Состав сопутствующих видов очень сходен в этих трех ассоциациях: манника, тростника и рогоза. Это мелкие ручейники *Orthotrichia tetensii*, поденки *Caenis*, турбеллярии, нематоды, прибрежные пауки *Dolomedes*, клещи. Общая численность и биомасса сообщества в рогозе сходна с ассоциацией манника — 2.0 тыс. экз./кг и 1.96 г/кг.

#### **IV. Биоценозы с наибольшим средним индексом сходства 30%**

Доминирующая группа — хирономиды (от 57 до 94% биомассы)

Эти самые распространенные в озере биоценозы развиваются в ассоциациях растений разных типов на глубинах от 0.5 до 1.5 м. Средний индекс сходства между ними составляет 50.7% (по Серенсену — 54.1%). Относительно высокое сходство обусловлено доминированием хирономид, представленных эврибионтными видами, наиболее многочисленными в фитофильной фауне (в среднем на 1 кг растительности 9.5 тыс. экз. и 12.3 г). В течение вегетационного сезона наблюдаются большие колебания биомассы этих гетеротопных бионтов, с увеличением к осени, когда происходит разложение растительности.

*Ассоциация рдеста пронзеннолистного* — одна из самых густонаселенных организмами в озере. Из 43 видов,

обнаруженных в рдестах, в доминирующий комплекс входят *Endochironomus albipennis*, *Glyptotendipes glaucus*, *Gl. imbecilis*, *Parachironomus pararostratus*, *Cricotopus gr. silvestris*. Личинки хирономид образуют основу биомассы сообщества (78—90%). Вблизи берега присутствие в зарослях рдеста организмов прибрежного комплекса меняет процентное соотношение видов, и доля хирономид в общей биомассе снижается до 63%. К категории субдоминантов и второстепенных видов относятся некоторые моллюски — *Lymnaea ovata*, *L. peregra*, *Physa fontinalis*, *Bithynia tentaculata*, наидиды — *Stylaria lacustris*, личинки стрекоз и ручейников, особенно *Orthotrichia tetensii*. Многочисленны также гидры, нематоды и клещи. Численность фитофилов колеблется от 20 до 80 тыс. экз./кг, биомасса — от 27.7 до 94.6 г/кг.

В последние годы площади зарослей рдестов резко сократились, и такое обилие организмов встречается только в их редких островах.

Богатое население развивается в прибрежной ассоциации ежеголовника. Из 23 видов организмов биоценоза доминируют (91.3% биомассы) личинки *Glyptotendipes glaucus*, *Gl. caulicola*, *Gl. imbecilis*, *Gl. gripecoveni*, минирующие сочные стебли растений. К субдоминантам и второстепенным видам относятся пиявки и прибрежные моллюски *Anisus contortus*, *Planorbis planorbis*. Многочисленны мелкие ручейники и поденки. На 1 кг растений приходится 60.3 тыс. экз. и 84.6 г беспозвоночных.

В ассоциации рогоза узколистного, развивающегося на глубине до 1.5 м, из 20 видов бионтов основу биомассы (до 94%) составляют хирономиды, среди которых также доминируют минирующие формы *Glyptotendipes glaucus*, *Gl. caulicola*, *Gl. gripecoveni* и *Pentapedilum sordens*. Субдоминанты — пиявки *Ergobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis*. Общая численность и биомасса сообщества 13.5 тыс. экз./кг и 29.2 г/кг. При массовом развитии мшанок биомасса организмов возрастает до 69.4 г/кг.

В ассоциации сусака зонтичного, распространенного на небольших глубинах (до 0.5 м), обнаружено 40 таксонов беспозвоночных. Доля хирономид составляет 62% общей биомассы, а доминирующие виды полностью совпадают с таковыми зарослей рогоза с глубины 1.5 м. Однако близость берега отражается на составе населения.

Среди моллюсков присутствуют виды, характерные для мелководий или временных водоемов — *Armiger crista*, *Valvata depressa*, *Lymnaea lagotis*, *L. fusca* (субдоминанты). Здесь встречаются *Triclada* и другие турбеллярии, много нематод, найдид, личинки, куколки *Tipulidae*, *Stratiomyia*, личинки бабочек, жуков рода *Enochrus*, пауки, клещи и стрекозы *Enallagma cyathigerum*. Численность бионтов равна 12 тыс. экз./кг, биомасса 18.7 г/кг.

*Ассоциация горца земноводного* граничит со свободной водой на глубинах до 1 м. Из 23 таксонов самые многочисленные личинки хирономид составляют 93% общей биомассы. Преобладает *Glyptotendipes glaucus* (77%), минирующий стебли растений, а также *Cricotopus gr. silvestris*, *Endochironomus albipennis* и *Pentapedilum sordens*. Субдоминанты — найдиды (5.5% биомассы и 1/3 численности сообщества). Из моллюсков наиболее часто встречаются *Acroloxis lacustris*. Постоянно обитают в этих зарослях гидры, нематоды, клещи, пиявки. Общая численность беспозвоночных 19 тыс. экз./кг, биомасса 11.4 г/кг. При массовом развитии мшанок в июле — августе количество мелких организмов увеличивается и биомасса всего сообщества возрастает до 88 г/кг.

*Ассоциация тростника*, развивающаяся на глубоких участках, граничит с открытой водой и заселяется более обильно хирономидами, нежели прибрежная. При этом грубые стебли тростника — плохой субстрат для минеров и преобладают здесь личинки *Cricotopus gr. silvestris*, *Polypedilum gr. scalaenum*, *Psectrocladius gr. psilopterus*, *Pentapedilum sordens* и *Tanytarsini*. В пазухах подводных листьев часто встречаются пиявки *Erpobdella nigricollis*, которые являются субдоминантами. Значительны скопления мелких ручейников — *Orthotrichia tetensii* и *Tricholeochiton fagesii*. В небольших количествах встречаются моллюски *Lymnaea stagnalis*, *L. auricularia*, *Physa fontinalis* и молодь *Valvata*. Биомасса сообщества составляет 10.5 г/кг.

*Ассоциация хвоща* распространена в прибрежных участках озера на небольших глубинах. В биоценозе обнаружено 29 таксонов. Отличается значительным развитием прибрежного комплекса. Доминирование хирономид по сравнению с другими ассоциациями этой группы биоценозов наименее выражено — 57% биомассы. Самые массовые среди хирономид *Glyptotendipes glaucus* (23%), *Cricotopus gr. silvestris* (11%), *Pentapedilum*

sordens (6%). Из моллюсков в состав субдоминантов входит *Acroloxis lacustris* (9%), а также мелкие моллюски прибрежья — *Armiger crista*, *Lymnaea peregra*, *Valvata depressa* и молодь *Planorbarius corneus*. Почти половина общей численности сообщества приходится на олигохет, которые по биомассе относятся к субдоминантам. Из второстепенных видов более значительны пиявки *Glossiphonia complanata*, ручейники *Orthotrichia* и *Oxyethira*. Общая численность сообщества 29.4 тыс. экз./кг, биомасса 7.3 г/кг. Массовое развитие мшанок способствует возрастанию биомассы до 68 г/кг.

*Ассоциация камыша*, распространенная в северной части озера вблизи истока р. Вексы, населена не очень обильно. Обнаружено всего 18 таксонов. Доля личинок хирономид в биомассе 65%. Преобладают минирующие формы — *Glyptotendipes glaucus* и *Gl. imbecilis* (46%). Вторые доминанты меняются в зависимости от глубины произрастания камыша: вблизи берега это пиявка *Egrobdeella octoculata*, а на глубине 1—1.5 м преобладают моллюски *Acroloxis lacustris*. Многочисленны наидиды. На поверхности стеблей много кладок хирономид, ручейников и моллюсков. Численность организмов в сообществе составляет 3 тыс. экз./кг, а биомасса 6.8 г/кг. Колонии мшанок образуют наросты до 40 г/кг растений. К осени отмирающие рыхлые стебли камыша так обильно населены минирующими формами очень крупных личинок хирономид, что показатели биомассы повышаются до 78 г/кг.

Сопоставление результатов современных наблюдений с данными за прошлые годы (начиная с 1913—1914 гг.) обнаруживает довольно близкое сходство видового состава населения зарослей озера, что могло бы указывать на устойчивость сообществ в течение длительного промежутка времени. Вывод о том, что за время наблюдений (75 лет) на озере в структуре и численности донного населения глубоких изменений не произошло, т. е. процесс сукцессионной динамики сообществ идет очень медленно, делает и Т. Л. Поддубная [12]. К сожалению, из-за отсутствия количественных характеристик сравнение материалов 1977—1978 гг. с современными возможно только на уровне видового состава сообществ (по индексу Серенсена):

| Ассоциация                     | Количество видов в ассоциации |             | Количество общих видов | Индекс Серенсена, % |  |
|--------------------------------|-------------------------------|-------------|------------------------|---------------------|--|
|                                | VII 1978 г.                   | VII 1988 г. |                        |                     |  |
| Тростник                       | 31                            | 26          | 21                     | 74                  |  |
| Камыш                          | 26                            | 14          | 6                      | 30                  |  |
| Сусак                          | 10                            | 38          | 8                      | 33                  |  |
| Манник                         | 13                            | 33          | 5                      | 22                  |  |
| Кубышка                        | 22                            | 18          | 9                      | 45                  |  |
| Рдест                          | 27                            | 21          | 7                      | 29                  |  |
| Телорез                        | 7                             | 63          | 3                      | 9                   |  |
| Смесь гидрофитов (осока, хвощ) | 12                            | 25          | 3                      | 16                  |  |

Наибольшее сходство видового состава наблюдается только в зарослях тростника. Вероятно, что биоценозы этих зарослей, преобладающих по площади в озере на протяжении многих лет, более устойчивы. Если же рассматривать доминирующие комплексы, то сходство между биоценозами оказывается более низким.

Исчезновение в водоеме ранее обильного и широко распространенного вида *Gammarus pulex*, сокращение площадей зарослей рдестов с их богатым биоценозом, а также перестройка доминирующих комплексов биоценозов зарослей может свидетельствовать о происходящих изменениях в озере, по крайней мере, за последние десять лет.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Грезе Б. С. Исследования озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 2: Бентос//Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изуч. местного края. Ростов-Ярославский, 1930. Вып. 2.
2. Дамская С. А. Очерк зарослей озера Неро и их фауны//Тр. Ярославского естественно-исторического о-ва. 1921. Т. 3, вып. 1.
3. Довбня И. В. Высшая водная растительность озера Неро//Наст. кн.
4. Козловская Л. С. История озера Неро по данным изучения животных остатков//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6.
5. Корде Н. В. История микрофлоры и микрофауны озера Неро//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6.
6. Кулемин А. А. Исследование озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 3: Питание и темп роста леща//Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изуч. местного края. Ростов-Ярославский, 1930. Вып. 2.
7. Леванидов В. Я. Биомасса и структура донных биоценозов реки Кедровой//Пресноводная фауна заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1977.

8. Лепнева С. Г. Ручейники//Фауна СССР. М.; Л., 1964. Т. 2, вып. 1.
9. Лепнева С. Г. Ручейники//Фауна СССР. М.; Л., 1966. Т. 2, вып. 2.
10. Монаков А. В., Экзерцев В. А. Сообщества прибрежных и водных растений озера Неро и их фауна//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
11. Новский В. А. Геологическая история озер Ярославского Поволжья//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
12. Поддубная Т. Л. Фауна дна и зарослей озера Неро//Биология и экология водных организмов. Л., 1986.
13. Тюремнов С. Н. Возраст сапропелевых отложений средней полосы Европейской части СССР//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6.
14. Чижилов Н. В. Геоморфология и почвы бассейна озера Неро и реки Устье-Которосль//Тр. лаб. сапропелевых отложений. М., 1956. Вып. 6.
15. Чижилов Н. В. Озера Ярославской области и их значение для сельского хозяйства//Краеведческие записки. Ярославль, 1956. Вып. 1.

УДК 597—19(285.2:47)+374.55(285.2:47)

С. Н. ПОЛОВКОВА, Е. В. КРАСНОПЕР, А. С. МАВРИН

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР*

## **СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ИХТИОФАУНЫ оз. НЕРО**

Ихтиофауна представлена 12 видами; 70% уловов составляет лещ, 20% — щука; темп роста леща снизился за последние 50 лет в 3.6—4.3 раза, условия питания изменились незначительно, ухудшение роста связано с антропогенным загрязнением.

Климатические экосистемы, находящиеся на разных стадиях угасания, составляют около 17% от общего озерного фонда страны. Это в основном средние по площади и малые водоемы, расположенные в зонах активной деятельности человека. Восстановление былой продуктивности — важная народнохозяйственная задача. К водоемам подобного типа относится и оз. Неро.

Неро — проточное озеро, в него впадает более 20 притоков. Самая большая из впадающих рек — Сара, ее длина 89 км. Это основной источник поступления воды, создающий проточность озера.

---

© С. Н. Половкова, Е. В. Краснопер, А. С. Маврин.



Вытекает из озера одна р. Векса, впадающая в р. Которосль — миграционный путь основных промысловых рыб р. Волги в оз. Неро и обратно.

Более 80% акватории озера занимают участки с глубинами около 1—2 м. Только в средней части имеется ложбина, вытянутая с юго-запада на северо-восток. Глубина этой впадины близка к 3.5—4 м.

Дно озера покрыто слоем сапропеля, толщина которого на отдельных участках достигает 20 м (средняя 5 м).

Обильное развитие растительности в прибрежной и открытой частях озера, накопление массы отмерших растительных остатков позволили ряду авторов [4, 14] высказать предположение о гибели водоема в недалеком будущем и превращении его в топкое травяное болото, среди которого будет протекать р. Сара. Однако эти прогнозы не оправдались и нет оснований говорить о скором исчезновении озера <sup>1</sup>.

В 30-е годы Ростовское озеро (Неро) — типичный процветающий водоем лещевого типа с уловами до 3332 ц в год. Основу уловов составлял лещ (до 61.2% валовой продукции), второе место в уловах занимала щука (18.9%), затем плотва (11.1%), значение других видов было невелико.

Условия нереста и нагула рыб в озере были вполне благоприятными. Лещ, щука, плотва обладали интенсивным ростом. Зимний период был всегда напряженным в результате заморных явлений. Уловы в 50-е годы составляли в среднем 1048 ц, в начале 60-х — 738 ц, в конце 60-х — начале 70-х годов уловы колебались от 81 до 366 ц, а к 80-м — от 567 до 130 ц в год.

Таким образом, уловы рыбы в озере в последние десятилетия существенно сократились. Исследования, проведенные на озере после длительного перерыва, показали, что условия обитания рыб здесь существенно изменились, это, естественно, сказалось на ихтиофауне водоема.

---

<sup>1</sup> Тем более, что в таком виде оно существует довольно длительное время. Еще в древнерусском литературном источнике «Песня о Ерше Ершовиче, сыне Щетинникова» говорится о Ростовском озере, как о «море тинном», мелководном, илистом, где ерш начинает теснить благородную рыбу — лещей и судаков.

Ихтиофауна озера исследовалась относительно подробно только в 30-х годах [9, 10]. Последующие данные 15 относятся к 70-м годам и характеризуют главным образом состояние уловов рыбы по данным промысловой статистики.

Материал собирали летом 1987 и 1988 гг. в различных районах озера сетями с размером ячеи 14, 18, 24, 30, 40, 50, 60, 70 мм и тралом, буксируемым за моторной лодкой, с вертикальным раскрытием 1.5 м, горизонтальным — 3 м. В октябре проведена эхометрическая съемка с использованием эхолота «Шкипер-607». Чешую для определения возраста брали под спинным плавником выше боковой линии [13]. Возраст определяли с использованием спектропроектора SP-2, степень упитанности — расчислением коэффициента упитанности по Кларк и Фультону. Статистическую обработку данных вели с использованием универсального вычислительного комплекса «МЕРА КАМАК — СМ 4А», Анализ содержимого кишечника рыб проводили по общепринятой методике [11]. Массу потребленных лещом организмов реконструировали по зависимости «масса-длина организма» [2, 12]. Длину организмов определяли по наиболее хорошо сохранившимся остаткам их тела в кишечнике. Массу малощетинковых червей восстанавливали по общему количеству кутикулярных остатков в пищевом комке [8], общую долю в нем детрита и растительности оценивали визуально [5].

Условия зимовки рыб в озере в последние годы были удовлетворительными. Основная масса их находилась в рассредоточенном состоянии в южной части в предустьевом пространстве р. Сары; содержание растворенного в воде кислорода в этой части составляло от 4 до 9 мг/л. С участков, где его значения снижались до критических, рыба уходила и ее гибели не наблюдалось.

В результате строительства дамбы к настоящему времени перекрыта значительная часть нерестовых рек-южной и юго-западной частей озера и прилегающей поймы, т. е. сократились нерестовые площади фитофильных рыб. Причем, в прежние годы сюда на нерест подходили как рыбы, обитающие в озере постоянно, так и заходящие из р. Которосли через р. Вексу.

Заход производителей весной и скат летом и осенью молоди и взрослых рыб через шлюз затруднен. Таким образом, в последние годы в озере существенным образом ухудшились условия нереста, что неблагоприятно сказывается и на ихтиофауне Горьковского водохранилища, особенно верхней его части, где наблюдается большое количество особей с резорбированной икрой.

Молодь рыб и отнерестившиеся особи остаются в озере на нагул; оно не утратило своего значения как нагульный

водоем. Частично производители скатываются по р. Вексе и далее в реки Которосль и Волгу.

В настоящее время ихтиофауна озера представлена 12 видами рыб, 70% уловов составляет лещ, до 20% — щука, в меньших количествах встречается густера, плотва, окунь, карась, судак и другие виды рыб.

Отличительная особенность оз. Неро — мелководность, на основной его площади глубины менее 2 м, поэтому эхометрические съемки практически невозможны. Имеется очень небольшое углубление в центре озера, где глубина 3—4 м. Применение эхометрической методики для оценки плотности в этом углублении также малоэффективно, если учесть, что «мертвая зона» эхолотов около 2 м. Можно лишь весьма ориентировочно с большей погрешностью (во всяком случае не менее  $\pm 50\%$ ) определить плотность рыб в этом углублении в осенний период, когда биомасса зоопланктона наименьшая, т. е. зоопланктон не маскирует эхоотметки от рыб на малых глубинах. Такая попытка и была сделана в октябре 1987 г. (рис. 1). Исследовали эхолотом «Шкипер-607» с углом луча 30°. Длина углубления в продольном плане оценена величиной 900 м, в поперечном — 300 м (это

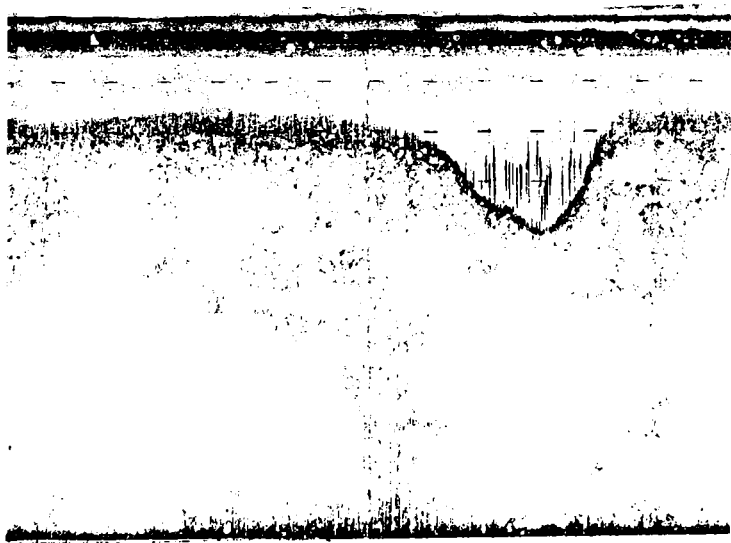


Рис. 1. Эхозапись скопления рыбы в глубоководной впадине

определяется исходя из скорости и времени движения катера с эхолотом над углублением). Анализируемая площадь (т. е. площадь просвечивания лучом эхолота) водоема в продольном плане составила 1440 м<sup>2</sup>, в поперечном — 480 м<sup>2</sup>.

На этой площади визуально подсчитали на эхограммах в продольном плане  $47 \pm 7$  эхомишеней, в поперечном —  $22 \pm 5$ ; получили плотность рыб в первом случае 33 тыс. шт./км<sup>2</sup>, во втором — 46 тыс. шт./км<sup>2</sup>.

Лещ распространен по всей акватории озера, запасы этого наиболее многочисленного вида за последние десятилетия существенно снизились, ухудшился рост. Массовый и линейный рост леща характеризуется очень низкими значениями годовых приростов (табл. 1), особенно в сравнении с данными, приводимыми А. А. Кулёминым [9] для оз. Неро и А. И. Гончаровым [3] по росту леща шекснинского локального стада Рыбинского водохранилища.

Т а б л и ц а 1

**Показатели роста леща (1988 г.)**

| Показатели                        | Возраст, лет |     |     |     |     |     |     |     |     |
|-----------------------------------|--------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
|                                   | 4+           | 5+  | 6+  | 7+  | 8+  | 9+  | 10+ | 11+ | 12+ |
| Длина тела, мм                    | 145          | 157 | 169 | 183 | 216 | 278 | 286 | 306 | 340 |
| Приросты длины тела, мм           | —            | 12  | 12  | 14  | 27  | 68  | 12  | 20  | 34  |
| Масса, г                          | 47           | 67  | 83  | 110 | 232 | 393 | 470 | 548 | 800 |
| Приросты массы, г                 | —            | 20  | 16  | 27  | 93  | 190 | 77  | 78  | 252 |
| Количество исследованных рыб, шт. | 3            | 7   | 14  | 38  | 5   | 6   | 4   | 6   | 1   |

К сожалению, имеющийся у нас материал не позволяет проанализировать рост леща в первые четыре года жизни. Однако из построенных на основе имеющихся данных кривых линейного роста самок леща оз. Неро (рис. 2) видно, что в 30-х годах годовые приросты длины тела до 9-летнего возраста составляли примерно 40 мм, тогда как в 80-е годы — в среднем около 15 мм. Следует отметить более высокий темп роста самок леща Рыбинского водохранилища в 70-х годах по сравнению с темпом роста самок леща оз. Неро в настоящее время.

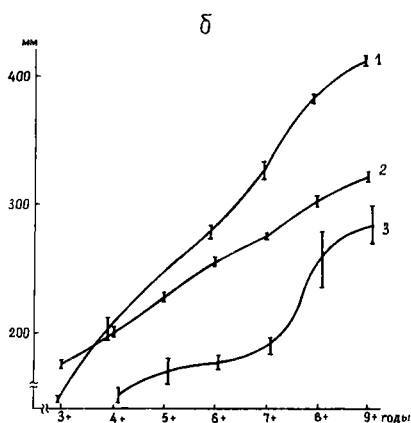
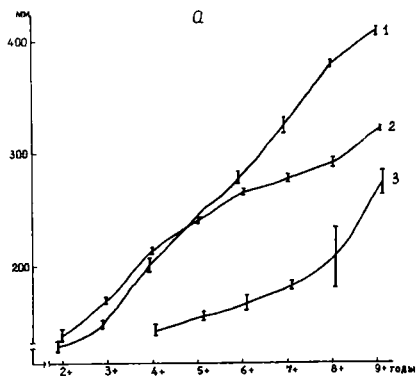


Рис. 2. Линейный рост леща  
а — самки, б — самцы;  
1 — оз. Неро [по: 9], 2 — Рыбинское водохрани-  
лище [по: 3],  
3 — оз. Неро (1988 г.).  
По оси абсцисс — возраст, годы.

Анализируя рост леща в 30-е годы, А. А. Кулемин [9] приходит к выводу, что условия питания леща до 5-летнего возраста (длина тела до 200 мм) нужно считать недостаточно благоприятными, тогда как рыбы старше 5 лет (длина тела более 200 мм) вполне обеспечены пищей, что связано с переходом леща на питание бентосом. В настоящее время самки и самцы достигают длины тела 200 мм в возрасте 8 лет, после чего на следующий год резко увеличиваются линейные и массовые приросты. Можно предположить, что именно при достижении лещом длины тела в 200 мм и осуществляется переход на питание бентосом в более глубоких участках озера. Причем, как отмечал А. А. Кулемин [9], в отличие от нагула на литорали, при питании бентосом в

в глубоководных участках конкурентов у леща нет.

В росте самок леща по массе наблюдались такие же закономерности, что и в линейном: значительно увеличивались (почти удваивались) с каждым годом приросты массы в 30-х годах (в среднем 235 г), существенно уменьшались в 80-х (в среднем 70 г) (рис. 3). Десятилетние самки в 30-х годах весили 1700 г, в настоящее время — только 400 г. Таким образом, темп роста самок леща по массе за последние 50 лет снизился примерно в 4.3 раза. Кривые линейного и массового роста самцов и самок

(рис. 2, 3) в озере оказались сходными. Масса самцов в возрасте 10 лет в 30-х годах составляла 1700 г. в настоящее время 470 г, т. е. темп массового роста у самцов леща снизился примерно в 3.6 раза.

Еще одним показателем характеризующим условия жизни леща, является упитанность. По достижении лещом длины тела около 200 мм происходит некоторое увеличение и стабилизация коэффициента упитанности на одном уровне (табл. 2). Более высокими значениями коэффициента упитанности характеризовался лещ в 30-х годах. У леща Рыбинского водохранилища отмечено высокое значение коэффициента упитанности для всех возрастных групп.

Плотва и густера довольно широко распространены в озере. Выловленные экземпляры отличаются тугорослостью.

Хорошим линейным и массовым ростом характеризуются хищные рыбы озера: жерех, щука, судак.

Питание рыб изучалось в 1988—1989 гг. Лещ в озере наряду с животной пищей потреблял некоторое количество детрита и растительности. Если пренебречь перевариваемостью последних двух компонентов рациона леща, т. е. допустить, что индекс наполнения приблизительно равен индексу потребления, то детрит и растительная пища составляли в среднем 37%, а животная — 63% от

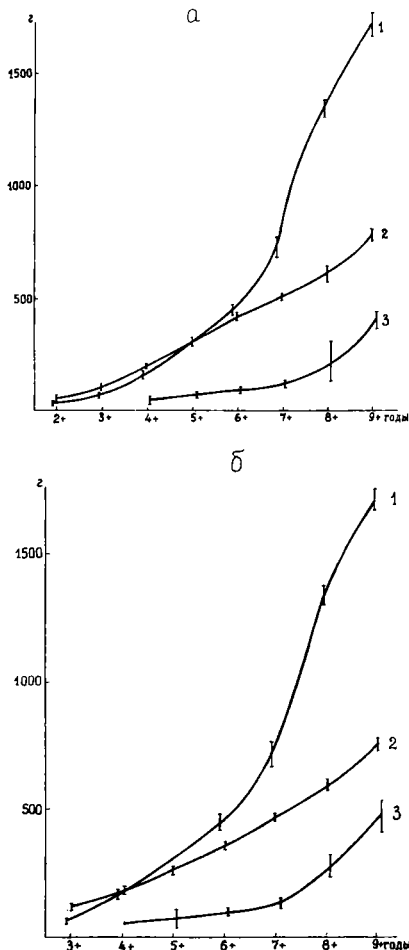


Рис. 3. Рост леща по массе  
Обозначения те же, что и на рис. 2.

## Изменение коэффициента упитанности леща с возрастом

| Водоем   | Возраст, лет |      |      |      |      |      |      |      |      | Литератур-<br>ный источ-<br>ник  |
|--|--------------|------|------|------|------|------|------|------|------|--|
|  | 3+           | 4+   | 5+   | 6+   | 7+   | 8+   | 9+   | 10+  | 11+  |  |
| оз. Не-<br>ро                                  | 1.9          | *    | —    | 2.08 | 2.16 | 2.37 | 2.46 | —    | —    | [9]<br>Наши<br>данные<br>1988 г.<br>(по Фуль-<br>тону)<br>(по Клар-<br>ку) |
|  | —            | 1.86 | 1.88 | 1.86 | 2.37 | *    | *    | 2.03 | 2.08 |  |
|  | —            | 1.58 | 1.53 | 1.58 | 1.71 | *    | 1.92 | 1.88 | 1.85 |  |
| Ры-<br>бин-<br>ское<br>водо-<br>храни-<br>лище | —            | 2.21 | 2.18 | 2.17 | 2.22 | 2.23 | 2.29 | 2.11 | 2.14 | [3]  |

Примечание. \* достоверность различий (для  $p=0.98$ ).

общей реконструированной массы пищевого комка (табл. 3).

Из бентосных животных лещ наиболее интенсивно потреблял личинок Chironomidae. В различные моменты периода его откорма доля хирономид достигала 98% (здесь и далее от массы всей животной пищи). В конце весны из личинок хирономид в питании леща преобладали Tanypus sp., Procladius (п./сем. Tanypodinae) и мелкие формы из п./сем. Chironominae — Cladotanytarsus, Parachironomus sp. и др.

В середине лета ведущее значение приобрели крупные личинки комаров звонцов — мотыль Chironomus f. l. plumosus и Glyptotendipes sp.) В это время доля личинок хирономид в животной пище леща достигала 88—98%. Личинки комаров п./сем. Orthocladinae (в основном Cricotopus sp.) отмечены в кишечниках практически всех питающихся рыб, но в относительно небольшом количестве.

Из других бентосных организмов лещ потреблял малощетинковых червей, изредка в пищевом комке встреча-

Состав животной пищи леща, % по массе

| Группа пищевых организмов                               | Масса, (г), возраст (лет) леща |       |                 |       |                 |       |                   |       |
|---|--------------------------------|-------|-----------------|-------|-----------------|-------|-------------------|-------|
|   | 20—100,<br>4—7                 |       | 110—250,<br>6—8 |       | 270—600<br>7—11 |       | 610—1200,<br>8—14 |       |
|   | Май                            | Июль  | Май             | Июль  | Май             | Июль  | Май               | Июль  |
| Oligochaeta   | 23.1                           | 8.7   | 14.7            | 0.6   | 6.8             | 2.8   | 21.8              | 2.3   |
| Crustacea   | 19.0                           | 0.7   | 32.1            | 0.1   | 24.1            | 0.4   | 0.2               | 0.1   |
| Cladocera   | 9.4                            | 0.2   | 1.6             | —     | 9.7             | 0.4   | —                 | 0.0   |
| Copepoda  | 9.2                            | 0.5   | 30.3            | 0.1   | 14.0            | 0.0   | —                 | 0.0   |
| Ostracoda   | 0.4                            | 0.0   | 0.2             | 0.0   | 0.4             | 0.0   | 0.2               | —     |
| Insecta, Diptera,                                       |                                |       |                 |       |                 |       |                   |       |
| Chironomidae  | 45.6                           | 87.6  | 52.8            | 96.2  | 54.0            | 93.7  | 78.0              | 97.7  |
| Chironominae  | 14.6                           | 87.6  | 39.7            | 93.2  | 41.2            | 93.1  | 38.4              | 97.6  |
| Chironomus  |                                |       |                 |       |                 |       |                   |       |
| f. l. plumosus  | —                              | 87.2  | 38.4            | 92.8  | 2.7             | 70.1  | 38.3              | 96.2  |
| Glyptotendipes sp.                                      | 5.2                            | 0.4   | —               | 0.4   | 12.0            | 21.8  | 0.1               | 1.1   |
| Пр. Chironominae  | 9.4                            | —     | 1.3             | 0.8   | 26.5            | 1.2   | —                 | 0.3   |
| Orthoclaudiinae   | —                              | —     | —               | 0.0   | 0.3             | 0.2   | —                 | 0.0   |
| Tanytoidinae  | 31.0                           | —     | 13.1            | 2.0   | 12.5            | 0.4   | 39.6              | 0.1   |
| Прочие организмы  | 12.3                           | 3.0   | 0.4             | 33    | 15.1            | 3.1   | —                 | 0.0   |
| Средний индекс потребления, о/ооо                       | 8±4                            | 71±46 | 23±10           | 15±33 | 11±4            | 87±17 | 2±1               | 96±29 |
| Средний индекс наполнения детритом и водорослями, о/ооо | 1±1                            | 9±5   | 15±13           | 4±2   | 8±5             | 10±5  | 2±2               | 10±3  |
| Пустые кишечника, %                                     | 20                             | 33    | 0               | 57    | 18              | 19    | 0                 | 25    |
| Количество рыб, шт.                                     | 5                              | 9     | 5               | 21    | 11              | 16    | 2                 | 12    |

лись остатки личинок копепод, поденок, ручейников, куколок хирономид, а также раковин моллюсков (Pisidiidae), которые составили группу прочих организмов.

Ракообразные (Crustacea) имели существенное значение в питании леща только весной. В это время лещ особенно много потреблял веслоногих рачков: *Acanthocyclops viridis*, *Eucyclops serrulatus*, редко *Macrocyclops albidus*, *Mesocyclops leuckarti* и др. Ветвистоусые рачки в питании леща были представлены главным образом зарослевыми формами — *Eurycercus lamellatus*, *Alona quadrangularis*, *Acroperus harpae*, *Ilyocryptus* sp.

Описанные различия в составе животной пищи у леща весной и летом скорее всего связаны с тем, что в конце мая закончился вылет хирономид, прежде всего мотыля, личинки которых доминируют в бентосе озера [1]. Сни-



жение биомассы основного кормового объекта заставило леща использовать другие виды корма (мелкие личинки хирономид, ракообразные, малощетинковые черви). По мере формирования новой генерации мотыля лещ начал интенсивно им питаться, и в июле мотыль составил основу его животного рациона.

Небольшое количество детрита в кишечнике было отмечено у леща, потребляющего в массе мотыля и *Glyptotendipes* sp. Практически у всех питающихся рыб в пищевом комке были обнаружены остатки ооспор харовых водорослей (по определению А. Н. Красновой, в основном *Chara fragilis* и *Chara delicatula*). У некоторых из них комок на 100% состоял из остатков ооспор, однако талломов водорослей ни в одном случае не было обнаружено. Возможно, лещ целенаправленно собирает ооспоры харовых в местах их значительного скопления. У леща оз. Неро размерно-возрастные изменения в питании, по видимому, выражены слабо. Имеющиеся данные свидетельствуют только о некотором сужении спектра питания по мере роста рыб с явным преобладанием в рационе крупного леща мотыля.

Сравнивая полученные данные с результатами исследования питания леща в озере в 1928 г. [9], можно сказать, что за последние 60 лет спектр его питания практически не изменился. Как и сейчас, в то время основу рациона рыб составляли личинки хирономид. А. А. Кулемин [9] указывает на существенное значение малощетинковых червей и литоральных ракообразных в питании леща, но такой вывод связан с тем, что он оценивал роль организмов по частоте встречаемости, тем самым завышая значение мелких организмов. Им же отмечалась высокая частота встречаемости остатков раковин моллюсков в пищевом комке рыб, сейчас они, по нашим данным, встречаются единично. Однако эти различия могут носить чисто случайный характер, так как автор приводит осредненные данные за лето, а наши материалы характеризуют весенне-летний период откорма леща в озере.

Состав пищи, отмеченный у леща в оз. Неро, в целом характерен для этого вида и в других водоемах, в частности, в Рыбинском водохранилище [6, 7]. Различия в качественном составе пищи у леща в этих водоемах касаются только пропорций основных групп кормовых организмов. В оз. Неро лещ больше использует в своем питании ракообразных в весеннее время, чем в Рыбинском

водохранилище (12—32% и не более 5—6% животной пищи соответственно), меньше потребляет малощетинковых червей в весенне-летний период (0.6—23.1 и в среднем 50% соответственно).

Таким образом, качественный состав пищи леща оз. Неро не отличается какими-либо ясно выраженными особенностями. Определенная устойчивость во времени состава его пищи свидетельствует о том, что изменения, протекающие в экосистеме озера особенно интенсивно в последнее время, в малой степени отразились на характере откорма леща в этом водоеме и низкий темп роста определяется иными причинами.

Основу питания плотвы составляли брюхоногие моллюски (70—80%) (*Valvatidae*, *Viviparidae*, *Planorbidae*), встречались личинки хирономид, ракообразные *Alona*, *Pleucoxus*, остатки растительности.

Густера интенсивно потребляла личинок хирономид (50—100%), преимущественно мелкие формы, встречались личинки ручейников, куколки хирономид.

В рационе карася преобладали личинки хирономид (*Chironominae*, *Orthocladinae*, *Tanypodinae*).

В пищевом комке единственного экземпляра синца преобладали веслоногие рачки *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti*, *Acanthocyclops viridis*, из ветвистоусых встречались *Daphnia cucullata*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*.

Хищные рыбы (щука, судак, жерех, окунь) отличались высокой накормленностью. В пище судака встречалась собственная молодь, молодь окуня, ерша и других рыб. В кишечниках щуки обнаружены лещ, густера, плотва. У окуня младших возрастных групп в питании существенна роль личинок хирономид (*Chironomus plumosus*), старшевозрастные рыбы охотятся за молодь собственной и других видов рыб.

Уменьшение запасов рыб, прежде всего леща — основного объекта промысла оз. Неро, снижение темпов его линейного и массового роста и вместе с тем высокая накормленность особей и стабильный состав пищи свидетельствуют о наличии факторов, неблагоприятно влияющих на условия обитания рыб в озере.

Биомасса бентоса по сравнению с 1927 г. снизилась примерно в 2 раза [1]. Мелководность озера, даже при небольших ветрах, приводит к взмучиванию, забивается фильтрационный аппарат хирономид. Это вместе с не-

благоприятным кислородным режимом приводит к тому, что уровень развития бентоса ниже, чем могло бы быть при данном трофическом статусе водоема.

Есть основания говорить об ухудшении качества воды в озере в связи со сбросом неочищенных сточных вод г. Ростова и других населенных пунктов. Все это влияет не только на бентосные организмы, но и на самих рыб.

Еще в 30-е годы А. А. Кулеминым [9] были даны рекомендации по улучшению условий эксплуатации рыбных богатств озера: мелиорация устья р. Сары и других впадающих в озеро рек, защита водоема от загрязнения сточными водами, борьба с зарастанием, совершенство техники добычи рыбы — расширение неводных ловов, замена мелких неводов крупными и т. д. В последующие годы эти мероприятия реализовались в незначительных масштабах. Наблюдается прогрессирующая тенденция снижения рыбопродуктивности этого высокоэвтрофного водоема.

Среди мер по повышению рыбопродуктивности озера необходимо прежде всего предусмотреть реконструкцию водоема, оптимизацию среды обитания под потребности сообществ рыб. Необходимо создание отсутствующих здесь природных комплексов пелагиали, путем выемки сапропеля на 3—4 м и на довольно значительной площади. Проведенные даже в небольшом масштабе работы по углублению озера путем отсоса сапропеля создали условия для увеличения численности рыб пелагического комплекса, прежде всего судака, окуня. Эти виды освоили новую экологическую нишу, нашли благоприятные условия для размножения и нагула. Облов этих участков свидетельствует о том, что 45% улова здесь было представлено пелагическими видами, причем 15.4% приходилось на долю судака, 25.5% — окуня, 3% жереха, 40% составлял лещ и 15% — плотва, густера, щука, красноперка.

Непременным условием повышения рыбопродуктивности озера является улучшение качественного состава производителей путем пропуска их весной через шлюз на р. Вексе и проведением комплекса рыбоводных мероприятий.

Положительные результаты от проведения мероприятий по повышению рыбопродуктивности озера можно ожидать только при коренном улучшении санитарного состояния озера.

1. **Баканов А. И.** О бентосе оз. Неро//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83.
2. **Балушкина Е. В., Винберг Г. Г.** Зависимость между длиной и массой тела планктоноядных ракообразных//Экспериментальные и полевые исследования биологических основ рыбопродуктивности озер. Л., 1979.
3. **Гончаров А. И.** Особенности роста разных поколений в двух локальных стадах рыбинского леща//Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981.
4. **Григорьев С. Г.** Озера Ростовского уезда//Землеведение. 1903. Т. 10, кн. 2—3.
5. **Житенева Т. С.** О питании леща в Рыбинском водохранилище//Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1958. Т. 3.
6. **Житенева Т. С.** Особенности питания леща (*Abramis brama* L.) на биотопе серого ила в разных плесах Рыбинского водохранилища//Внутрипопуляционная изменчивость питания и роста рыб. Ярославль, 1981.
7. **Краснопер Е. В.** Энергетический баланс и пищевые потребности леща Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1986.
8. **Краснопер Е. В.** О количественном учете *Oligochaeta* в питании рыб//Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 1.
9. **Кулёмин А. А.** Исследование озера Неро в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении. Ч. 3: Питание и рост леща//Сб. тр. Ростов. науч. о-ва по изуч. местного края. Ростов-Ярославский, 1930. Вып. 2.
10. **Кулёмин А. А.** Исследования Ростовского озера (Неро) в гидробиологическом и рыбохозяйственном отношении//Рыбное хозяйство Ивановской промышленной области и его перспективы. 1934. Вып. 2.
11. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974.
12. **Панкратова В. Я., Балушкина Е. В.** Зависимость массы тела от длины и интенсивности обмена от массы тела у личинок хирономид//Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981.
13. **Правдин И. Ф.** Руководство по изучению рыб. М., 1966.
14. **Флеров А. Ф.** Ботанико-географические очерки. III. Ростовский край//Землеведение. 1903. Т. 10, кн. 2—3.
15. **Фортунатов М. А., Московский Б. Д.** Озера Ярославской области//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.

УДК 591.69—7+597.554.3(285.2)

*Т. И. ЖАРИКОВА, Л. Б. ПОПОВА, М. А. СТЕПАНОВА*

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина АН СССР*

## О ПАРАЗИТОФАУНЕ ЛЕЩА (*ABRAMIS BRAMA* L.) оз. НЕРО

Показано, что в зависимости от экологических особен-

© Т. И. Жарикова, Л. Б. Попова, М. А. Степанова.

ностей различных участков оз. Неро может меняться как видовой, так и численный состав паразитофауны леща.

Неро — самое большое озеро в пределах Ярославского Поволжья. Оно расположено среди пологой котловины, которая в отдаленном прошлом была заполнена еще более обширным водоемом. По химическому составу вода в нем заметно отличается от воды большинства озер не только Ярославского Поволжья, но и большей части центрального участка Русской равнины. Неро — проточное озеро: в него впадают более 20 притоков, самая большая из впадающих рек — Сара. Из озера вытекает р. Векса Ростовская. Для озера характерно повышенное количество растворенных минеральных компонентов. На качество воды в ряде участков озера оказывают влияние сточные воды коммунальных и промышленных предприятий г. Ростова и других населенных пунктов. Загрязняющее воздействие городских сбросов сказывается в прибрежье самого озера и некоторых его притоках. Например, в р. Сару сбрасываются коммунальные и промышленные отбросы пос. Петровского и с. Поречье-Рыбное, где расположен консервный завод [6].

Промысловая ихтиофауна представлена плотвой, лещом, щукой и другими видами. Паразитологических исследований на озере не проводилось.

Для оценки паразитологической ситуации на оз. Неро в июле 1987 г., мае 1988 г. и апреле — мае 1989 г. произведено обследование лещей. Было вскрыто 148 половозрелых (6+) особей. Сбор и обработку материала проводили по общепринятой методике. В 1987 г. при обследовании лещей регистрировали только моногеней, в 1988—1989 гг., кроме эктопаразитов, учитывали и эндопаразитов.

В 1987 г. лещей для вскрытия брали вблизи истока р. Вексы и у с. Угодичи. Район напротив с. Угодичи находится в восточной части озера и характеризуется большими для оз. Неро глубинами, достигающими 4 м. Участок у истока р. Вексы мелководный (максимальные глубины 1.5—2 м), хорошо прогреваемый, с богатой водной растительностью. По данным альгологов [5] у истока р. Вексы отмечена наивысшая для озера биомасса фитопланктона. Известно [2], что массовое развитие синезеленых (иногда зеленых, диатомовых, пирофитовых) водорослей, вызывающих «цветение воды», является от-

рицательным последствием антропогенного эвтрофирования водоемов. В период массового размножения некоторые водоросли выделяют продукты метаболизма высокой биологической активности. Токсичность воды возрастает и за счет разложения массы фитопланктона, богатой, азотосодержащими веществами. Это ухудшает качество среды и условия обитания гидробионтов.

В результате исследования был обнаружен довольно бедный в видовом отношении состав эктопаразитов. На жабрах леща выявлено только 4 вида моногеней: *Dactylogyrus auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*, *D. zandti* (см. таблицу).

В обоих участках численность дактилогирид была невысокой, у с. Угодичи она оказалась наименьшей. Низкую зараженность лещей паразитами у с. Угодичи, вероятно, можно объяснить наличием в этом участке относительно больших глубин. Известно [3], что такие глубины способствуют разрыву контакта между инвазионным началом (онкомирацидиями дактилогирид) и хозяевами моногеней — рыбами. Невысокая зараженность лещей у истока р. Вексы определяется, во-первых, отмеченным выше фактом наличия здесь большой биомассы фитопланктона и; во-вторых, низкой плотностью популяции рыб. В обоих районах доминирующим видом был *D. wunderi*, наименьшая численность отмечена для *D. falcatus*.

В 1988 г. лещи для исследования были отловлены из участков, расположенных напротив с. Львы и у истока р. Вексы. Залив около с. Львы — мелководный (глубины около 1.5 м), хорошо прогреваемый, с богатой водной растительностью, находится в юго-западной части озера. Этот район не подвержен сильному антропогенному воздействию и считается довольно чистым по сравнению с акваторией, расположенной у истока р. Вексы.

На жабрах лещей в обоих участках так же, как и в 1987 г., обнаружено 4 вида дактилогирид (см. таблицу). Кроме того, в заливе около с. Львы найдены моногенеи *Gyrodactylus elegans*, которые, по нашим наблюдениям, довольно требовательны к содержанию кислорода в водоеме. Этот участок находится вблизи от места впадения в озеро нескольких рек, что обуславливает здесь повышенное содержание кислорода в воде по сравнению с другими районами озера. Этим, по всей видимости, и можно объяснить появление *G. elegans* в районе около с. Львы.

В целом зараженность лещей дактилогиридами в райо-

## Зараженность лещей моногенными

| Участок             | <i>Dactylogyrus auriculatus</i> |         | <i>D. falcatus</i>     | <i>D. wunderi</i>     | <i>D. zandti</i>       | <i>Gyrodactylus elegans</i> |
|---------------------|---------------------------------|---------|------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------------|
| Исток р. Вексы      | 80<br>$23.8 \pm 2.6$            | 1987 г. | 80<br>$13.0 \pm 1.9$   | 80<br>$49.8 \pm 3.7$  | 60<br>$14.7 \pm 2.5$   | —                           |
| Напротив с. Угодичи | 60<br>$21.0 \pm 1.8$            |         | 40<br>$4.5 \pm 0.7$    | 40<br>$36.5 \pm 4.7$  | 20<br>$10.0 \pm 2.1$   | —                           |
| Исток р. Вексы      | 66.7<br>$14.0 \pm 5.5$          | 1988 г. | 100<br>$2.7 \pm 0.8$   | 100<br>$4.0 \pm 2.2$  | 66.7<br>$2.7 \pm 1.7$  | —                           |
| Напротив с. Лвы     | 100<br>$25.6 \pm 4.2$           |         | 93.3<br>$16.8 \pm 3.6$ | 100<br>$11.6 \pm 4.1$ | 86.7<br>$10.1 \pm 2.8$ | 26.7<br>$1.1 \pm 0.3$       |
| Устье р. Сары       | 100<br>$25.7 \pm 3.3$           | 1989 г. | 100<br>$11.5 \pm 2.4$  | 50<br>$1.2 \pm 0.5$   | 20<br>$0.4 \pm 0.2$    | —                           |
| Исток р. Вексы      | 96<br>$75.1 \pm 6.8$            |         | 92<br>$12.3 \pm 3.5$   | 88<br>$10.0 \pm 2.9$  | 40<br>$1.6 \pm 0.4$    | —                           |

Примечание. Над чертой — экстенсивность инвазии, %, под чертой — интенсивность инвазии.

не напротив с. Львы значительно выше по сравнению с участком у истока р. Вексы. Низкая численность паразитов в последнем случае обусловлена кроме сильного загрязнения, о чем сказано выше, еще и низкой плотностью здесь популяции леща. Общеизвестно, что разреженность популяции хозяев способствует снижению паразитарной инвазии. Доминирующим видом в обоих участках было *D. auriculatus*, наименьшая численность отмечена у *D. zandti*.

В 1988 г. удалось обследовать только лещей, пойманных у с. Львы. Было вскрыто 15 рыб: 11 самок и 4 самца. В их кишечниках обнаружен один вид цестод: *Saurogyllaeus laticeps*; экстенсивность инвазии составила 100%, интенсивность —  $(15.1 \pm 3.2)$  экз. на рыбе. Различий в зараженности между самцами и самками не выявлено. Минимальное число цестод в одной рыбе составило 4 экз., максимальное — 52 экз. Такая достаточно высокая зараженность рыб кариофиллидами объясняется, очевидно, большой численностью олигохет — промежуточных хозяев этих паразитов. Было установлено, что олигохеты составляют основную массу пищевого комка лещей.

В 1989 г. было обследовано 35 лещей из двух участков: устья р. Сары и истока р. Вексы. В районе озера, прилегающего к устью р. Сары, найдено 4 вида дактилогирид: *Dactylogyrus auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*, *D. zandti*. У истока р. Вексы, кроме отмеченных монотоней, обнаружены *Cyrodactylus elegans*, *Diplozoon paradoxum* и метацеркарии трематод *Rhipidocotyle illense*. Эти паразиты были найдены в единичных экземплярах, поэтому показатели зараженности ими лещей не рассчитывали.

Как видно, доминирующим видом в обоих участках был *Dactylogyrus auriculatus*, наименьшая численность отмечена у *D. zandti*. В целом зараженность лещей у истока р. Вексы оказалась выше, чем в устье р. Сары, что, по всей видимости, связано с высокой загрязненностью устья.

В 1989 г. было вскрыто 64 леща из устья р. Сары, Городского острова и устья р. Варус. Район около Городского острова расположен в северной части озера напротив г. Ростова и находится под влиянием вод, сбрасываемых коммунальными и промышленными предприятиями города и других поселков. Этот участок достаточно глубоководный, с максимальными глубинами до 3.5 м.



Кишечники отловленных лещей фиксировали в 4%-ном растворе формалина. Такая фиксация, к сожалению, привела к некоторой деформации паразитов, поэтому в дальнейшем в лабораторных условиях определили видовую принадлежность только цестод: *Caryophyllaeus laticeps* и *C. fimbriceps*. Установить их количественное соотношение не удалось. В районах, прилегающих к устьям р. Сары и Варус, экстенсивность инвазии рыб обоими видами цестод была достаточно высока и составила 87.5% и 90.0% соответственно. Большая зараженность лещей кариофиллидами обусловлена благоприятными условиями для развития промежуточных хозяев этих паразитов — олигохет. У лещей из этих участков олигохеты составляли 30—40% от массы пищевого комка.

В районе Городского острова у исследованных лещей цестод не обнаружено. Это, очевидно, связано с отсутствием олигохет в рационе лещей в этом участке, в пищевом комке рыб они не найдены. Кроме цестод, в кишечнике лещей обнаружены трематоды *Spharostomum brahamae*.

Во всех трех участках зараженность лещей *S. brahamae* была достаточно высокой, что можно, видимо, объяснить большой численностью обнаруженных здесь моллюсков *Bithynia tentaculata* (отр. *Castropoda*) — промежуточных хозяев *Spharostomum brahamae*. Кроме паразитических червей, в кишечниках лещей были выявлены свободнживущие нематоды. В районе, прилежащем к устью р. Сары, найдены нематоды, относящиеся к сем. *Mermithidae*, у Городского острова — представители сем. *Dorylaimidae*, вблизи устья р. Варус обнаружены нематоды обоих семейств.

Итак, у лещей, отловленных из различных участков оз. Неро, обнаружены следующие виды паразитов: моногенеи — *Dactylogyrus auriculatus*, *D. falcatus*, *D. wunderi*, *Diplozoon paradoxum*, *Gyrodactylus elegans*, трематоды *Spharostomum brahamae*; метацеркарии трематод — *Rhipidocotyle illense*; цестоды — *Caryophyllaeus laticeps*, *C. fimbriceps*.

В литературе есть данные [1, 2, 4, 7, 8], свидетельствующие о том, что загрязнение водоемов сточными водами промышленными предприятиями приводит к снижению численности и видового разнообразия паразитов рыб. Это происходит в результате гибели гидробионтов (ракообразных, моллюсков и др.) — промежуточных хозяев многих видов паразитов. Общеизвестно, что наименьшей устой-

чивостью к токсическому воздействию обладают расселительные свободноживущие стадии паразитов как с моно-, так и поликсенным циклом развития. Так, например, у моногеней рода *Dactylogyrus* наиболее уязвимым звеном жизненного цикла является онкомираций — свободноплавающая личинка, проводящая несколько часов в воде. Ухудшение качества воды может привести к гибели онкомирация, в результате чего нового заражения рыбы не происходит. Снижение инвазии моногеней также происходит и в результате гибели червей, находящихся на жабрах рыб и имеющих прямой контакт с внешней средой. Этими причинами, по всей видимости, и можно объяснить низкую зараженность лещей моногеней в районах оз. Неро, прилежащих к устью р. Сары и истоку р. Вексы.

Таким образом, проведенное исследование позволило установить видовой состав и численность наиболее массовых видов паразитов леща, зависимость зараженности рыб от конкретных экологических условий. Анализ полученных результатов показал, что гельминты, как и многие гидробионты, могут быть биоиндикаторами окружающей среды.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аникиева Л. В. Использование гельминтологических данных при оценке состояния водоема//Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982.
2. Богданова Е. А. Экологическая характеристика паразитофауны рыб в различных районах Ладожского озера в условиях реконструкции его гидробиоценозов//Сб. науч. тр. НИИ оз. и реч. рыб. хоз-ва. 1988. Вып. 285.
3. Жарикова Т. И. Предварительные данные о горизонтальных и вертикальных передвижениях свободноплавающих личинок *Dactylogyrus anchoratus* (Monogenea, Dactylogyrus)//Паразитология. 1980. Т. 14, № 6.
4. Костарев Г. Ф. Динамика ихтиопаразитофауны Камских водохранилищ — показатель воздействия промышленных и бытовых стоков//Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. по паразитам и болезням рыб: Л., 1979.
5. Сигарева Л. Е., Ляшенко О. А. Пигментные характеристики фитопланктона оз. Неро//Наст. кн.
6. Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области//Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970.
7. Kakaceva-Avramova D. The influence of pollution of Bulgarian section of the river Danube on the occurrence of helminthiosis in fish//Wiad. parazytol. 1976. Vol. 22, N 4—5
8. Liedmann H. Fish as an indicator of water pollution//Bull office internat epizootics. 1966. Vol. 65, N 5—6.

## СОДЕРЖАНИЕ

|   |     |
|---|-----|
| Ривьер И. К. Физико-географическая и краткая лимническая характеристика оз. Неро . . . . .                        | 3   |
| Ляшенко О. А. Фитопланктон оз. Неро . . . . .   | 10  |
| Сигарева Л. Е., Ляшенко О. А. Пигментные характеристики фитопланктона оз. Неро . . . . .                          | 32  |
| Довбня И. В. Высшая водная растительность оз. Неро . . . . .  | 62  |
| Ривьер И. К., Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Неро . . . . .   | 74  |
| Баканов А. И. Бентос оз. Неро . . . . .   | 108 |
| Жгарева Н. Н. Фауна зарослей оз. Неро . . . . .   | 130 |
| Половкова С. Н., Краснопер Е. В., Маврин А. С. Современное состояние ихтиофауны оз. Неро . . . . .                |     |
| Жарикова Т. И., Попова Л. Б., Степанова М. А. О паразито-фауне леща ( <i>Abramis brama</i> L.) оз. Неро . . . . . | 157 |

Сдано в набор 22.10.91. Подписано в печать 18.12.91. Формат 84×108<sup>1</sup>/<sub>32</sub>.  
Бумага писчая. Печать офсетная. Гарнитура литературная. Усл. п. л. 9,24.  
Усл. кр.-отг. 9,24. Заказ 130. Тираж 600 экз.  
Типография № 2 Министерства печати и массовой информации РСФСР.  
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.