

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД

Труды, вып. 51 (54)

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ОЗЕРНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Рыбинск — 1983

«Функционирование озерных экосистем» (Труды Института биологии внутренних вод АН СССР), вып. 51(54), Рыбинск, 1983.

В книге анализируются результаты многолетних комплексных гидробиологических исследований оз. Плещеево (Переславский район Ярославской области), известного в литературе благодаря существованию в нем уникальной формы ряпушки *Coregonus albus pereslaviensis* Borisov (переславская сельдь) и связанного с именем Петра I, создавшего здесь «потешный флот» — прообраз будущего Российского флота. Показаны изменения в экосистеме озера, происходящие в результате антропогенного воздействия, начавшегося еще в прошлом столетии. Рассмотрены гидрологический режим озера, условия существования, структура и численность популяций массовых гидробионтов, описаны их распределение, агрегированность, вертикальные и горизонтальные перемещения и ход жизненного цикла. Выявлены основные трофические связи и элементы пространственно-временных взаимоотношений членов сообщества. Работы выполнены с применением новейших методов количественного учета. Книга рассчитана на биологов широкого профиля, научных работников-гидроэкологов и специалистов, занимающихся вопросами охраны и использования биологических и рекреационных ресурсов озера.

Главный редактор А. В. Монаков

Ответственный редактор А. Г. Поддубный

О РЕЖИМЕ УРОВНЯ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

В настоящей работе рассмотрены изменения уровня озера за период наблюдений с 1947 по 1979 гг.

Озеро Плещеево расположено в южной части Ярославской области. Площадь зеркала озера — 50,8 км, а его бассейна — 375 км. Оно принимает воду 19 рек и ручьев. Наиболее крупный приток — р. Трубеж, впадающий с юго-востока. Вытекает из озера одна р. Векса.

Изменения уровня озера имеют отчетливо выраженный сезонный ход. Максимальные уровни воды наблюдаются в апреле—мае спустя несколько дней после начала половодья на реках. В маловодные годы, в большинстве случаев, наивысших значений уровень достигает в апреле, в многоводные и средние по водности годы — в мае (рис. 1). По средним многолетним данным разность между максимальными уровнями в многоводные и маловодные годы может достигать 20 см. За исследуемый период наибольший уровень — 127 см (уровни приводятся в см над «0» графика) отмечался 28 апреля 1955 г., а наименьший — 0 см 28—30 сентября и 11 ноября 1971 г.

Среднемесячный многолетний уровень в апреле—мае составляет 63 и 66 см соответственно. Минимальный среднемесячный уро-

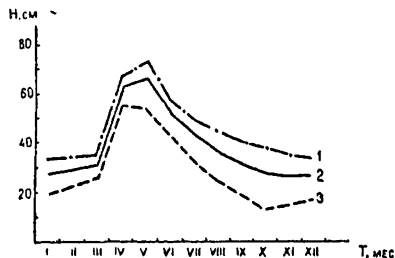


Рис. 1. Среднемесячные значения уровней оз. Плещеево за многолетний период.

1 — в многоводную фазу, 2 — среднемноголетние, 3 — в маловодную фазу.

вень равен 27 см и наблюдается в ноябре—январе. Наибольшая изменчивость уровня озера отмечается в октябре и ноябре, а наименьшая в мае—июне (см. таблицу).

Многолетние среднемесячные характеристики уровня оз. Плещеево

Месяц	X_0	C_v	σ	Мак	Мин
I	27	0.40	10.9	50	6
II	29	0.31	9.1	40	1
III	32	0.27	8.6	75	16
IV	63	0.27	17.2	127	22
V	66	0.24	16.2	125	24
VI	52	0.25	13.0	89	24
VII	43	0.31	13.4	80	19
VIII	37	0.36	13.5	77	9
IX	32	0.49	15.6	70	0
X	28	0.64	17.8	86	0
XI	27	0.63	17.1	74	2
XII	27	0.57	15.5	59	3
Год	38	0.29	11.0	58	18

Характерные по водности годы

Мн. 1953	56	0.24	13.5	86	37
Ср. 1966	38	0.59	21.8	102	18
Мл. 1975	18	0.55	9.9	40	3

Амплитуда колебаний среднегодового уровня за исследуемый период составила 38 см. Минимальный уровень — 18 см отмечался в маловодном 1975 г., а максимальный — 56 см — в многоводном 1953 г. Средний уровень за период с 1947 по 1979 гг. равен 38 см.

Исследуемый промежуток времени на большей части Европейской территории страны характеризовался двумя периодами, существенно различными по водности — многоводным и маловодным [1]. Смена фаз различной водности отчетливо прослеживается по изменению уровня оз. Плещеево (рис. 2). Анализ разностной интегральной кривой показывает, что в период с 1950 по 1963 гг. наблюдались положительные аномалии (среднегодовые уровни превышали среднемноголетний), что соответствовало многоводной фазе. С 1964 по 1975 гг. отмечались отрицательные аномалии (среднегодовые уровни были ниже многолетнего значения), что соответствовало маловодной фазе. В многоводную фазу среднегодовой уровень составил 41 см, в маловодную — 29 см. Разница между

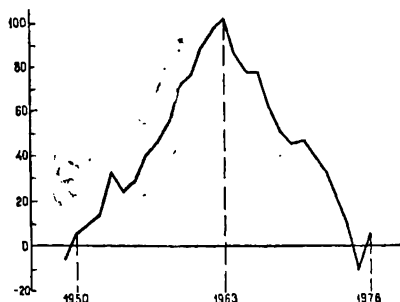


Рис. 2. Разностная интегральная кривая среднегодовых уровней оз. Пleshеево.
По оси ординат — $\Sigma\Delta H$, см; по оси абсцисс — годы.

объемом озера в маловодную и многоводную фазы приблизительно 6 млн. м³, т. е. одна треть годового стока р. Трубезж (основного притока озера).

Для озера характерно наличие двух типов годового хода уровня. Первый тип — минимальный уровень наблюдается в октябре—ноябре и с декабря начинается его медленное повышение. К началу весеннего половодья уровень превышает минимальный на 6—15 см. Его интенсивный весенний подъем отмечается в конце марта — начале апреля и максимальных значений он достигает к середине апреля. Затем наблюдается постепенное понижение уровня с приблизительно одинаковой интенсивностью до минимальных значений.

Второй тип — минимальный уровень приходится на ноябрь—декабрь, а в отдельные годы — на январь—февраль. Зимнее повышение уровня выражено менее четко. Интенсивный весенний подъем, как и в первом случае, начинается в апреле, и максимальный уровень отмечается во второй его половине или в начале мая. После достижения максимального уровня начинается его снижение, которое наблюдается до июля, а затем вследствие интенсивных дождевых паводков уровень озера вновь растет и второй его максимум отмечается в сентябре—октябре. Однако в отдельные годы второй максимум может быть смещен на июль либо ноябрь в зависимости от погодных условий. Первый тип годового хода уровня характерен для лет маловодных и средних по водности, второй — для многоводных лет (рис. 3). В период с 1950 по 1963 гг. первый тип хода уровня наблюдался в 8 случаях, второй тип — в 6; с 1964 по 1979 гг. второй тип изменения уровня не наблюдался.

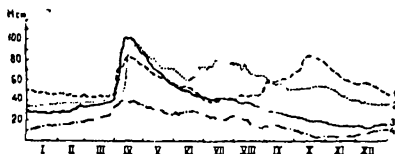


Рис. 3. Хронологический график хода уровней оз. Плещеево в различные по водности годы. 1 — 1953 г. — многоводный, 2 — 1959 г. — многоводный, 3 — 1966 г. — средний по водности, 4 — 1975 г. — маловодный.

Весенний подъем уровня озера бывает очень стремительным. Интенсивность его достигает 5—10 см в сут. и уже через 7—10 сут. после начала подъема уровень становится близким к максимальному. В маловодные годы интенсивность подъема уровня существенно ниже и, как правило, не превышает 2—5 см в сут. Второе летне-осеннее повышение уровня за счет дождевых паводков происходит значительно медленнее и растягивается обычно на месяц и более. Однако в отдельные годы (1953, 1959) летне-осенний уровень может превышать весенние значения уровней. В этих случаях зимние уровни значительно (до 30 см) выше, чем в маловодные и средние по водности годы.

Таким образом, режим уровня оз. Плещеево типичен для водоемов Европейской территории страны. Характерной особенностью его является наличие двух типов годового хода уровня в зависимости от водности года.

ЛИТЕРАТУРА

1. Фомичев И. Ф., Литвинов А. С. Многолетние изменения составляющих водного баланса Рыбинского водохранилища и их влияние на водообмен и уровень. — Водные ресурсы, М., 1980, № 4, с. 108—119.

А. С. ЛИТВИНОВ, В. Ф. РОЩУПКО

ТЕРМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

В настоящей работе обобщены данные многолетних (1931—1978 гг.) наблюдений Гидрометеослужбы за температурой воды озера [1] и результаты собственных исследований (1978—1980 гг.)

Температурный режим оз. Плещеево определяется физико-географическими условиями, морфологическими особенностями котловины, объемом и свойствами его водной массы. Вскрытие озера

Таблица 1

Ледовые явления на оз. Плещеево (1931—1975 гг.)

Характеристика	Осенние и зимние ледовые явления				Вскрытие водосма			Продолжи- тельность пе- риода само- обледенения сут
	появление осенних ледо- вых образо- ваний	начало ледостава	Продолжительность, —сут		подняжка льда или промерзания закрыва	очистнение от льда	продолжитель- ность перио- да самообле- дзания, сут	
			осенних ледо- вых явлений	ледостава				
Средняя	4 XI	2 XII	28	134	10 IV	1 V	22	186
Ранняя (наиболь- шая)	5 X 1939	13 XI 1945	55 1971	163 1945—1946	22 III	8 IV 1975	40 1974	214 1937
Поздняя (наи- меньшая)	12 XII 1935	20 XII 1972	0* —9%	102 1972—1973	25 IV	14 V 1941, 1945	5 1936	152 1939

Примечание: * Здесь и в табл. 2 — при наличии нулевых значений температуры воды за декаду более чем за 1 год под чертой указан процент числа этих лет от общего периода наблюдений.

Температура поверхностного слоя воды оз. Плещеево. Переславль-Залесский (1958—1963), м. Симак (1945—1957, 1964—1975 гг.)

Характеристика	Температура воды, °C																		Дата перехода температуры воды осенью через		
	Дата перехода температуры воды весной через			средняя месячная												средняя декадная					
			10°	средняя декадная			средняя месячная												средняя декадная		
	0.2°	4°		IV			V	VI	VII	VIII	IX	X	XI			XII					
				1	2	3							1	2	3	1	2				
Средняя	13 IV	30 IV	22 V	—	1.0	2.9	8.9	16.3	18.8	17.5	11.9	5.0	2.0	0.9	0.1			27 IX	31 X	21 XI	
Ранняя (наибольшая)	25 III 1975	9 IV 1975	6 V 1948, 1957, 1959, 1975	2.7	4.5	5.8	15.0	19.8	23.3	20.1	14.8	9.4	5.6	3.5	2.7	1.2	0.3	4 IX 1961	3 X 1959	30 X 1947	
Поздняя (наименьшая)	28 IV 1955	19 V 1965	8 VI 1965	0.0* 79%	0.0 23%	0.3	4.1	13.3	16.0	14.6	8.1	1.8	0.0 6%	0.0 33%	0.0 45%	0.0 87%	0.0 94%	15 X 1967	28 XI 1969	17 XII 1950	

по многолетним данным в среднем приходится на 10 апреля, а полное очищение от льда — 1 мая (табл. 1).

Поскольку объем притока в озеро невелик по сравнению с объемом его водной массы (годовой коэффициент водообмена равен 0.34), то роль тепла, поступающего с притоком в формировании температурного режима мала. Основной прогрев водной толщи происходит за счет поглощения солнечной радиации. Интенсивность повышения температуры поверхности воды в первой половине мая составляет 2°C за декаду. При температуре воды 5—7° в озере устанавливается весенняя гомотермия, сохраняющаяся до середины мая.

Во второй половине мая прогрев вод озера идет более интенсивно и начинает формироваться слой температурного скачка. Среднемесячная температура поверхностного слоя в мае составляет 8.9° при колебаниях от 4.1° до 15.0° (табл. 2).

Устойчивое термическое расслоение водной толщи наблюдается с 1 декады июня при температуре поверхностного слоя 12—15°C. По многолетним данным стратификация сохраняется до 1 декады сентября. В отдельные годы в зависимости от погодных условий она может разрушаться во второй декаде августа (1978 г.), или сохраняться до третьей декады сентября (1976 г.).

В период максимального прогрева вод озера, который приходится на вторую половину июля, мощность эпилимниона составляет 6—8 м. Металимнион расположен на глубинах от 6 до 14 м. Градиент температуры в нем — 1.5—2.0°C на метр, в отдельных случаях он достигает 3°C. Придонные слои озера ниже изобаты 12—14 м — область гиполимниона. Температура воды в нем может колебаться от 5 до 10°C. Аналогичное распределение температуры по глубинам в период максимального развития летней стагнации (27—28 июля) описано Л. Л. Россолимо [3].

Основным фактором, определяющим интенсивный весенне-летний прогрев глубинных слоев озера и крупномасштабные вертикальные перемещения слоя скачка, служат ветровые перемешивания (рис. 1). С действием ветра связан и наклон металимниона, зафиксированный 10 июля 1980 г. (рис. 2). Наличие развитого в течение почти 3 летних месяцев металимниона и довольно частых шквальных ветров над акваторией озера должно вызвать развитие в нем термических сейш. Однако, для определения их параметров необходимы длительные стационарные наблюдения.

С августа начинается период осеннего охлаждения водной толщи озера, среднемесячная температура поверхностного слоя по сравнению с июлем понижается на 1.3°C, составляя при этом 17.5°C. Интенсивное разрушение слоя скачка происходит при понижении температуры поверхностного слоя до 14—15°C и развитии вертикального конвективного перемешивания. Уже во второй третьей декаде сентября в озере, как правило, наблюдается гомотермия при температуре 14—9°C, сохраняющаяся в течение октября. Средняя многолетняя дата перехода температуры че

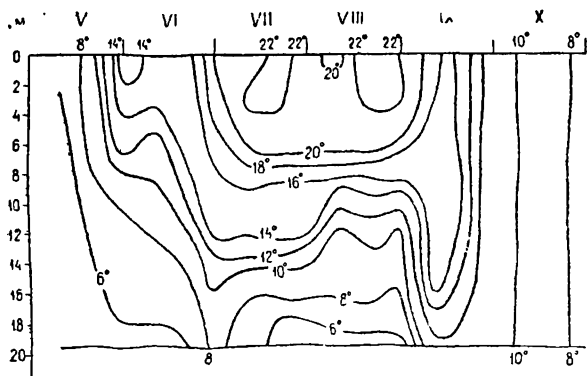


Рис. 1. Распределение температуры на рейдовой вертикали в центральной части оз. Плесеево в 1967 г.

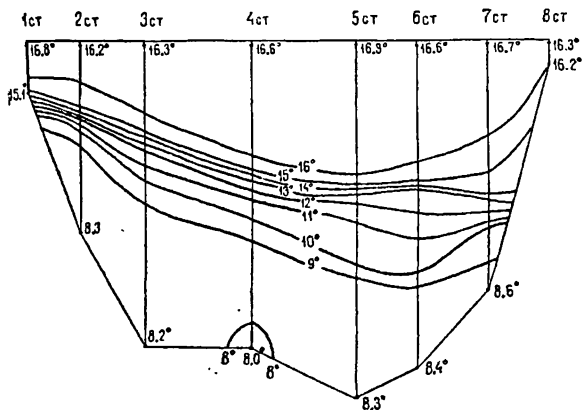


Рис. 2. Распределение температуры по большой оси озера 10 июля 1980 г.

рез 4°C приходится на 31 октября, а появление первых ледовых образований — 4 ноября. Ледяной покров на озере устанавливается 2 декабря [2].

Зимой в озере наблюдается обратная температурная стратификация. Абсолютная величина температуры воды на отдельных горизонтах определяется тем запасом тепла, который имела водная толща к моменту установления ледового покрова. Если в предледоставный период отмечалась пониженная ветровая активность и в водной массе сохранился достаточный теплозапас, то в декабре—январе температура воды с глубиной (до 14—15 м) постоянно повышается от 0° до 4°C. В придонных слоях, ниже 15 м, она сохраняется на уровне 4—4.5°C (1979 г.). При интенсивном осеннем охлаждении водной толщи озера вследствие ветрового перемешивания в декабре—январе на глубине 15—16 м температура воды не превышает 2°C (1978 г.).

К концу зимы за счет отдачи тепла грунтами температура воды в озере постепенно повышается. Так, в марте 1979 г. повышение температуры составило на горизонте 5 м — 1.8, 7.5 м — 2, 12.5 м — 2.5°C. В апреле в озере наблюдается незначительный подледный прогрев воды за счет проникающей солнечной радиации.

Таким образом, температурный режим оз. Плещеево характеризуется медленным прогревом водной толщи после вскрытия, кратковременной весенней гомотермией, устойчивым расслоением, сохраняющимся с мая по сентябрь, продолжительной осенней гомотермией и незначительным прогревом глубинных слоев в зимний период.

ЛИТЕРАТУРА

1. Материалы наблюдений на озерах и водохранилищах. (Дополнение к Гидрол., ежегоднику). 1964—1976. М., 1968, Горький, 1969—1977, т. 4, вып. 1—3.
2. Основные гидрологические характеристики. Л., 1979, т. 10. 483 с.
3. Россолимо Л. Л. Гидрологический очерк Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, М., 1931, вып. 13—14, с. 70—118.

С. А. ПОДДУБНЫЙ, А. С. ЛИТВИНОВ

О ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ ЦИРКУЛЯЦИИ ВОД В ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Для оценки горизонтальной циркуляции вод исследуемого водоема была использована стационарная модель А. И. Фельзенбаума, основанная на методе полных потоков применительно к морям малой, средней и большой глубины [3]. Данная модель, учитывая поле ветра над водоемом, рельеф дна, турбулентный обмен по вертикали, позволяет получить информацию об интегральной циркуляции, возвышениях уровня и течениях на отдельных горизонтах [2].

Апробирование модели проводилось на Белом озере и Рыбинском водохранилище, где была получена удовлетворительная сходимость расчетных и натурных данных [1, 4].

Исходя из допущений модели [3], выбор граничного контура определяется условием $H_{cp} = 0.1 H_{cp} + 0.2 H_{cp}$, что для оз. Плещеево соответствует изобате 1—1.5 м. Шаг сетки выбирался с учетом поля глубин, при выполнении для каждой узловой точки условия

$$\left| \frac{H_{i+1,j}^3 - H_{i-1,j}^3}{4H_{i,j}^3} \right| < 1 \quad \left| \frac{H_{i,j+1}^3 - H_{i,j-1}^3}{4H_{i,j}^3} \right| < 1 \quad (1)$$

В результате анализа батиметрической карты и принятого во внимание условия (1) был выбран шаг сетки $h=500$ м.

Построение полей преобладающего ветра проводилось по средним многолетним данным метеостанции в г. Переславле-Залесском, выбранным из климатологического справочника СССР за 15-летний период. Преобладающее направление ветра для 6 мес. безледного периода (май—октябрь) вычислялось по формуле

$$\alpha_{\max} = \left| 1 + \frac{n_3 - n_1}{(n_3 - n_1) + (n_2 - n_4)} \right| \cdot 45^\circ \quad (2)$$

где n_3 — румб с максимальной повторяемостью, $n_2 < n_3$, $n_1 < n_2$, $n_4 < n_2$. α_{\max} отсчитывается от середины самого левого октанта [3].

В целом для навигационного периода можно выделить 2 преобладающих направления ветра: северо-западное и юго-западное с повторяемостью 31% и 52% соответственно (см. таблицу).

Значения α_{\max} для безледного периода

Месяцы	α_{\max}		Месяцы	α_{\max}	
	град.	повторяемость, %		град.	повторяемость, %
V	21	53	VIII	246	53
	234	33		318	27
	152	14		43	13
VI	301	53	IX	153	7
	245	40		236	73
	125	7		226	27
XII	231	47	X	237	73
	322	40		293	20
	55	13		146	7

Северо-восточное и юго-восточное направления встречаются реже, их повторяемость равна 11% и 6%. Средняя многолетняя скорость ветра с мая по октябрь составила 3.6 м/с, минимальная — 1.8 м/с,

максимальная — 5.2 м/с. Из-за малости акватории поле ветра принималось однородным.

В качестве граничных условий на твердых границах принималось условие отсутствия расходов воды в направлении нормали к береговой черте, т. е. $(Sn)_L = 0$, на жидких — условие свободного протекания, на дне водоема — движение отсутствует и выполняется условие прилипания, на поверхности — тангенциальное напряжение ветра уравнивается турбулентным трением в воде.

Оценка роли стоковых течений в общей циркуляции вод озера показала, что ввиду незначительных расходов рек Трубежа и Вексы (3—5 м³/с) приток в озеро и сток из него не оказывают суще-

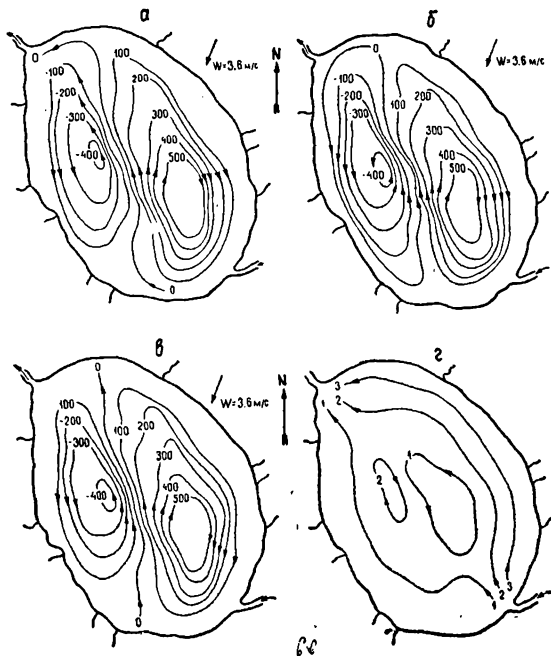


Рис. 1. Схемы интегральной циркуляции при различных величинах притока и стока.

а — приток равен стоку, б — приток меньше стока, в — приток и сток равны нулю, г — условие штиля.

ственного влияния на характер общей циркуляции. Расходы воды в направлении интегрального переноса между вертикалями, проведенными через соседние узловые точки сеточной области при ветре, дующем вдоль продольной оси озера, на два порядка больше, чем расходы стокового течения (рис. 1). В связи с этим для характеристики особенностей циркуляции вод озера были выполнены расчеты по 4 выделенным направлениям ветра со средней, максимальной и минимальной скоростью без учета притока и стока из озера.

Результаты расчетов показали, что при любом из преобладающих направлений ветра в озере наблюдаются 2 вихревые зоны, расположенные симметрично относительно продольной, либо по-

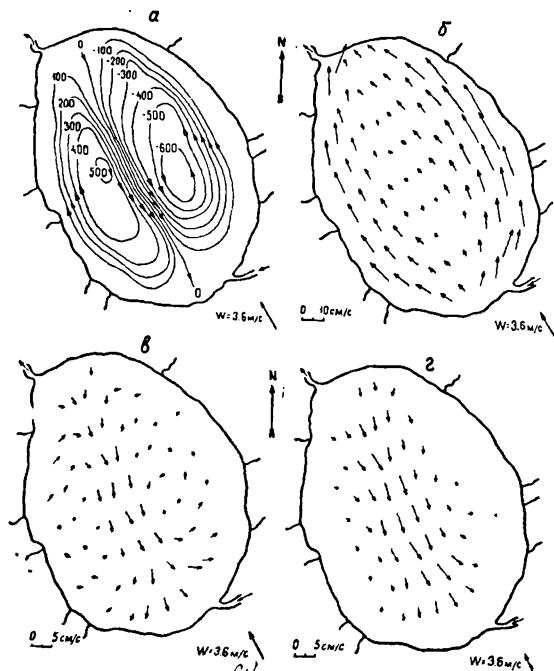


Рис. 2. Схемы интегральной циркуляции (а) и векторного поля течений (б—г) при юго-восточном ветре; б — поверхность, а — 6 м, г — 10 м.

перечной оси. Циклоническая циркуляция развивается справа от направления действия ветра, а антициклоническая — слева (рис. 2, а). Размеры вихрей составляют 2—3, 4.5—5.6 км при юго-западных (северо-восточных) ветрах и 2.2—2.7, 6.5—7 км при северо-западных (юго-восточных ветрах). В системе вихрей, при увеличении скорости ветра от 1.8 м/с до 5.2 м/с расходы в направлении интегрального переноса между вертикалями, проведенными через соседние узловые точки сеточной области, изменяются от 25—150 м³/с до 100—600 м³/с.

Изменение направления ветра на 90° приводит к смещению центров циркуляционных зон на расстояние 2—2.5 км. При смене же ветра на 180° центры вихрей практически не смещаются, но направление переноса в них меняется на противоположное.

При анализе векторного поля течений на отдельных горизонтах (0, 4, 6, 8, 10 м) установлено, что для всех типов ветров в поверхностном слое до глубины 3 м преобладает перенос вод по ветру. В слое 4—8 м в векторном поле прослеживаются вихревые образования циклонического и антициклонического характера (рис. 2, б, в, г). В этом же слое отмечается наибольшая изменчивость скорости течения и разброс его по направлению. Глубже 10 м всю акваторию озера охватывает противотечение.

Максимальные скорости течения наблюдаются на поверхности в прибрежных районах и достигают величин 26—36 см/с, а минимальные — 0.1—0.3 см/с — на глубинах 4—8 м и в ядрах циркуляций.

Особый интерес представляет оценка времени установления и затухания течений в озере. Время достижения установившегося состояния при отсутствии движения в начальный момент времени t_0 до момента установления течения $t_{уст}$ при равномерном усилении ветра для мелководных и однородных по плотности озер может быть оценено по формуле [5]

$$t_{уст} = \frac{h^2}{A_v} \quad (3)$$

Здесь h — глубина озера, $A_v = 0.54 \times 10^{-4} \omega h$ — коэффициент вертикального турбулентного обмена количеством движения.

Развитие течения во времени до установившегося состояния в первом приближении можно описать с помощью экспоненциальных зависимостей типа

$$V_t = V_{уст} \left(1 - e^{-\frac{A_v}{h^2} K t} \right), \quad (4)$$

где V_t — скорость течения в определенный момент времени, $V_{уст}$ — средняя по водоему скорость установившегося течения при заданной скорости ветра, K — безразмерный коэффициент.

Расчет V_t проводится в следующей последовательности. По формуле (3) определяется время установления течения, затем вычисляется коэффициент K из условия, что

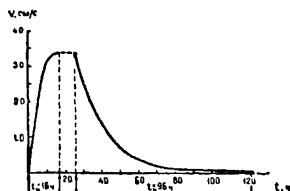


Рис. 3. Установление и затухание течений во времени.

$$(1 - e^{-\frac{\Delta v}{h^2} k t_{уст}}) \approx 1$$

Для случая оз. Плещеево $K=4.5$. Расчет V_t проводился по формуле (4) с шагом по времени в 1 ч до момента, когда различие в скорости не превышает 1%.

Время затухания ($t_{зат}$) может быть оценено также с помощью экспоненциальной зависимости вида

$$V_t = V_{уст} e^{-\frac{\Delta v}{h^2} t_{зат}} \quad (5)$$

Если принять, что глубина озера $h = \bar{h} = 12$ м, в начальный момент времени t_0 движение в озере отсутствует ($V=0$), то при равномерном усилении ветра с момента t_0 от 0 до 4 м/с время ($t_{уст}$), необходимое для установления средней скорости движения водной массы $V_{уст} = 3.4$ см/с, соответствующей данной скорости ветра, будет порядка 15 ч. При отмеченных условиях расчет времени затухания по зависимости (5) показывает, что после прекращения действия ветра $t_{зат}$ составит 3—4 сут. График зависимости, описывающей процессы установления и затухания течения, показан на рис. 3.

В настоящее время на озере отсутствуют какие-либо инструментальные наблюдения над течениями, что не дает возможности сравнить полученные данные с результатами натурных измерений. Однако выполненные расчеты позволили выявить особенности динамики вод оз. Плещеево в безледный период и оценить роль притока и стока в формировании циркуляции его вод.

ЛИТЕРАТУРА

1. Буторин Н. В., Литвинов А. С., Фомичев И. Ф., Поддубный С. А. Горизонтальная циркуляция вод в Рыбинском водохранилище и возможные ее изменения при перераспределении стока.— В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 150—167.
2. Методика расчета установившихся течений в мелководных морях. Под ред. Г. В. Еремеевой. М., 1970, 64 с.
3. Фельдзельбаум А. И. Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М., 1960, 127 с.
4. Фомичев И. Ф., Литвинов А. С. О циркуляции вод Белого озера при различном ветре.— Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1979, № 41, с. 62—64.
5. Lick W. Numerical Models of Lake Currents. U. S. Environmental protection agency of research and development environmental Research laboratory. Duluth, Minnesota, 1976, 140 p.

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

При изучении донных отложений оз. Плещеево использованы материалы грунтовой съемки, проведенной сотрудниками ИБВВ АН СССР в марте 1980 г. по поперечному и продольному разрезам (55 станций), а также данные бентосной съемки 1979 г. (50 станций). Грунтовая съемка верхнего слоя отложений (0—10 см) проводилась с помощью воронкового лота. В пробах, отобранных в марте 1980 г., содержание общего углерода и азота определялось на CHN-1 — анализаторе (производство ЧССР), точность определения 0.3%, углерод карбонатов — по методике Э. С. Бикбулатова и др. [3], общий фосфор — персульфатным методом [1, 2]. Разность между содержанием общего углерода и карбонатного принималась за органический углерод. Общий азот рассматривался как органический, поскольку содержание обменного аммонийного азота в донных отложениях водохранилищ и озер данного региона не превышает сотых-тысячных долей процента. Все определения проводились в трехкратной повторности.

Ранее донные отложения озера исследовали М. Первухин [6], Н. К. Дексбах и М. Грандильевская-Дексбах [4], составившие схему распределения грунтов.

Основное поступление взвешенного осадочного материала на дно озера происходит весной во время половодья и в периоды массового отмирания фитопланктона. Установление доли аллохтонного и автохтонного взвешенного вещества в донных отложениях пока не представляется возможным.

Распределение донных отложений определяется гидродинамическими процессами, происходящими в озере, и характеризуется теми же закономерностями, что и в водохранилищах. До изобаты 3 м (25.6% площади озера) происходит накопление вторичного песка средней крупности (рис. 1). Ниже 3-метровой изобаты до отметок 10—12 м по всему западному склону дна озера расположен обширный свал глубин с уклонами в 10—15°. В восточной части озера свал составляет менее 1°. На этом участке (23.8% площади озера) накапливается черный илстый песок и песчанистый ил. Основная котловина, расположенная ниже 12-метровой изобаты (50.6% площади озера) с максимальной глубиной 25 м, измеренной в северо-западной части озера, представлена черным илом. По консистенции и содержанию органического вещества черный ил сходен с серым илом верхневолжских водохранилищ. При высушении эти илы по цвету практически не отличаются. Контрастный, черный цвет отложений озера, по-видимому, связан с тем, что главным источником их поступления является автохтонное взвешенное вещество. Оливковый ил, отмеченный в 1930 г. Н. К. Дексбах и М. Грандильевской-Дексбах [4], нами не обнаружен. Зона

ракуши на дне озера к настоящему времени перекрыта слоем черного ила (3—8 см) и не характерна для верхнего слоя осадков.

Наиболее пестрая картина распределения донных отложений наблюдается в южной части озера. Рельеф дна здесь более пологий. Основной свал глубин находится на расстоянии 1,5 км, в то время как в остальных частях озера он удален на 300—500 м от берега. Наличие мелководного участка, влияние стоковых течений р. Трубеж и высокая повторяемость ветров свыше 10 м/с северо-западных и северо-восточных направлений позволяют отнести этот участок к зоне неустойчивого динамического равновесия. Поэтому донные отложения южной части озера представлены в виде поясов осадков с различными физико-механическими свойствами, а, следовательно, и с разным содержанием органического вещества и биогенных элементов (рис. 1, 2).

В целом морфометрия озера и гидродинамические условия наложили свой отпечаток на структуру донных отложений, которая

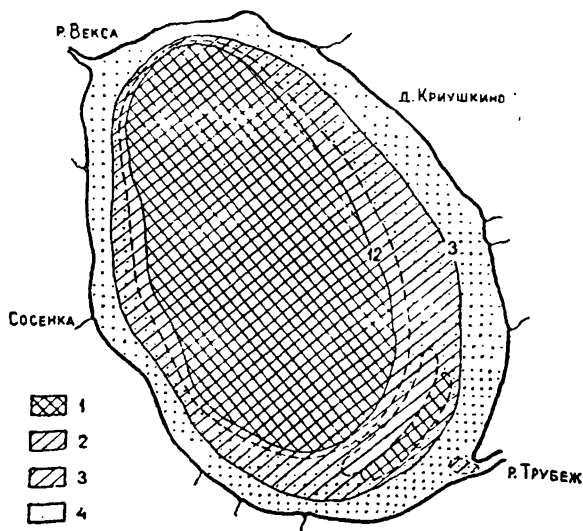


Рис. 1. Схема распределения донных отложений озера по материалам грунтовых съемок 1979—1980 гг.

1 — черный ил, 2 — черный песчаный ил, 3 — илистый песок, 4 — песок. Сплошная линия — изобата четкого разделения типа отложений, пунктирная — граница нечеткая.

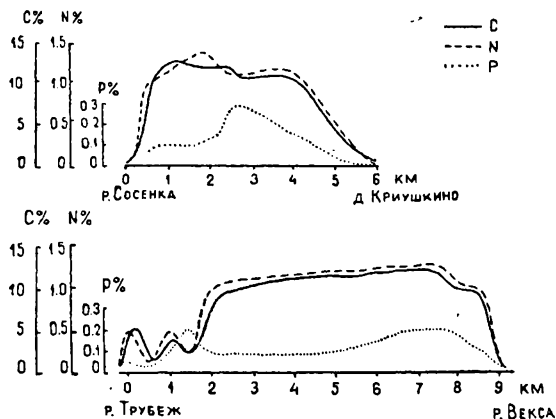


Рис. 2. Изменения концентраций биогенных элементов в донных отложениях озера.

характеризуется увеличением дисперсности частиц грунта от мелководий к глубинной части. Концентрации биогенных элементов в верхнем слое осадков подчинены этой же закономерности (см. таблицу). Среднее содержание биогенных элементов по типам донных отложений находится в тех же пределах, что и в верхневолжских водохранилищах.

Концентрации биогенных элементов в верхнем слое осадков озера по глубинам, % от веса

Глубина, м	Количество станций	Тип отложений	$C_{\text{общ}}$	$C_{\text{карб}}$	$C_{\text{орг}}$	$N_{\text{общ}}$	$P_{\text{общ}}$	C : N
0—3	4	песок	0.4	0.1	0.3	0.08	0.02	3.8
3—8	4	илистый песок	1.1	0.1	1.0	0.16	0.08	6.3
	3	черный песчанистый ил	5.1	1.0	4.1	0.51	0.08	8.0
8—12	3	черный песчанистый ил	6.1	0.7	5.4	0.65	0.07	8.3
12—20	9	черный ил	10.6	0.9	9.7	1.13	0.11	8.6
>20	3	черный ил	11.6	1.1	10.5	1.19	0.21	8.8

Исключение составляет азот, концентрации которого несколько выше. По разрезам содержание биогенных элементов изменяется в зависимости от типа донных отложений (рис. 2). Углерод карбонатов составляет 0.1—1.1% от сухого веса пробы. В валовом углеводе его доля около 11%, что также находится в пределах, отмеченных в водохранилищах Верхней Волги [5].

На основании грунтовой съемки установлено, что характерными донными отложениями озера стали песок, илстый песок, черный песчанистый ил и черный ил. Оливковый ил и зона ракушки замещены черным илом.

Учитывая, что встречающийся в пробах мертвый ракушечник перекрыт в среднем 5-сантиметровым слоем ила, можно сделать предположение, что за период с 1930 по 1980 гг. в основной котловине озера накопление ила составило около 1 мм в год, или в объемном выражении 25000 м³/год. Принимая объемный вес на абсолютно сухую навеску черного ила по аналогии с серым илом верхневолжских водохранилищ, в среднем 0.30 г/см³, на дне озера (глубже 12-метровой изобаты) откладывается в год около 7 тыс. т вещества, или 280 г/м². На долю углерода приходится около 700 т, азота — 80 т и фосфора — 10 т. Темпы накопления биогенных элементов в пелагиали озера Плещеево составили 28 г·м⁻²·год⁻¹ C_{орг}, 3.2 г·м⁻²·год⁻¹ N_{общ} и 0.4 г·м⁻²·год⁻¹ P_{общ}. Полученные результаты могут быть использованы в балансовых расчетах, а также в оценке биопродуктивности экосистемы озера.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973, 270 с.
2. Бикбулатов Э. С. О методе определения общего фосфора в природных водах. — Гидрохим. материалы, 1974, т. 60, с. 167—173.
3. Бикбулатов Э. С., Скопинцев Б. А., Бикбулатова Е. М. Определение органического углерода в пресных водах персульфатным методом. — В кн.: Матер. к совещ. по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969, с. 147—155.
4. Дексбах Н. К., Грандильевская-Дексбах М. Л. Донное население и продуктивность дна Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1937, вып. 13—14, с. 131—180.
5. Законнов В. В. Содержание и распределение биогенных элементов в наносах верхневолжских водохранилищ. — В кн.: Вопросы формирования природных вод в условиях антропогенного воздействия. Л., 1981, с. 39—40.
6. Первухин М. Переславское озеро, ч. 2 и 3. — Тр. Переславль-Залесского историко-худож. и краеведч. музея, 1927, вып. 3, с. 3—97.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИЙ И АКТИВНОСТЬ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ОЗЕРЕ ПЛЕЩЕЕВО

В рамках комплексной программы изучения оз. Плещеево нами в двух экспедициях в конце июня — начале августа 1981 г. было предпринято микробиологическое обследование озера. Изучали вертикальное распределение температуры, растворенных O_2 , метана, сероводорода. Выполнены определения продукции органического вещества при фотосинтезе фитопланктона, его аэробной деструкции, интенсивности темновой ассимиляции CO_2 . Произведен учет общей численности бактерий, их биомассы и продукции, а также числа сапрофитных, углеводородокисляющих и *Coli* — бактерий.

Работу по изучению вертикального распределения различных показателей выполняли на глубоководных станциях 4 и 5 (рис. 1). Горизонтальное распределение микроорганизмов изучали на разрезе от побережья у г. Переславля (ст. 1) до середины озера и по разрезу от центра к побережью незаселенного берега (ст. 6, 7 и 8).

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона и темновой ассимиляции CO_2 измеряли радиоуглеродным методом, деструкцию органического вещества — по потреблению растворенного O_2 . Общую численность бактерий подсчитывали на мембранных фильтрах «Сыппор» с диаметром пор 0,4 мкм. Число сапрофитных бактерий учитывали посевами на РПА, бактерий *Coli* — группы на проращиваемых фильтрах на среде Эндо, углеводородокисляющих микроорганизмов — на среде Таусона с добавлением солярового масла и керосина. Техника перечисленных определений описана в практическом руководстве В. И. Романенко и С. И. Кузнецова [2]. H_2S анализировали подометрическим титрованием, CH_4 — на газовом хроматографе «Хром-3» с детектором по теплопроводности.

В конце июня — начале июля температурный скачок располагался в горизонте 8—11 м. Растворенный кислород присутствовал во всей водной массе. В верхних слоях его концентрации составляли 8,5—9,5 мг·л⁻¹, на глубинах 6—15 м — от 6,5 до 5,7, а в придонном горизонте — около 3,5 мг O_2 ·л⁻¹. По остальным па-

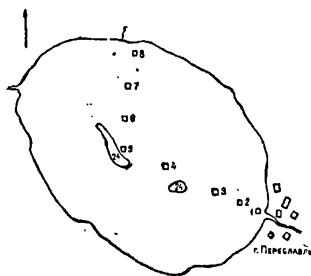


Рис. 1. Расположение станций на оз. Плещеево.

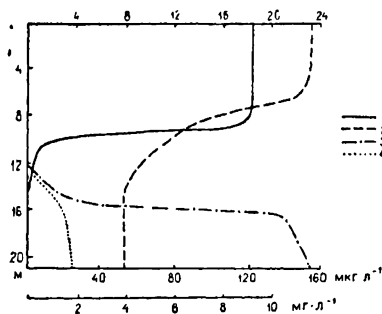


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры, $^{\circ}\text{C}$ (1), растворенного кислорода, $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (2), метана, $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (3) сероводорода, $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (4).

на глубине 10 м (рис. 2). Глубже 15 м вся водная масса не содержала растворенного кислорода. В образовании анаэробной зоны в водной массе озера принимали участие восстановленные соединения серы и углерода — H_2S и CH_4 . Содержание сероводорода от дна до глубины 16 м составило $1.8 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$. В более высоких горизонтах концентрация H_2S уменьшалась и на глубине 13 м сероводород отсутствовал. Количество CH_4 в слое 21—17 м достигало $150 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ (рис. 2). В интервале 17—15 м произошло резкое снижение (до $30 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) его концентрации. Полностью метан исчез из воды на глубине 12.5 м. Исходя из концентраций растворов этих газов, доля сероводорода в поддержании анаэробной зоны составила 70—75%, метана — 25—30%.

24

раметрам величины, полученные в начале и конце июля, оказались близкими. Здесь изложены результаты, относящиеся к концу июля — началу августа.

Слой температурного скачка пришелся на глубину 7.5—11 м, где температура снижалась с 22 до 10° , а с глубины 14 м до дна она оставалась постоянной около 8° . Содержание растворенного кислорода от поверхности до 9 м было высоким (около $9 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$) и резко снижалось до незначительного более 1 $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$

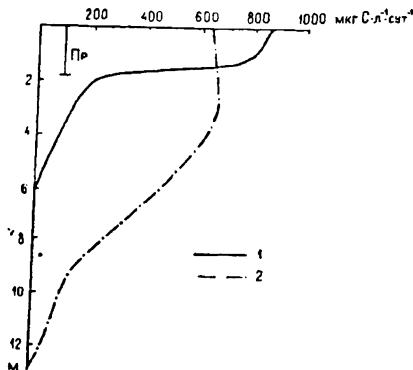


Рис. 3. Продукция органического вещества фитопланктоном, $\text{мгг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ (1) и его аэробная деструкция, $\text{мгг}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$ (2).

Прозрачность воды по всей акватории озера достигала 2 м. В верхнем 1,5-метровом слое продукция органического вещества фитопланктоном превышала $800 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сутки}^{-1}$. В больших глубинах она резко снижалась и к 6 м была отмечена лишь следовая интенсивность фотосинтеза фитопланктона (рис. 3). Продукция органического вещества фитопланктоном составила под 1 м^2 $1.78 \text{ г С} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Аэробный распад органического вещества отмечали во всем аэрированном столбе воды. Интенсивность его варьировала от 1.38 в поверхностном слое до $0.15 \text{ мг О}_2 \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ в гипolimнии, содержащем растворенный кислород. За сутки под 1 м^2 аэробной деструкции подвергалось 4.87 г С . Последняя, таким образом, в 2.75 раза превышала продукцию органического вещества фитопланктоном. Н. А. Лаптева и С. В. Монакова [1] в июле 1974 г. выявили 2,5-кратное превышение аэробного распада органического вещества над его продуцированием под 1 м^2 за сут.

Общая численность бактерий колебалась в эпилимнии от 2.3 до $2.8 \text{ млн. кл. в } 1 \text{ мл воды}$. В области верхней границы металимния отмечено увеличение числа бактерий до $3.5 \text{ млн} \cdot \text{мл}^{-1}$ и снижение его до $1.8 \text{ млн} \cdot \text{мл}^{-1}$ у нижней границы металимния на глубине 10.5 м (рис. 4). В гипolimнии численность бактерий возрастала и с глубины 15 м превышала $5 \text{ млн} \cdot \text{мл}^{-1}$. Биомасса бактерий варьировала в пределах $35\text{—}40 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$ в эпилимнии, увеличиваясь в придонных слоях до $70\text{—}80 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1}$.

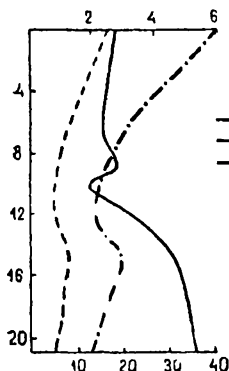


Рис. 4. Общая численность бактерий (1), темновая ассимиляция CO_2 (2) и продукция бактериальной биомассы (3).

По оси ординат — глубина, м; по осям абсцисс: сверху — общая численность бактерий, млн кл. мл^{-1} , темновая ассимиляция CO_2 , мкг $\text{С} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, внизу — продукция бактериальной биомассы, мкг $\text{С} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Удвоение числа бактериальных клеток в верхнем 10-метровом слое происходило за $33\text{—}36 \text{ ч}$. В гипolimнии оно увеличивалось до $60\text{—}67 \text{ ч}$ в слое $12\text{—}15 \text{ м}$ и до 96.8 ч — в придонном. Продукция бактериальной биомассы была наибольшей ($41.7 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) в поверхностном слое воды, в гипolimнии снижалась до 13.3 , вновь возросла до $20 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ на глубине 15 м с последующим снижением к придонному горизонту.

Интенсивность темновой ассимиляции CO_2 , характеризующая активность бактериопланктона, равнялась $2.5 \text{ мкг С} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ в поверхностном слое и уменьшалась до $0.8\text{—}0.9$ в гипolimнии. Несколько

большая интенсивность темновой ассимиляции CO_2 на глубине 15 м была обеспечена микроорганизмами, окисляющими сероводород и метан, поскольку в этом слое было отмечено совместное присутствие восстановленной серы, метана и кислорода.

Наибольшая величина общей численности бактерий ($5.41 \text{ млн кл. мл}^{-1}$) отмечена в прибрежной зоне около г. Переславля (рис. 5). По мере удаления от расположенного на берегу озера города, концентрация бактериальных клеток в воде снижалась. На расстоянии более 2 км от берега влияние городских стоков на общую численность бактерий в воде отсутствовало. Плотность бактериальных клеток в прибрежной воде у незаселенного берега составила 3.60, а на расстоянии 1 км — $3.12 \text{ млн кл. мл}^{-1}$.

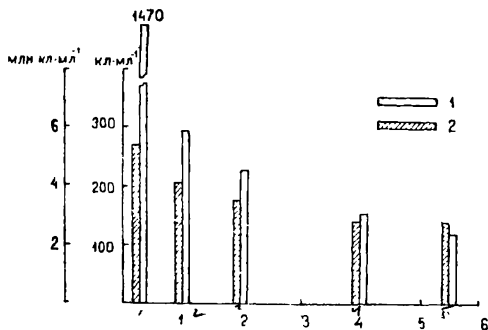


Рис. 5. Горизонтальное распределение общего количества бактерий и числа сапрофитных бактерий в воде оз. Пleshчево. 1 — число сапрофитных бактерий, кл. мл⁻¹, 2 — общее количество бактерий, млн кл. мл⁻¹. По оси абсцисс — удаление от г. Переславля к центру озера, км.

Число сапрофитных бактерий в прибрежье у города достигало 1470 кл. мл^{-1} . Уже на расстоянии 1 км их количество уменьшилось до 295 в 1 мл, а в центре озера не превышало 120 кл. мл^{-1} . Доля сапрофитов от общей численности бактерий (%) на ст. 1 составила 0.027, а на расстоянии 1—5.5 км от г. Переславля она не превышала 0.007—0.004%. Количество микроорганизмов *Coli* — группы в 1 л воды у города достигало 780. В 2 км от берега их плотность уменьшалась до 220, а в центре озера — до 80 кл в 1 л. Снижение общей численности бактерий, числа сапрофитов, доли последних от общего числа бактерий, а также микроорганизмов *Coli* — группы на расстоянии в 1 км от заселенного прибрежья показывает отсутствие интенсивного загрязнения со стоками города и большую роль литоральной зоны в самоочищении озера.

Микроорганизмы, окисляющие углеводороды, обнаружены в донных отложениях в непосредственной близости от города в количестве нескольких млн. кл. в 1 мл ила. На расстоянии 2 км от берега их численность снизилась в сотни раз, а в центре озера не превышала тыс. кл. в 1 мл ила. В воде такие бактерии отмечены в количестве нескольких сотен в 1 мл только в устье р. Трубеж и на расстоянии 300 м от берега. На остальной акватории озера углеводородокисляющие микроорганизмы обнаружены не были.

Таким образом, в гипolimнионе сформировалась анаэробная зона, обусловленная поступлением в воду из иловых отложений сероводорода и метана. Суточная продукция органического вещества в летний период составила $1.74 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2}$. Аэробному распаду за это же время подверглось в 2.75 раза больше органического вещества, что возможно при значительном аллохтонном его поступлении в озеро.

Общая численность бактерий в воде по акватории озера варьировала от 5.41 до 2.78 млн кл./мл⁻¹. Распределение сапрофитных и *Coli* — бактерий показали удовлетворительное санитарное состояние озера кроме узкой полосы побережья в районе устья р. Трубеж и городского пляжа. Распределение углеводородокисляющих микроорганизмов выявило локальное загрязнение озера нефтепродуктами в районе устья р. Трубеж.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лаптева Н. А., Монакова С. В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области. — Микробиология, 1976, т. 45, вып. 4, с. 717—722.
2. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974, 196 с.

Ю. В. ЕРШОВ

СОДЕРЖАНИЕ УГЛЕВОДОРОДОВ В ВОДЕ И ГРУНТАХ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Для оценки содержания нефтепродуктов в оз. Плещеево сотрудниками Института в июле и октябре 1979 г. было произведено обследование этого водоема.

Визуально было отмечено, что акватория водоема свободна от пленки нефтяного происхождения. Отдельные ее пятна встречались на поверхности воды литорали озера только в его южной части вблизи г. Переславль-Залесский, в районе строительства насосной станции и на поверхности р. Трубеж в черте города. В двух последних районах часто встречались отдельные иризирующие промазки нефтепродуктов по берегам и на прибрежной растительности. Здесь же при взмучивании донных отложений иногда на поверхность воды всплывали пятна нефтяной пленки.

Таким образом, по визуальной шкале загрязнение нефтью оз. Плещеево достигает 2 баллов, т. е. это водоем, слабо загрязненный нефтепродуктами [2].

Помимо визуального обследования озера и р. Трубеж в экспедиционных рейсах было собрано 35 образцов воды и 52 пробы донных отложений для количественного определения в них битумоида углеводородов и смолистых веществ. Сеть станций, на которых производили отбор образцов воды и илов, охватывала озеро в целом и р. Трубеж. На глубоководных станциях пробы воды отбирали батометром Рутнера с горизонтов 0,5 м от поверхности воды и 0,5 м от дна, на литорали и в реке — с горизонта 0,5 м от поверхности воды. Образцы воды либо сразу же обрабатывались четыреххлористым углеродом, или фиксировались им в объеме 25 мл на 1 л воды, а затем через 2—3 ч экстрагировались. Каждый литр воды экстрагировали 25 мл четыреххлористого углерода дважды. Время экстракции — 5 мин, время разделения фаз — 15 мин. При экстрагировании почти весь четыреххлористый углерод вовлекался в образование пенообразной массы, которую в дальнейшем разрушали методом замораживания — размораживания [6]. Сумму веществ (битумонд), извлекаемых из воды четыреххлористым углеродом, определяли гравиметрически, углеводороды — ИК-методом в сочетании с колоночной хроматографией [8].

Результаты определения показывают, что концентрации битумоида в воде р. Трубеж на всем ее протяжении отличаются незначительно, а содержание углеводородов в июле было в среднем в 5 раз, в октябре в 2 раза больше на участке реки в черте города, чем выше его (табл. 1). Такое распределение углеводородов как в географическом, так и в сезонном аспекте можно объяснить антро-

Таблица 1

Распределение углеводородов в воде р. Трубеж и оз. Плещеево

Место отбора проб	Битумоиды, мг/л	Углеводороды, мг/л	
	июль	июль	октябрь
Трубеж, выше города	0.40	0.040	0.030—0.050 0.040
Трубеж, в черте города	0.5—0.7 0.50	0.060—0.230 0.160	0.050—0.080 0.060
Разрез Ботик Петра - Никитский монастырь	0.5—0.6 0.55	0.068—0.140 0.100	0.040—0.050 0.040
Центральный разрез Соломдино — Синий камень	0.4—0.7 0.55	0.010—0.140 0.050	0.010—0.100 0.040
Разрез, 1.5 км от северного берега	0.5—0.6 0.50	0.010—0.060 0.020	0.030—0.040 0.030
Векса	0.40	0.020	0.030

погненным воздействием города. В г. Переславль-Залесском нет нефтеперерабатывающих заводов, и сточные воды промышленного и бытового происхождения не поступают в р. Трубеж, поэтому можно утверждать, что основным источником поступления абогенных углеводородов в реку является ливневый сток с территории города и маломерный флот, который широко использовался населением до 1979 г. С 1980 г. использование моторных лодок на озере запрещено. Количество битумоида и углеводородов в воде озера по сравнению с рекой несколько ниже и варьирует в пределах 0.4—0.7 и 0.01—0.145 мг/л соответственно. Наибольшие концентрации углеводородов в воде озера приурочены к участку строительства насосной станции и литорали озера в его южной части, куда поступают насыщенные углеводородами воды р. Трубеж.

Содержание углеводородов в воде озера в июле уменьшалось по мере удаления от устья р. Трубеж в сторону р. Вексы. Так, средняя концентрация углеводородов в 1 км от южного берега была равна 0.1 мг/л, в центральной части озера — 0.05 мг/л, в 1 км от северного берега — 0.02 мг/л и в воде р. Вексы — 0.02 мг/л. Следовательно, в вегетационный период озеро легко справлялось с нефтяным загрязнением. Осенью такой закономерности не наблюдалось, однако в среднем концентрация углеводородов в воде была несколько ниже, чем летом. Это обусловлено уменьшением интенсивности движения моторных лодок и снижением биомассы микрофлоры и фитопланктона, которые синтезируют углеводороды, создавая тем самым определенный биогенный фон углеводородов в воде озера. Уменьшение биомассы фитопланктона и микрофлоры осенью влечет за собой снижение интенсивности самоочищения озера от биогенных ($У_6$) и антропогенных углеводородов ($У_а$).

В соответствии с гигиеническими и рыбохозяйственными требованиями для водоемов предусмотрены ПДК для много- и малосернистой нефти — 0.1—0.3 мг/л, бензина — 0.1 мг/л и керосина — 0.05—0.1 мг/л. Приведенные ПДК для нефти и различных нефтепродуктов имеют неадекватные величины, поэтому при оценке воды конкретного водоема на нефтяное загрязнение необходимо использовать ПДК, соответствующую качественному составу углеводородов, извлекаемых из воды. В данном случае летучих $У$ не обнаружено, хотя чувствительность метода позволяет определять их в воде при концентрации до 10 мг/л.

Качественный состав $У$, извлеченных из воды озера и р. Трубеж, летом и осенью идентичен и представлен в основном структурами молекул средней длины цепи C_{12} — C_{35} с температурой кипения выше $150^{\circ}C$. Отсутствие летучих углеводородов в воде р. Трубеж и озера показывает, что для оценки ее состояния можно воспользоваться ПДК для малосернистой нефти, равной 0.3 мг/л. Относительно этого показателя вода оз. Плещеево содержит количество $У$ в 3—15 раз меньше ПДК. В воде устья р. Трубеж максимальная концентрация $У$ достигала 0.23 мг/л, что близко к ПДК.

Использование ПДК не всегда позволяет правильно оценить

нефтяное загрязнение водоема, так как в воде всегда присутствует некоторое количество углеводов биогенного происхождения, иногда достигающее в относительно чистых водоемах значительных величин (1—1.5 мг/л), превышающих ПДК в несколько раз [5]. Поэтому необходимо знать не только валовые концентрации Y в воде или илах, но и долю Y_a и Y_b , соотношением которых определяется интенсивность нефтяного загрязнения. Для количественного расчета Y_a и Y_b можно использовать любую из формул:

$$Y_a = Y - C \frac{\sum_{i=1}^n Y_i / C_i}{n}, \quad (1)$$

$$Y_a = Y - X \frac{\sum_{i=1}^n Y_i / X_i}{n}, \quad (2)$$

где $i=1, 2, 3, \dots, n$, C — концентрация органического вещества (ОВ) в воде или илах в любой точке водоема, C_i — концентрация ОВ в воде или илах на чистых участках водоема, Y_i — концентрация Y в воде или илах на чистых участках водоема, X — концентрация битумоида в воде или илах в любой точке водоема, X_i — концентрация битумоида в воде или илах на чистых участках водоема. Вторые члены в правых частях уравнений 1 и 2 представляют собой содержание Y_b в воде или грунтах в любой точке исследуемого водоема, т. е.

$$Y_b = C \frac{\sum_{i=1}^n Y_i / C_i}{n}, \quad (3)$$

$$Y_b = X \frac{\sum_{i=1}^n Y_i / X_i}{n}, \quad (4)$$

Поскольку в воде не определяли органическое вещество, то для расчета Y_a и Y_b использованы формулы 2 и 4 соответственно. Сред-

нее значение отношения $\frac{\sum_{i=1}^n Y_i / X_i}{n} = 0.045$, вычисленное для воды р. Вексы и озера в 1.5 км от северного берега, принято за величину естественного фона. Расчетные данные показывают, что значительная часть углеводов, обнаруженных в воде р. Трубеж и южной части озера, связана с антропогенным происхождением. Так, в июле концентрация Y_a в воде р. Трубеж выше города была равна в среднем 0.02 мг/л, в черте города достигала максимума (0.13 мг/л), несколько снижалась на литорали озера, прилегающей к городу, до 0.07 мг/л, в центре озера уменьшалась до 0.02 мг/л.

Таким образом, формулы 2 и 4 позволяют описать картину распределения нефтепродуктов в воде озера и р. Трубеж более точно,

чем с помощью ПДК. Действительно, исходя из ПДК, следует, что вода р. Трубеж выше города была чистой, так как валовое количество углеводов в воде было значительно ниже ПДК. Однако содержание $У_a$ от валовой концентрации $У$ составляло половину, т. е. вода р. Трубеж выше города во время обследования подвергалась нефтяному воздействию.

К аналогичному выводу привел анализ величин отношения $У/У_6$, показывающий во сколько раз суммарная концентрация $У$ в воде или илах в любой точке водоема больше количества $У_6$. В воде р. Трубеж выше города количество $У$ превышает $У_6$ в 2 раза, в черте города — в 5, на литорали озера у города — в 3, в центре озера — в 1.2 раза.

Уменьшение значений $У_a$ и $У/У_6$ в соответствии с удалением места отбора образцов воды от устья р. Трубеж в сторону р. Вексы позволяет утверждать, что микрофлора озера легко справлялась с тем количеством углеводов, которое поступало в озеро с водой р. Трубеж.

При оценке донных грунтов на нефтяное воздействие использованы формулы 1, 3 и ряд критериев, таких как $У/У_6$, $У/С$, $У/Х$, $У_a/У$. Органическое вещество в грунтах определяли по потере при прокаливании при температуре 500—550°C, хлороформенный битумоид — гравиметрически, алифатические углеводороды — ИК-методом в сочетании с колоночной хроматографией, асфальтены (А) (тяжелые смолы) — методом тонкослойной хроматографии с флюориметрическим окончанием [1, 6—8]. При определении битумоида, углеводов и асфальтенов донные образцы сушили при комнатной температуре, после чего всю пробу растирали в агатовой ступке до пылеобразной массы. Из растертых образцов брали навеску от 1 до 5 г в зависимости от содержания в них органического вещества, помещали в склянку с притертой пробкой, в которую добавляли 25 мл перегнанного хлороформа, и проводили экстрагирование на магнитной мешалке в течение 20 мин. Полученный экстракт хлороформенного битумоида отстаивали в течение 24 ч, затем фильтровали через бумажный фильтр, предварительно отмтый хлороформом, сливали в склянку с притертой пробкой, а в грунт снова добавляли 15 мл свежего хлороформа и второй раз обрабатывали пробу на магнитной мешалке. После 30-минутного отстаивания полученный раствор фильтровали и соединяли с основным. Хлороформенные экстракты при комнатной температуре выпаривали досуха в предварительно взвешенных стеклянных бюксах и взвешивали. По разности массы бюксов до и после испарения хлороформа определяли количество хлороформенного битумоида. Битумоид делили на две равные части, в одной из них определяли углеводороды, в другой — асфальтены (табл. 2).

Качественный состав донных отложений р. Трубеж и оз. Плещеево неоднороден. На глубоководных станциях озера грунт представлен черным илом, который содержит значительное количество органического вещества, достигающее на некоторых станциях

Содержание С, У, Х, У_а, А, А_а в илах р. Трубеж и оз. Плещеево

Станция	С, мг/г	Х, мг/г	У, мг/г	А, мг/г	У _а , мг/г	У С, %	У Х, %	А _а , мг/г	А С, %	Грунт
Р. Трубеж										
выше города	50,6	1,14	0,07	0,285	0,01	0,12	6,14	0,0	0,50	серый ил
мост д. Доуки	78,2	2,83	0,43	0,620	0,35	0,58	15,19	0,23	0,79	серый ил
городской автодо- рожный мост	52,1	4,86	0,68	1,380	0,63	1,3	13,99	1,12	3,65	то же
в 1 км от устья	25,2	0,56	0,10	0,35	0,09	0,40	17,85	0,23	1,39	песок илистый
устье	62,7	1,50	0,30	1,11	0,24	0,48	20,00	0,80	1,77	песчанистый черный ил
Ботик Петра — монастырь	22,4	1,00	0,10	0,46	0,08	0,45	10,00	0,35	2,05	песок
озере										
ст. 1	10,62	0,31	0,03	0,23	0,02	0,25	9,67	0,18	2,16	песок
ст. 2	5,00	0,25	0,03	0,15	0,03	0,50	12,00	0,12	3,01	то же
ст. 3	79,6	2,67	0,35	2,08	0,27	0,43	13,10	1,68	2,61	песчанистый серый ил
Соломилно — Синий камень	9,8	0,30	0,01	0,25	0,00	0,10	3,33	0,20	2,60	песок
ст. 10, 5 см	250,0	11,4	0,40	1,65	0,15	0,16	3,50	0,40	0,66	черный ил
ст. 10, 20 см	214,0	9,4	0,35	1,55	—	0,16	3,72	—	0,72	черный ил
ст. 4, 5 см	259,2	12,4	0,36	1,35	0,08	0,13	3,9	0,05	0,52	то же
ст. 4, 20 см	228,0	6,1	0,39	1,42	—	0,17	6,39	—	0,62	то же
ст. 5, 5 см	250,5	9,2	0,38	1,35	0,13	0,15	4,13	0,10	0,54	то же
ст. 5, 20 см	197,6	4,4	0,38	0,86	—	0,19	8,63	—	0,43	то же

Станция		С, мг/г	Х, мг/г	У, мг/г	А, мг/г	У ^а , мг/г	У/С, %	У/Х, %	А ^а , мг/г	А/С, %	Грунт
В 1,5 км от се- верного берега	ст. 6	27.4	0.66	0.02	0.19	0.00	0.08	9.10	0.05	0.69	песок
	ст. 8	7.1	0.24	0.02	0.20	0.01	0.29	8.33	0.16	2.80	песок
	ст. 11	14.2	0.27	0.01	0.09	0.00	0.11	3.70	0.02	0.63	то же
	ст. 12, 5 см	277.2	13.0	0.41	1.88	0.13	0.15	3.15	0.49	0.67	черный ил
	ст. 12, 20 см	238.6	6.7	0.40	1.20	—	0.19	5.97	—	0.50	черный ил
	ст. 13	22.8	0.35	0.02	0.13	0.00	0.09	5.7	0.02	0.57	песок
Р. Векса		27.9	0.36	0.02	0.11	0.00	0.07	5.70	0.00	0.39	песок

277 мг/г сухого ила. В литорали озера донные грунты представлены в основном песком или илистым песком с содержанием органического вещества, колеблющегося в спектре величин от 5 до 79 мг/г сухого грунта. В р. Трубеж встречается серый ил, илистый песок и песчанистый черный ил, а в истоке р. Вексы песок. Черный ил озера резко выделяется из грунтового комплекса исследуемой водной системы не только по содержанию органического вещества, но и по максимальной концентрации в нем хлороформенного битумоида, изменяющейся в пределах 9—13 мг/г сухого ила. В песках и илистых песках количество его колеблется в более низких пределах (0.24—2.67 мг/г сухого грунта) и так же, как в черных илах, зависит от содержания органического вещества. На участке р. Трубеж, протекающей в черте города, количество битумоида в грунте варьирует в интервале 0.56—4.86 мг/г и не зависит от содержания в нем ОВ, что обусловлено антропогенным влиянием города на грунты указанного участка реки. В данное время в качестве индикатора нефтяного загрязнения воды или грунтов водоема используют концентрации углеводородов, что не всегда правильно, так как в них всегда присутствует определенное количество биогенных углеводородов, которое необходимо учитывать. Оценить донные отложения на нефтяное загрязнение по содержанию в них углеводородов можно лишь в случае, если грунтовой комплекс водоема представлен однотипными грунтами с одинаковым содержанием органического вещества. Донные отложения исследуемой водной системы не удовлетворяют упомянутому условию, поэтому по концентрации углеводородов четкой картины нефтяного загрязнения грунта не просматривалось. Грунт р. Трубеж выше города содержал количество У, варьирующее в пределах 0.07—0.43 мг/г сухого ила, на участке реки в черте города пределы колебания несколько выше — 0.1—0.68 мг/г, в литорали озера вблизи города они резко снизились — 0.03—0.35 мг/г, в черном иле глубоководной части озера опять возросли — 0.3—0.4 мг/г, в литорали у северного берега и в р. Вексе были минимальны (табл. 2). Причем, содержание У в черных илах и в грунтах литорали озера у северного берега зависело от концентрации ОВ и Х в них, и связь между этими ингредиентами была почти прямой. Такая функциональная зависимость между концентрацией У и ОВ, У и Х может иметь место для воды и грунтов водоемов, слабо или совсем не подверженных нефтяному загрязнению. Корреляционная связь между У и ОВ, У и Х нарушается в грунтах р. Трубеж в черте города и на литорали в южной части озера, где У не зависит от содержания ОВ и Х, что указывает на значительное поступление нефти или ее производных.

Более четкую картину нефтяного воздействия на грунты р. Трубеж и озера дали вычисленные значения отношений У/С, выраженные в процентах. Использование этого отношения оправдывается тем, что в него входит ОВ, являющееся важным показателем качества воды и трофии водоема. В последнее время его используют как один из индикаторов нефтяного загрязнения воды [9]. Однако

при оценке состояния дна с его помощью необходимо определение входящих в него параметров проводить в одном и том же горизонте донных осадков на каждом участке обследуемого водоема, так как его значение возрастает со временем из-за большей биохимической инертности $У$ по сравнению с $ОВ$ в целом [3]. Величины этого показателя были минимальны для грунтов изучаемой водной системы, меньше всего подвергавшихся нефтяному воздействию, и достигали максимума в грунтах, которые постоянно испытывали это влияние (табл. 2). Так, для грунта р. Трубезь выше д. Доуки его значение не превышало 0.12%, ниже деревни, но выше города возросло в 5 раз. Это подтверждает сделанный выше вывод, что р. Трубезь выше города тоже подвергалась нефтяному воздействию. Максимальные пределы колебания этого параметра (0.4—1.3%) достигали в грунтах на участке р. Трубезь в черте города, где больше всего сказывалось антропогенное влияние города.

Грунтовой комплекс озера характеризовался более низким спектром величин этого отношения, и его максимальные значения 0.25—0.5% были свойственны грунтам южной части озера, которые постоянно обогащались антропогенными углеводородами. Амплитуда изменения $У/С$ в черных илах была значительно ниже и пределы колебания уже (0.15—0.16%), для грунтов северной части озера и р. Вексы они минимальны (0.07—0.11%).

Примерно такая же картина распределения нефтепродуктов в грунтах р. Трубезь и озера вырисовывается из анализа величин $У/Х$, выраженных в процентах. Максимальные значения этого коэффициента были характерны для грунтов р. Трубезь в черте города, что указывает на более высокое содержание нефти в них по сравнению с грунтами озера и р. Трубезь выше д. Доуки. Свойство коэффициентов $У/С$ и $У/Х$ увеличиваться в грунтах во времени можно использовать при оценке нефтяного загрязнения грунтов. Если значения $У/С$ и $У/Х$ в осадках увеличиваются в соответствии с глубиной залегания, то можно утверждать, что поверхностный слой грунта слабо или совсем не подвержен нефтяному влиянию или интенсивность загрязнения снизилась. Если же эти коэффициенты по величине в более глубоких слоях грунта меньше, чем в поверхностном, то грунт подвержен значительному нефтяному загрязнению. В глубоководной части озера донные осадки были отобраны на глубине 20 см от поверхности ила и 5-сантиметровый поверхностный слой для сравнения, насколько современные донные осадки богаче углеводородами более ранних. Если скорость илонакопления в озере в среднем равна 1.5—2 мм в год (как для верховолжских водохранилищ), то слой на глубине 20 см от поверхности ила появился 100—150 лет назад, когда нефть и нефтепродукты не использовались человеком в современных масштабах [4]. Было обнаружено, что обследованные горизонты ила по содержанию $У$ практически однородны, но по величинам отношений $У/С$ и $У/Х$ достоверно отличались. В поверхностном слое грунта

оба показателя имели меньшие значения, чем на горизонте 20 см, т. е. на глубоководной части озера если и подвергался нефтяному загрязнению, то незначительно.

При подсчете величин $У_a$ и $У_b$ в грунтах использованы формулы 1 и 3 соответственно, где среднее значение

$$\frac{\sum_{i=1}^n y_i / C_i}{n} = 0.001,$$

характерное для грунтов озера у северного берега и р. Вексы, принято за величину естественного фона. Полученные значения $У_a$ и $У_b$ показывают, что на участке р. Трубеж от д. Докуки до устья включительно, в литорали озера вблизи города и водозабора $У$, обнаруживаемые в грунтах, состояли в основном из $У_a$, доля которых от валового количества углеводов достигала 70—90%, а в черных илах — 20—30%, т. е. углеводороды в илах глубоководной части озера состояли в основном из $У_b$. Анализ величин отношения $У/У_b$ показывает, что суммарное содержание $У$ в грунте р. Трубеж в черте города было в среднем в 10 раз больше $У_b$, в литорали озера вблизи города — в 5 раз, а в черных илах — немного больше единицы. Следовательно, значения этого показателя максимальны в грунтах, которые наиболее интенсивно подвергались нефтяному воздействию.

К аналогичному выводу привел анализ величин отношения $У_b/У_b$. При определении асфальтенов в выделенных из грунтов битумонадах пользовались двумя калибровочными кривыми. По одной кривой, при построении которой в качестве стандарта служили A , извлеченные из грунтов наиболее загрязненных $У_a$, определяли концентрацию A в р. Трубеж и литорали южной части озера. По другой, где в качестве эталона использовали A , выделенные из грунтов наиболее чистых участков озера, определяли A в грунтах глубоководной части, остальной литорали озера и в р. Вексе.

Такой дифференцированный подход при определении A в грунтах обусловлен резким различием флуоресцентных свойств асфальтенов из р. Трубеж в черте города и из черных илов глубоководной части озера. Так, A , выделенные из грунтов р. Трубеж в черте города, обладали относительным квантовым выходом флуоресценции в 3 раза большим, чем асфальтены из илов глубоководной части, литорали северного берега озера и р. Вексы. Можно отметить еще одну особенность A из грунтов этих участков: A из грунтов р. Трубеж обладали максимумом свечения на длине волны 500 нм, в то время как максимум флуоресценции A из черных илов глубоководной части, литорали озера северного берега и р. Вексы проявлялся в области 450 нм. Такие большие различия флуоресцентных свойств асфальтенов свидетельствовали, что в грунтах р. Трубеж большая часть их антропогенного (нефтяного), а в озере биогенного происхождения.

Результаты определения показывают, что общее содержание A в грунтах р. Трубеж выше д. Докуки было равно 0.285 мг/г сухого грунта, на участке реки от деревни до устья включительно варьировало в пределах 0.350—1.380 мг/г, в литорали озера у города составляло 0.15—2.08 мг/г, а в глубоководной зоне и в литорали северной части озера равнялось 1.2—1.88 мг/г и 0.09—0.13 мг/г, в р. Вексе было минимальным. Такая картина распределения A в грунтах исследуемой водной системы наводит на мысль об интенсивном обогащении асфальтенами черных илов глубоководной части озера, что противоречит выводу, следующему из анализа их флюоресцентных свойств. Следовательно, по валовому содержанию A определить область дна водоема, загрязненную асфальтенами антропогенного происхождения (A_a), а тем более нефтью, нельзя ввиду разнотипности грунтов.

Избежать ошибку позволяет анализ величины процентного отношения концентрации A к содержанию органического вещества в грунтах $A \cdot 100\% / C$. Максимальные пределы колебания этого отношения достигали в грунтах на участке р. Трубеж от моста д. Докуки до устья включительно и литорали озера вблизи города, где большая часть углеводородов была антропогенного происхождения и основные показатели нефтяного воздействия на грунты (U/U_0 , U/C , U/X) достигали максимальных величин. Минимальные значения отношения $A \cdot 100\% / C$ свойственны грунтам глубоководной части озера, литорали северного берега озера и р. Вексы, которые характеризовались минимальными значениями отношений U_0/U , U/U_0 , U/C , U/X (табл. 2). Такая четкая, почти прямая, связь между $A \cdot 100\% / C$ и перечисленными отношениями не случайна и обусловлена тем, что концентрации асфальтенов так же, как и углеводородов, обнаруживаемых в грунтах, не подверженных нефтяному влиянию, коррелируют с количеством органического вещества в них. Поэтому с помощью величины $A \cdot 100\% / C$ можно определять район водоема, где грунты подвержены нефтяному загрязнению. Примерно такая картина загрязнения асфальтенами грунтов данного водного объекта следует из анализа величины $A \cdot 100\% / X$.

Содержание антропогенных и биогенных асфальтенов (A_a) в грунтах было подсчитано по формулам 1 и 3 соответственно, в которых вместо U ставили концентрацию A . Среднее значение

$$\frac{\sum_{i=1}^n A_i / C_i}{n} = 0.005,$$

вычисленное для грунтов р. Вексы и озера в 1.5 км от северного берега, принято за величину естественного фона.

Расчетные данные показывают, что в грунтах на участке р. Трубеж от д. Докуки до устья включительно и литорали озера у города основная масса асфальтенов связана с антропогенным воздействием и их доля от общей концентрации A составляла 40—90%. В черных илах глубоководной части озера, в грунтах его литорали

у северного берега и в р. Вексе большая часть обнаруживаемых асфальтенов была биогенного происхождения, а доля A_a от общего содержания A в них составляла 0—25%.

На слабую загрязненность A_a черных илов глубоководной части озера указывает увеличение в них $A \cdot 100\%/C$ в соответствии с глубиной залегания ила.

Анализ величин отношения A/A_6 также показывает, что грунты р. Трубеж в черте города и литорали озера и у города были обогащены асфальтенами, количество которых превышало в среднем в 4 раза их биогенный фон. Грунты глубоководной части, литорали у северного берега, р. Трубеж выше д. Доуки и р. Вексы характеризовались минимальными значениями этого показателя.

Таким образом, повышенное содержание нефтепродуктов обследованной водной системы локализовано на участке р. Трубеж от д. Доуки до устья включительно и в литорали озера вблизи города.

Содержание углеводов в воде оз. Плещеево не превышает ПДК по санитарным нормам и ниже их в 3—15 раз. Предлагаемые формулы позволяют дифференцированно вычислить содержание углеводов и смолистых веществ в воде и донных осадках разного происхождения, а введенные критерии U/U_6 , U_a/U , A/A_6 , A_a/A , U/C , U/X — более четко и правильно описать картину нефтяного загрязнения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аринушкина Е. В. Валовый химический анализ почв и грунтов. М., 1949. 290 с.
2. Драчев С. М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными стоками. М., 1964. 273 с.
3. Ершов Ю. В., Кудрявцев В. М. Содержание углеводов в макрофитах Рыбинского водохранилища и их разложение микроорганизмами. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., Л., 1980, № 48, с. 63—66.
4. Зиминова Н. А., Законнов В. В., Курдин В. П. О ходе процесса осадкоаккумуляции в Ивановском водохранилище. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., Л., 1979, № 41, с. 65—68.
5. Семенов А. Д., Страдомская А. Г., Павленко Л. Ф. Содержание и критерии идентификации естественных углеводов в поверхностных водах. — Гидрохим. матер., 1977, т. 66, с. 97—102.
6. Синельников В. Е., Ершов Ю. В., Ширинова А. И. Выделение органического вещества из пены, образующейся при экстракции 4-хлористым углеводородом. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., Л., 1973, № 19, с. 65—68.
7. Синельников В. Е., Ершов Ю. В., Лапирова Т. Б. К характеристике гидрофобного органического вещества вод на примере Ивановского водохранилища. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., Л., 1980, № 46, с. 56—59.
8. Carlberg S. R., Skarstedt C. B. Determination of small amounts of non-polar Hydrocarbons (oil) in sea water. — J. Cons. int. Explor. Mer., 1972, vol. 34, N 3, p. 506—513.
9. Matsumoto G. Comparative study on organic constituents in polluted and unpolluted inland aquatic environments — IV. Indicators of hydrocarbon pollution for waters. — J. Water Res., 1982, vol. 16, N 11, p. 1521—1527.

ЦЕНТРИЧЕСКИЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

Первые исследования альгофлоры озера показали, что в этом водоеме в значительном количестве развиваются диатомей *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs и *Stephanodiscus* sp. [1, 2, 6]. Позднее были обнаружены и другие водоросли этих родов: *Melosira varians* Ag., *M. italica* (Ehr.) Kütz., *M. distans* var. *lirata* (Ehr.) Bethge, *Stephanodiscus hantzschii* Grun. и *S. astraea* (Ehr.) Grun. [5]. Всего за предшествующий шестидесятилетний период изучения флоры Плещеево исследователями было идентифицировано 6 видов и разновидностей из двух родов *Centrophyceae*.

Нами были собраны пробы фитопланктона в 15 рейсах в течение 1971, 1974, 1975, 1979 и 1980 гг. по акватории оз. Плещеево, в устье и среднем течении р. Трубеж (приток) и на р. Векса, вытекающей из озера. Обработка материалов с помощью методов электронной микроскопии позволила провести более точное определение водорослей и значительно расширить флористический список центрических диатомей оз. Плещеево. При этом было обнаружено 23 таксона, принадлежащих к 5 родам класса *Centrophyceae*, причем 18 из них отмечены для этого водоема впервые. Приводим оригинальные микрофотографии и краткие описания массовых и новых для флоры озера центрических диатомей, за исключением *Melosira granulata* var. *angustissima* (O. Müll.) Hust., *M. ambigua* (Grun.) O. Müll. и *Stephanodiscus astraea* var. *minutulus* (Kütz.) Grun., встречающихся в единичных экземплярах при изучении флоры с помощью светового микроскопа.

Использовалась терминология, принятая на III симпозиуме по современным и ископаемым диатомовым водорослям [7].

Melosira varians Ag. — [14]: 377, abb. 447.

Створки диаметром 13—20 мкм, высота 9—11 мкм (табл. 1, г).

Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.

Максимальное развитие — весной 1974—1975 гг. в р. Трубеж.

Melosira islandica O. Müll. — [14]: 384, abb. 460.

Створки диаметром 11—20 мкм, высота 9—12,5 мкм (табл. 1, в).

Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.

Входила в число доминирующих видов зимой 1980 г. в р. Трубеж.

Melosira granulata (Ehr.) Ralfs. — [14]: 380, abb. 451.

Створки диаметром 7 мкм, высота 10 мкм (табл. 1, б).

Местонахождение: Плещеево, Трубеж.

Входила в число доминирующих видов зимой 1980 г. в р. Трубеж.

Melosira italica (Ehr.) Kütz. subsp. *subarctica* O. Müll. — [14]: 390, abb. 473.

Створки диаметром 8 мкм, высота 3,7 мкм (табл. 1, а).

- Местонахождение: Плещеево.
Единично — весной 1980 г.
Cyclotella meneghiniana Kütz. — [16]:50, tab. 30, 68.
Створки диаметром 8—17 мкм, штрихов 8—9 в 10 мкм (табл. 1, д, е). Центральное поле бесструктурное с 1—3 подпертыми выростами, иногда четкая граница между центральным полем и краевой зоной отсутствует (табл. 2, а).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Обильное развитие — весной 1975 г. и летом 1979 г. в р. Трубеж.
Cyclotella pseudostelligera Hust. — [14]:397, abb. 485.
Створки диаметром 2.9—6.2 мкм, штрихов 25—40 в 10 мкм (табл. 2, в, г). Структура центрального поля варьирует от наличия хорошо выраженной розетки до полного ее отсутствия.
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Обильно развивалась в весенний период 1974—1975, 1979 гг. в рр. Трубеж и Векса.
Cyclotella atomus Hust. — [14]:398, abb. 486.
Створки диаметром 3.5—3.8 мкм, штрихов 15—20 в 10 мкм (табл. 2, б).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж.
Весной и летом — единично.
Cyclotella comta (Ehr.) Kütz. — [14]:401, abb. 494.
Створки диаметром 14—35 мкм, штрихов 14—16 в 10 мкм (табл. 2, д).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Весной, летом — очень редко.
Stephanodiscus dubius (Fricke) Hust. — [14]:409, abb. 504.
Створки диаметром 5—11.5 мкм, штрихов 12—20 в 10 мкм (табл. 3, в). По диаметру створки отличается от диагноза (6.5—37 мкм).
Местонахождение: Трубеж, Векса.
Весной нередко, летом единично.
Stephanodiscus astraea (Ehr.) Grun. — [15]:368, fig. 193.
Створки диаметром 26—35 мкм, штрихов 9—10 в 10 мкм (табл. 3, а).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Максимальное развитие наблюдалось весной 1974 г. в р. Трубеж.
Stephanodiscus tenuis Hust. — [14]:411, abb. 506.
Створки диаметром 7.6—17.3 мкм, штрихов 9—12 в 10 мкм (табл. 3, д, е).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Наибольшее развитие зарегистрировано весной 1980 г. в оз. Плещеево.
Stephanodiscus hantzschii Grun. — [8]:115, таб. VII, fig 131.
Створки диаметром 10—15.7 мкм, штрихов 8—10 в 10 мкм (табл. 3, г).

- Местонахождение: Плещеево, Трубеж. Векса.
Весной и летом — единично.
Stephanodiscus perforatus Genkal et Kuzmin — [4]:1310, рис. 3.
Створки диаметром 4.1—8.8 мкм, штрихов 14—15 в 10 мкм (табл. 3, б).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Встречается в течение всего вегетационного периода.
Stephanodiscus takarovaе Genkal — [3]:13, табл. 1, 11.
Створки диаметром 5.3—7.2 мкм, штрихов 18—20 в 10 мкм (табл. 4, б). Диаметр створки отличается от диагноза (3.0—5.3 мкм).
Местонахождение: Плещеево.
Весной — единично.
Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin — [4]:1310, рис. 2.
Створки диаметром 3 мкм, штрихов 35 в 10 мкм (табл. 4, а).
Диаметр створки отличается от диагноза (3.7—10.6 мкм).
Местонахождение: Векса.
Летом — единично.
Stephanodiscus invisitatus Hohn et Hellerman — [13]:277, tab. I, fig. 7.
Створки диаметром 8.8—10 мкм, штрихов 16—18 в 10 мкм (табл. 2, е).
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Максимальное развитие — весной 1979 г. в р. Трубеж.
Thalassiosira weissflogii (Grun.) Fryxell et Hasle — [9]:68, fig. 1—15.
Створки диаметром 16.6—18 мкм, краевых подпертых выростов 14—16 в 10 мкм (табл. 4, д).
Местонахождение: Трубеж.
Весной — единично.
Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal — [11]:565.
Створки диаметром 3—5 мкм (табл. 4, в, г). В центре створки иногда встречается розетка ареол.
Местонахождение: Плещеево, Трубеж, Векса.
Обильное развитие — весной 1979 г. в р. Трубеж.
Skeletonema potamos (Weber) Hasle — [10]:74, figs. 1—29.
Створки диаметром 2.9 мкм, краевых выростов 5 (табл. 4, е).
Местонахождение: Трубеж.
Летом — единично.

ЛИТЕРАТУРА

1. Болохонцев Е. Н. О фитопланктоне некоторых озер Ростовского уезда Ярославской губернии и двух озер Владимирской губернии. — Тр. Саратовского об-ва естествоиспытателей и любителей природы, 1903, т. 4, вып. 2, с. 253—269.
2. Борисов П. Г. Ряпушка озера Плещеево. — Тр. научн. ин-та рыбн. х-ва, 1924, т. 1, с. 53—127.
3. Генкал С. И. Новый вид из рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). — Новости сист. низш. раст., 1978, т. 15, с. 11—14.

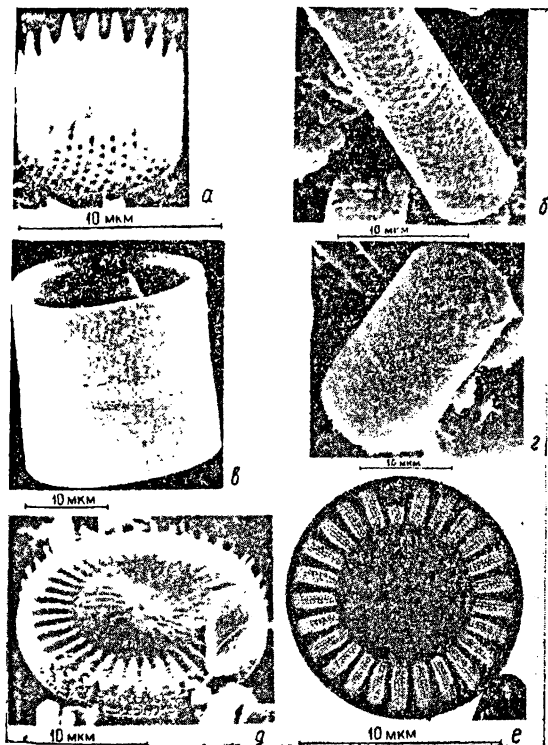


Табл. I. Электронные микрофотографии створок центрических диатомей.
а — *Melosira italica* (Ehr.) Kütz., subsp. *subarctica* O. Müll., б — *M. granulata* (Ehr.) Ralfs., в — *M. islandica* O. Müll., г — *M. varians* Ag.,
д, е — *Cyclotella meneghiniana* Kütz., а-д — СЭМ, е — ТЭМ.

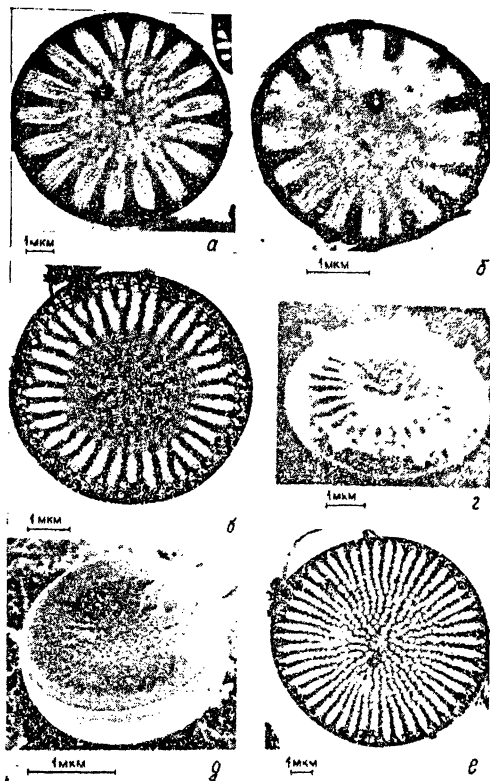


Табл. II. Электронные микрофотографии створок центрических диатомей.

а — *Cyclotella meneghiniana* Kütz., б — *C. atomus* Hust., в, г — *C. pseudostelligera* Hust., д — *C. comta* (Ehr.) Grun., е — *Stephanodiscus inviscatus* Hohn et Hellerman, а-в, е — ТЭМ, г, д — СЭМ.

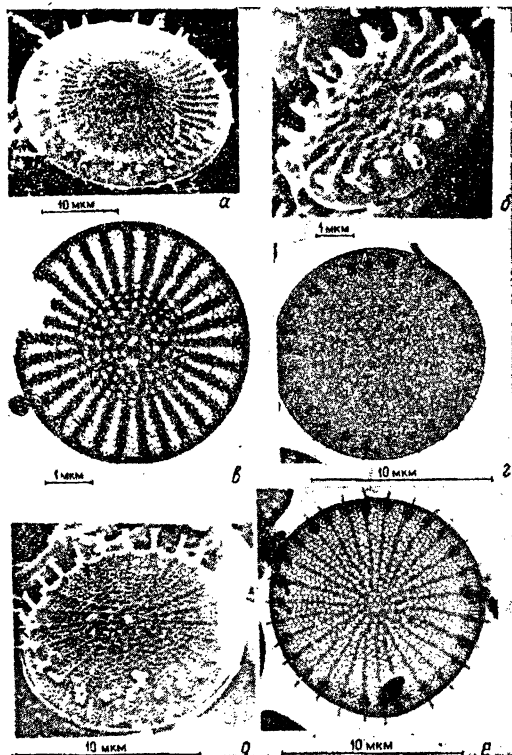


Табл. III. Электронные микрофотографии створок центрических диатомей.

а — *Stephanodiscus astraea* (Ehr.) Grun., б — *S. perforatus* Genkal et Kuzmin, в — *S. dubius* (Fricke) Hust., г — *S. hantzschii* Grun., д, е — *S. tenuis* Hust., а, б, д — СЭМ, в, г, е — ТЭМ.

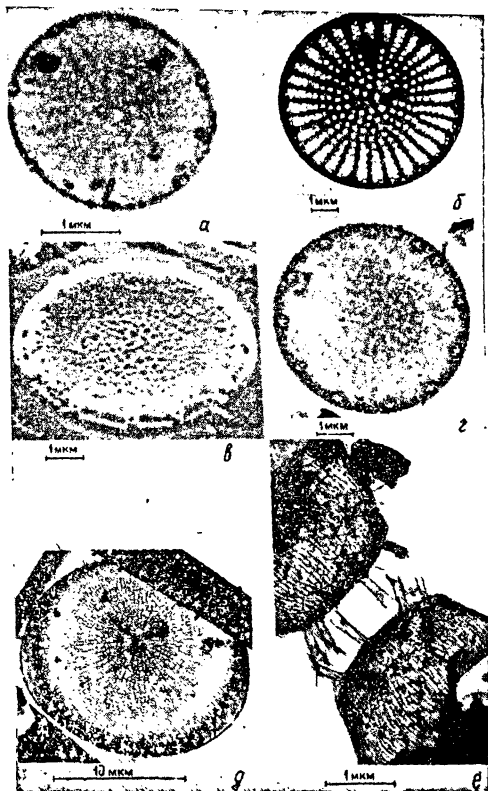


Табл. IV. Электронные микрофотографии створок центрических диатомей.

а — *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin, б — *S. makarovae* Genkal, в, г — *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal, д — *T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle, е — *Skeletonema rotamos* (Weber) Hasle, а, б, г — ТЭМ, в — СЭМ.

ТЭМ — электронный микроскоп трансмиссионного типа,
СЭМ — сканирующий электронный микроскоп.

4. Генкал С. И., Кузьмин Г. В. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta). — Бот. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1309—1311.
5. Ильинский А. Л. О фитопланктоне озер Ярославской области. — В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 273—303.
6. Кастальская-Карзинкина М. А. Количественный и весовой учет планктона Переславского озера. — Тр. Лимнол. сб. в Косине, 1934, т. 17, с. 71—86.
7. Anonymous. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses. — Beih. Nova Hedwigia, 1975, vol. 53, p. 323—354.
8. Cleve P. T., Grunow A. Beiträge zur Kenntniss der Aretischen Diatommen. — Sv. vet. Akad. Hand., 1880, vol. 17, N 2, 121 p.
9. Fryxell G. A., Hasle G. R. The genus *Thalassiosira*, some species with a modified ring of central strutted processes. — Beih. Nova Hedwigia, 1977, vol. 54, p. 67—89.
10. Hasle G. R., Evensen D. L. Brackish-water and fresh-water species of the diatom genus *Skeletonema*. II. *Skeletonema potamos* comb. nov. — J. Phycol., 1976, vol. 12, N 1, p. 73—82.
11. Hasle G. R., Heimdal B. R. Some species of the centric diatom genus *Thalassiosira* studied in the light and electron microscopes. — Beih. Nova Hedwigia, 1970, vol. 31, p. 543—581.
12. Hohn M. H., Hellermah J. The taxonomy and structure of diatom population from three eastern North American rivers using three sampling methods. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1963, vol. 87, p. 250—329.
13. Huber-Pestalozzi G. Das phytoplankton des Süßwassers. — In.: Die Binnengewässer. Stuttgart, 1942, Bd. 16, H. 2, N 2, 549 S.
14. Hustedt F. Die Kieselalgen. I. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschlands Österreichs und der Schweiz. Leipzig, 1927, Bd. 7, 925 S.
15. Kützting F. T. Die Kieselalgen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen, 1844, 152 S.

В. Н. СТОЛБУНОВА

ЗООПЛАНКТОН ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО КАК КОМПОНЕНТ ЕГО ЭКОСИСТЕМЫ

Появление первых работ по зоопланктону оз. Плещеево относится к 30-м годам. Среди них следует упомянуть работы Д. А. Ласточкина [3—5], Н. В. Кордэ [2], М. И. Первухина [9]. Они обычно носили фаунистический характер, исследовалась, в основном, литораль и только в работе М. А. Кастальской-Карзинкиной [1] содержатся незначительные данные о количественном развитии и вертикальном распределении зоопланктона в глубоководных частях озера. За прошедшие с тех пор полвека экосистема озера испытывала антропогенное эвтрофирующее воздействие со стороны окультуренного ландшафта и г. Переславля-Залесского, находящегося на его берегу. В рамках комплексной программы исследования современного состояния озера представляло интерес выяснить изменения в составе и обилии зоопланктонных сообществ пелагиали и литорали под воздействием эвтрофирования, оценить кормность водоема и качество воды в нем.

Отбор проб проводился один раз в месяц с мая по октябрь 1979—1980 гг. на 25 станциях. Сетка станций намечалась с уче-

том обследования мелководий (глубины 0.5—1.5 м) и пелагической части водоема (5—24 м). В мелководной зоне выбирались различные типы побережья — защищенного и открытого. Для изучения развития зоопланктона в сезонном аспекте и его горизонтального распределения материал собирался видоизменной моделью планктобатометра ДК объемом 5 л. На глубоководных станциях пробы брались по горизонтам через каждые 2 м по два подъема, на глубинах 1.5—5.0 м по 2 подъема с поверхности, средних и придонных слоев воды. Содержимое каждого сливалось в одну склянку. Такая интегрированная проба принималась как средняя для всей толщи воды на данной станции. На самых малых глубинах (до 1 м) сбор материала производился процеживанием 100 л воды через планктонную сеть из газа № 64.

В центральном районе озера с глубинами 16—22 м изучалось вертикальное распределение зоопланктона. Отбор проб проводился днем автоматически захлопывающимся планктобатомером ДК емкостью 10 л, на горизонтах через каждые 2 м, а в период хорошо выраженной летней стагнации — через каждый метр.

Всего обработано 359 количественных проб. Камеральная обработка проб велась обычным методом [6].

Для определения качества воды в озере производилась оценка его сапробиости по составу зоопланктона. Были использованы таблицы, представленные в работе Сладечека [15]. Расчет производился по Пантле и Буку [14]: $S = \sum s_n / \sum n$, где S — суммарный индекс сапробиости, s — индекс сапробиости отдельного вида, n — численность отдельного вида.

Зоопланктон оз. Плещеево представлен 128 видами. Из них: Rotatoria — 80, Copepoda — 15, Cladocera — 33. Наши работы дополнили прежний список 24 новыми, не указанными ранее видами, из которых: Rotatoria — *Keratella hiemalis*, *K. cochlearis macracantha*, *Conochiloides natans*, *Notholca squamula*, *Brachionus calyciflorus*, *Br. angularis v. bidens*, *Br. quadridentatus* и его формы, *Br. diversicornis homoceros*, *Euchlanis lucksiana*, *Collotheca mutabilis*, *Filinia maior*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. longiremis*, *P. luminosa*, *Lecane quadridentata*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Anuraeopsis fissa*, *Trichocerca elongata*, *Trichotria truncata*; Copepoda — *Cyclops kolensis*; Cladocera — *Camptocercus rectirostris*, *Rhynchotalona falcata*, *Daphnia galeata*. Это пополнение произошло, в основном, за счет планктонных форм, ранее недостаточно изученных, а также появления в озере коловраток — β-мезосапробов из рода *Brachionus*.

В пелагиали озера весной и осенью зоопланктон представлен преимущественно коловратками — *Keratella hiemalis*, *K. cochlearis macracantha*, *Polyarthra dolichoptera*, *Filinia maior*, *Conochiloides natans*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Kellicottia longispina*, *Notholca foliacea*, *N. squamula*, *Asplanchna priodonta*, копеподами — *Eudiaptomus graciloides* и *Cyclops kolensis*, летом коловратками — *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Pompholyx sulcata*, *Polyarthra*

longiremis, *P. luminosa*, *Filinia longiseta*, *Conochilus unicornis*, веслоногими — *Eudiaptomus graciloides*, ветвистоусыми — *Daphnia cucullata*, *D. cristata*, *D. galeata*, *Bosmina coregoni coregoni*, *Leptodora kindtii*.

Количественные показатели зоопланктона пелагиали колебались в течение вегетационного сезона 1979—1980 гг. в пределах 240—1480 тыс. экз./м³ и 180—1200 тыс. экз./м³ при биомассе 1.4—3.7 г/м³ и 0.9—3.6 г/м³, а в среднем составляли около 600 тыс. экз./м³ и 2.3 г/м³ (табл. 1). По численности во все месяцы в озере преобладали коловратки, однако основную часть биомассы (до 98%) составляли ракообразные и только в июне роль коловраток (13%) в общей биомассе несколько возросла. В это время на отдельных станциях их численность достигала 2 млн. экз./м³ (85%) общего количества зоопланктона, за счет *Keratella quadrata*, *Conochilus*, *Polyarthra* и др. летних форм). Роль веслоногих обычно более значительна, чем ветвистоусых, только в июле клadoцеры, главным образом, *Daphnia cucullata*, *D. cristata* и *Bosmina coregoni coregoni*, составляли 62% от общей биомассы.

Таблица 1

Средние величины общей численности (тыс. экз./м³) и общей биомассы (г/м³) зоопланктона пелагиали озера

Месяцы	Численность	Биомасса	Численность	Биомасса
	1979 г.		1980 г.	
V	243	1.45	178	0.90
VI	1478	3.47	1197	3.00
VII	673	3.72	698	3.56
X	306	1.64	196	0.95
Среднее	675	2.57	567	2.10

Накопленные материалы проясняют некоторые черты биологии отдельных видов.

Eudiaptomus graciloides встречается круглый год, создавая многочисленную зимнюю генерацию в озере [11]. Как и по данным 30-х годов, он преобладает в пелагическом планктоне и в литораль попадает только благодаря нагонным ветрам. По нашим данным рачок достигал наибольшей численности и биомассы весной и осенью (до 36 тыс. экз./м³ и 1.9 г/м³ на отдельных станциях). В период полного весенне-осеннего перемешивания и гомотермии особи вида распределены по всей толще воды, однако замечалась тенденция к увеличению их численности по направлению к поверхности (рис. 1, 2), что отмечалось и для оз. Глубокое [13]. В период летней стагнации *Eudiaptomus* практически весь сосре-

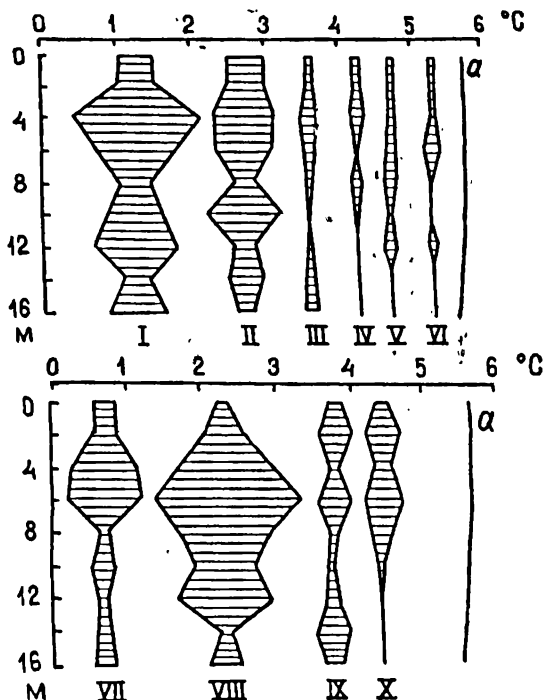


Рис. 1. Вертикальное распределение зоопланктона в условиях гомотермии 16 мая 1979 г. а — температура;

I — *Kellicottia longispina*, II — *Filinia maior*, III — *Conochiloides natans*, IV — *Keratella hiemalis*, V — *K. cochlearis macracantha*, VI — *Conochilus unicornis*, VII — Nauplii, VIII — Copepodit Cyclopoida, IX — *Cyclops kolensis*, X — *Eudiaptomus graciloides*.

Масштаб: Здесь и на рис. 2—4 в 1 см 20 тыс. экз./м³.

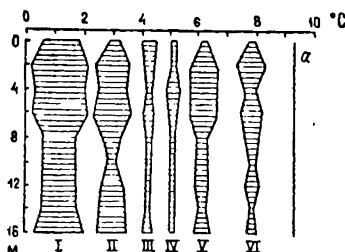


Рис. 2. Вертикальное распределение зоопланктона в условиях гомотермии 15 октября 1979 г. а — температура; I — *Keratella cochlearis macracantha*, II — *K. quadrata*, III — Nauplii, IV — Copepodit Calanoida, V — *Eudiaptomus graciloides*, VI — *Bosmina coregoni coregoni*.

для развития *C. kolensis* — глубоководные участки озера с низкими температурами воды, где количество зрелых самцов колебалось от 33% до 50% (табл. 2). В этот период шло массовое созревание самок. Из копепоидитов большинство были также самки. Размеры самцов колебались от 0.90 до 1.1 мм, а самок 1.2—1.3 мм. По мере созревания и старения популяции соотношение полов изменялось. При увеличении количества яйценосных самок количество самцов снижалось. Самцы созревали раньше, но постепенно погибали, что наблюдается и в Рыбинском водохранилище [11].

Таблица 2
Структура популяции *Cyclops kolensis* в оз. Плещеево в середине мая 1979 г.

Глубина, м	Температура воды, °C	Copepodit <i>C. kolensis</i> , %	<i>C. kolensis</i> ♂, %	♀ с яйценосными мешками, %	♀ без яйцевых мешков, %
16—20	7.1—7.8	23	40	17	20
4.5	9.8—12.3	10	82	4	4
3—4	9.0—8.8	6	84	6	4
0.7—0.8	14.3	—	1 экз.	—	—

По данным И. К. Ривьер [11] (середина мая 1979 г.)

Рыбинское водохранилище, открытая часть у с. Брейтово	7.8	26	34	29	12
---	-----	----	----	----	----

доточен в эпилимнионе (рис. 3), особенно в слое 0—5 м. Диаптомус — важнейший кормовой объект для рыб — планктофагов озера.

Cyclops kolensis — массовая форма в озере. Этот холодолюбивый циклоп был обнаружен нами в первой половине мая, когда численность его на отдельных станциях достигала 36 тыс. экз./м³, а биомасса — 1.3 г/м³. Взрослые рачки распределялись довольно равномерно по всей толще воды в период весенней гомотермии (рис. 1). Наиболее благоприятные условия

Средняя плодовитость самок *C. kolensis* в середине мая — 44 яйца, а максимальная — 73 яйца, т. е. значительно больше, чем указано для этого вида в водоемах Украины и севера СССР [7, 12]. Сходной плодовитостью характеризуется этот вид и в Рыбинском водохранилище [11].

Daphnia cucullata — наиболее многочисленный из 4 видов дафний, встречающихся в озере. Это летняя форма, ее максимальная

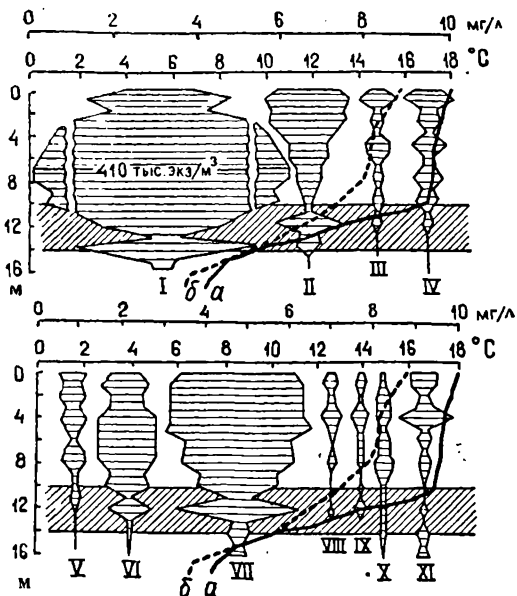


Рис. 3. Вертикальное распределение зоопланктона в период летней стагнации 25 июля 1980 г.

I — *Conochilus unicornis*, II — *Keratella quadrata*, III — *K. cochlearis*, IV — *Pompholyx sulcata*, V — *Daphnia cucullata*, VI — *Bosmina coregoni coregoni*, VII — Nauplii, VIII — Copepodit Cyclonoida, IX — *Mesocyclops leuckarti*, X — Copepodit Calanoida, XI — *Eudiaptomus graciloides*.

а — температура, б — кислород;
Косо заштрихован металлимнион.

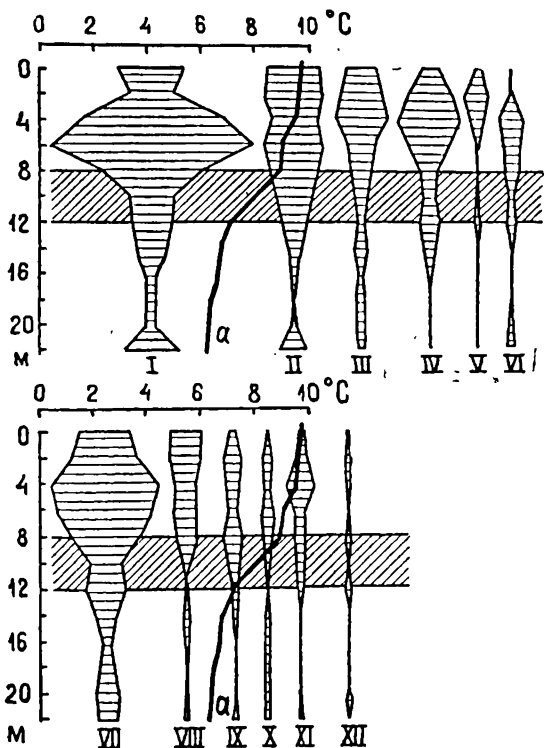


Рис. 4. Вертикальное распределение зоопланктона 1 июня 1980 г. в центральной части озера.

I — *Filinia maior*, II — *Conochiloides natans*, III — *Keratella cochlearis macracantha*, IV — *Conochilus unicornis*, V — *K. quadrata*, VI — *K. hiemalis*, VII — *Nauplii*, VIII — *Copepodit Cyclopoida*, IX — *Cyclops kolensis*, X — *C. vicinus*, XI — *Eudaptomus graciloides*, XII — *Bosmina coregoni coregoni*.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

численность и биомасса (до 20 тыс. экз./м³ и 2.1 г/м³) наблюдается в конце июля. В период летней стратификации *D. cucullata* сосредоточена в мощном 10-метровом эпилимнионе, в гиполимнионе рачок отсутствует (рис. 3).

D. cristata, как и *D. cucullata*, достигает максимума численности и биомассы во второй половине июля, но показатели несколько ниже: до 15 тыс. экз./м³ и 0.8 г/м³ соответственно.

Bosmina coregoni coregoni — характерный вид летнего планктона озера. В первой половине мая босмины обычно малочисленны, но к концу июля размножаются особенно интенсивно (43 тыс. экз./м³ и 0.8 г/м³). В это время в популяциях много молоди, но

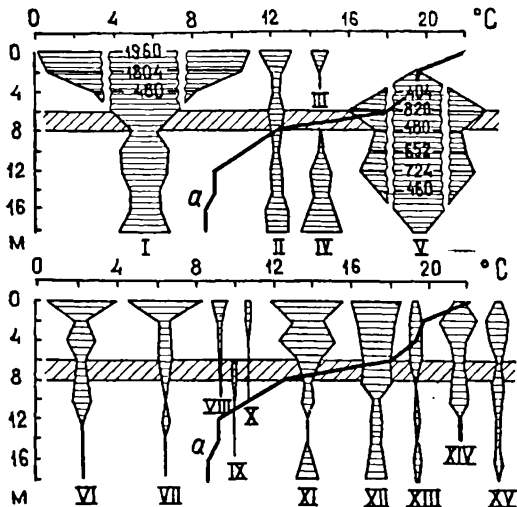


Рис. 5. Вертикальное распределение зоопланктона 28 июня 1980 г. в центральной части озера.

I — *Keratella quadrata*, II — *K. cochlearis*, III — *Filinia longisetata*, IV — *F. major*, V — *Conochilus unicornis*, VI — *Bosmina coregoni coregoni*, VII — *Daphnia galeata*, VIII — *D. cucullata*, IX — *D. cristata*, X — *D. longispina*, XI — Nauplii, XII — Copepodit Cyclopoida, XIII — *Mesocyclops leuckarti*, XIV — Copepodit Calanoida, XV — *Eudiaptomus graciloides*.

Масштаб фигур I—V уменьшен в 4 раза, т. е. в I см 80 тыс. экз./м³.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

уже в октябре размножение прекращается и остаются одни взрослые особи (до 14 тыс. экз./м³).

Leptodora kindtii и *Bythotrephes longimanus* благодаря большой подвижности не попадают в сборы планктобатором. Для их учета производились тотальные вертикальные ловы сетью с газом № 25. В конце мая — начале июня появляются первые молодые особи *Leptodora*. Максимум численности (в среднем по озеру 10 тыс. экз./м³) рачков достигает к августу, а в октябре — исчезает. *Bythotrephes* встречался единично.

В открытых центральных частях озера (над глубинами 16—22 м) было изучено вертикальное распределение зоопланктона. В период полного перемешивания (16 V 1979) и гомотермии (температура воды у поверхности 5,7, а у дна — 5,6°C) коловратки и ракообразные распределялись равномерно (рис. 1).

Такое же распределение (рис. 2) наблюдалось и в период осенней циркуляции (15 X 1979) и температурной однородности водной толщи (9,4°). Биомассы зоопланктона были распределены почти равномерно (табл. 3).

Однако, в период весенне-осенней гомотермии замечалась тенденция к увеличению численности некоторых рачков по направлению к поверхности (рис. 1, 2), так же как у *Eudiaptomus graciloides*.

Во время летней стагнации, в начале июня при слабой стратификации водных масс и температуре 9,8°C — у поверхности и 6,3° — у дна слой температурного скачка располагался между 8—12 м с градиентом 1,8°. В это время в зоопланктоне еще присутствовали зимне-весенние коловратки — *Filinia maior*, *Conochiloides natans*, *Keratella cochlearis macracantha*, *K. hiemalis* и др. Из веснолетних рачков преобладали *Cyclops kolensis*, *C. vicinus*, *Eudiaptomus graciloides* и их молодь, из ветвистоусых — *Bosmina coregoni coregoni*. Зоопланктон распространялся по всей водной толще, но с большой плотностью в эпилимнионе, особенно, в верхнем 4- и 6-метровом слое (рис. 4, табл. 3).

В конце июня температура воды у поверхности повысилась до 22°C, а у дна — до 8,5°. Перспад в металимнионе составлял 5,5°. В зоопланктоне из коловраток (до 2 млн. экз./м³) доминировали *Keratella quadrata* (в основном, в эпилимнионе) и *Conochilus unicornis* с обилием в 6- и даже в 12-метровом слое (эта коловратка очень чувствительна к волнениям и в большом числе у поверхности почти не встречается). Холодолюбивая *Filinia maior*, значительно сократив свою численность, опустилась в гипolimнион, где температура воды оставалась наиболее низкой (10,5—8,5°C), а в горизонте 0—2 м появилась летняя теплолюбивая *F. longisetula* (рис. 5). Из клadoцер наибольшей численности и биомассы в 0—2-метровом слое достигали *Bosmina coregoni coregoni* и *Daphnia galeata*, в меньшем количестве — *D. cucullata* и *D. longispina*. *D. cristata* опустилась в металимнион и верхний слой гипolimниона, что отмечено для этого вида и другими авторами. Так,

Продолжение

ГОР. ОКРУГ, №	1979 г.								1980 г.												
	16 V				15 X				I VI				28 VI				25 VII				
	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	
	ГИДРОЛИЧНОЕ																				
13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01	0.24	0.26	0.51
14	0.01	0.46	—	0.47	0.01	0.25	0.05	0.31	0.03	0.27	0.04	0.34	0.33	0.47	0.01	0.81	0.04	0.75	0.17	0.96	0.96
15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.01	0.57	0.18	0.76
16	0.02	0.36	—	0.38	0.03	0.49	0.12	0.64	0.01	0.17	—	0.18	0.32	0.80	0.01	1.13	0.004	0.75	0.06	0.81	0.81
17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	—	—	—	0.01	0.88	—	0.89	0.01	0.14	0.01	0.16	0.69	0.53	0.01	1.23	—	—	—	—	—
19	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20	—	—	—	—	0.02	0.28	0.06	0.36	0.01	0.23	0.25	0.51	—	—	—	—	—	—	—	—	—
21	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
22	—	—	—	—	—	—	—	—	0.02	0.52	0.04	0.58	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. I — Rotatoria, II — Copepoda, III — Cladocera, IV — общая.

А. П. Шербаков [13] указывает на существование холодолюбивой расы *D. cristata*, морфологически сходной с теплолюбивой. Науплии, копеподиты и взрослые *Mesocyclops leuckarti* и *Eudiaptomus graciloides* преобладали в эпилимнионе (табл. 3).

В третьей декаде июля при температуре воды у поверхности 18° и у дна — 7.4°С температурный скачок располагался в интервале 10—14 м с наибольшей (для периода исследования) разницей температур в 7.8°. Содержание кислорода изменялось от 8.88 у поверхности до 3.64 мг/л — у дна. В планктоне из коловраток встречались *Conochilus unicornis* (с максимальной численностью в 7—8-метровом слое), а также летние *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Pompholyx sulcata*. Из рачков преобладали *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni coregoni*, *Eudiaptomus graciloides*. Все зоопланктеры распределялись в 10-метровом эпилимнионе, где в это время откармливались уклея, плотва, окунь. Кормность отдельных слоев была крайне неравномерной (табл. 3). В гиполимнионе зоопланктон почти отсутствовал, в металимнионе его биомасса была невелика. Основной кормовой планктон скопился в эпилимнионе при температуре 17—18°, в нижних слоях которого наблюдалось питание ряпушки, поднявшейся из нижних малокормных слоев. Обычно же ряпушка питается в глубоких слоях при температуре ниже 16—17° [10].

Литораль оз. Плещеево с глубиной до 3 м составляет 25% всей его акватории. Однако при большой площади прогреваемых мелководий заросли макрофитов занимают (из устного сообщения В. А. Артеменко) всего 6.3% площади озера (50.8 км²).

В растительном покрове литорали из погруженной растительности роголистник занимает всего 0.05 га. В летнее время биомасса зоопланктона в нем до 6 г/м³, за счет развития *Ceriodaphnia* (табл. 4).

Рдест пронзеннолистный преобладает в озере — 217.5 га. Он опоясывает весь водоем на глубине 0.9—1.5 м и более, но большой биомассы не дает, в силу своей сильной разреженности. Зоопланктон здесь представлен, как пелагическими, так и фитофильными формами. Летом обычно многочисленны взрослые особи и копеподиты *Eucyclops macrurus* и *Mesocyclops leuckarti*, а из клadoцер — *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus*, *Pleuroxus truncatus* и др. На чистоводье в литорали (глубина 1.5—2 м) основную биомассу в это время составляли пелагические *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina coregoni coregoni*. Слабо заросшая рдестом литораль была несколько богаче открытых участков мелководья (табл. 5), но беднее глубоководных (рис. 6). Это объясняется доступностью слабозаросших участков волновому перемешиванию.

Из воздушно-водной растительности на озере преобладает камыш озерный, хвощ приречный, манник, рогоз с тростником, тростянка. Зоопланктон этих зарослей наиболее богат в июле — августе (табл. 4) за счет бурного развития трех видов *Ceriodaphnia*

М

Таблица 4

Средние величины численности (тыс. экз./м³) и общей биомассы (г/м³) зоопланктона в заросшей литорали озера в 1980 г.

Месяцы	Воздушно-водные макрофиты (тростника, хвоща, камыша, рогуз с тростником, манники)		Погруженные (роголистник)		Плывающие (гречиха, кубышка желтая)	
	глубина 0.5—0.7 м	Sida, г м ³	глубина 0.9 м	Sida, г м ³	глубина 1.0—1.2 м	Sida, г м ³
V	249 0.22	0.001	1231 0.97	0.004	—	—
VI	482 6.14	1.31	222 3.0	0.60	1049 21.12	17.0
VIII	322 4.50	0.87	308 5.72	0.34	771 16.90	11.0
X	71 0.64	0.008	72 2.50	0.09	22 0.50	0.01

Примечание. Над чертой — численность, под чертой — биомасса.

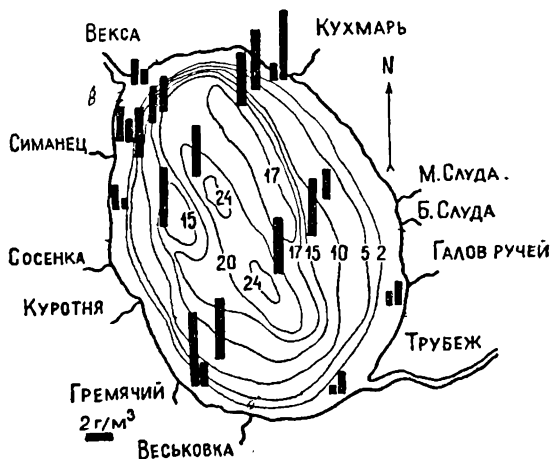


Рис. 6. Летние биомассы (г/м³) зоопланктона в пелагиали и литорали оз. Пleshчево в 1979 г.

(*C. pulchella*, *C. quadrangula*, *C. reticulata*), достигающих на отдельных станциях численности 1103 тыс. экз./м³, а также *Bosmina longirostris* (до 287 тыс. экз./м³ и 2.9 г/м³).

Совсем незначительные площади плавающих кубышки желтой и гречихи с плавающими листьями, отдельные куртины которых сосредоточены, главным образом, в северной и северо-западной частях озера, в летнее время дают наибольшие биомассы *Sida cristallina*, для которой благоприятны широкие и гладкие листовые поверхности этих макрофитов (табл. 4).

Таблица 5

Средние величины общей численности (тыс. экз./м³) и общей биомассы зоопланктона в открытом мелководье озера в 1979 г.

Редкие заросли раст. (0.9 м)		Чистоводье (1.5–2.0 м)	
V	VII	V	VII
433	588	405	440
0.21	2.58	0.28	1.49

Примечание. Обозначения, как в табл. I.

Характеристика сапробности по комплексам организмов зоопланктона позволяет оценить степень антропогенного воздействия на экосистему водоема.

Весной, при большом поступлении паводковых вод индекс сапробности в пелагиали был высоким. Прогрев водоема и усиление минерализационной деятельности микроорганизмов способствовали интенсификации процессов самоочищения, что привело к перестройке группировок зоопланктона: на смену видам — показателям мезосапробных условий, пришли индикаторы более чистых вод (табл. 6).

В конце июля отмечено некоторое возрастание осредненного индекса, вероятно, вследствие вторичного загрязнения за счет разложения отмершего летнего планктона. В это время появляются виды рода *Brachionus* — β - α -мезосапробы. В открытой литорали средние индексы сапробности довольно стабильны и укладываются в пределы значений β -мезосапробной зоны. Все озеро можно характеризовать, как β -мезосапробное. Однако, появление 4 видов *Brachionus* свидетельствует о существовании процесса эвтрофирования и загрязнения водоема. Некоторые авторы [8] указывают, что наличие в планктоне большого количества *Bosmina longirostris* В. сог. *coregoni*, *Daphnia cucullata*, *Cyclops kolensis* характерно для мезо- и эвтрофных водоемов.

Таким образом, качественный состав зоопланктона оз. Плещеево пополнен 24 новыми, не отмеченными ранее, видами. В озере по численности во все месяцы исследования преобладают (как

Таблица 6

Сапробность озера в 1979 г.

Пелагиаль						Открытая литораль			
глубина, м	май	глубина, м	июнь	глубина, м	июль	глубина, м	май	глубина, м	июнь
20	1.73	18.5	1.43	22.5	1.58	0.5	1.32	0.5	1.49
17	1.71	14.5	1.41	16	1.69	0.7	1.22	0.5	1.46
17	1.74	15	1.34	16	1.77	0.8	1.57	0.5	1.42
17	1.76	10	1.44	10	1.61	1.0	1.60	0.5	1.56
16	1.70	8.5	1.45			1.0	1.66	0.5	1.49
15	1.73	8	1.43	С _{ср.}	1.66	1.0	1.43	0.5	1.51
14	1.64					1.5	1.39	1.0	1.55
10	1.68	С _{ср.}	1.42			2.0	1.63	1.0	1.52
7	1.58					С _{ср.}	1.42	1.0	1.37
С _{ср.}	1.71							1.0	1.55
4.5	1.81							1.0	1.48
4.5	1.62							1.0	1.62
5.5	1.70							1.5	1.65
С _{ср.}	1.71							1.5	1.76
								1.5	1.65
								1.5	1.52
								2.0	1.43
								2.2	1.42
								С _{ср.}	1.52

и ранее) коловратки, а по биомассе — ракообразные. Среднемесячные биомассы зоопланктона говорят о хорошей кормности водоема. Наибольшие средние биомассы были отмечены в июле (3.72—3.56 г/м³). Сравнивая настоящее состояние зоопланктона с данными 30-х годов, можно отметить, что общая численность зоопланктона возросла в 2.5—3.7 раза (табл. 7).

В центральных частях озера можно выделить следующие фазы вертикального распределения организмов зоопланктона:

1. Весенне-осенняя фаза с наиболее равномерным распределением, но с тенденцией увеличения численности некоторых ракообразных по направлению к поверхности воды.

2. Летняя фаза — с хорошо выраженной стратификацией, когда почти все организмы зоопланктона сосредоточены в эпилимнионе. Металимнион беден, а в гиполимнионе зоопланктон практически отсутствует.

Таблица 7

Среднемесячная численность зоопланктона, тыс. экз./м³

Группы организмов	1930 г. по: [1]			1979 г.			1980 г.		
	VI	VII	X	VI	VII	X	VI	VII	
Rotatoria	561	398	68	1243	526	160	1032	567	126
Copepoda	80	42	8	157	69	85	77	61	48
Cladocera	32	15	10	78	78	61	38	70	22
Общая	673	455	86	1478	673	306	1197	698	196

К массовым видам и важным кормовым объектам планктофагов в оз. Плещеево относятся рачки — *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia scutellata*, *Bosmina coregoni*. В летнее время они сконцентрированы в верхнем 4-метровом слое, образуя там значительные биомассы.

Заросшая литораль озера занимает незначительные площади озера. В редких зарослях рдеста зоопланктон беднее, чем в глубоководных частях озера (2.58 против 3.72 г/м³). В зарослях воздушно-водных макрофитов и роголистника летние биомассы зоопланктона достигают 6.0 г/м³. Наиболее богаты ракообразными с биомассой до 21 г/м³ (*Sida crystallina*) заросли гречихи и кувшинки желтой.

Бсе озеро можно охарактеризовать как β-мезосапробное, а появление β-α-мезосапробов из рода *Brachionus* указывает на эвтрофирование и загрязнение водоема.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кастальская-Карзинкина М. А. Количественный и весовой учет планктона Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1934, вып. 17, с. 71—83.
2. Кордэ Н. В. Материалы по фауне Плещеева озера. — Тр. Переславль-Залеского историко-худож. и краеведч. муз., 1928, вып. 8, с. 20—27.
3. Ласточкин Д. А. Новые и редкие Copepoda и Oligochaeta в фауне Иваново-Вознесенской губернии. — Изв. Росс. Гидрол. ин-та, 1924, № 9, с. 1—20.
4. Ласточкин Д. А. Плещеево озеро. Характеристика водоема и его населения. — Тр. Переславль-Залеского историко-худож. и краеведч. муз., 1927, вып. 2, с. 1—25.
5. Ласточкин Д. А. Ракообразные — Crustacea в Copepoda. — Тр. Переславль-Залеского историко-худож. и краеведч. муз., 1928, вып. 8, с. 32—35.
6. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 143—146.
7. Монченко В. И. Фауна України. Шеленпорогі циклоподібні, циклопи (Cyclopidae). Київ, 1974, т. 27, вып. 3, с. 187—192.
8. Николаев И. И., Мязметев А. Х. Роль планктонных ракообразных как биоиндикаторов. — В кн.: Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976, с. 141—142.

9. Первухин М. Переславское озеро, ч. II. — Тр. Переславль-Залесского историко-худож. и краеведч. муз., 1927, вып. 3, с. 3—47.
10. Потапова О. И. Крупная ряска. Л., 1978, 133 с.
11. Ривьер И. К. Структура популяций *Cyclops kolensis* Liljeborg и влияние на нее некоторых биотических факторов в природе и эксперименте. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1980, с. 46—56.
12. Рылов В. М. *Cyclopoida* пресных вод. Фауна СССР. Ракообразные. 1948, т. III, вып. 3, 318 с.
13. Щербakov А. П. Озеро Глубокое. М., 1976, 378 с.
14. Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. — Gas-und Wasserfach, 1955, Bd. 96, N 18, S. 604.
15. Sladecek V. System of water quality from biological point of view. — Ergebnisse der Limnologie, H. 7. Archiv für Hydrobiologie, Beiheft 7, Stuttgart, 1973, 218 S.

И. К. РИВЬЕР

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗИМНЕГО ЗООПЛАНКТОНА ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

В марте 1980 г. было предпринято исследование термического режима замерзшего озера, распределения кислорода в его различных участках по всей толще воды, а также собрано 44 пробы зимнего зоопланктона. Какие-либо исследования планктона в подледный период в озере ранее не проводились.

Материал собран на 7 станциях, расположенных на разрезе центр озера — устье р. Трубезж, глубина станций 23, 20, 15, 10, 5, 2,5 и 1,8 м. Температура измерялась через каждый метр по вертикали, пробы на кислород брались через 2 м (содержание кислорода определялось по методу Винклера). Пробы зоопланктона собирались планктобатором объемом 5 л через 2 м по всей толще воды, качественные пробы — сетью Джели от дна до поверхности. Обработка всех проб производилась тотально. Коловратки определялись в живом виде.

Подледный период длится на оз. Плещеево в среднем 176 дней [4], в среднем на 21 день больше, чем на расположенном севернее Рыбинском водохранилище. Это связано с морфометрией озера, его относительно большими глубинами, малой площадью мелководий. Самая большая толщина льда обычно наблюдается в марте (82 см). По нашим наблюдениям 11—14 марта толщина льда изменялась от 60 до 50 см; самый толстый лед 57—60 см отмечен в центре озера, начиная с глубины 15 м и к берегу толщина льда уменьшается.

Температура толщи воды в период наблюдений изменялась от 0,1° до 3,2°. Максимальная температура отмечена над грунтом на самых глубоких станциях 23 и 20 м. Здесь слой температурного

скачка располагался на глубине 15—17 м, где перепад составлял 0.55° , изотерма 1° поднималась с глубины 11 м до 5 м (рис. 1).

Придонная температура снижалась в соответствии с глубиной станции: на 20-метровой глубине у дна было 2.5° , 15-метровой — 2.0° , 10-метровой — 1.4° , 5-метровой — 0.9° , на 2.5- и 1.8-метровой — 0.15° . Однако толщина воды на участках озера с глубиной от 15 до 5 м оказалась более прогретой (рис. 1, 2). По разрезу котлована озера — устья р. Трубеж изотермы поднимаются по мере снижения глубины участка. Особенно это заметно над глубинами 10—5 м, где толща воды оказалась прогретой наиболее интенсивно. Так, изотерма 1.0° с горизонта 11 м поднимается на 7 м, а затем и на 5 м. Это связано с наибольшим прогревом воды и грунтов на этих участках летом и соответственно наибольшей отдачей тепла в зимнее время.

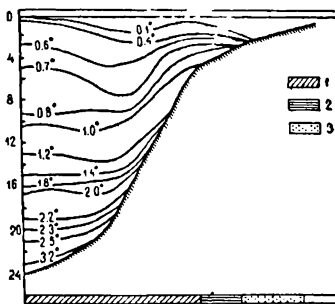


Рис. 1. Распределение температуры по продольной оси озера от котловины до района вблизи устья р. Трубеж.

По оси ординат — глубина, м; 1 — ил, 2 — илистый песок, 3 — песок.

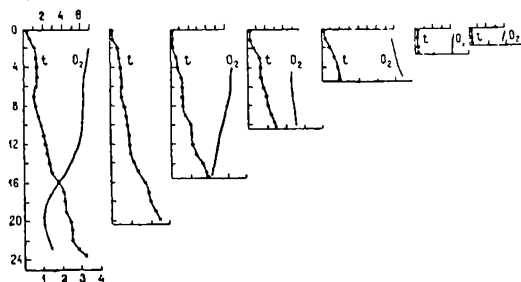


Рис. 2. Распределение температуры и кислорода в толще воды на отдельных станциях.

По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс: сверху — кислород, мг/л, внизу — температура, $^{\circ}\text{C}$.

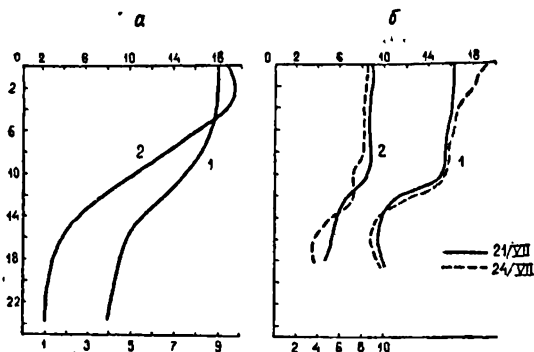


Рис. 3. Вертикальное распределение температуры и кислорода летом. а — июль, 1979 г.; б — июль, 1980 г.; 1 — температура, 2 — кислород. По оси ординат — глубина, м, по оси абсцисс: вверху — температура, °С, внизу — кислород, мг/л.

Максимальная температура воды и грунтов обычно отмечается в период летней стагнации. В последней декаде июля 1979 г. наблюдалось неглубокое залегание металимниона (горизонт 10—12 м), эпилимнион был прогрет до 16—18°, температура же гипolimниона составляла всего 8—8.5°. Аналогичная картина наблюдалась и 21—24 июля 1980 г. (рис. 3). Естественно, что наибольшей теплоотдачей должны обладать участки на уровне эпилимниона, что и наблюдалось в действительности в зимнее время 1980 г. Подобная отдача тепла грунтами и интенсивная циркуляция воды наблюдается в подледный период и в других озерах.

Изменение температуры в зимнее время на разных глубинах подробно прослежено на оз. Глубокое, сходном по размерам, морфометрии и происхождению с оз. Пleshчево [1, 5]. На глубинах 25—15 м повышения температуры в течение зимы почти не происходит, тогда как на глубине 5—10 м наблюдается прогрев и интенсивная циркуляция вследствие отдачи тепла грунтами [3, 5].

Показателем интенсивной циркуляции воды в оз. Пleshчево в районе свала (5—10 м) может служить и кислородный режим — более высокое количество кислорода на этих участках, достигающее 7—8 мг/л, с тенденцией увеличения по направлению ко дну, тогда как в других районах, особенно в котловине, содержание кислорода в придонных слоях снижается (рис. 2).

Количество кислорода над котловиной озера в слое скачка снижается с 6 до 2 мг/л, кривая распределения его в марте в пе-

риод зимней стагнации была очень сходной с тем, что наблюдалось в июле в период летней стагнации 1979—1980 гг. У самого дна и летом, и зимой кислорода было не более 3—3,5 мг/л. Полного отсутствия кислорода в придонных слоях в марте не отмечалось. На участках с глубиной менее 3 м в период исследований наблюдалось значительное выхолаживание и воды, и грунта; температура от нижней кромки льда до верхнего слоя грунта была одинаковой (0,1—0,15°). Близость дна и отсутствие циркуляции ухудшает кислородный режим, содержание O_2 на глубинах 2,5—1,8 м составляет всего 4—4,5 мг/л.

Зимний зоопланктон насчитывает 17 видов. Однако только 13 принадлежат к типичным зимним формам, из которых *Asplanchna priodonta*, *Eudiaptomus graciloides* и дафнии представлены в марте зимними генерациями. Брахиопусы — летние формы, а также *Cyclops vicinus* и его копеподиты случайно обнаружены в зимнем планктоне. Это формы, оставшиеся с осени и дожившие до марта.

Количественно среди зимних видов преобладают коловратки, основную же биомассу образуют диаптомусы (см. таблицу).

Численность и биомасса доминирующих видов зоопланктона озера
(середина марта 1980 г.)

Организмы	Средняя численность, тыс. экз. м ³	Средняя биомасса, г м ³
<i>Keratella cochlearis macracantha</i>	19,8	0,004
<i>Filinia maior</i>	2,8	0,001
<i>Asplanchna priodonta</i>	1,9	0,036
<i>Conochiloides natans</i>	2,2	0,012
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	11,0	0,713
<i>Cyclops kolensis</i>	1,3	0,023
<i>Daphnia longispina</i>	0,4	0,3-2
<i>D. cristata</i>	0,4	0,011
<i>Keratella hiemalis</i>	0,4	0,0002
<i>Synchaeta tremula</i>	0,2	0,001
<i>Notholca squamula</i>	0,1	0,0001
<i>Cyclops vicinus</i>	0,1	0,002
<i>Nauplius</i>	1,7	0,0005

Среди коловраток доминирует *Keratella cochlearis macracantha* — мелкая форма. Значительно уступают ей по численности (почти на порядок) крупные беспанцирные *Conochiloides natans* и *Asplanchna priodonta*, образующие в сумме 0,082 г/м³. В небольшом количестве присутствуют *Notholca squamula squamula*, обыч-

ная только над глубинами не более 10 м, на этом же участке встречена и *Notholca squamula frigida* — гигантская форма вида, типичная для глубоких холодных, чистых вод озер Таймыр, Байкал, Псковское.

Среди веслоногих в марте доминировали *Eudiaptomus graciloides* и *Cyclops kolensis*, однако количество диаптомуса было значительно больше, чем циклопа. Средняя биомасса диаптомуса по всем пробам составляет 0.713 г м³, а циклопа всего 0.023 г м³; максимальные показатели соответственно 2.5 и 0.17 г м³. Особенно бо́льшая численность диаптомуса обнаружена на участках с глубиной 5—10 м, где вся толща воды от нижней кромки льда до дна была заселена этим рачком; количество его в горизонте 2—4 м достигало 20—40 тыс. экз. м³. *C. kolensis* рассеян и малочислен. Он образует небольшие скопления лишь в придонных слоях (на горизонте 16—18 м) самых глубоких участков озера, но и там рачка насчитывается лишь 5—10 тыс. экз. м³.

Бетвистоустые представлены двумя видами дафний: *Daphnia longispina* и *D. cristata*. Небольшие скопления дафний обнаружены на глубине 18 м в районе впадины, где их суммарная численность составляла 10.4 тыс. экз. м³, биомасса 0.35 г м³.

Вертикальное распределение 7 самых многочисленных видов зимнего зоопланктона было подробно изучено на всех станциях (рис. 4). Слой температурного скачка четко прослеживается лишь в районе котловины озера, где он располагается на глубине 15—17 м. В эпилимнионе были распространены зимняя керателла и диаптомус. С глубины 12 м и до дна количество диаптомуса значительно снижалось, а коловратки образовывали небольшое скопление в горизонте 21 м, но численность их здесь была в 3 раза ниже, чем в горизонте 2—4 м. Крупные беспанцирные коловратки *Asplanchna priodonta* и *Copochiloides patans*, а также зимняя *Filinia major* образовывали лишь одно придонное скопление во всей толще воды, размножаясь в слоях, где температура была не ниже 2°, а содержание кислорода всего 2—3 мг л. Все перечисленные виды коловраток интенсивно питались и размножались. Более половины особей популяций *Filinia* и *Keratella* имели прикрепленные яйца, 25% особей *Asplanchna* несли крупных зародышей и почти у 50% обнаружены заглоченные *Keratella*, *Filinia* и реже — *Copochiloides*. Размеры аспланхны колебались от 300 до 500 м, количество съеденных одним хищником *Keratella* достигало 5 особей.

Eudiaptomus graciloides встречен в больших количествах до глубины 12 м, ниже популяция сильно разрежена, тогда как копепоиды *Cyclops kolensis* начинают встречаться чаще лишь вблизи металимниона и глубже образуют небольшое скопление. Такое вертикальное распределение характерно для этого циклопа и в глубоких участках Рыбинского водохранилища [2]. Популяция *C. kolensis* в озере в марте состоит из копепоидов IV—V стадий, взрослые особи очень редки, равно как и новорожденные науплии.

Daphnia longispina и *D. cristata* представлены особями всех

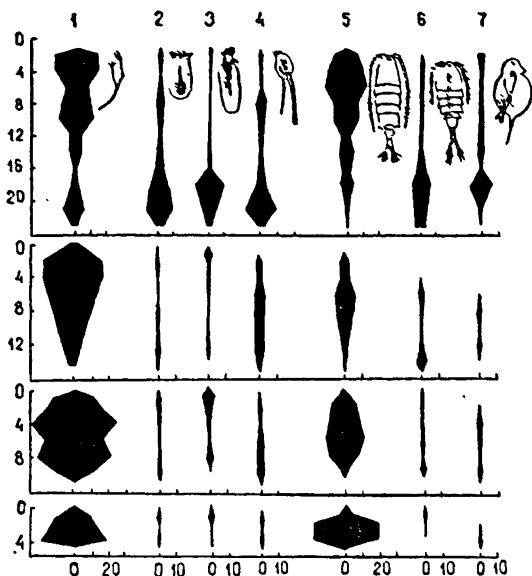


Рис. 4. Вертикальное распределение массовых видов зимнего зоопланктона на различных станциях.

1 — *Keratella cochlearis macracantha*, 2 — *Asplanchna priodonta*, 3 — *Conochiloides natans*, 4 — *Filinia maior*, 5 — *Eudiaptomus graciloides*, 6 — *Cyclops kolensis*, 7 — *Daphnia longispina* + *Diphras cristata*. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — численность, тыс. экз. м³.

возрастов от поворожденных рачков до крупных особей с яйцами и зародышами. Основная масса дафний сосредоточена в узком горизонте 18—21 м, у дна рачки отсутствуют. Интенсивность размножения *D. cristata* оказалась несколько выше, чем у *D. longispina*. Самок с зародышами у первого вида 60%, их размер от 0,8 до 1,0 мм, у второго — соответственно 30% и 0,8 и 1,2 мм. Плодовитость зимой очень невелика: у *D. longispina* около 3 зародышей, у *D. cristata* около 2.

ная только над глубинами не более 10 м, на этом же участке встречена и *Notholca squamula frigida* — гигантская форма вида, типичная для глубоких холодных, чистых вод озер Таймыр, Байкал, Псковское.

Среди веслоногих в марте доминировали *Eudiaptomus graciloides* и *Cyclops kolensis*, однако количество диаптомуса было значительно больше, чем циклопа. Средняя биомасса диаптомуса по всем пробам составляет 0.713 г/м³, а циклопа всего 0.023 г/м³; максимальные показатели соответственно 2.5 и 0.17 г/м³. Особенно большая численность диаптомуса обнаружена на участках с глубиной 5—10 м, где вся толща воды от нижней кромки льда до дна была заселена этим рачком; количество его в горизонте 2—4 м достигало 20—40 тыс. экз./м³. *C. kolensis* рассеян и малочислен. Он образует небольшие скопления лишь в придонных слоях (на горизонте 16—18 м) самых глубоких участков озера, но и там рачка насчитывается лишь 5—10 тыс. экз./м³.

Ветвистоустые представлены двумя видами дафний: *Daphnia longispina* и *D. cristata*. Небольшие скопления дафний обнаружены на глубине 18 м в районе впадины, где их суммарная численность составляла 10.4 тыс. экз./м³, биомасса 0.35 г/м³.

Вертикальное распределение 7 самых многочисленных видов зимнего зоопланктона было подробно изучено на всех станциях (рис. 4). Слой температурного скачка четко прослеживается лишь в районе котловины озера, где он располагался на глубине 15—17 м. В эпилимнионе были распространены зимняя керателла и диаптомус. С глубины 12 м и до дна количество диаптомуса значительно снижалось, а коловратки образовывали небольшое скопление в горизонте 21 м, но численность их здесь была в 3 раза ниже, чем в горизонте 2—4 м. Крупные беспанцирные коловратки *Asplanchna priodonta* и *Conochiloides natans*, а также зимняя *Filinia major* образовывали лишь одно придонное скопление во всей толще воды, размножаясь в слоях, где температура была не ниже 2°, а содержание кислорода всего 2—3 мг/л. Все перечисленные виды коловраток интенсивно питались и размножались. Более половины особей популяций *Filinia* и *Keratella* имели прикрепленные яйца, 25% особей *Asplanchna* несли крупных зародышей и почти у 50% обнаружены заглоченные *Keratella*, *Filinia* и реже — *Conochiloides*. Размеры аспланхны колебались от 300 до 500 мк, количество съеденных одним хищником *Keratella* достигало 5 особей.

Eudiaptomus graciloides встречен в больших количествах до глубины 12 м, ниже популяция сильно разрежена, тогда как копеподиты *Cyclops kolensis* начинают встречаться чаще лишь вблизи металимниона и лучше образуют небольшое скопление. Такое вертикальное распределение характерно для этого циклопа и в глубоких участках Рыбинского водохранилища [2]. Популяция *C. kolensis* в озере в марте состоит из копеподитов IV—V стадий, взрослые особи очень редки, равно как и новорожденные науплии.

Daphnia longispina и *D. cristata* представлены особями всех

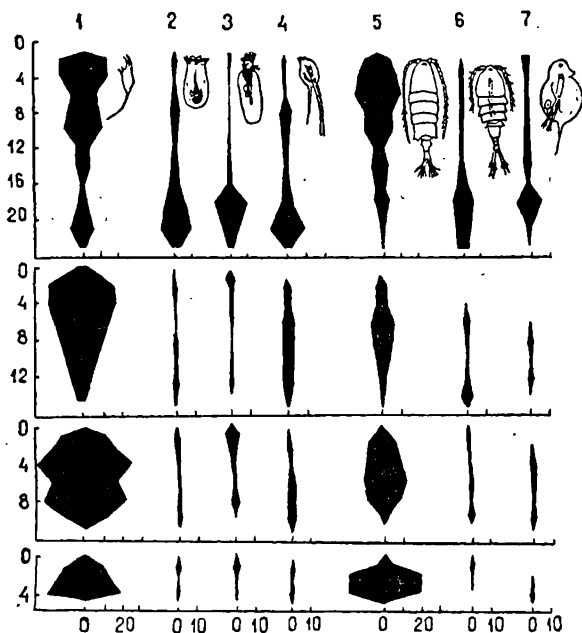


Рис. 4. Вертикальное распределение массовых видов зимнего зоопланктона на различных станциях.

1 — *Keratella cochlearis macracantha*, 2 — *Asplanchna priodontha*, 3 — *Conochiloides natans*, 4 — *Filinia maior*, 5 — *Eudiaptomus graciloides*, 6 — *Cyclops kolensis*, 7 — *Daphnia longispina* + *Daphnia cristata*. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — численность, тыс. экз./м³.

возрастов от новорожденных рачков до крупных особей с яйцами и зародышами. Основная масса дафний сосредоточена в узком горизонте 18—21 м, у дна рачки отсутствуют. Интенсивность размножения *D. cristata* оказалась несколько выше, чем у *D. longispina*. Самок с зародышами у первого вида 60%, их размер от 0.8 до 1.0 мм, у второго — соответственно 30% и 0.8 и 1.2 мм. Плодовитость зимой очень невелика: у *D. longispina* около 3 зародышей, у *D. cristata* около 2.

С уменьшением глубины участка придонные скопления, состоящие из *Conochiloides*, *Asplanchna*, *Filinia*, *Cyclops kolensis* и дафний, исчезают. Уже на станции с глубиной 15 м количество этих видов очень невелико во всей толще воды, лишь циклопы несколько более многочисленны у самого дна (рис. 4). *Keratella cochlearis macrascantha* так же, как везде по озеру, заселяет всю массу воды, но наиболее многочисленна в верхнем 2—4 метровом слое.

В районах озера с глубиной 5—10 м видовой состав не изменяется, но соотношение видов становится иным: от нижней кромки льда и до дна в большом количестве встречается только 2 вида: *Keratella cochlearis macrascantha* и *Eudiaptomus graciloides*, но они здесь особенно обильны (показатели их численности и биомассы самые высокие по озеру).

На мелководьях 2.5—1.8 м обнаружены керателла и диаптомус, дающие невысокую биомассу (0.36—0.1 г/м³).

Популяции *Eudiaptomus graciloides* по всему озеру представлены в основном зрелыми особями, копеподитов всего 16%, самок 40%, самцов 44%. Самки с яйцевыми мешками и прикрепленными сперматофорами встречаются крайне редко. Интенсивное размножение этой зимней генерации начинается позже, со вскрытием водоема. Так, в мае 1980 г. структура популяции диаптомуса (%) в центральной части озера выглядела иначе:

	март 1980 г.	май 1980 г.
копеподиты	16	0
самки без яиц	39	36
самки с яйцевыми мешками	1	23
самцы	44	41

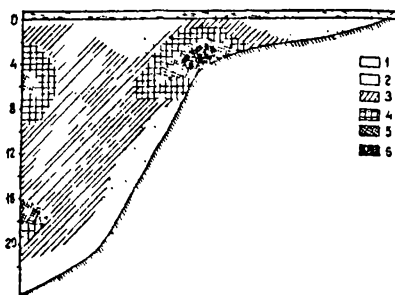


Рис. 5. Распределение биомассы зоопланктона в марте 1980 г.

1—0.02 г/м³, 2—0.2—10.5, 3—0.51—10.5, 4—1.5, 5—1.51—20.6, 6—более 2 г/м³.
По оси ординат — глубина, м.

Биомасса зоопланктона зимой распределена по озеру неравномерно. Наиболее богаты зоопланктоном котловина озера и участки свала (рис. 5). Над максимальными глубинами располагается придонное скопление с биомассами до 2 г/м³, а также сходное по плотности поверхностное скопление на глубине 6 м. Однако эти максимумы биомассы образованы разными видами: на 6-метровой глубине — диаптомусами, на 17—18-метровой — крупными коловратками: *Conochiloides*,

Asplanchna, а также циклопами и дафниями. Участки озера с глубиной от 20 до 15 м относительно бедны, здесь меньше диаптомуса и почти нет крупных коловраток. Наиболее богаты участки озера с глубиной 10—5 м: *E. graciloides* образует здесь 2.5 г/м³ от 2.6 г/м³ общей биомассы.

Таким образом, максимальная температура (3.2°) наблюдалась в озере у дна в самых глубоких участках. С уменьшением глубины озера придонная температура снижается, но толща воды оказывается более прогретой. Наибольший подъем изотерм наблюдается над глубинами 5—10 м. Кислородный режим в озере благоприятен, даже у самого дна котловины количество кислорода было не менее 2.2—2.6 мг/л, у поверхности — 6—7 мг/л; на участках с глубиной 5—10 м количество кислорода у дна не снижалось, что свидетельствует о циркуляции воды. Подъем изотерм и наличие циркуляции связано с теплоотдачей грунтов на глубинах 5—10 м, которые в период летней стагнации соответствуют эпилимниону и максимально прогреваются.

Зоопланктон озера зимой богат, основу его биомассы составляют ракообразные *Eudiaptomus graciloides* и дафнии. Средняя биомасса зоопланктона по всем пробам для марта 1980 г. — 0.864 г/м³, доля диаптомуса — 0.7 г/м³. Эти средние показатели значительно выше, чем в Рыбинском водохранилище, где максимальные биомассы в марте 1979 г. достигали всего 0.25 г/м³.

Со вскрытием озера, до начала появления теплолюбивых форм и летних генераций, зоопланктон озера остается богатым за счет высокой численности перезимовавшего диаптомуса. Это одно из благоприятных условий существования в озере популяции ряпушки, наиболее активное питание которой происходит при относительно невысоких температурах воды.

Март — период наиболее интенсивной убыли кислорода в придонных слоях водоемов. В это время в Рыбинском водохранилище над затопленными руслами рек в придонном слое идут бактериальные процессы и кислород исчезает над дном в толще от 2 до 7 м. Зимой 1980 г. кислородный режим оз. Плещеево был благоприятен.

Обнаружение в планктоне *Notholca squamula* свидетельствует об относительной чистоте зимних вод, однако количество особей этого вида очень невелико. Кроме того, встречен всего один вид *Notholca*, тогда как в Рыбинском зимой присутствуют три вида этого рода и количество особей значительно выше.

Высокие биомассы зимнего зоопланктона характеризуют оз. Плещеево как эвтрофирующийся водоем. Большое количество брахиопусов в летнем, весеннем и даже зимнем планктоне свидетельствует о загрязнении и является показателем β-мезосапробной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пейштадт М. И. Некоторые черты палеогеографии Подмосковья в голоцене. — Тр. Ин-та географ. АН СССР, 1957, вып. 21, с. 88—101.
2. Ривьер Н. К. Структура популяции *Cyclops kolensis* Lilljeborg и влияние на нее некоторых экологических факторов в природе и эксперименте. — В кн.: Морфология и биология пресноводных беспозвоночных. Рыбинск, 1984, с. 46—57.
3. Россолимо Л. Л. Некоторые особенности температурного режима малых озер. — Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром., 1959, вып. 10, с. 3—20.
4. Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики. — В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 7—27.
5. Щербakov А. П. Термический режим. — В кн.: Озеро глубокое. М., 1967, с. 74—88.

А. И. БАКАНОВ

БЕНТОС ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Изучение бентоса оз. Плещеево активно проводилось в конце 20-х годов Д. А. Ласточкиным, Н. К. Дексбахом и М. Л. Гранди-левской-Дексбах [8, 9, 13, 14], в последующий 50-летний период подобных работ не было. В октябре 1978 г. нами выполнено рекогносцировочное обследование состояния бентоса для статистически обоснованного планирования работ в дальнейшем. Результаты обработки проб, собранных на 31 станции, показали, что в состоянии и распределении бентофауны произошли значительные изменения [4]. Было рассчитано, что для получения средних значений с точностью примерно 20%, которую мы считаем достаточной для такого рода работ, необходимо собрать за один раз не менее 50 проб.

В 1979 г. были выполнены три бентосные съемки — в мае, июле и октябре (рис. 1). Пробы отбирались на 50 станциях, на глубинах до 2 м использовался трубчатый дночерпатель конструкции Ф. Д. Мордухай-Болтовского [15] с площадью захвата 50 см², которыми брали по 2 пробы на станции, обрабатывая их совместно, на глубинах свыше 2 м применялся дночерпатель ДАК-250 [2], на станции бралась одна проба. Вследствие отсутствия достаточно точной карты грунтов размещение сетки станций по водоему производилось по принципу неограниченного случайного отбора [3]. Собранный грунт промывался через мельничный газ № 17, т. е. учитывались только организмы макрозообентоса, для фиксации использовали 10%-ный формалин, нейтрализованный углекислым кальцием, разборка проводилась в лаборатории через 3 месяца после фиксации.

Всю площадь дна озера можно разделить на 2 резко различающиеся части: зону черного ила типа сапропель, в среднем ограниченную изобатой 16 м (в северной части озера — 17—18 м, в южной — 13—14 м), и более мелководную зону, включающую лито-

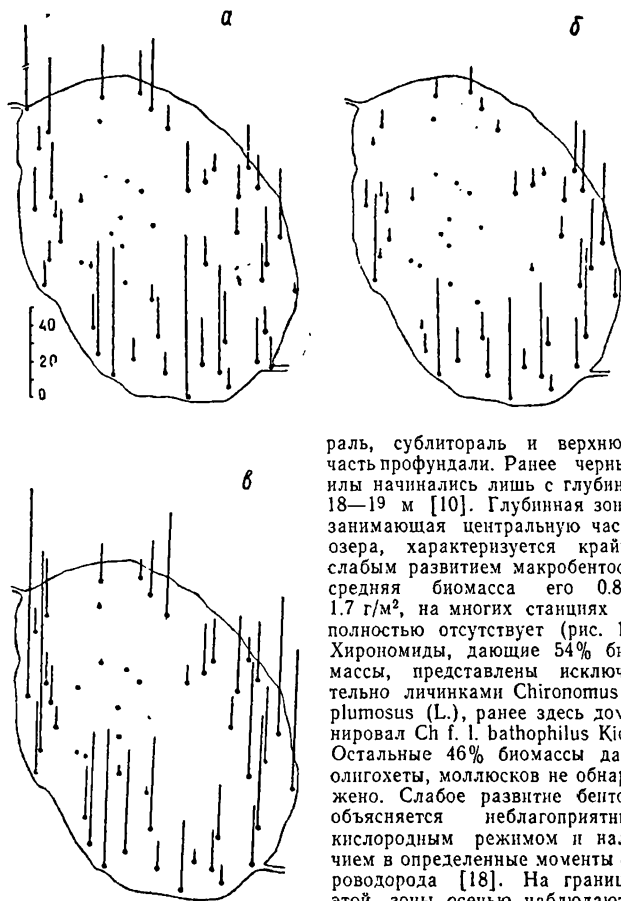


Рис. 1. Биомасса бентоса на отдельных станциях в 1979 г., г/м². а — в мае, б — в июле, в — в октябре.

раль, сублитораль и верхнюю часть профундали. Ранее черные илы начинались лишь с глубины 18—19 м [10]. Глубинная зона, занимающая центральную часть озера, характеризуется крайне слабым развитием макробентоса, средняя биомасса его 0.8—1.7 г/м², на многих станциях он полностью отсутствует (рис. 1). Хирономиды, дающие 54% биомассы, представлены исключительно личинками *Chironomus f. plumosus* (L.), ранее здесь доминировал *Ch f. l. bathophilus* Kieff. Остальные 46% биомассы дают олигохеты, моллюсков не обнаружено. Слабое развитие бентоса объясняется неблагоприятным кислородным режимом и наличием в определенные моменты сероводорода [18]. На границах этой зоны осенью наблюдаются большие скопления покоящихся стадий копепоид, главным образом *Cyclops kolensis* Lill. и *C. vicinus* Uljan, их биомасса на от-

дельных станциях достигала 7.3 г/м² при численности 280 тыс. экз./м². Условия для питания рыб-бентофагов в этой зоне неудовлетворительны.

Вторая зона озера с богатым бентосом благоприятна для нагула рыб-бентофагов, поэтому ее с рыбохозяйственной точки зрения можно назвать «нагульной зоной». Биомасса кормового бентоса здесь не опускается ниже 20 г/м², достигая осенью 39 г/м², в среднем за вегетационный сезон составляет 28.4 г/м², ошибка репрезентативности — 19.4% (табл. 1).

По особенностям развития бентоса нагульную зону можно разделить на 2 подзоны: с глубинами 0—2 м и 2—16 м. В прибрежной подзоне во все сезоны года доминируют по биомассе олигохеты, дающие 54—75% биомассы бентоса, хирономиды дают 19—22%. Общая биомасса бентоса весной здесь 32.2 г/м², летом — 31.7 г/м², осенью она достигает чрезвычайно большой величины — 53 г/м². В увеличении осенней биомассы большую роль играет фитофильная фауна, попадающая на грунт после отмирания макрофитов.

Таблица 1

Количественные показатели бентоса нагульной зоны

Сезон	Хирономиды	Олигохеты	Общий бентос
Весна	2123±306	3294±718	5468±825
	11.7±1.5	13.8±2.7	26.0±3.2
Лето	4783±964	3710±593	7813±1083
	6.1±1.0	14.1±2.5	20.3±2.8
Осень	9686±3146	5251±866	16359±4006
	16.5±2.2	17.3±2.6	39.0±4.5
Среднее	5531±2214	4052±903	9947±3373
	11.4±3.0	15.1±1.1	28.4±5.5

Примечание. Здесь и в табл. 2 над чертой — численность, экз./м², под чертой — биомасса, г/м².

Биомасса пиявок достигает 5.5 г/м², моллюсков — 4.2 г/м², личинок насекомых (исключая хирономид) — 3.4 г/м². Среди хирономид по биомассе доминирует *Stictochironomus* (32—91% биомассы хирономид), богато представлены фитофильные хирономиды — *Tanytarsus*, *Cladotanytarsus*, *Glyptotendipes*, *Endochironomus*. Средняя за вегетационный сезон биомасса бентоса здесь 39.0 г/м².

Во второй подзоне (2—16 м) характер бентоса иной, по биомассе весной и осенью доминируют хирономиды (64—65%), во время летнего вылета их доля снижается до 45%. Общая биомасса бентоса составляет весной 22.6 г/м², летом — 13.9 г/м², осенью — 30.1 г/м², средняя за вегетационный сезон — 22.2 г/м². Среди хирономид доминирует *Chironomus* дающий 84—95% биомассы.

Несмотря на то, что значительную площадь озера занимает биотоп черных илов со слабым развитием бентоса, средние по водоему показатели численности и биомассы во все сезоны года остаются высокими (табл. 2).

Таблица 2

Количественные показатели бентоса озера

Сезон	Хирономиды	Олигохеты	Общий бентос
Весна	1581 ± 261 8.9 ± 1.3	2511 ± 563 10.4 ± 2.2	4131 ± 689 19.6 ± 2.8
Лето	3456 ± 735 4.5 ± 0.8	2236 ± 462 10.2 ± 2.0	5710 ± 915 14.8 ± 2.4
Осень	7001 ± 2338 12.1 ± 1.9	4494 ± 698 12.7 ± 2.2	12232 ± 3041 28.6 ± 4.0
Среднее	4013 ± 1588 8.5 ± 2.2	3080 ± 711 11.1 ± 0.8	7338 ± 2478 21.0 ± 1.6

Кормовой бентос представлен практически двумя группами организмов — хирономидами и олигохетами. Первые дают весной 45,2%, летом — 30,0%, осенью — 42,4%. Биомассы бентоса, олигохеты — 52,8%, 69,0, 44,3% соответственно. Ошибки репрезентативности при определении средних биомасс бентоса составляют 14—16%. Количество кормовых моллюсков незначительно, в основном это *Euglesa henslowana* (Schepp.) и *Valvata piscinalis* (Müll). Гаммариды и водяной ослик в открытой части водоема встречались единично.

Видовой состав организмов позволяет характеризовать бентос как весьма ценный в кормовом отношении для рыб бентофагов. Среди хирономид доминируют представители рода *Chironomus* дающие 60—72% биомассы хирономид. По личиночной стадии А. И. Шиловой был определен вид *Ch. plumosus* L., остальных представителей этого рода по личиночной стадии определить до вида было невозможно. Высокая величина средней за сезон биомассы кормового бентоса (21,0 г/м²) позволяет отнести оз. Плещеево к «весьма высококормным» водоемам по классификации ГосНИОРХ [16]. Хотя биомасса хирономид вследствие вылета имаго летом снижается в 2 раза по сравнению с весной, но все же она остается достаточно высокой, биомасса же олигохет по сезонам почти не меняется, что обеспечивает достаточное количество корма в период минимума хирономид.

Провести достаточно детальное сопоставление наших данных с величинами, полученными во время бентосных съемок всего водоема в 1929—1930 гг. [10], не представляется возможным, так как исследователи не опубликовали свои данные полностью, а привели

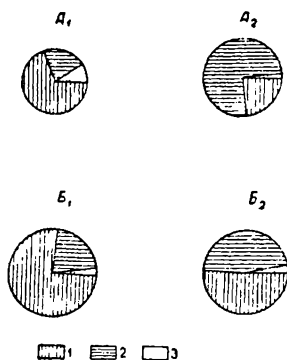


Рис. 2. Доля отдельных групп организмов в биомассе бентоса.
 А₁ — лето 1929 г., А₂ — лето 1979 г.,
 Б₁ — осень 1929 г., Б₂ — осень 1979 г.
 1 — хирономиды, 2 — олигохеты, 3 —
 прочие организмы.

том, что Н. К. Дексбах и М. Л. Грандильевская-Дексбах пользовались стандартным дночерпателем Экмана, который дает заниженные данные даже на илах [1] и очень плохо работает на плотных грунтах литорали и сублиторали. Эти исследователи сами отмечали, что на песках дночерпатель работал неудовлетворительно и часть проб они рассматривают только как качественные, а не количественные. Поэтому возможно, что фактическая биомасса бентоса на плотных грунтах в 1929—1930 гг. была раза в 2 выше, чем оценено этими исследователями, следовательно, и средняя биомасса по водоему раньше была выше, чем сейчас. Обеднение бентоса произошло в первую очередь за счет его исчезновения из центральной части озера (черных илов профундали). Так, летом 1929 г. средняя биомасса бентоса здесь была равной 8.1 г/м², а летом 1979 г. — 0.8 г/м². Значительная часть площади озера перестала быть местом нагула рыб-бентофагов.

Значительные изменения произошли в бентосе р. Трубеж, протекающей через г. Переславль-Залесский. Если раньше ее фауна была чрезвычайно бедна, биомасса бентоса составляла 0.2—3.2 г/м² [10], то сейчас в количественном отношении бентос стал гораздо богаче, средняя биомасса его от устья до Троицкого моста осенью 1978 г. равнялась 40.0 г/м², преобладали олигохеты-тубициды — 21.3 г/м² (53.25% биомассы бентоса), доминирующими видами среди них были *Tubifex tubifex* (Müll.) и *Potamothenis hammoniensis*

цифры лишь по нескольким разрезам. Можно сравнить данные по станциям, места которых совпадают с нашими, все они относятся к нагульной зоне. Общие биомассы бентоса практически не изменились, но соотношение отдельных групп организмов стало другим (рис. 2). Доля хирономид упала летом в 3 раза, осенью — в 1.5 раза, соответственно возросла доля олигохет, значительно снизился процент моллюсков. Такое направление сукцессии бентосных сообществ характерно для водоемов, подвергающихся антропогенному евтрофированию. Средняя биомасса бентоса за 3 съёмки 1929—1930 гг. равнялась 20.9 г/м², в 1979 г. — 21.0 г/м². Столь удивительное совпадение цифр наводит на мысль, что изменений в количественном развитии бентоса не произошло. Но это не так. Дело в

(Mich.). Одинаковую биомассу 6,6 г/м² давали хирономиды и водяной ослик *Asellus aquaticus* (L.), биомасса моллюсков 3,3 г/м², прочих групп бентоса — 2,2 г/м². Такое значительное повышение биомассы бентоса объясняется в первую очередь заилением реки. Если раньше дно ее состояло из плотного песка, глины или каменистого грунта [10], то сейчас такой характер оно сохранило только в стречневой части, побережье же покрыто черным илом и сильно развиты заросли макрофитов. Река подвержена загрязнению бытовыми стоками города.

Для более точной оценки бентоса как кормовой базы рыб необходимо знать не только биомассу организмов, но и их доступность, которая в первую очередь определяется способностью гидробионтов зарываться в грунт. Рыбы разных видов и разных возрастов могут добывать пищу из разных слоев грунта, например, лещ в возрасте 6 лет может проникать в тонкодисперсный ил в поисках пищи на глубину до 14—16 см [17]. На плотных грунтах глубина проникновения рыб очень незначительна.

Летом 1980 г. на песчанистом иле оз. Плещеево, служащем местом нагула рыб, на глубине 9 м брали пробы дночерпателем СДЧ-250, представляющим собой модифицированный дночерпатель Ленца [20], с высотой коробки 40 см. Распределение биомассы бентоса по глубине колонки имело следующий характер (% от общей биомассы):

слой	хирономиды	олигохеты	общий бентос
0— 5 см	69.7	35.5	55.9
5—10 см	18.1	51.2	31.5
более 10 см	12.2	13.3	12.6

Средняя биомасса бентоса здесь равнялась 16,4 г/м², хирономиды составляли 59,6%, олигохеты — 40,4%. Следовательно, на этом биотоне основная часть бентоса была доступна для рыб.

Вертикальное распределение бентосных организмов в песчаном грунте изучалось с помощью трубчатого дночерпателя на двух литоральных станциях. Одна из них располагалась в западной части озера на глубине 1 м с биомассой бентоса 55,3 г/м², причем 91,5% ее давали олигохеты, главным образом крупные экземпляры *Isochaetides newaensis* (Mich.). Вторая станция — в южной части озера на глубине 0,5 м со средней биомассой бентоса 27,8 г/м², хирономиды составляли 80,6%, олигохеты — 14,7%, моллюски — 4,7% биомассы. Распределение характеризовалось следующими цифрами (%):

слой	хирономиды		олигохеты		общий бентос	
0— 5 см	95	78,4	55,8	65,6	59,2	78,0
5—10 см	5	12,5	28,8	28,9	26,7	14,0
более 10 см	0	9,1	15,4	5,5	14,1	8,0

В левой колонке приведены данные со ст. 1, в правой — 2. Следовательно, можно принять, что на песках около половины биомассы бентоса недоступно для рыб-бентофагов, доступность хирономид на этом биотопе значительно выше, чем олигохет. Мелкие личинки хирономид и моллюски располагались в самом поверхностном слое песка.

Для правильного суждения об обеспеченности рыб пищей необходимо знание степени агрегированности кормовых организмов. Экспериментальными работами В. С. Иванова [12] было показано, что характер агрегированности существенно влияет на возможность потребления ее рыбами, при одинаковой средней биомассе условия питания рыб лучше там, где агрегированность корма выше. В силу того, что индивидуальные веса бентосных организмов могут различаться в десятки раз, агрегированность численности и биомассы может быть неодинакова. По данным бентосных съемок 1979 г. мы подсчитали агрегированность бентоса всего озера (макроагрегированность) (табл. 3).

Таблица 3

Сезонные изменения макроагрегированности бентоса

Организмы		Весна	Лето	Осень
Хирономиды	численность	2.34 ± 0.42	3.37 ± 0.88	6.57 ± 2.86
	биомасса	2.11 ± 0.32	2.53 ± 0.19	2.18 ± 0.33
Олигохеты	численность	3.49 ± 0.94	3.11 ± 0.75	2.20 ± 0.36
	биомасса	3.15 ± 0.76	2.85 ± 0.63	2.44 ± 0.45
Общий бентос	численность	2.38 ± 0.43	2.28 ± 0.39	4.09 ± 1.25
	биомасса	2.01 ± 0.35	2.28 ± 0.39	2.00 ± 0.28
Chironomus	численность	2.74 ± 0.61	3.76 ± 1.11	2.76 ± 0.61
	биомасса	2.99 ± 0.69	4.24 ± 1.34	3.38 ± 0.85

В качестве индекса агрегированности был выбран широко используемый показатель Ллойда S_L рассчитываемый по формуле $S_L = \frac{\sigma^2 - \bar{x}}{\bar{x}^2} + 1$. Его стандартная ошибка $Sc_L = \frac{\sigma^2}{\bar{x}^2} \sqrt{\frac{2(\sigma^2 + \bar{x}^2 - \bar{x})}{n}}$ [21],

\bar{x} — среднее арифметическое, σ — среднеквадратическое отклонение, n — число проб в выборке. При случайном распределении организмов в пробах величина индекса равна 1, при агрегированном — больше 1. Если значение индекса отклоняется от 1 на величину, меньшую удвоенной стандартной ошибки, то нет оснований отклонять нуль-гипотезу о случайном распределении.

Полученные данные показывают, что точность оценки агрегированности значительно ниже (примерно в 2 раза), чем точность оценок численности и биомассы организмов. Все группы организ-

мов распределены агрегированно, лишь для численности хирономид осенью вследствие значительной ошибки репрезентативности гипотеза о случайном распределении не может быть отклонена при уровне значимости $\alpha=5\%$. Воспользовавшись критерием Стьюдента, можно показать, что не обнаружено достоверных различий между агрегированностью организмов в течение вегетационного сезо-

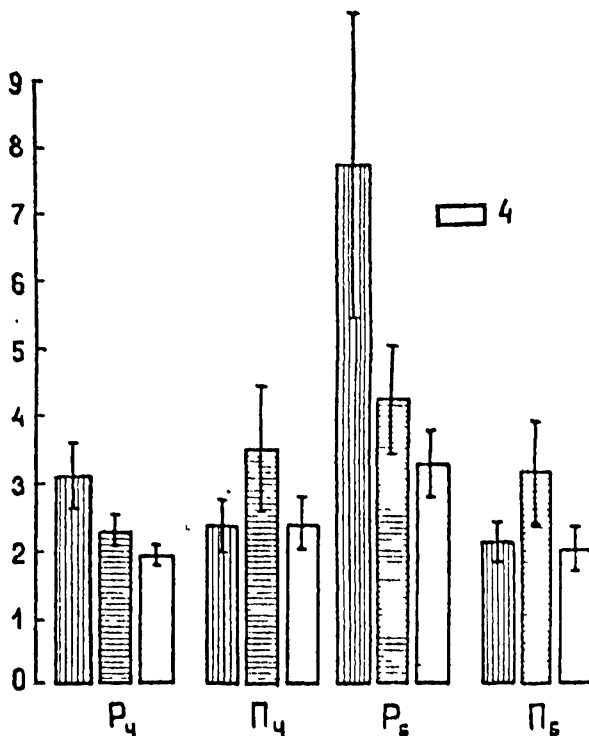


Рис. 3. Сравнение макроагрегированности бентоса Рыбинского водохранилища и оз. Плесеево.

P — Рыбинское водохранилище, П — оз. Плесеево; ч — агрегированность численности, б — биомассы; 4 — общий бентос.

По оси ординат — индекс Ллойда, $S_L \pm S_{CL}$.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

на. Достоверно не различается также агрегированность различных групп бентосных животных. Это объясняется тем, что макроагрегированность определяется преимущественно крупными межбиотопными различиями, для бентоса это прежде всего характер грунта и глубина. Поскольку различия между биотопами в течение года не меняются, то и показатели макроагрегированности изменяются незначительно.

Для выяснения зависимости макроагрегированности бентоса от характера водоема можно сравнить эти показатели для оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища, с использованием данных бентосной съемки Рыбинского водохранилища в мае 1978 г. [7]. Расчеты показали, что агрегированность биомассы хирономид и общей биомассы бентоса в Рыбинском водохранилище достоверно выше, чем в оз. Плещеево, между агрегированностью прочих групп бентоса различия недостоверны (рис. 3). Водохранилище как водоем, сравнительно молодой и более сложный в морфометрическом отношении, имеет иную картину распределения грунтов, чем оз. Плещеево [11]. Личинки хирономид предъявляют к характеру субстрата более высокие требования, чем олигохеты, поэтому на многих типах грунтов доминирующий вид хирономид *Ch. riposus* в Рыбинском водохранилище не встречается, что и обуславливает высокую степень агрегированности хирономид.

Мезоагрегированность

Организмы		Мая			С _L , м
		С _L , м	С _L , б	в	
Хирономиды	ч.	1.02±0.02	1.02±0.02	1.18±0.63	1.06±0.02*
	б.	1.18±0.05*	1.07±0.02*	-0.08±0.82	1.17±0.05*
Олигохеты	ч.	1.08±0.05	1.07±0.02*	1.66±0.81	1.11±0.04*
	б.	1.12±0.04*	1.05±0.01*	0.24±0.71	1.08±0.02*
Общий бентос	ч.	1.07±0.02*	1.05±0.02*	1.30±0.75	1.05±0.02*
	б.	1.14±0.04*	1.03±0.01*	-1.10±0.80	1.06±0.02*
<i>Chironomus</i>	ч.	1.04±0.03	1.02±0.02	0.89±0.74	1.03±0.06
	б.	1.19±0.05*	1.08±0.02*	-0.04±0.83	1.29±0.09*
<i>Polypedilum nudicolum</i>	ч.	0.99±0.15	1.06±0.07	1.27±0.39	1.14±0.29
	б.	1.21±0.17	1.20±0.10*	1.46±0.43	1.66±0.40
<i>Procladius</i>	ч.	0.80±0.16	1.91±0.52	3.27±1.88	0.97±0.01
	б.	-0.30 —	1.82±0.76	2.95±1.72	1.00±0.02

Примечание. С_L — индекс, рассчитанный по пробам из малого дночерпателя, сленность, б. — биомасса.

Для изучения мезоагрегированности (агрегированности в пределах однородного биотопа) оз. Плещеево в 1980 г. пробы отбирались весной, летом и осенью на станции, расположенной в южной части озера на глубине 9—10 м на песчанном иле. В каждый сезон отбиралось по 30 проб дночерпателем ДАК-100 и по 30 проб дночерпателем ДАК-250. Средняя биомасса бентоса на этом участке, г/м²:

организмы	май	июль	октябрь
хиروномиды	22.9	10.7	21.2
олигохеты	10.0	7.8	11.1
общий бентос	33.0	18.5	32.7

Для оценки агрегированности помимо индекса Ллойда здесь применен индекс $b = 2 \lg(\sigma_2/\sigma_1) / \lg(\bar{x}_2/\bar{x}_1)$ [6]. Его стандартная ошибка

$$\text{находится по формуле } Sb = \frac{0,8686}{\lg(\bar{x}_2/\bar{x}_1)} \sqrt{1 + \left(\frac{b}{2}\right)^2 \left[\left(\frac{\sigma_2}{\bar{x}_2}\right)^2 + \left(\frac{\sigma_1}{\bar{x}_1}\right)^2\right]}$$

Здесь \bar{x}_1 и σ_1 — среднее арифметическое и среднее квадратическое отклонение, рассчитанные по данным малого дночерпателя, \bar{x}_2 и σ_2 — большого дночерпателя. При случайном распределении величина этого индекса также равна 1. Известно [5], что величины мно-

Таблица 4

бентоса

Июль		Октябрь		
C_L , б	в	C_L , м	C_L , б	в
1.06±0.02*	1.87±0.80	1.02±0.02	1.02±0.01*	1.42±0.40
1.16±0.04*	1.86±0.48	1.10±0.03*	1.07±0.02*	1.68±0.37
1.06±0.02*	0.78±0.74	1.06±0.02*	1.05±0.02*	1.61±0.68
1.09±0.03*	2.10±0.53*	1.06±0.02*	1.04±0.01*	1.17±0.50
1.09±0.03*	3.08±0.93*	1.04±0.01*	1.04±0.01*	1.84±0.58
1.10±0.03*	2.51±0.51*	1.05±0.01*	1.05±0.01*	2.05±0.41*
1.06±0.04	1.43±0.58	1.03±0.02	1.04±0.02*	1.72±0.39
1.23±0.07*	17.1±0.48	1.10±0.03*	1.08±0.02*	1.70±0.37
1.28±0.19	1.47±0.58	1.46±0.27	1.33±0.15*	1.33±0.58
1.51±0.23*	1.48±0.52	1.57±0.32	1.52±0.21*	1.64±0.45
1.04±0.02*	2.90±0.53*	1.89±0.74	1.05±0.20	0.05±0.70
1.07±0.03*	2.43±0.45*	—1.99	1.42±0.61	2.30±0.83

C_L б — из большого, * — агрегированность достоверна при $\alpha = 5\%$, ч. — чп.

гих индексов агрегированности в определенных условиях могут зависеть от размера пробы; результаты данного исследования также показывают, что значения индекса Ллойда, полученные по пробам, взятым разными дночерпателями, в ряде случаев достоверно различаются. Следовательно, при оценке степени агрегированности сравнивать можно только значения индексов, полученных приборами с одинаковой площадью захвата. Индекс b , выводимый из степенной зависимости дисперсии от средней $\sigma_d^2 = ax^b$ [25], где a и b — константы, не зависит от величины пробы.

Нами по индексу S_d зарегистрировано наличие сезонных изменений мезоагрегированности, которая по биомассе хирономид, *Sigonopus* и общего бентоса летом достоверно выше, чем весной. Ее величины осенью и весной отличаются мало (табл. 4). В целом показатель мезоагрегированности, как правило, значительно ниже, чем макроагрегированности. Индекс b показал достоверное повышение летней агрегированности биомассы хирономид, олигохет и общего бентоса, что увеличивает доступность кормовых организмов для рыб, компенсируя тем самым некоторое понижение их летней биомассы.

В августе 1979 г. на литорали озера в районе рыбпункта г. Переславль-Залесский изучали микрораспределение бентоса. Для этого модифицированным трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского с квадратным сечением площадью 50 см² по трансекте были отобраны 102 пробы вплотную одна к другой. Глубина в месте сбора равнялась 0,5 м, грунт песчаный без макрофитов и водорослей, визуально однородный. Средняя биомасса бентоса равнялась 25,1 г/м², хирономид — 20,1 г/м², олигохет — 4,0 г/м², моллюсков — 0,9 г/м². Среди хирономид доминировал *Stictochironomus* с биомассой 12,2 г/м², за ним шел *Ch. f. l. plumosus* с биомассой 6,7 г/м².

Наиболее характерной чертой изменения численности и биомассы бентоса вдоль некоторого направления является наличие нерегулярных колебаний, поэтому такое изменение плотности можно рассматривать как стохастический процесс и применять для его изучения спектральный анализ, используемый в экологии для характеристики временной и пространственной структуры сообществ [19, 22—24]. В настоящее время наиболее разработана теория стационарных случайных процессов, которые протекают приблизительно однородно и имеют вид нерегулярных колебаний около некоторого среднего значения. Изучение изменений плотности бентоса на трансекте показало, что условие стационарности во многих случаях не выполняется, обнаружены три типа нестационарности: по математическому ожиданию (изменение величины среднего на различных участках трансекты), по дисперсии (изменение величины разброса около средней) и по корреляционной функции (изменение частотной структуры процесса). Одной из основных причин нестационарности в данном случае служит наличие крупномасштабных циклов, т. е. микроагрегации входят как составные части

в мезоагрегации, не улавливаемые этим методом. Поэтому необходимо проводить предварительное стационарирование рядов, например, с использованием скользящего осреднения.

Стационарные процессы могут быть представлены в виде суммы синусоид с различными периодами, амплитудами и фазами.

$$y(t) = A_1 \sin\left(\frac{2\pi}{T_1}t + \varphi_1\right) + A_2 \sin\left(\frac{2\pi}{T_2}t + \varphi_2\right) + \dots + l(t).$$

Периоды четырех синусоид, имеющих наибольшую амплитуду, мы интерпретировали как линейные размеры агрегаций бентоса (табл. 5). Пространственное микрораспределение различных групп организмов характеризуется разной структурой, например, для биомассы общего бентоса характерны агрегации длиной 21 см, а численность олигохет показывает агрегации четырех размеров.

В целом бентос оз. Плещеево имеет сложную многоуровневую пространственную структуру, изменяющуюся во времени, что необходимо учитывать при моделировании экосистемы этого водоема.

Таблица 5

Микроагрегированность бентоса

Организмы		\bar{X}	T_1	T_2	T_3	T_4
Хирономиды	ч.	86.2	49	112	—	—
	б.	100.4	49	70	112	—
Олигохеты	ч.	8.5	35	56	70	123
	б.	19.9	21	63	119	—
Моллюски	ч.	1.3	28	49	91	221
	б.	4.7	28	49	84	117
Общий бентос	ч.	96.0	49	105	—	—
	б.	125.5	21	—	—	—
<i>Chironomus f. l. plumosus</i>	ч.	7.0	42	84	—	—
	б.	33.5	28	49	112	—
<i>Stictochironomus</i>	ч.	70.8	63	112	—	—
	б.	61.2	63	112	—	—
<i>Cladotanytarsus</i>	ч.	5.6	70	—	—	—
	б.	1.6	56	77	—	—
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i>	ч.	1.4	28	84	—	—
	б.	1.9	28	—	—	—
<i>Polypedilum tuberculatum</i>	ч.	1.2	49	84	—	—
	б.	1.3	49	84	—	—

Примечание. ч. — численность, б. — биомасса, \bar{X} — среднее значение экз./пробу, T_1 — T_4 — размеры агрегаций, см.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. Сравнительная оценка эффективности работы дочерпателей различных систем. — Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 2, с. 97—103.
2. Баканов А. И. Новые модели дочерпателей и оценка агрегированности бентоса. — Гидробиол. журн., 1979, т. 15, № 3, с. 87—93.
3. Баканов А. И. О планировании бентосных съемок. Рукоп. деп. в ВИНТИ, 1979, № 1596—79, 16 с.
4. Баканов А. И. О бентосе Плещеева озера. Рукоп. деп. в ВИНТИ, 1980, № 269—80, 15 с.
5. Баканов А. И. О зависимости статистических характеристик бентоса от размера пробы. Рукоп. деп. в ВИНТИ, 1980, № 270—80, 28 с.
6. Баканов А. И. Об агрегированности пресноводного бентоса. — В кн.: IV съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тезисы докладов, Киев, 1981, ч. 4, с. 10—12.
7. Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941—1978 гг. — В кн.: Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982, с. 211—228.
8. Грандильевская-Дексбах М. Л. К биологии донных Chironomidae. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1931, вып. 13—14, с. 191—211.
9. Грандильевская-Дексбах М. Л., Кордэ Н. В., Алексеев В. П., Ласточкин Д. А. Материалы по фауне Плещеева озера. — Тр. Переславль-Залеского историко-худож. и краевед. музея, 1928, вып. 8, с. 20—78.
10. Дексбах Н. К., Грандильевская-Дексбах М. Л. Донное население и продуктивность дна Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1931, вып. 13—14, с. 131—189.
11. Законнов В. В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., Л., 1981, № 51, с. 68—72.
12. Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. Киев, 1977, 272 с.
13. Ласточкин Д. А. Плещеево озеро (Характеристика водоема и его населения). — Тр. Переславль-Залеского историко-худож. и краевед. музея, 1927, вып. 2, с. 1—25.
14. Ласточкин Д. А. Ассоциации животного населения береговой области Переславского (Плещеева) озера. — Изв. Иваново-Вознесенского политех. ин-та, 1930, т. 17, с. 3—99.
15. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Усовершенствованная система трубчатого дочерпателя. — В кн.: Бюл. Ин-та биол. водохр., Л., 1958, № 1, с. 47—49.
16. Гидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салазкин А. А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР. — В кн.: Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. Л., 1968, с. 205—228.
17. Суетов С. В. Потребление рыбами личинок хирономид в аквариальных условиях. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1951, т. 3, с. 72—91.
18. Федорова Е. И. Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевом) озере под влиянием загрязнения. — В кн.: Типология озер. М., 1967, с. 53—79.
19. Eckman J. E. Small — scale patterns and processes in a soft — substratum, intertidal community. — J. Mar. Res., 1979, vol. 37, N 3, p. 437—457.
20. Ienz F. Untersuchungen über die Vertikalverteilung der Bodenfauna im Tiefensediment von Seen. — Verh. Intern. Ver. theor. und angew. Limnologie, 1931, Bd. 5, Teil 1, S. 232—260.
21. Lloyd M. Mean crowding. — J. Animal Ecol., 1967, vol. 36, N 1, p. 1—30.
22. Mackas D. Z., Boyd C. M. Spectral analysis of zooplankton spatial heterogeneity. — Science, 1979, vol. 204, N 4388, p. 62—64.
23. Platt T., Denman K. L. Spectral analysis in ecology. — Annual Rev. Ecol. Syst., 1975, vol. 6, p. 189—210.

24. Stephenson W. Analysis of periodicity in macrobenthos using constructed and real data. — Austral. J. Ecol., 1978, vol. 3, N 3, p. 321—336.
25. Taylor L. R. Aggregation, variance and the mean. — Nature, L., 1961, vol. 189, N 4766, p. 732—735.

В. Г. ГАГАРИН ✓

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О МЕЙОБЕНТОСЕ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Материал собирался в мае и августе 1980 г. Всего за время исследований было отобрано 52 пробы мейобентоса: 49 количественных и 3 качественные. В мае пробы взяты на разрезе от северо-восточного берега вглубь озера на 8 временных станциях с глубинами 0,5, 1,0, 1,5, 5, 6, 7, 8 и 9 м. На каждой станции отобрано по 3 количественные пробы стратометром «С-1» с диаметром входного отверстия 3 см. В августе пробы взяты только в прибрежье, но в том же районе, что и в мае. На урезе взята 1 количественная проба, на глубинах 0,5—1,0 м — 28 проб, из них 25 количественных. Грунт — заиленный песок, сверху покрыт слоем перегнивших растительных остатков и детритом. Качественные пробы отобраны сачком из газа № 45, с диаметром входного отверстия 12 см.

Несмотря на незначительный объем материала, он все же позволил сделать некоторые предварительные выводы.

В пробах обнаружено 42 вида мейобентических животных. Наиболее разнообразны нематоды — 32 вида, остальные 10 видов принадлежат к рачков. Причем ветвистоусые представлены 5 видами, циклопы — 3, гарпактициды — 2. Остракоды до вида не определялись (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав мейобентоса озера

Nematoda

Tobrilus gracilis (Bastian)
T. longus (Leidy)
T. pellucidus (Bastian)
T. stefanskii (Micoletzky)
T. steineri (Micoletzky)
Tripyla glomerans Bastian *Prismatolaimus intermedius* (Bütschli)
Mononchus niddensis Skwarra
Alaimus primitivus de Man
Ironus tenuicaudatus de Man
Dorylaimus stagnalis Dujardin *Laimydorus dadayi* (Thorne et Swanger)
Chrysonemoides holsaticus (Schneider)
Theristus sp.

Monchystera stagnalis Bastian
M. paludicola de Man
M. filiformis Bastian
M. similis Butschli
Hofmaenneria niddensis (Skwarra) *Paraplectonema pedunculata* (Hofmänner)
Plectis longicaudatus Bütschli
P. rhizophilus de Man
Anaplectus granulosus (Bastian)
Prodsmodora circulata (Micoletzky)
Ethmulaimus pratensis de Man
Chromadorita leuckartii (de Man)
Punctodora bioculata (Schnelder)
Mononchoides sp.
Tylenchus sp.
Ditylenchus sp.
Aglenchus agricola (de Man)
Hirschmanniella gracilis (de Man)

Cyclopoida

Eucyclops serrulatus (Fischer)
E. macrurus (Sars)
Mesocyclops oithonoides (Claus)

Harpacticoida

Attheyella crassa (Sars)
Nitocrella hibernica (Brady)

Cladocera

Monospilus dispar G. O. Sars
Surirencus lammelatus (O. F. Müller)
Chydorus sphaericus (O. F. Müller)
Disparalona affinis (Leydig)
Rinchtalona rostrata (Koch)

В мае в прибрежной мелководной полосе водоема среди зарослей макрофитов зарегистрировано 15 видов нематод. Более часто встречался *Tobrilus stefanskii*. Довольно многочисленны фитогельминты родов *Tylenchus*, *Ditylenchus*, *Aglenchus*. Фауна ракообразных обеднена. Из копепод обнаружены единичные особи копепоидов *Mesocyclops oithonoides*, вероятно случайно попавших в пробы; из клadoцер — *Disparalona affinis* и *Rinchtalona rostrata*.

На глубинах от 5 до 9 м (грунт — ил) видовой состав мейофауны более беден. По числу особей и видов превалировали нематоды, причем, наиболее часто среди них встречался *Tobrilus gracilis*; *T. stefanskii*, доминирующий на мелководье, отмечался здесь крайне редко. Из рачков изредка попадалась молодь *Mesocyclops oithonoides*, а также гарпактициды *Attheyella crassa* и *Nitocrella hibernica*.

В августовских пробах видовой состав нематод был беден (9 видов), но более разнообразна фауна ракообразных: 5 видов ветвистоусых, из циклопов *Eucyclops serrulatus*, *Eu. macrurus*. На урезе встречен только фитогельминт *Hirschmanniella gracilis*; на мелководье, в зарослях водной растительности, среди нематод по частоте встречаемости и числу особей доминировали *Tobrilus stefanskii* и *Monhystera stagnalis*. Довольно разнообразна фауна рачков. Они были представлены главным образом ветвистоусыми — *Disparalona affinis*, *Rinchotalona rostrata*, *Monospilus dispar*.

Количественные показатели развития мейобентоса на глубине 0.5 м равны 0.7 млн. экз./м², биомасса — 7.45 г/м², на глубине 1 м соответственно 0.3 млн. экз./м² и 3.14 г/м², причем, в основном, за счет нематод, которые составили 85—90% этого количества. Массовое развитие нематод в весеннее время уже неоднократно констатировалось для других водоемов [2, 3]. В центральной глубоководной области озера количество нематод много меньше: численность — 0.1—0.2 млн. экз./м², биомасса — 0.9—2.33 г/м². Рачки как в прибрежье, так и на глубине немногочисленны. В августе численность и биомасса рачков также невысока (0.005 млн. экз./м², 0.9 г/м²) и довольно резко (почти в 8 раз) снизилась численность нематод. Общая численность мейобентоса в этом месяце равнялась 0.04 млн. экз./м² при биомассе 0.44 г/м² (табл. 2).

Таблица 2

Средняя численность (1), тыс. экз./м² и биомасса (2), г/м² мейобентоса

Группы	Май		Август	
	1	2	1	2
Nematoda	251.0	2.28	35.2	0.35
Cyclopoida	2.4	0.04	2.3	0.05
Harpacticoida	3.0	0.03	—	—
Cladocera	2.0	0.02	0.6	0.01
Ostracoda	—	—	2.5	0.03
Deco	258.4	2.37	40.6	0.44

Таким образом, основной вес в составе мейобентоса водоема составляют нематоды. Роль нематод в весеннее время становится еще более значительной. Следует отметить, что такого высокого значения в мейобентосе нематоды не достигают даже в заросших водоемах, типа Ивановского водохранилища, где их численность в прибрежье достигает 0.03 млн. экз./м² [1]. Крайне высокая численность нематод в оз. Плещеево резко выделяет его по развитию мейобентоса среди других водоемов данной зоны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гагарин В. Г. Донные нематоды некоторых волжских водохранилищ. — Гидробиол. журн., 1978, т. 14, вып. 5, с. 29—33.
2. Гагарин В. Г. К фауне нематод побережья Рыбинского водохранилища. — В кн.: Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978, с. 25—33.
3. Biro K. Nematodes of lake Balaton. IV. Seasonal qualitative and quantitative changes. — Annal. biol. tihany, 1973, vol. 40, p. 135—158.

Т. Л. ПОДДУБНАЯ

СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОЛИГОХЕТ В ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Олигохеты оз. Плещеево подробно изучались Д. А. Ласточкиным в 20-е годы [2, 3]. Наиболее детально была обследована береговая область озера, в которой он выделял 4 бентических ассоциации: население грунта в зарослях Chara, Zanichella, Potamogeton (2 ассоциации) и население открытого грунта литорали и сублиторали до 5-метровой глубины. Олигохеты прежде были представлены наидидами (24 вида), тубифицидами (21 вид) и энхитредами (3 вида). Наибольшее количество видов наидид обитало в различных зарослях, меньшее — в грунте или нитчатках открытой литорали. Д. А. Ласточкиным было зарегистрировано 48 видов олигохет. В настоящее время олигохет найдено несколько меньше — 30 (табл. 1).

Особенности распределения бентоса, в целом, и олигохет, в частности, хорошо согласуется с распределением грунтов в озере.

Наибольшее видовое разнообразие и плотность населения, как и в 20-е годы, обнаружены в открытой литорали озера на глубинах 0.5—2.5 м на песках (местами с небольшим наилком) и в растительных ассоциациях рогаза, сусака, хвоща, тростника, роголистника, хары, гречихи, стрелолиста, кубышки, камыша, ежеголовника. Здесь найдено 11 видов тубифицид и 14 видов наидид (табл. 1). К часто встречающимся видам следует отнести 5 видов тубифицид — *Isochaetides newaensis*, *Psammoryctides barbatus*, *Potamothrrix hammoniensis*, *Limnodrilus udekemianus* и *Limnodrilus hoffmeisteri* и 4 вида наидид — *Stylaria lacustris*, *Nais variabilis*, *Vejdovskyella comata*, *Nais simplex*. Не были встречены редкие виды, а основной перечень видов остался тем же самым, что и 50 лет назад. *Stylaria lacustris*, очень широко распространенный вид в 20-е годы, в настоящее время процветает в литоральной зоне озера и имеет очень высокую численность. *Nais barbata*, *Nais pardalis*, *Nais variabilis* встречаются значительно чаще, чем прежде и в значительно большем количестве. *Vejdovskyella comata*, отмеченная Д. А. Ласточкиным один раз, в настоящее время представляет массовую форму, обитающую во всех растительных ассоциациях. Далее, в глубь озера заходят только 3 вида наидид — *Stylaria*

Таблица 1

Видовой состав олигохет и встречаемость массовых видов (%) в 1977—1978 гг.

	Литораль открытого грунта	Литораль, заросли	Сублито- раль	Профу- нзаль
	0.5—2.5 м	0.5—2.5 м	2.5—16 м	16—25 м
<i>Stylaria lacustris</i> Lam.	100	100	20	—
<i>Vejdovskyella intermedia</i> Bret.	—	10	—	—
<i>Vejdovskyella comata</i> Vejol.	20	70	—	—
<i>Nais barbata</i> Müll.	—	50	—	—
<i>Nais simplex</i> Pig.	—	35	—	—
<i>Nais communis</i> Pig.	—	65	—	—
<i>Nais variabilis</i> Pig.	—	80	—	—
<i>Nais pardalis</i> Pig.	—	40	—	—
<i>Uncinaiis uncinata</i> Oerst.	16	20	—	—
<i>Ophidonais serpentina</i> Müll.	5	—	10	—
<i>Chaetogaster diaphanus</i> Gruiith.	—	10	—	—
<i>Chaetogaster langi</i> Bret.	—	10	—	—
<i>Pristina aequiseta</i> Ehrbd.	—	10	—	—
<i>Pristina longiseta</i> Bourne.	—	10	—	—
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bret.	—	—	10	—
<i>Aulodrilus pluriseta</i> Pig.	15	20	—	—
<i>Rhyacodrilus coccineus</i> Veid.	+	—	—	—
<i>Psammoryctides barbatus</i> Grube.	35	—	75	—
<i>Psammoryctides albicola</i> Mich.	4	—	—	—
<i>Tubifex filum</i> Mich.	—	—	10	—
<i>Tubifex smirnowi</i> Last.	8	—	—	—
<i>Tubifex tubifex</i> L.	4	—	—	—
<i>Potamothrix hammoniensis</i>	35	—	75	100
<i>Peloscolex ferox</i> Eisen.	10	10	10	—
<i>Isochaetides newaensis</i> Mich.	85	—	50	—
<i>Limnodrilus</i> sp.	—	—	—	—
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	63	—	—	—
<i>Limnodrilus udekemianus</i> Clap.	63	—	10	—
<i>Limnodrilus parvus</i> South.	—	—	10	—
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratz.	—	—	10	—

Iacustris, *Ophidonais serpentina* и *Vejdovskyella intermedia*, а иногда *Uncinails uncinata*. Все виды рода *Chaetogaster* приурочены к нитчаткам, причем крупный хищник *Ch. diaphanus* предпочитает преимущественно заросли нитчаток литорали, а не самого побережья, где больше обитает хидорид и кладоцер.

Основная роль в тубифицидном сообществе этого района, как и в 20-е годы, принадлежит *Isochaetides newaensis*. В литорали южной части озера и особенно в районе р. Трубеж возрастает роль *Limnodrius udekemianus* и *L. hoffmeisteri*. Довольно частая встречаемость и значительное количество этих видов свидетельствуют о заметном загрязнении прибрежных участков водоема. Широко распространенный ранее в песчаных грунтах литорали озера и описанный Д. А. Ласточкиным ювый вид *Tubifex smirnowi* в настоящее время встречается редко.

В сублиторальной зоне озера на глубинах 2,5—16 м на илисто-песчаных грунтах или заиленных песках было зарегистрировано всего 7 видов тубифицид и 2 вида нандид. Доминировали 3 вида — *Potamothenix hammoniensis*, *Psammoryctides barbatus* и *Isochaetides newaensis*. *Is. newaensis* уступает первенство *Potamothenix hammoniensis* и *Psammoryctides barbatus*. Остальные представители тубифицидного сообщества также встречались редко.

В литорали и в сублиторали в дночерпательных пробах часто встречались *Stylaria lacustris* и *Ophidonais serpentina*. Таким образом, из 16 видов тубифицид, отмеченных в литорали и сублиторали озера в 20-е годы, в пробах 1978—1979 гг. обнаружилось 14, из которых 3 вида — *Tubifex filum*, *Pelosciolex ferox* и *Psammoryctides albicola* — приурочены к побережью.

Профундаль озера (зона черных илов) на глубинах 16—25 м населена олигохетами крайне бедно, встречаются 2 вида тубифицид, в основном *Potamothenix hammoniensis* и реже — озерная форма *Tubifex tubifex*. Таким образом, *Potamothenix hammoniensis* — единственный вид, который расселен по всему озеру. Этот вид прежде характеризовался почти полным отсутствием спинных волостных щетинок, выпадающих, как предполагал Д. А. Ласточкин, у молодых особей. В настоящее время особи этого вида имеют тонкие 1—2 волосные щетинки в спинных лучках переднего отдела тела, с редким опушением, заметным только под иммерсией. За последние 50 лет в видовом составе олигохет, а также в их распределении значительных изменений не произошло.

По данным А. И. Баканова [1] олигохеты в целом по озеру составляют 52 (весной), 69 (летом) и 44% (осенью) общей биомассы бентоса. Данные о численности и биомассе олигохет в разные сезоны года приводятся по биотопам и иллюстрируют сказанное выше о горизонтальном распределении по дну озера. Основу численности и биомассы олигохет составляют массовые виды и ход сезонной динамики определяется их жизненными циклами.

В литорали озера на песках (табл. 2) *Isochaetides newaensis* составляет основу численности и биомассы тубифицидного сообще-

Таблица 2

Количественные показатели олигохет на песках литорали озера (глубина 0.5—2.5 м)

Виды	Весна	Лето	Осень
<i>Psammoryctides barbatus</i>	105*	166	725
	0.384	0.703	1.229
<i>Potamothrix hammoniensis</i>	374	196	1200
	0.737	0.373	1.625
<i>Isochaetides newaensis</i>	800	726	1000
	12.312	12.306	14.451
Остальные олигохеты	94	80	698
	0.360	0.080	3.512
Всего	1296	1168	3623
	13.996	13.462	20.817

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 над чертой — численность, экз. м²; под чертой — биомасса, г/м².

ства: 64% по численности и 83% по биомассе. Этот пелореофит, довольно крупный в водохранилищах, в озере гораздо мельче по своим размерам. Средний вес производителя на 38% ниже такового в Рыбинском водохранилище. *Potamothrix hammoniensis* составляет здесь 26% по численности и 6% — по биомассе. *Psammoryctides barbatus* занимает 3-е место по обоим показателям.

На илисто-песчаных грунтах сублиторали *Isochaetides newaensis* уступает первенство *Potamothrix hammoniensis*, который составляет здесь 50.6%. По биомассе же *Isochaetides newaensis* остается лидером — 50%. Второе место по численности занимает *Psammoryctides barbatus* (табл. 3).

Во время проведения весенней бентосной съемки в середине мая придонная температура воды была еще низкой (2—5°) и начала размножения червей еще не отмечено. Кокон в пробах не обнаружены. Взрослые особи уже имели семеприемники, наполненные сперматозоогами, т. е. спаривание червей уже произошло и черви готовились к размножению. Период размножения в озере начинается, видимо, не раньше конца мая.

Показатели численности и биомассы *Isochaetides newaensis* и *Psammoryctides barbatus* почти одинаковы в весенне-летнее время и незначительно повышаются осенью. Это свидетельствует о незначительной смертности и слабом пополнении популяции молодью в данный год.

У *Potamothrix hammoniensis* численность и биомасса летом снижается в 2 раза за счет отмирания части производителей после размножения. Массовое размножение этого вида наблюдается в

Таблица 3

Количественные показатели олигохет на илисто-песчаных грунтах озера
(глубина 2,5—16 м)

Виды	Весна	Лето	Осень
<i>Psammoryctides barbatus</i>	492	764	890
	1.749	1.334	2.530
<i>Potamothenix hammoniensis</i>	1418	696	2018
	2.005	1.054	3.054
<i>Isochaetides newaensis</i>	329	400	462
	5.004	3.430	4.323
Остальные олигохеты	67	216	318
	0.072	0.368	0.734
Всего	2306	2076	3688
	8.83	6.236	9.641

июне, когда придонная температура воды достигает 8—10°, коконы встречаются еще в середине июля. На некоторых станциях отмечалось до 2500 коконов/м². Осенью и численность, и биомасса *Potamothenix hammoniensis* значительно увеличиваются за счет пополнения молодью (табл. 2, 3).

Аналогичный характер сезонной динамики численности и биомассы *Potamothenix hammoniensis* наблюдается и в профундали озера на черных илах (табл. 4). Судя по обилию этого вида на различных биотопах, более благоприятные условия для процветания вида наблюдаются в сублиторали.

В целом, нужно отметить, что сезонные изменения численности и биомассы олигохет не испытывают резких колебаний и находят-

Таблица 4

Количественные показатели олигохет на черных илах профундали озера
(глубины 16—25 м)

Виды	Весна	Лето	Осень
<i>Psammoryctides barbatus</i>	—	45	320
	—	0.148	0.692
<i>Potamothenix hammoniensis</i>	697	302	892
	0.453	0.468	1.209
<i>Isochaetides newaensis</i>	—	23	—
	—	0.377	—
Всего	697	370	1212
	0.543	0.993	1.901

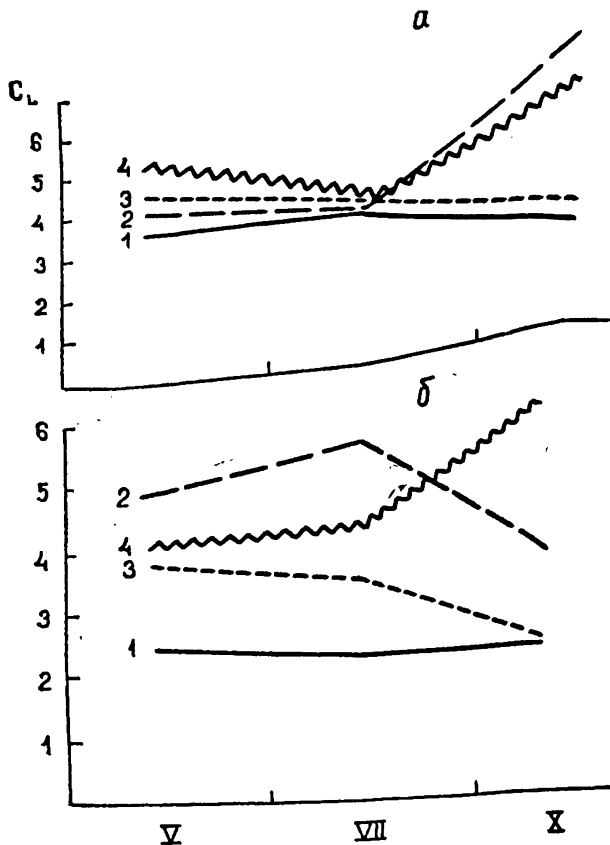


Рис. 1. Макроагрегированность (C_L) олигохет в озере.

а — по численности, б — по биомассе;
 1 — все олигохеты, 2 — *Isochaetides newaensis*, 3 — *Psammoryctides barbatus*, 4 — *Potamothrix hammoniensis*.
 По оси ординат — коэффициент Ллойда C_L , по оси абсцисс — время отбора проб, месяцы.

ся на достаточно высоком уровне. В среднем за вегетационный сезон 1 в песках отмечено 2030 экз. м^2 и 162 г м^2 , а на илесто-песчаных грунтах 2710 экз. м^2 и 82 г м^2 .

По данным дночерпательных проб бентосных съемок (50 станций) была оценена макроагрегированность численности олигохет, важная для углубленного понимания их экологии и биомассы, необходимая для суждения об олигохетах как кормовой базе рыб-бентофагов методом вычисления «индекса пятнистости» Ллойда [1]. Во все сезоны все отдельные виды и олигохеты в целом показали достоверную агрегированность. Весной и летом, когда черви готовятся к размножению, свариваются, а спустя некоторое время откладывают коконы (июнь—июль), степень агрегированности численности у разных видов близка (рис. 1). Осенью, когда появляется молодь и общая численность каждого вида увеличивается, агрегированность *Potamothrix hammoniensis* и *Isochaetides newaensis* тоже увеличивается, а *Psammoryctides barbatus* — падает. К осени агрегированность олигохет снижается, причем по численности заметнее, чем по биомассе.

По данным 60 проб, отобранных на одной станции в мае, июле и октябре в сублиторали озера на глубине 10 м, где обитали только *Potamothrix hammoniensis* и *Psammoryctides barbatus*, была определена их мезоагрегированность. Оказалось, что показатели мезоагрегированности ниже, чем макроагрегированности. Агрегированность этих видов слабая (рис. 2): Коэффициент Ллойда — C_L находится в пределах 1.1—1.5. Сохраняется та же видовая специфика, что и при макроагрегированности: осенью при появлении ботвы го к личества молодки агрегированность *Potamothrix ham-*

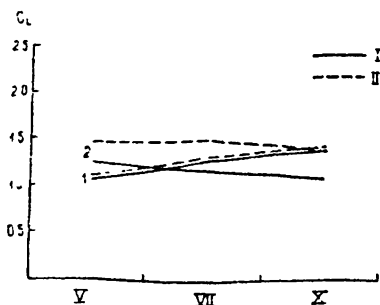


Рис. 2. Мезоагрегированность *Potamothrix hammoniensis* (1) и *Psammoryctides barbatus* (2) по численности.

I — дночерпатель Экмана-Берджа 1/100 м^2 , II — дночерпатель Экмана-Берджа 1/40 м^2 . Обозначения осей те же, что и на рис. 1.

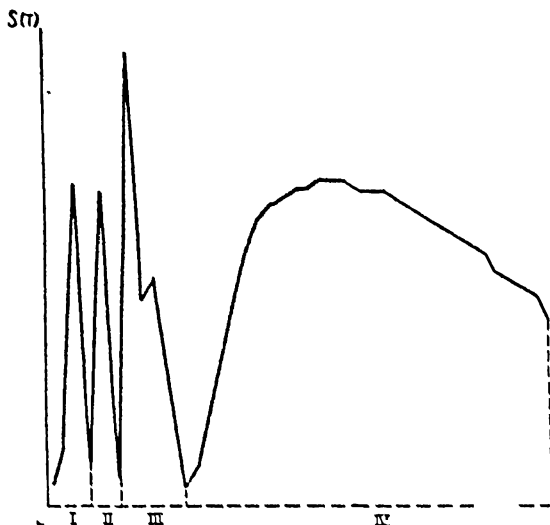


Рис. 3. Спектральная плотность изменения численности биотоса.
По оси ординат — значения спектральной плотности, по оси абсцисс — период колебаний, см.

moniensis слегка увеличивается, а у *Psammoryetides barbatus* несколько уменьшается.

Можно выделить 3 причины образования агрегаций: неоднородность биотона, поведенческие реакции (стадный инстинкт) и, наконец, случайные флуктуации плотности. Как правило, все эти причины действуют одновременно, и очень трудно сузить в каждом конкретном случае, какая из них является доминирующей, особенно если исследование ведется в природных условиях, а не в полностью контролируемом эксперименте. Для объяснения агрегированности отдельных видов требуется углубленное изучение таких тонких черт их биологии, как реакция на микровариабельность условий обитания и на другие организмы.

Определение микроагрегированности олигохет в открытой литорали озера на глубине 0.5 м проведено на примере 102 проб, набранных вплотную друг к другу квадратной трубкой [1]. Для этой серии проб наряду с индексом S_L , позволяющим оценить статистическое распределение организмов, применен аппарат спектрально

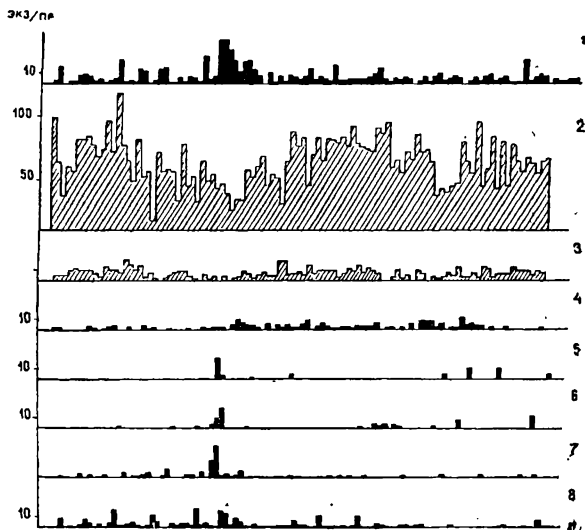


Рис. 4. Распределение массовых видов хирономид и олигохет в микро-скоплениях.

1 — общая численность олигохет, 2 — *Stictochironomus*, 3 — *Chironomus plumosus*, 4 — *Limnodrilus udekemianus*, 5 — *Psammoryctides barbatus*, 6 — *Isochaetides newaensis*, 7 — *Potamothrix hammoniensis*, 8 — *Limnodrilus hoffmeisteri*.

По оси ординат — численность в пробе, по оси абсцисс — расположение проб на трансекте биотопа литорали.

го анализа случайных процессов, позволяющий количественно охарактеризовать пространственное размещение олигохет. Максимумы кривой на графике функции спектральной плотности (рис. 4) показывают через какое число проб повторяются вариации с определенной амплитудой. Таким образом, общая вариабельность раскладывается на ряд (3—4) периодических составляющих, указывающая на наличие нескольких уровней агрегированности, когда большие агрегации сами состоят из более мелких, те — из еще более мелких, причем пространственное размещение их не случайно, а закономерно.

На этом биотопе литорали было обнаружено 12 видов олигохет: 7 видов тубифицид и 5 видов наидид. Наиболее часто встречающимися были *Limnodrilus hoffmeisteri* (61%), *L. udekemianus*

(61%), *Potamothenix hammoniensis* (30%), *Isochaetides newaensis* (16%). *Psammoryctides barbatus* встречался реже. Из представителей нандид наиболее часто встречалась *Uncinails uncinata* (17%). Из приведенных данных (рис. 4, табл. 5) видно, что общая численность олигохет и по видам достоверно микроагрегированны. Наименьшей агрегированностью обладает *Limnodrilus udekemianus* ($C_L=1.8$), наибольшей *Psammoryctides barbatus* ($C_L=43.4$), *Isochaetides newaensis* ($C_L=13.9$). Установлено, что пятнистость закономерно повторяется через 20, 50 и 130 см. Для каждого вида характерна определенная частота повторяемости скопления. Так, для *L. udekemianus*, с наименьшим коэффициентом агрегированности, характерно довольно частое (через 20 см) повторение скопления, поэтому и создается впечатление наименьшей агрегированности. У *Limnodrilus hoffmeisteri* ($C_L=2.9$) характерно повторение через каждые 50 см. Такое же повторение скопления обнаружено и у *Potamothenix hammoniensis*, хотя $C_L=11.9$.

Таблица 5

Статистические характеристики распределения олигохет на однородном биотопе литорали

Виды	\bar{x}		s_x		CV, %		C_L	
	n	B	n	B	n	B	n	B
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	1.89	5.07	0.22	0.64	118	127	1.88	2.43
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	2.64	4.18	0.39	0.67	162	341	2.90	3.42
<i>Potamothenix hammoniensis</i>	1.29	1.90	0.40	0.6	341	321	11.9	10.7
<i>Isochaetides newaensis</i>	5.88	2.77	0.2	1.4	370	543	13.0	30.2
<i>Psammoryctides barbatus</i>	0.43	0.60	0.2	0.3	668	634	43.4	39.7

Наиболее редкая пятнистость — через 130—150 см наблюдается у *Isochaetides newaensis* и *Psammoryctides barbatus*. Эти виды и имеют наибольший коэффициент агрегированности.

Анализ возрастной структуры популяции в скоплении почти каждого вида показал, что взрослые особи, поясковые разномужающиеся или уже отложившие коконы концентрируются в центре скопления, по периферии расселена молодь (рис. 5).

Общее большое скопление олигохет повторяется через 120—130 см. В скоплении между видами достоверно существует слабая положительная корреляция (с $P=95\%$).

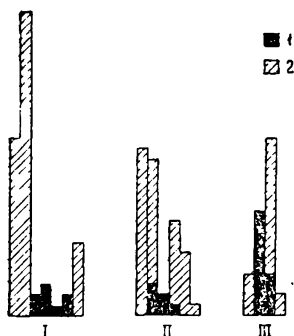


Рис. 5. Распределение особей разного возраста в микроскоплениях.

I — *Potamothrix hammoniensis*,
II — *Limnodrilus hoffmeisteri*, III —
Isochaetides newaensis 1 — полово-
зрелые, 2 — неполовозрелые.

Достоверные межвидовые корреляции ($P=95\%$)

<i>L. hoffmeisteri</i>	— <i>Is. newaensis</i>	0.21 ± 0.1
<i>P. hammoniensis</i>	— <i>Is. newaensis</i>	0.43 ± 0.09
<i>P. hammoniensis</i>	— <i>Ps. barbatus</i>	0.66 ± 0.08
<i>Is. newaensis</i>	— <i>Ps. barbatus</i>	0.29 ± 0.1
<i>L. hoffmeisteri</i>	— <i>P. hammoniensis</i>	0.14

Данные анализа микроструктуры распределения сообщества литорали озера позволяют, на наш взгляд, сделать следующие выводы. В донном сообществе литорали наиболее равномерно расселены *Limnodrilus udekemianus* и *L. hoffmeisteri*. Эти виды, как и из хирономид *Chironomus plumosus* и *Stictochironomus* имеют 100% встречаемости на биотопе. Указанные виды тубифицид образуют семейные группы с расположением в центре каждого микроскопления взрослых особей, а их потомства — по периферии. Малый интервал между отдельными группами (15—20 см) свидетельствует о том, что особи этих видов достаточно хорошо адаптированы к субстрату и практически в любой точке литорали находят благоприятные условия для жизни. Не мешает им также и присутствие других видов. Значительно более агрегированы скопления *Isochaetides newaensis* и *Psammoryctides barbatus*, что возможно связано с их большей требовательностью к субстрату. В целом олигохеты образуют на биотопе почти сплошное «ковровое» покрытие, но численность и биомасса в его разных точках колеблется.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. Бентоз оз. Плещеево. Наст. кн.
2. Градиловская-Дексбах М. Л., Корде Н. В., Алексеев В. П., Ласточкин Д. А. Материалы по фауне Плещеева озера. — Тр. Переславль-Залесского историко-худож. и краеведч. музея, 1928, вып. 8, с. 20—78.
3. Ласточкин Д. А. Ассоциации животного населения береговой области (Переславского) Плещеева озера — Изв. Иваново-Вознесенск. политех. ин-та, 1930, т. 17, с. 3—99.

ИХТИОФАУНА ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО И СОСТОЯНИЕ РЫБОЛОВСТВА

За период исследований в оз. Плещеево зарегистрировано 16 видов рыб, относящихся к 6 семействам. Наиболее широко представлено семейство карповых, насчитывающее 11 видов: язь, плотва, верховка, уклея, лещ, густера, линь, щиповка, пескарь, серебряный и золотой карась. В озере также обитают ряпушка, налим, щука, ерш и окунь. В видовом составе ихтиофауны за последние 60 лет изменений не произошло, так как это же количество видов и аналогичный видовой состав отмечали и другие исследователи в предыдущие годы [4, 14]. И все же в оз. Плещеево, имеющем постоянную и давнюю связь с бассейном р. Волги, состав ихтиофауны довольно своеобразен. Прежде всего это наличие крупной формы ряпушки и отсутствие в составе рыбного населения синца, чехони, судака и ряда других видов, обитающих в соседних водоемах бассейна Волги. Возможно, в далеком прошлом эти виды и обитали в оз. Плещеево, но в силу каких-то нарушений в условиях их существования исчезли. О том, что сумма абнотических и биотических факторов среды озера неблагоприятна для некоторых видов рыб, обитающих в бассейне р. Волги, свидетельствует безуспешная попытка местных рыбодоводов в начале 70-х годов нашего столетия акклиматизировать в нем судака. Выпускались в водоем и небольшие партии леща из соседнего оз. Неро. Но так как в оз. Плещеево издавна обитает лещ, оценить влияние этой интродукции на популяцию местного леща не представляется возможным.

Таким образом, в целом, состав ихтиофауны оз. Плещеево, несмотря на значительные изменения в его среде, произошедшие в результате процессов эвтрофикации, и робкие попытки акклиматизации новых видов, остался неизменным. Изменения произошли, в основном в распределении, численности, темпе линейного и весового роста, возрастной структуре популяций некоторых видов рыб.

Оз. Плещеево — высококормный водоем, находившийся уже в 40-е годы нашего столетия [6] на переходном этапе от мезотрофного к эвтрофному типу, в настоящее время это типичный высокопродуктивный эвтрофный водоем. Быстрая эволюция в течение одного столетия от мезотрофного типа с еще заметными чертами олиготрофии к мезотрофному, а затем типичному эвтрофному свидетельствует о значительном влиянии антропогенных факторов, сыгравших основную роль в обогащении озера органикой.

Увеличение биомассы зоопланктона [23] внесло изменения в трофические связи рыб, увеличилось значение зоопланктона в питании плотвы, окуня, ерша и других видов [10]. В промысле зна-

чительно возросла роль пелагического комплекса и стало заметно меньше бентофагов и хищников.

Рассмотрим более подробно темп линейно-весового роста рыб и те изменения, которые произошли в возрастной структуре наиболее массовых видов в порядке их значимости в промысловых уловах.

Уклея. Широко распространена в бассейне р. Волги, есть во всех небольших речках, впадающих в Волгу и оз. Неро. В начале нашего столетия, как свидетельствуют материалы Д. А. Ласточкина [14], укля в оз. Плещеево не относилась к видам, доминирующим в уловах, однако уже начиная с 1945—1946 гг., П. Г. Борисов [6] обратил внимание на то, что укля стало заметно больше и она превратилась в один из главных компонентов промысловых уловов. В последующие годы, вплоть до современного периода, численность уклей остается неизменно высокой, что, видимо, связано с улучшением условий ее обитания и прежде всего с увеличением биомассы зоопланктона. Если раньше основная часть популяции была привязана к биотопам литорали, то сейчас она занимает и пелагическую, открытую часть водоема, образуя здесь значительные скопления. Промысловое освоение уклей облегчается тем, что во время нерестовых миграций она подходит к мелководьям большими стаями.

Нерест уклей обычно происходит в конце мая, иногда — в начале июня. Нами были отмечены большие нерестовые скопления уклей в районе устья р. Трубуж. Нерестится укля на мелких песчаных участках литорали, покрытых зарослями редкой водной растительности, соотношение полов на нерестилищах обычно 1:1. Продолжительность жизни уклей невелика, в наших уловах встречались особи с максимальным возрастом 7—8 лет, длиной тела до 135—136 мм и массой 25—30 г.

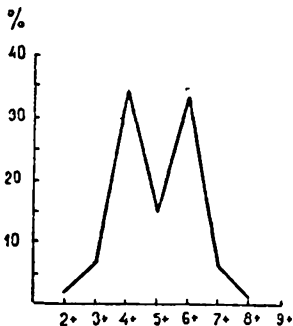


Рис 3. Возрастная структура популяции уклей.

По оси ординат — доля каждой возрастной группы; по оси абсцисс — возраст.

Укля представлена особями 4—5 и 6 лет, составляющими до 80% улова. Анализ размерно-возрастного состава 1007 экз. уклей из неводного улова (рис. 1) свидетельствует о том, что в водоеме доминируют две возрастные группы — 4 и 6 лет, что и определяет двухвершинность кривой. Нахождение в водоеме значительного количества особей, близких к предельному возрасту, с одной стороны свидетельствует о высоком и стабильном пополнении стада, с другой — о слабом освоении уклей промыслом.

Рост уклеи в оз. Плещеево заметно хуже, чем в других водоемах, в частности в Рыбинском водохранилище и некоторых озерах Карелии (табл. 1). В 1980 г. наблюдалось замедление линейного роста уклеи по сравнению с 1960 г., что возможно вызвано быстрым ростом численности популяции.

Таблица 1

Темп линейного роста уклеи из различных водоемов, мм

Водоемов	Возраст, лет							Литературный источник
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Оз. Плещеево	67	94	114	127	144	—	—	15
Оз. Плещеево	—	94	110	120	128	—	—	Наши данные, 1980 г.
Онежское оз.	86	117	140	—	—	—	—	16
Сямозеро	80	105	127	145	153	166	180	9
Оз. Суоярви	—	100	119	129	139	145	156	18
Святозеро	98	109	123	128	130	134	147	18
Рыбинское водохранилище	83	97	116	—	—	—	—	Наши данные, 1979 г.

Уклея играет важную роль в экосистеме оз. Плещеево не только как один из основных компонентов ихтиофауны этого водоема и важный объект промысла, велика ее роль и как объекта питания хищных рыб. Она составляет значительную долю в питании окуня, щуки и налима.

Плотва — один из наиболее массовых видов рыб оз. Плещеево. Она нерестится в прибрежной зоне почти по всему периметру озера, раньше заходила на нерест и в р. Трубеж. В 1980 г. нерест плотвы продолжался с 20 по 25 мая при температуре воды 14—19°C. Судя по встречаемости ранней молоди, наиболее продуктивные нерестилища плотвы приурочены к устьям рек Трубеж и Векса. Глубина на нерестилищах обычно колеблется от 0.3 до 1 м. Икра откладывается на водной растительности.

В оз. Плещеево обитает две группировки плотвы, имеющие расхождения по спектру питания и темпу линейно-весагого роста. Плотва, обитающая в литоральной зоне, питается, в основном, фауной зоны зарослей, частично бентосными организмами и растительной пищей. Другая часть стада почти постоянно обитает в открытой зоне водоема и основу ее питания составляет зоопланктон [10].

Темп роста плотвы из литоральной зоны более быстрый, что, видимо, связано с условиями нагула. Популяция плотвы многоструктурна: в наших уловах присутствовали особи от 1 до 13 лет. Максимальные размеры плотвы колебались от 215 до 220 мм. Воз-

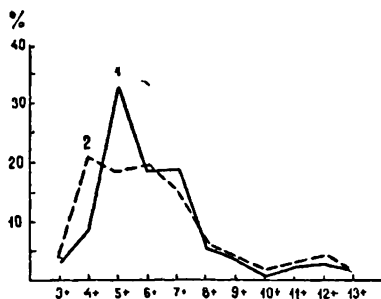


Рис. 2. Возрастная структура плотвы двух группировок.
1 — плотва из литорали, 2 — из пелагиали.
Обозначения осей то же, что и на рис. 1.

растная структура плотвы, обитающей в литорали и пелагиали, о чем можно судить по траловым и неводным уловам, довольно сходна. Для плотвы из литорали характерно доминирование 5—8-летних особей, а для плотвы из центральной (рис. 2).

Анализ роста плотвы из литоральной и пелагической зоны водоема свидетельствует о довольно существенных различиях в весовом и линейном росте между этими двумя группировками (табл. 2).

Таблица 2

Линейный и весовой рост плотвы

Место сбора	Возраст, лет									
	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+
Литораль		123	149	170	190	210	—	—	—	—
		40	48	100	140	160	—	—	—	—
Пелагиаль	98	113	125	138	144	156	157	171	187	194
	14	23	31	38	46	56	65	79	111	130

Примечание. Здесь и в табл. 6, 7: над чертой длина, мм, под чертой — масса, г.

При сравнении нашего материала по линейному росту плотвы с данными прошлых лет [15, 24] оказалось, что у плотвы из литоральной зоны отмечается тенденция к ухудшению линейного роста по сравнению с тридцатыми годами нашего столетия и улучшение его после 1964 г. (табл. 3). В то же время плотва в оз. Плещеево в сравнении с популяциями из водохранилищ обладает замедленным ростом.

Данные последних исследований [27] также свидетельствуют о значительной разнокачественности роста различных группировок плотвы в оз. Плещеево. Наиболее важным представляется то, что плотвы в литоральной зоне стало гораздо меньше, а крупные особи в возрасте 9—10 и более лет попадают в уловах крайне редко. И, напротив, резко увеличилась численность медленно растущей

Таблица 3

Линейный рост плотвы в различных водоемах, мм

Водоем	Возраст, лет								Литературный источник
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	
Оз. Плещеево	51	86	120	152	176	198	216	—	24
Оз. Плещеево	52	80	104	128	150	166	179	196	15
Оз. Плещеево	—	—	—	133	149	170	190	210	Наши данные 1979 г.
Рыбинское водохранилище	—	—	—	220	231	244	257	276	Наши данные, 1981 г.
Куйбышевское водохранилище	64	103	134	189	199	227	249	—	11

плотвы, обитающей в открытой части водоема, что, видимо, связано с увеличением биомассы зоопланктона в оз. Плещеево, на питание которым и перешла значительная часть популяции.

Запасы плотвы в оз. Плещеево, особенно в его открытой части, достаточно велики и могут более интенсивно использоваться промыслом.

Густера. Распространена в оз. Плещеево повсеместно, но численность ее невелика. Нерестится в прибрежной зарослевой зоне. Половой зрелости густера достигает на четвертом году жизни. Соотношение полов в нерестовом стаде близко 1:1. В наших экспериментальных сетных и неводных уловах доминировали особи в возрасте 5—6 лет, составляющие до 60% от общего улова. В целом стадо густеры в озере представлено особями от 1 до 11 лет с преобладанием половозрелых рыб. В промысловых уловах густера занимает весьма скромное место, составляя 6—10% от общего вылова рыб. Сдерживающим фактором роста численности густеры является, видимо, сильное поражение особей лигулезом, охватывающее значительную часть стада. Однако темп ее линейного и весового роста не испытывает значительных колебаний (табл. 4). Максимальные размеры густеры в наших уловах колебались от 240 до 266 мм.

Приведенные данные по линейному росту густеры свидетельствуют о том, что он не претерпел значительных изменений за последние 15—16 лет, однако стало заметным некоторое улучшение роста младше-возрастных групп (2—3 лет) и незначительное замедление роста особей старше 7 лет. По сравнению с ростом густеры из Рыбинского водохранилища в оз. Плещеево она растет хуже, но опережает в росте особей из Средней Волги.

Таблица 4

Линейный рост густеры из различных водоемов, мм

Водоем	Возраст, лет							Литературный источник
	2+	3—	4+	5+	6+	7—	8+	
Оз. Плещево	76	102	125	144	159	172	187	15
Оз. Плещеево	102	114	126	147	159	165	176	Наши данные, 1980 г.
Рыбинское водохранилище	115	134	174	193	213	225	237	Наши данные, 1981 г.
Средняя Волга	60	81	103	123	145	167	—	21

Окунь. Широко распространен как в литоральной, так и пелагической зоне озера. Популяция окуня представлена двумя группировками, мелким планктоноядным и крупным хищным.

Благодаря высокой численности мелкой рыбы, окунь, перешедший на хищное питание, обладает хорошим темпом линейно-весового роста (табл. 5) и высокой жирностью.

Таблица 2

Линейный и весовой рост окуня

Показатели роста	Возраст, лет							
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+
Длина, мм	198	236	267	300	320	344	361	374
Масса, г	257	248	381	505	660	768	825	963

В наших экспериментальных уловах встречались особи окуня с максимальной длиной тела 390—400 мм и весом 1160—1265 г. До 60% в уловах составляли младшевозрастные группы 2—3 и 4 лет. Особи более старших возрастных групп (8—9 лет) редки в уловах. Питается крупный окунь, в основном, своей молодью, уклейей и плотвой.

Ряпушка хорошо известна по своим высоким вкусовым качествам и о ее промысле упоминалось еще в летописях 15-го столетия. Однако, и в те давние времена отмечались случаи снижения ее уловов, в связи с чем уже тогда предпринимались серьезные меры к восстановлению численности вида.

Так, Указом от 1674 г. запрещалось ловить ряпушку в течение 2-х лет, а после запрета ограничивалось количество неводов с определенным размером ячеи [11]. Такой Указ настолько поправил дело, что через несколько лет, при существующих в то время стро-

гих ограничениях, было поймано за год 400 тыс. рыб, что составило 640 ц—это самый высокий вылов за все существование водоема (рис. 3).

В дальнейшем вновь отмечалось снижение уловов, а затем постепенное их увеличение. Максимальный улов в 19 веке был отмечен в 1868 г. в количестве 200 тыс. шт. (320 ц) [7]. С тех пор уловы такого высокого уровня не достигали.

Тенденция к снижению уловов прослеживается и в нашем столетии. Максимальные уловы были зафиксированы в 1927 г., когда выловили 148 ц, а в 1951 г.— 49 ц и это после установления трехгодичного запрета, с 1943 по 1945 гг. [6].

С 1961 г. на вылов ряпушки был введен лимит, не превышающий 50 ц в год. Наряду со снижением уловов ряпушки в научной литературе и отчетах отмечается и снижение ее размеров.

В прошлое время, до 1888 года, «мерной сельдью» считалась рыба, достигшая шести вершков, т. е. 270 мм и только такие особи шли в продажу, «сельдь» же в 5 и даже 5,5 вершков ценилась вдвое дешевле. Ряпушка с размером 270 мм в уловах составляла свыше 40%, самые крупные особи достигали 7 вершков (315 мм), такая икраяная рыба весила около фунта [11].

В 1917—1920 гг. П. Г. Борисов [3] отмечает в уловах ряпушку с длиной тела до 306 мм. По данным П. А. Дрягина [8], ряпушка свыше 280 мм в пробах не встречалась. Средний размер ее был равен 245 мм, а масса — 133 г.

Нами в 1979 г. впервые в центральной части озера был проведен траловый лов на местах нагула ряпушки. Анализ уловов показал, что максимальный размер ряпушки не превышал 265 мм, при среднем размере 226 мм и массе 102 г. Таким образом, за прошедшее столетие размер ряпушки снизился на 14%, а масса — на 36%.

Снижение размера и массы ряпушки сказалось на сроках созревания. Раньше, по литературным данным [3—6], ряпушка достигала половозрелости в возрасте 3—4 лет.

По нашим данным, в 1981 г. половозрелые особи были отмечены в возрасте 2-х лет и полностью созревшие — в 3-летнем (%):

	1+	2+	3+	4+	5+
Зрелые	23.1	100.0	100.0	100.0	100.0
Незрелые	76.9	—	—	—	—
Количество рыб, экз.	13	26	81	31	9

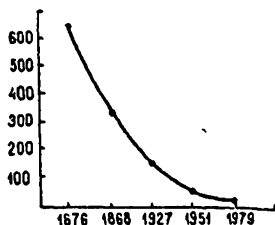


Рис. 3. Уловы ряпушки.
По оси ординат — уловы, ц;
по оси абсцисс — годы.

Более раннее созревание (в первое лето) отмечает А. С. Носков [17] для ряпушки Рыбинского водохранилища.

С начала 19-го столетия был накоплен большой материал по темпу роста ряпушки. Анализ литературных данных показал, что темп ее роста за этот период заметно снизился, особенно у особей старших возрастов (мм):

1+	2+	3+	4+	5+	6+	Литературный источник
—	177.0	216.0	233.0	247.0	263.0	Наши данные, 1979 г.
122.1	177.6	220.9	251.3	272.8	—	[15]
100.0	155.0	203.0	231.0	254.0	271.0	[24]
108.0	170.0	232.0	264.0	288.0	306.0	[3]

О снижении линейного роста ряпушки свидетельствуют и годовые приросты тела. Особенно существенные различия наблюдаются при сравнении наших данных с данными, полученными П. Г. Борисовым [3], когда годовые приросты (мм) снизились у старших возрастных групп почти в 2 раза:

1+	2+	3+	4+	6+	Литературный источник	
—	—	39	17	14	2	Наши данные, 1979
122	56	43	30	26	—	[15]
100	55	48	28	23	14	[24]
108	62	62	32	24	18	[3]

Существенные изменения произошли и в весовом росте. Сравнение наших данных с данными, полученными С. В. Суетовым [24], показало, что снижение весового роста (г) так же, как и линейного, наблюдается у особей старшего возраста:

2+	3+	4+	5+	Литературный источник
104	126	150	168	Наши данные, 1981 г.
103	135	182	204	[24]

Сравнение наших данных по возрастному составу ряпушки с литературными (%) показало, что набор возрастных групп сохранился прежним, но процентное соотношение изменилось в сторону снижения доли старшевозрастных рыб:

3+	4+	5+	6+	Литературный источник
44.9	49.5	4.5	1.1	Наши данные, 1979 г.
29.3	29.3	39.2	3.4	[24]

Так, в 1979 г. возрастные группы 5—6-годовиков составили 5.6%, а в 1931 г. — 42.6%, промысел в то время базировался на старшевозрастных группах.

Высокий процент вылова младших, впервые созревших особей, безусловно, отрицательно сказывается на численности популяции ряпушки.

Ф. Ф. Коврайский [11] в своих исследованиях не определял возраст, но приведенные им размеры ряпушки (длина — 315 мм, масса — 400 г) дают основание предполагать, что этим особям было не менее 9—10 лет.

Б. Г. Борисов [3] по промысловым уловам в 1918 г. отмечал в возрастном составе 7—8-летних рыб.

Эти данные свидетельствуют о том, что в настоящее время в возрастной структуре популяции ряпушки произошло сокращение числа возрастных групп.

Лещ так же, как и ряпушка, принадлежит к числу ценных рыб, но численность его в озере незначительна и в промысловых уловах он составляет 0.2%.

Низкий уровень воспроизводства леща в водоеме связан со слабой изрезанностью береговой линии, малыми площадями мелководий с высшей водной растительностью, а также значительной загрязненностью р. Трубез, что и определяет недостаточное количество нерестовых участков.

Значительная же биомасса бентоса [1] благоприятно сказывается на нагуле леща, о чем свидетельствует его высокий темп роста.

Сравнение наших данных с литературными показало, что лещ оз. Плещеево обладает высоким темпом роста, который значительно выше, чем у леща из Сямозера, заметно лучше роста леща Рыбинского водохранилища, особенно по весовым показателям (табл. 6, 7).

Популяция леща оз. Плещеево состоит, в основном, из 16 возрастных групп (табл. 8). Очень редко в уловах встречаются особи более старшего возраста 17—19 лет. Отсутствие младших возрастных групп в уловах 1979—1981 гг., по-видимому, объясняется неблагоприятными условиями в период нереста. Так, в 1979 г. при биологическом анализе леща была отмечена резорбция икры у 85% самок. Основу стада леща составляют особи 6—9 лет.

Половой зрелости лещ в оз. Плещеево достигает в 7 полных лет (табл. 9). Неполовозрелые самки иногда встречаются и в 8-летнем возрасте. Самцы созревают быстрее самок и среди зрелых особей в 7-летнем возрасте они составляли 77%, а 8-летки были половозрелыми. По-видимому, богатая кормовая база, высокий темп роста и упитанность обуславливают и ранние сроки созревания леща в озере.

Щука, так же как и крупный окунь, является ценным биологическим мелниратором водоема. В промысловых уловах доля щуки невелика, ее уловы в период 1954—1978 гг. колебались от 0.4 до 19 ц, составляя в среднем 4.5 ц в год. В наших экспериментальных уловах преобладали особи от 450 до 480 мм, массой — 1300—1600 г.

Самые крупные экземпляры имели длину тела 720—815 мм и массу — 3400—4450 г. Возрастная структура стада щуки, судя по

Линейный и весовой рост леща в 1978—1981 гг. Таблица 6

Год исследования	Возраст, лет														Количе- ство рыб зав.	
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+		16+
1978	150	—	—	265	318	365	377	—	—	445	460	478	—	—	—	28
	152	—	—	378	731	1015	1196	—	—	1820	2612	2552	—	—	—	
1979	90	—	—	252	270	342	356	376	415	443	461	482	—	494	—	104
	43	—	—	360	455	951	1094	1296	1800	1870	2230	2820	—	3225	—	
1980	—	—	—	—	—	—	364	382	401	433	440	459	458	476	—	112
	—	—	—	—	—	—	1137	1359	1565	1600	2033	2176	2190	2260	—	
1981	—	—	216	—	298	320	357	376	391	—	—	—	—	482	—	179
	—	—	206	—	592	713	989	1198	1406	—	—	—	—	2380	—	

Линейный и весовой рост леща в разных водоемах Таблица 7

Вод-ем	Возраст, лет														Литературный источник
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	
Рыбинское во- дохранили- ще	48	92	130	168	202	235	262	286	313	336	354	373	390	420	19
	—	—	46	58	144	257	336	425	678	749	1058	1057	—	—	
Оз. Плещеево	—	90	—	216	252	270	342	356	376	415	443	461	482	—	Наша дан- ные, 1979 г.
	—	43	—	206	360	455	951	1094	1296	1800	1810	2230	2820	—	
Сямозеро	—	—	96	145	184	215	227	245	259	272	293	306	310	340	9
	—	—	21	65	125	218	260	312	363	500	525	600	700	860	

Таблица 8

Возрастной состав леща озера в 1978—1981 гг., %

Год исследования	Возраст, лет														Количество рыб, экз.
	2+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+	16+	
1978	4.4	—	8.7	13.0	34.7	21.7	—	—	4.4	4.4	8.7	—	—	—	23
1979	0.9	—	0.9	1.9	29.9	33.8	24.2	0.9	0.9	2.9	0.9	—	0.9	—	104
1980	—	—	—	—	—	25.9	44.6	18.1	0.9	3.6	3.6	0.9	—	0.9	112
1981	—	77.1	—	3.4	7.8	3.9	2.7	4.5	—	—	—	—	0.6	—	179

Таблица 9

Возраст полового созревания леща озера, май 1979 г., %

Пол	Возраст, лет									
	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+
Самки	100.0	100.0	25.0	16.6	—					
Незрелые	—	—	75.0	83.4	100.0					
Зрелые	1	2	8	12	12					
Всего рыб, экз.	100.0	—	9.0	—	—					
Самцы	—	—	91.0	100.0	100.0					
Незрелые	—	—	22	24	—					
Зрелые	1	—	—	—	—					
Всего рыб, экз.	—	—	—	—	—					

отловленным 148 экз., представлена в основном особями от 2 до 8 лет. Пополнение стада щуки незначительно.

Щука сейчас стала расти немного лучше, чем в предыдущие годы (табл. 10). Особи средних возрастных групп превосходят по линейному росту щуку из Рыбинского водохранилища.

Таблица 10

Линейный рост щуки из различных водоемов, мм

Водоем	Возраст, лет						Литературный источник
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	
Оз. Плещеево	266	353	427	502	575	639	13
Оз. Плещеево	295	365	434	486	542	637	Наши данные, 1979 г.
Рыбинское водохранилище	246	336	411	496	586	674	20

Налим также является немногочисленным видом в водоеме, его годовые уловы за последние 20 лет колебались от 0.5 до 7.3 ц. В уловах чаще всего встречались особи среднего возраста с длиной тела от 410 до 430 мм и массой 1300—1400 г. Изредка попадались рыбы с длиной тела 770—800 мм и массой — от 3800 до 5500 г.

Судя по нашему немногочисленному материалу (53 особи), растет налим в оз. Плещеево хорошо, достигая в возрасте 3+ лет длины тела 456 мм, в 4+ — 458 мм, в 5+ — 462 мм, в 6+ — 614 мм, в 7+ — 699 мм.

Хищные рыбы играют в экосистеме озера значительную роль, оказывая стабилизирующее влияние на численность массовых видов. Интересно отметить, что щука и налим, судя по нашим ночным траловым уловам, охотятся и в центральной части водоема, в толще воды, преследуя стаи не только уклей и окуня, но и ряпушки.

С увеличением численности массовых видов, активно потребляющих планктон, при условии проведения несложных охранных и рыбоводных мероприятий, можно значительно увеличить в озере численность хищных видов рыб, особенно щуки и тем самым изменить качественный состав уловов в более выгодную для хозяйства сторону.

Промысел. Промысловая рыбопродуктивность оз. Плещеево колебалась за последние 100 лет в пределах 21—16 кг на 1 га площади водоема, однако в последние годы отмечено ее значительное снижение до 6—8 кг, что связано в большей степени с ослаблением промыслового усилия и изменением состава промысловых уловов в сторону все большего изъятия мелкой рыбы. В то же самое время общий улов в водоеме мало меняется, так как к промысловому изъятию, составляющему в последние годы (1977—1978 гг.)

347—349 ц, необходимо прибавить улов рыболов-любителей, который составлял в 1963—1968 гг. от 250 до 500 ц рыбы в год [26].

Гидробиологические исследования [1, 2, 23] свидетельствуют о том, что кормовая база для рыб в оз. Плещеево находится в хорошем состоянии. Соотношение крупной и мелкой рыбы в промысловых уловах предыдущих лет (табл. 11) показывает, что начиная с 30-х годов нашего столетия в оз. Плещеево стал значительно сокращаться удельный вес в уловах ценных промысловых рыб и, напротив, увеличился вылов малоценных.

Очень резко сократилась в уловах доля хищных видов. Видимо, этот процесс связан не только с перестройкой промысла, но и причинами антропогенного характера, таких как загрязнение и эвтрофирование водоема, которое началось довольно давно [2, 7, 11, 25].

Таблица 11

Динамика удельного веса различных групп рыб в промысловой продукции озера % по массе по: [15]

Группы рыб	Годы							
	1920— —1925	1926— —1930	1937— —1941	1942— —1946	1947— —1951	1952— —1956	1957— —1961	—1962 —1973
Мелочь	13.5	10.0	66.0	72.5	77.8	62.4	78.8	74.3
Плотва	29.5	53.3	20.2	19.0	16.3	24.3	10.7	11.6
Хищники	34.0	23.0	9.0	6.2	1.7	5.1	4.4	3.9
Карповые донные	13.0	2.1	2.7	1.4	1.4	5.4	2.1	5.7
Ряпушка	10.0	11.6	2.1	2.8	2.8	2.8	5.0	4.5

С одной стороны это вызвало некоторые нарушения в воспроизводстве рыб, так как по данным Ф. Ф. Коврайского [11], наибольшему загрязнению подвергалась р. Трубезь, в которую на нерест заходили многие виды рыб, с другой — увеличение количества органики способствовало резкому увеличению биомассы зоопланктона, что вызвало в свою очередь и рост численности уклей, мелкого окуня и плотвы. Снижению количества хищных видов рыб, особенно щуки, способствовал, кроме ухудшения условий их размножения, и активный вылов рыболовами-любителями.

Основу всей добываемой рыбы в оз. Плещеево многие годы составляет мелочь III группы — обычно это укляя, мелкая плотва и окунь. В общей сложности уловы мелочи составляли 700—800, и иногда — 900 ц (рис. 4). Уловы всех других рыб подвержены очень значительным колебаниям.

С 1954 г. наблюдается заметное ослабление интенсивности промысла. Так, если количество рыбаков до 1954 г. колебалось от 37 до 44 человек и на озере находилось в работе от 800 до 900 сетей

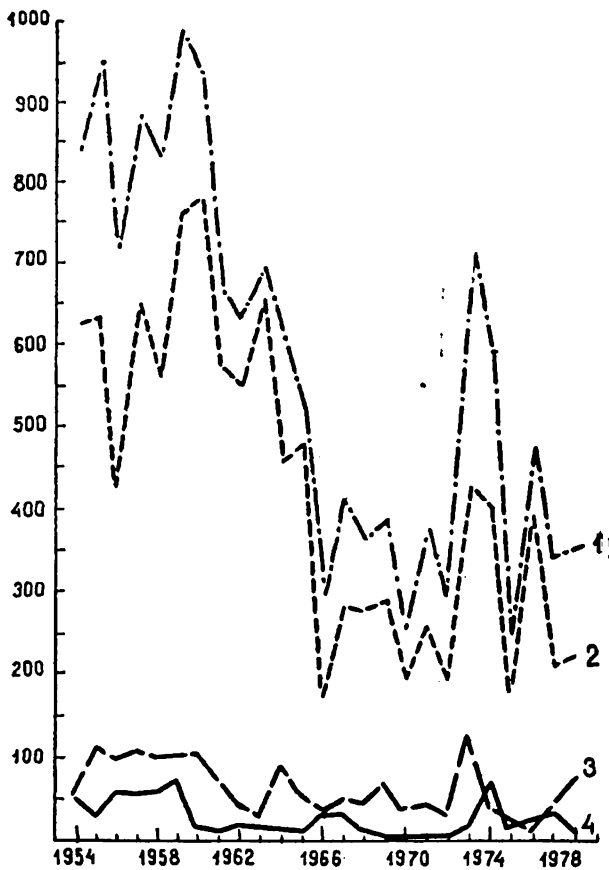


Рис. 4. Динамика уловов рыбы.
 1 — общий улов, 2 — мелочь III группы, 3 — плотва, 4 — ряпушка.
 По оси ординат — уловы, ц; по оси абсцисс — годы.

и четыре невода [4], то в 1954—1963 гг. на водоеме работало 20 рыбаков и два невода, в 1963—1980 гг., количество рыбаков снизилось до 10 человек, которые работают одним неводом. Средние годовые уловы по суммарным литературным сведениям [4, 6, 14], составляли в 1871—1925 гг. около 980 ц, в 1934—1955 гг. — 107 ц, и в 1954—1978 гг. около 576 ц.

Таким образом, становится очевидным, что промысел на оз. Плещеево никогда не оказывал и не оказывает в современный период негативного влияния на запасы рыб в этом водоеме, более того, в последние годы он даже ослаблен.

Обобщая вышележащее, можно сказать, что современное состояние стад основных промысловых видов рыб оз. Плещеево свидетельствует о высокой устойчивости его ихтиоценоза к длительному антропогенному воздействию. Ихтиофауна водоема сохранилась в полном составе, численность основных видов высокая, однако изменилось количественное их соотношение в сторону доминирования мелких планктофагов. Нарастание эвтрофирования и безвозвратного водопотребления может вызвать дальнейшие нежелательные нарушения элементов экосистемы озера и его рыбного населения, о чем свидетельствует снижение численности ряпушки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. О бентосе Плещеева озера. Рукоп. деп. в ВИНТИ, № 269—80, 1980, 15 с.
2. Балонов И. М. Изменение способности оз. Плещеево. — В кн.: Вопросы формирования природных вод в условиях антропогенного воздействия. Ростов-на-Дону, 1981, с. 27—31.
3. Борисов П. Г. Ряпушка оз. Переславского. — Тр. науч. ин-та рыбн. х-ва, 1924, т. 1, с. 53—127.
4. Борисов П. Г. Материалы к изучению Переславского озера и рыбного промысла в нем. — Изв. Иваново-Вознесенск. политехн. ин-та, 1926, т. 9, с. 97—132.
5. Борисов П. Г. К состоянию запасов переславской ряпушки. — Рыбное х-во, 1947, № 4, с. 36—40.
6. Борисов П. Г. О рыболовстве и состоянии рыбных запасов в Переславском озере. — Рыбное х-во, 1953, № 7, с. 36—38.
7. Гримм О. А. Переславское озеро и его бывшее богатство. — Вестн. рыбопромышленности. 1888, № 11, с. 277.
8. Дрягин П. А. Об акклиматизации переславской ряпушки. Проблемы рыбодоводства в северных районах СССР. — Изв. ВНИОРХ, 1941, т. 21, с. 273—284.
9. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982, 245 с.
10. Кияшко В. И., Половкова С. Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево. Наст. кн.
11. Коарайский Ф. Ф. Переславское озеро. — Вестн. рыбопромышленности, 1893, № 4, с. 147—148.
12. Королева Т. П. Рост плотвы Куйбышевского водохранилища. — Тр. Татарск. отд. ГосНИОРХ, 1960, вып. 9, с. 307—315.
13. Кулеми А. А., Маккоева И. И., Солопова М. И. Возрастной состав, темп роста и упитанность щуки Плещеева озера. — Вопр. ихтиологии, 1971, т. 11, вып. 1(66), с. 43—49.
14. Ласточкин Д. А. Плещеево озеро. — Тр. Переславль-Залесского историко-худож. и краеведч. музея, 1926, вып. 2, с. 1—25.

15. Макковеева И. И., Кулемин А. А., Чванкина М. А., Солопова М. И. Рыбохозяйственное исследование Плещеева озера. — В кн.: Докл. на научн. конф. Ярославского гос. пед. ин-та, Ярославль, 1964, т. 2, вып. 4, с. 58—73.
16. Милинский Г. И. Систематика и биология уклеи Сямозера. — Тр. Карельск. отд. ВНИОРХ, 1946, т. 2, с. 221—265.
17. Носков А. С. Ряпушка Рыбинского водохранилища. — Автореф. канд. дис., М., 1956, 25 с.
18. Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство (справочник), Петрозаводск, 1959, 618 с.
19. Остроумов А. А. О возрастном составе стада и росте леща Рыбинского водохранилища. — Тр. биол. ст. «Борок», 1955, т. 2, с. 167—181.
20. Пермитин И. Е. Возраст и темп роста щуки Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 2(5), с. 148—158.
21. Поддубный А. Г. Состояние ихтиофауны Куйбышевского водохранилища в начальный период существования. — Тр. Ин-та биол. водохр., 1959, вып. 1(4), с. 269—298.
22. Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Плещеево. Наст. кн.
23. Суетов С. В. Биология и темп роста некоторых промысловых пород рыб Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1934, вып. 18, с. 65—88.
24. Федорова Е. И. Гидрохимические изменения в Переславском озере под влиянием загрязнений. — В кн.: Типология озер. М., 1967, с. 53—79.
25. Фортунатов М. А., Московский Б. Д. Озера Ярославской области. — В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 3—171.
26. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. К изучению локальных группировок плотвы оз. Плещеево. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1982, № 56, с. 53—55.

В. И. КИЯШКО, С. Н. ПОЛОВКОВА

ПИТАНИЕ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЫБ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Данных по питанию рыб оз. Плещеево в литературе немного и все они носят фрагментарный характер [4, 7, 10, 14]. Авторы на небольшом материале дают характеристику спектров питания некоторых видов рыб для двух месяцев — августа и ноября.

В настоящей работе в связи с комплексными экологическими исследованиями оз. Плещеево была поставлена задача изучения состава пищи основных видов рыб, пищевых взаимоотношений гидробионтов и оценка роли отдельных видов рыб в трофических цепях водоема.

Сбор материалов проводился в 1979—1981 гг., с мая по октябрь. Всего проанализировано ряпушки 209 экз., уклеи — 133, леща — 284, плотвы — 271, густеры — 111, ерша — 455, окуня мелкого — 95, окуня крупного — 56, налима — 60, щуки — 91 экз. Рыбу отлавливали закидным неводом, сетями и экспериментальным тралом. Обработка материалов велась по общепринятым методикам [9]. Олигохеты учитывались по методу, основанному на предположении, что соотношение олигохет и хирономид в кишечниках рыб такое же, как и в бентосных пробах [2].

При расчетах выедания кормовой базы рыбами использовали литературные данные по биомассам кормовых беспозвоночных и рыб [1, 8, 12] и Р/В — коэффициентам, равным для зоопланктона 20, зообентоса — 2.4, рыб-планктофагов — 0.6 [6, 11].

Рационы основных видов планктофагов и бентофагов рассчитывали по балансовому равенству Г. Г. Винберга [3], для хищников — использовали литературные данные [5].

Уклея — самый многочисленный вид в оз. Плещеево. Основу пищи рыб размером 90—135 мм и возраста 4—7 лет составляли планктонные ракообразные. Наряду с ними в желудках встречались воздушные насекомые (Diptera), водяные жуки (Coleoptera), личинки насекомых, макрофиты, фитопланктон и собственная икра. Всего в пищевом комке обнаружено 16 компонентов, относящихся к различным группам животных и растений.

В мае на нерестилищах пищевой комок уклеи на 57% был представлен веслоногими рачками копепоидных стадий. У 30% особей в желудках отмечена икра рыб, по массе составляющая 33%. В конце нереста количество икры сокращалось до минимума и до 75% повышалась роль копепоидных стадий веслоногих рачков, 8.7% приходилось на долю Harpacticoidae, встречались *Chydorus sphaericus*, *Limnospira frontosa*, *Bosmina coregoni*, личинки хирономид подтрибы Tanytarsini и др. животные (рис. 1).

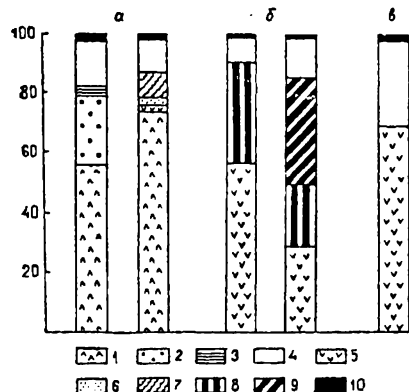


Рис. 1. Состав пищи уклеи, % по массе. а — весна, б — лето, в — осень; 1 — Copepodit, 2 — икра рыб, 3 — Tanytarsini, 4 — личинки жуков-плавунцов, жуки плавунцы, 5 — *Bosmina*, 6 — *Chydorus*, 7 — Harpacticoidae, 8 — фитопланктон, 9 — макрофиты, 10 — прочие.

В икле спектр питания уклеи был иным: от 28.9 до 56.8% в различных участках водоема составляла *Bosmina coregoni*, в незначительных количествах встречался *Chydorus*, до 34% — синезеленые водоросли, примерно столько же — высшая растительность и в небольшом количестве в желудках были обнаружены жуки-плавунцы (рис. 1).

В октябре уклеи питалась главным образом *Bosmina coregoni* (69% по массе), небольшое значение имели воздушные насекомые, жуки-плавунцы.

Индексы наполнения кишечника уклеи из разных районов озе-

ра были высокими, особенно у рыб, выловленных экспериментальным тралом. Средняя величина их колебалась от 105.4 ± 17.2 до 141.0 ± 23.2 / $_{000}$.

Ряпушка. Переславская ряпушка или переславская сельдь значительно уступает по численности и биомассе уклее, однако относится к особо ценным и охраняемым видам в водоеме.

В пищевом коме ряпушки размером 177—243 мм обнаружены только планктонные животные (14 компонентов). Главными кормовыми объектами служили наиболее многочисленными и распространенными в планктоне ветвистоусые и веслоногие ракообразные.

Летом в июле пищевой комок на 100% состоял из представителей Cladocera. У ряпушки из южных участков озера в пище встречалась только *Leptodora kindtii*, а из центральных районов — кроме лептодоры около 40% составляли *Bosmina coregoni*. Единично встретились *Bosmina longirostris*, *Limnosida frontosa* (рис. 2).

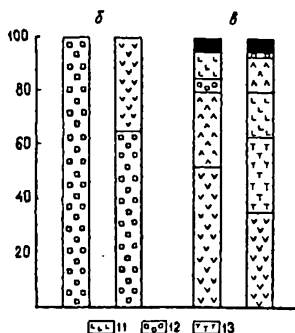


Рис. 2. Состав пищи ряпушки, % по массе
11 — *Daphnia*, 12 — *Leptodora*, 13 — *Eudiaptomus*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

пищи преобладали планктонные ракообразные. Ведущая роль из них принадлежала *Leptodora kindtii* и *Bosmina coregoni*. Всего же в желудках встретилось 13 компонентов, в том числе: *Leptodora kindtii*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *Cyclops* sp., *Eudiaptomus* sp., *Limnosida frontosa*, *Bythotrephes longimanus*, куколки хирономид, рыба.

Летом пища окуней в разных участках пелагиали водоема в основном была представлена *Leptodora kindtii* (более 70% пищевого

В октябре количество зоопланктона в водоеме значительно уменьшилось. Спектр питания ряпушки включал 13 видов ветвистоусых и веслоногих рачков, в том числе *Bosmina coregoni* на различных участках озера составляла по массе от 35 до 52%, *Eudiaptomus* — до 28.8%, рачки копепоидитных стадий — до 29%. Доля остальных рачков в питании незначительна.

Отлов ряпушки производили ночью. В это время суток она питается малоинтенсивно, поэтому накормленность исследованных рыб была низкой: в среднем летом — 22.5 ± 13.9 и осенью — 16.9 ± 5.9 / $_{000}$.

Окунь. Окунь размером 107—124 мм вместе с другими видами образует скопления в пелагиали озера. В составе его

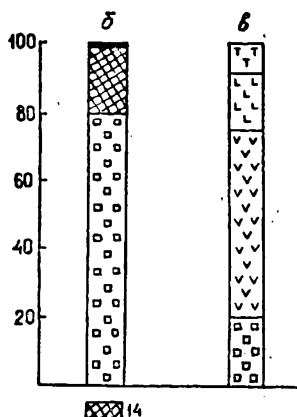


Рис. 3. Состав пищи мелкого окуня, % по массе.
14 — куколки хирономид. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

также — личинками ручейников. Среди планктонных форм ведущая роль принадлежала *Leptodora kindtii*, *Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Alona quadrangularis*.

Весной в прибрежье на глубине 0—4 м плотва питалась моллюсками родов *Valvata* и *Bithynia* — 88%. Остальные 12% пищевого комка приходились на долю подтрибы *Tanytarsini*, виды родов *Polypedilum* и *Stictochironomus* и икру уклей и плотвы.

Летом и осенью пища плотвы состояла, в основном, из пелагических ракообразных: *Leptodora*, *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia* (рис. 4).

Накормленность плотвы, питавшейся как донными, так и планктонными организмами, высока и составляла соответственно $370.7 \pm 38.6^{\circ}/_{000}$ и $115.4 \pm 11.5^{\circ}/_{000}$.

Густера. В пищевой ассортимент густеры длиной 80—153 мм входило 23 компонента донных и пелагических животных. Из первых доминировали личинки *Stictochironomus* и виды подтрибы *Tanytarsini*, из вторых — *Bosmina*, неполовозрелые веслоногие рачки, *Alona*, *Chydorus*.

Весной в пищевом комке густеры обнаружено 16 компонентов. Главную пищу составляли личинки рода *Stictochironomus* и виды подтрибы *Tanytarsini*. Остальные организмы (личинки хирономид:

комка). Остальное приходилось на долю куколок хирономид, *Bosmina coregoni*, *Daphnia* sp. и других планктонных животных.

Осенью роль *Leptodora kindtii* в питании снижалась, основу пищи составляла *Bosmina coregoni* (55% по массе). На долю *Leptodora kindtii* и *Daphnia* sp. приходилось примерно по 20%, *Eudiaptomus* sp. — около 5% (рис. 3). Из 25 проанализированных особей летом, только у 8% рыб в желудках была обнаружена пища, осенью такие рыбы составляли 12.2%. Индексы наполнения желудков колебались от 6.8 ± 5.5 до $24.9 \pm 7.8^{\circ}/_{000}$.

Плотва. Пищевой спектр плотвы размером 88—157 мм включал донных и пелагических животных. Из моллюсков преобладали род *Valvata* и род *Bithynia*, личинки хирономид были представлены видами рода *Polypedilum*, единично личинками *Cryptochironomus* *Stictochironomus*, а

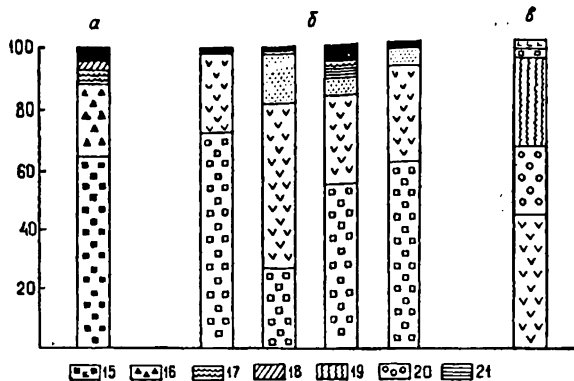


Рис. 4. Состав пищи плотвы, % по массе.
15 — *Valvata*, 16 — *Bithynia*, 17 — *Polypedium*, 18 — *Stictochironomus*,
19 — грунт, 20 — *Alona*, 21 — *Tanytarsini*.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Chironomus, *Endochironomus*, *Cryptochironomus*, моллюски: *Valvata*, *Pisidium*, остракоды, икра рыб, ручейники, водяные клещи, *Heleidae* встречались в кишечниках единично и представляли собой случайную пищу (рис. 5). Однако густера в озере может питаться и типично планктонными животными. Например, осенью в скоплениях пелагических рыб пища густеры была представлена в основном ракообразными. Одинаковая роль принадлежала *Bosmina*, копеподам веслоногих и *Alona* (20% по массе каждый). На долю *Chydorus* приходилось около 9%, *Leptodora* — 4%, *Oligochaeta* — 4% (рис. 5).

Индексы наполнения кишечника в прибрежье весной — $122.8 \pm 13.0^{0/000}$, в биталии осенью — $30.9 \pm 12.2^{0/000}$.

Лещ оз. Плещеево относится к многочисленным видам. Рыбы размером 360—400 мм в возрасте 7+—10+ лет питались традиционными для вида организмами — олигохетами и личинками хирономид. Из 9 видов хирономид, найденных в кишечниках лещей, по количеству и биомассе преобладали *Stictochironomus* и *Chironomus*; олигохеты в основном представлены видами родов *Psammoryctides*, *Isochaetides*, *Limnodrilus*; из ракообразных чаще встречались *Cyclopoidae*, *Bosmina*, *Leptodora*. В кишечниках постоянно присутствовал песок, ил и слизь. Внутрикшечный паразит *Caroileus* отмечен в больших количествах (до 24 экз. в одном кишечнике) в весенних сборах. Летом и осенью среднее количество его в одном кишечнике снижалось до 1.

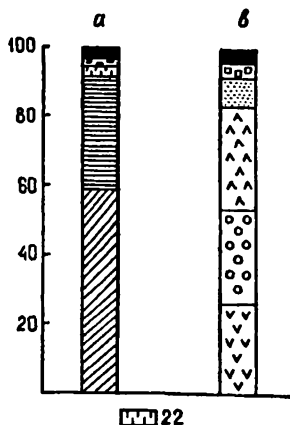


Рис. 5. Состав пищи густеры, % по массе.
22 — *Cryptochironomus*. Остальные
ные обозначения те же, что и на
рис. 1—4.

Во все сезоны года основной пищей леща следует считать олигохет и личинок хирономид (рис. 6). Из личинок хирономид преобладали виды, доминирующие в бентосных пробах. В зоне ракушки на глубине 0—4 м это был *Stictochironomus*, а на серых илах (глубина 8—12 м) — *Chironomus* sp. (рис. 6).

Общий индекс наполнения кишечника леща в мае составлял 65.7 ± 4.4 , летом и осенью — колебался в пределах от 3 до 14^{0}_{000} . Низкие значения накормленности летом и осенью объясняются тем, что пробы на питание в этот период были взяты из сетных уловов, тогда как весной — из неводных.

Ерш. Плещеевский ерш размером 80—140 мм в возрасте 2+—7+ лет питался в основном донными беспозвоночными животными. Пищевой спектр его насчитывал 24 компонента. Основ-

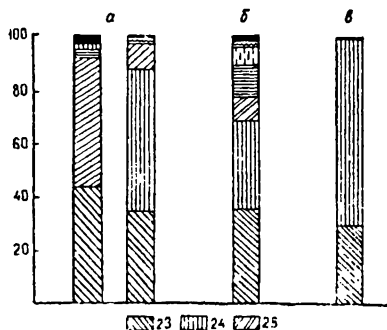


Рис. 6. Состав пищи леща, % по массе.
23 — *Oligochaeta*, 24 — *Chironomus*, 25 — *Procladius*.
Остальные обозначения те же, что и на
рис. 1—5.

ной пищей можно считать личинок и куколок хирономид. Второстепенную и случайную пищу представляли ветвистоусые и веслоногие ракообразные, остракоды, пиявки, личинки ручейников, взрослые хирономиды, олигохеты, икра уклей и плотвы.

В течение сезона спектр питания ерша изменялся следующим образом. Весной пища наиболее разнообразна, в пищевом комке насчитывалось 15 видов донных и придонных животных. Основу пищи составляли Oligochaeta и личинки Stictochironomus и Chironomus. Немаловажная роль в питании принадлежала мелким хирономидам подтрибы Tanytarsini и личинкам Cryptochironomus (рис. 7).

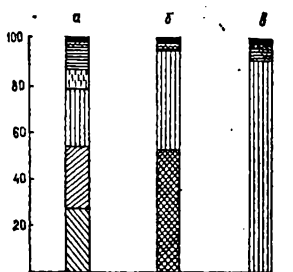


Рис. 7. Состав пищи ерша, % по массе. Обозначения те же, что и на рис. 1—6.

Летом и осенью пищевой спектр сужался до 10 компонентов. Изменялся вид основной пищи. Пищевой комок на 50% представлен куколками хирономид и на 45% личинками Chironomus sp. Значение последнего осенью увеличивалось и достигало 93%. Интересно отметить факт осеннего подъема ерша в средний горизонт, где он входил в состав скоплений вместе с уклейей, плотвой, густерой, мелким окунем. Анализ содержимого желудков этих ершей показал, что пища их состояла только из донных животных.

Индексы наполнения желудков у ершей, пойманных неводом, в среднем составляют $91.2 \pm 8.0\text{‰}$. В то же время накопленность рыб, взятых из сетных уловов, в 3—5 раз ниже.

Хищники. Хищные рыбы оз. Плещеево представлены тремя видами: крупный окунь, налим, щука. Численность их в озере невелика. В районе обнаружено 7 видов рыб, лягушки, речные раки.

Окунь (крупный). В желудках окуней размером 167—427 мм и массой 75—890 г обнаружен только рыбный корм — уклей, плотва, ерш, окунь, шиповка. Основной пищей ему как весной, так и летом, служили уклей и плотва, составлявшие в сумме более 80% пищи (рис. 8). Весной дополнительно к этим видам окунь потреблял шиповку и ерша, а летом — ерша и окуня.

Налим. Размеры исследованных рыб колебались от 310 до 706 мм, масса — от 250 до 2635 г. В пищу налима входило 4 вида рыб (ерш, окунь, плотва, уклей), а также лягушки и речные раки. Основные объекты откорма — ерш и окунь, которые весной составляли более 60% пищи, а летом — около 100% (рис. 8).

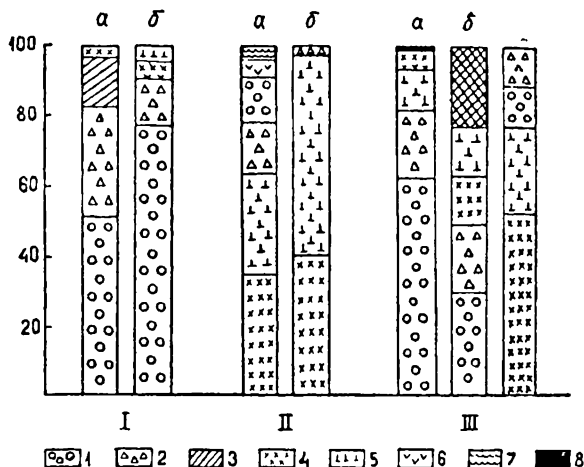


Рис. 8. Состав пищи хищных рыб, % по количеству заглоченных организмов.

а — весна, б — лето; I — окунь, II — налим, III — щука; 1 — уклей, 2 — плотва, 3 — щиповка, 4 — ерш, 5 — окунь, 6 — лягушки, 7 — речные раки, 8 — густера.

Щука. Исследованные экземпляры щуки имели размеры 340—770 мм и массу тела 285—3215 г. В пище щуки обнаружено 6 видов рыб, однако основной откорм идет за счет уклей, плотвы и ерша (рис. 8). Щука — единственный хищник, который потребляет ценный и охраняемый вид — ряпушку. Питается она ряпушкой летом. У щук в пелагиали озера этот корм может составлять 40%. Размеры ряпушки, обнаруженной в желудках, колебались от 150 до 220 мм (рис. 8).

Пищевые взаимоотношения. Исследование питания массовых видов рыб оз. Плещеево показало, что только питание леща и ерша во все сезоны года оставалось бентосным. Совпадение спектров этих видов высокое в течение всего вегетационного периода. Весной СП-коэффициент равен 65.9%, общими в питании были олигохеты и личинки *Stictochironomus*. Летом и осенью пища их совпадала на 46 и 71% соответственно за счет потребления обоими видами личинок *Chironomus* (рис. 9).

Плотва и густера в озере имеют смешанное питание и могут питаться как бентосными, так и планктонными животными, что зависит от сезона года и места откорма. В литоральной зоне эти

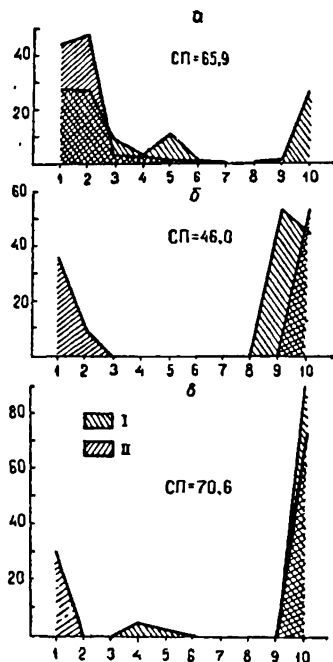


Рис. 9. Сходство спектров питания
леща (I) и ерша (II).

а — весна, б — лето, в — осень.
По оси ординат — значения компонентов пищи, % по массе; по оси абсцисс — компоненты пищи:
1 — Oligochaeta, 2 — Stictochironomus, 3 — Tanytarsini, 4 — Polypedium sp., 5 — Cryptochironomus sp., 6 — Endochironomus, 7 — Cr. gp. defectus, 8 — Procladius, 9 — Куколки хирономид, 10 — Chironomus sp.

Цифрами показаны индексы пищевого сходства (СП).

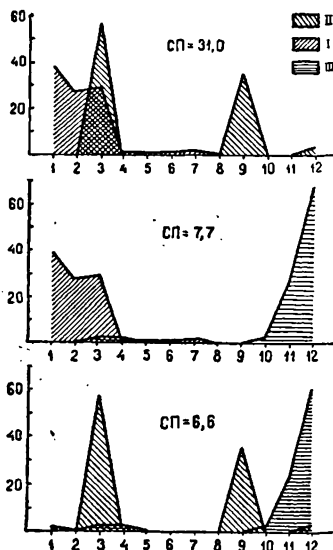


Рис. 10. Сходство спектров питания
леща (I), густеры (II) и плотвы (III)
в весенний период.

По оси абсцисс — компоненты пищи:
1 — Oligochaeta, 2 — Chironomus, 3 — Stictochironomus, 4 — Polypedium sp., 5 — Cr. gp. defectus, 6 — Cr. gp. sonjugens, 7 — Glyptotendipes, 8 — Endochironomus, 9 — Tanytarsini, 10 — ручейники, 11 — Bithynia, 12 — Valvata.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 9.

виды потребляли донных животных. Однако совпадение спектров незначительное (не более 6.6%), так как плотва предпочитала моллюсков (роды *Valvata* и *Bithynia*), а густера — личинок хирономид (род *Stictochironomus* и виды подтрибы *Tanytarsini*). Довольно высокий СП-коэффициент (31.0%) в литорали был у густеры с лещом. Величину пищевого сходства определяло потребление этими видами личинок *Stictochironomus* (рис. 10). Здесь же в прибрежье весной во время нереста откармливалась укля. Однако питалась она совершенно иным кормом (молодь веслоногих рачков и собственная икра), чем другие виды, за счет чего сходство состава пищи укля с бентофагами практически отсутствует.

Следовательно, в литорали озера только состав пищи леща, ерша и густеры имели большое сходство, что на первый взгляд свидетельствует о напряженных пищевых отношениях между видами. Однако известно, что при обилии корма спектры питания могут совпадать в большой степени, не вызывая при этом конкурентных отношений между видами [9]. В условиях оз. Плещеево при высоких биомассах пригодного для питания рыб бентоса и довольно низкой численности рыб-бентофагов [1, 8] обеспеченность пищей ценного вида — леща следует считать хорошей. Об этом свидетельствуют данные А. С. Стрельникова и И. Е. Пермитина [13] по темпу роста леща, а также обилие жира на внутренностях, широта пищевого спектра и состояние кормовой базы в озере.

В пелагиали озера в состав скоплений входят укля, окунь, густера, плотва. Ряпушка, как правило, занимает другой горизонт, однако иногда встречается совместно с перечисленными видами. В исследованные годы указанные виды питались в пелагиали планктонными животными. Легом наибольшее сходство пищи наблюдалось между ряпушкой, с одной стороны, и плотвой и оку-

Степень сходства состава пищи некоторых видов рыб в пелагиали озера

	Плотва	Укля	Ряпушка	Окунь	Густера
Лето					
Плотва	—	26	89	72	—
Укля	26	—	28	0	—
Ряпушка	89	28	—	63	—
Окунь	72	0	63	—	—
Осень					
Плотва	—	43	40	49	51
Укля	43	—	35	55	26
Ряпушка	40	35	—	63	41
Окунь	49	55	63	—	30
Густера	51	26	41	30	—

нем — с другой (СП=89% и 63%). Общими в их питании были *Leptodora* и *Bosmina*. Высокий индекс пищевого сходства (СП=72%) по *Leptodora* отмечен также у окуня с плотвой (см. таблицу).

Осенью сходство пищи высокое (в пределах 35—63%) между всеми видами и только спектры густеры, уклей и окуня совпадали менее чем на 35% (см. таблицу). Все виды осенью потребляли

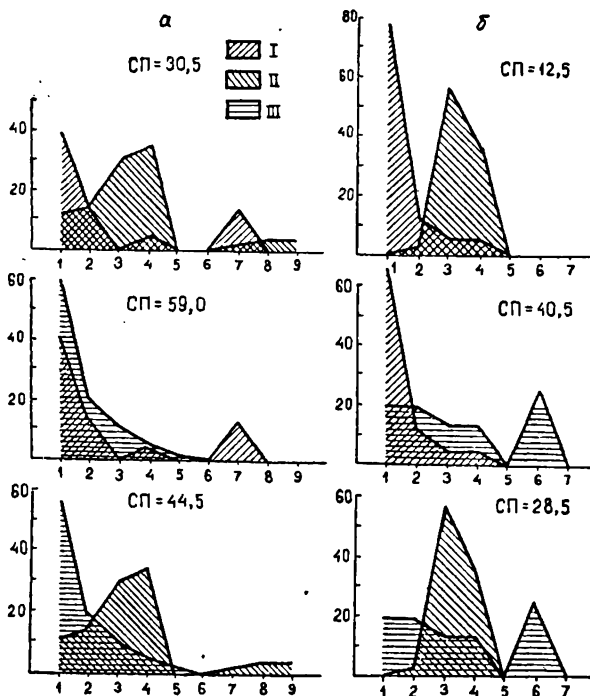


Рис. 11. Сходство спектров питания хищных рыб.
а — весна, б — лето; I — окунь, II — налим, III — щука. По оси ординат — значение компонентов пищи, % по количеству заглоченных организмов; по оси абсцисс — компоненты пищи: 1 — уклей, 2 — плотва, 3 — окунь, 4 — ерш, 5 — густера, 6 — ряпушка, 7 — шиповка, 8 — лягушки, 9 — речные раки. Цифрами показаны СП.

Bosmina, густера с плотной кроме *Bosmina* использовали также *Alopa*, а ряпушка с окунем — *Daphnia* и *Eudiaptomus*.

Анализ питания хищников показал небольшое сходство в составе пищи налима и окуня весной и летом, а также налима и щуки — летом. СП-коэффициенты колебались в пределах 12—30%. Величину пищевого сходства у этих рыб весной определяли укля, плотва и ерш, летом — окунь и ерш. В то же время довольно большое совпадение спектров щуки и окуня отмечено весной и летом (СП=59.0 и 40.5 соответственно) и щуки и налима — летом (СП=44.0). Спектры совпадали, главным образом, по укляе, плотве, окуню и ершу (рис. 11).

Таким образом, сопоставление пищевых спектров в различных по типу питания группах рыб (планктофаги, бентофаги и хищники) выявило в основном небольшое сходство пищи между видами каждой группы. В тех же случаях, когда наблюдались высокие СП-коэффициенты, величину пищевого сходства определяли у всех изученных рыб наиболее многочисленные виды животных. В пище планктофагов это *Bosmina* и *Leptodora*, бентофагов — *Stictochironomus* и *Chironomus*, хищников — укляе, плотва, окунь и ерш. Общий характер пищевых взаимоотношений рыб оз. Плещеево представлен на рис. 12.

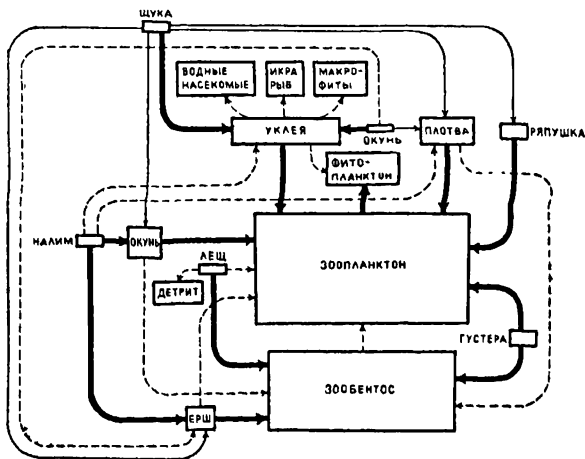


Рис. 12. Пищевые отношения рыб озера. 1 — более 30% в рационе, 2—5—29%, 3 — менее 5%. Площади квадратов пропорциональны биомассам рыб, зоопланктона и зообентоса (без моллюсков). □ 1, — 2, --- 3.

Подсчет рационов по методу балансового равенства Г. Г. Винберга [3] в сочетании с полевыми наблюдениями за особенностями питания рыб и учетом литературных данных по рационам позволили нам оценить использование рыбой их кормовой базы в озере. При этих расчетах учитывали, что 15—30% особей плотвы и 50% густеры остается после нереста в прибрежье, где они питаются зообентосом. Остальные образуют скопления в пелагиали озера и потребляют зоопланктон.

При среднем годовом рационе уклей, равном 10 собственным весам, а остальных рыб-планктофагов (плотва, окунь, густера, ряпушка) — 4—6 собственным весам, тотальный планктон в озере выедается на 7—11% от его годовой продукции. Вся популяция уклей использует 5—7%, а на долю остальных видов приходится лишь 2—4%. Несколько больше в озере потребляется бентофауна, хотя биомассы рыб-бентофагов значительно ниже, чем рыб-планктофагов [8]. Принимая годовой рацион леща, ерша и густеры, равный 10 собственным весам, получим величину выедания мягкого зообентоса рыбами-бентофагами, равную 12—22% его годовой продукции. Однако приведенные величины выедания зообентоса рыбами-бентофагами, по-видимому, занижены, так как истинное численность ерша в озере значительно превосходит расчетную [8].

Наибольшее влияние на кормовую базу оказывают хищные рыбы. По нашим расчетам все хищники за год съедают в среднем 315 ц уклей и 130 ц плотвы, что составляет по 31% их годовой продукции, 207 ц окуня (77% его годовой продукции) и 39 ц ряпушки (29% ее годовой продукции). Наряду с этим количество ерша, съеденное хищниками за год, в 3.5 раза превосходит его продукцию, что служит еще одним доказательством недоучета этого вида рыбы в водоеме.

Таким образом, исследование питания рыб в экосистеме оз. Плещеево и использования ими кормовой базы позволяет сделать вывод об отсутствии пищевых конкурентных отношений в ихтиоценозе этого водоема.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. Бентос оз. Плещеево. Наст. кн.
2. Баканов А. И. Стрижаникова Л. Н. О связи между изменениями кормовой базы и питанием леща *Abraonis brachia orientalis* (Berg) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. — Вopr. иxтиологии, 1979, т. 19, вып. 1(114), с. 134—141.
3. Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, 1956, 251 с.
4. Дексбах Н., Грандильевская-Дексбах М. Донное население и продуктивность дна Переславского озера. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1931, вып. 13—14, с. 131—189.
5. Иванова М. Н. Пищевые рационы и кормовые коэффициенты хищных рыб в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. 1968, с. 180—198.
6. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982, 246 с.

7. Макковеева И. И., Кулемин А. А., Чванкина М. А., Солопова М. И. Рыбохозяйственное исследование Плещеева озера. — Докл. на научных конференциях. Ярославль, 1964, т. 2, вып. 4, с. 58—71.
8. Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и распределение рыб оз. Плещеево. — Наст. кн.
9. Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М., 1974, 254 с.
10. Первухин М. Плещеево (Переславское) озеро. Материалы к монографии. — Тр. Пересл. Залесск. истор.-худож. и краеведч. музея, 1927, вып. 2, с. 26—82.
11. Рыбинское водохранилище. Л., 1972, 359 с.
12. Столбунова В. Н. Зоопланктон оз. Плещеево. Наст. кн.
13. Стрельников А. С., Пермитин И. Е. Экология массовых видов рыб оз. Плещеево. — Наст. кн.
14. Чванкина М. А., Макковеева И. И. Питание молоди леща в зависимости от характера водоемов. — Уч. зап. Ярославского гос. пед. ин-та, 1969, вып. 62, с. 63—71.

Л. К. МАЛИНИН, В. Д. ЛИННИК

ПЛОТНОСТЬ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ РЫБ В ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Исследование пространственно-временных характеристик распределения, плотности и численности рыб представляет значительный интерес при анализе устойчивости озерных ихтиоценозов, в расчетах энергетических связей. Непосредственное отношение они имеют и к вопросам разработки методов экологического прогнозирования. Важное значение приобретают исследования пространственного распределения рыб и их плотности в прикладном аспекте: знания о динамике распределения рыб являются основой для разработки способов их защиты от попадания в водозаборы. Они необходимы для обоснования рыбохозяйственных мероприятий по регуляции озерного промысла, любительского рыболовства и рыборазведения.

Во время комплексных гидробиологических исследований на оз. Плещеево в 1978—1981 гг. была поставлена задача выявления сезонных и суточных изменений пространственного распределения рыб. Особое внимание при этом уделялось количественным параметрам распределения массовых видов, т. е. плотности рыб, а через нее их численности и биомассе. Результаты этих исследований анализируются в данном сообщении.

Основой полевых исследований было сочетание двух методов: гидроакустического и контрольных обловов. Чтобы охватить все характерные биотопы водоема, использовались различные орудия лова (рис. 1). В мелководных прибрежных участках контрольные обловы осуществлялись с помощью 30 и 100-метровых неводов с ячеей в кутке 12, 8 и 4 мм. В местах с глубинами от 3 до 16 м представлялись наборы разноразмерных сетей (ячей от 12 до 75 мм). Вы-

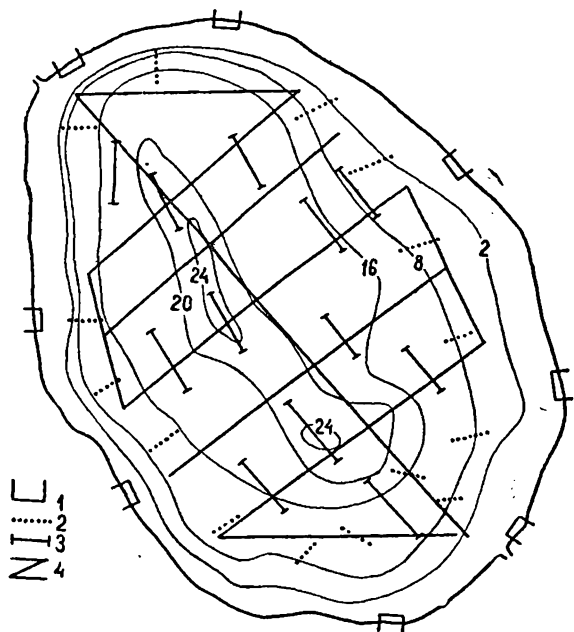


Рис. 1. Схема оз. Пleshеево и места контрольных обловов.
1 — пeвод, 2 — сеть, 3 — трал, 4 — основные эхометрические разрезы.

сота сетей, выставляемых на глубоководных участках, была 10 м. В мелководных местах использовали сети со стандартной высотой 2 м. В центральной глубоководной части озера контрольные обловы рыб проводили с помощью разноглубинного трала с раскрытием по горизонтали 12 м, по вертикали 2 м. Ячея в кутке была 8 и 4 мм. Объем и сроки проведения контрольных обловов представлены в таблице 1.

Наряду с контрольными обловами на озере широко использовались гидроакустические методы, в основе которых лежит применение рыбопоисковых приборов — эхолотов и гидролокаторов. Преимущества этих методов очевидны: наглядность полученной картины горизонтального и вертикального распределения рыб, быстрота обследования водоема, более репрезентативная оценка плотности пелагических рыб. Размерно-весовая структура, видовой

Сроки и объем контрольных обловов

Таблица 1

Объем обловов	Сроки наблюдений			
	1978 г. II, VII, VIII, X	1979 г. III, VII, VIII, IX, X	1980 г. III, V, VI, VII, VIII, IX, X	1981 г. V, VI, VII, VIII, IX
Количество тралений	4	23	4	36
Количество притонений невода	5	6	15	23
Количество выставленных сетей, сеть X сут.	52	48	61	26
Общий улов рыбы всех видов, тыс. шт.	4	6	7	33

состав и биологическое состояние этих рыб оценивались при биоанализе контрольных уловов, прицельно проводимых в зоне гидроакустических съемок.

Для гидроакустических съемок на оз. Плещеево в период открытой воды использовались гидролокатор «Лещ» и эхолот «Fishfinder-5000», приемоизлучающие антенны которых крепились к борту мотолодки и катера, с которых проводились съемки. В ледостав применяли портативный эхолот «Язь», в этом случае съемка осуществлялась дискретно через каждые 300—500 м, и антенна прибора опускалась в пробуренные лунки.

Для количественной оценки распределения рыб использовалась их плотность, которую рассчитывали по показаниям гидролокатора «Лещ» и данным контрольных обловов. Эхолоты «Язь» и «Fishfinder-5000» использовали для получения качественной картины распределения рыб по принципу «много — мало» и оконтуривания зон скопления рыб.

Обработка показаний рыбопоисковых приборов производилась визуально. Плотность рассчитывали по формуле $n = \frac{N}{V}$, где n — плотность рыб, шт./м³, N — количество эхоотметок, зафиксированных на ленте гидролокатора, шт. и V — объем воды, «просвеченной» лучом прибора, м³. При необходимости делали пересчет плотности на единицу площади (она выражается в шт./м², или шт./га). В этом случае в вышеприведенную формулу вместо объема воды вводится площадь того горизонта, где расположено исследуемое скопление рыб. Для наглядности рассмотрим два примера оценки плотности рыб.

Расчет плотности ряпушки. В период летней стагнации ряпушка в ночное время распределялась ровным слоем по линии термоклина, что существенно облегчает визуальный подсчет эхоотметок от этих рыб непосредственно по эхограммам (рис. 2). Пусть на 500 м пути, пройденного катером, приходится 58 ± 5 эхоотметок (± 5 обозначает нечетко очерченные эхоотметки, или эхоотметки, полученные от небольших стаяк мелких рыб). Ширина эффектив-

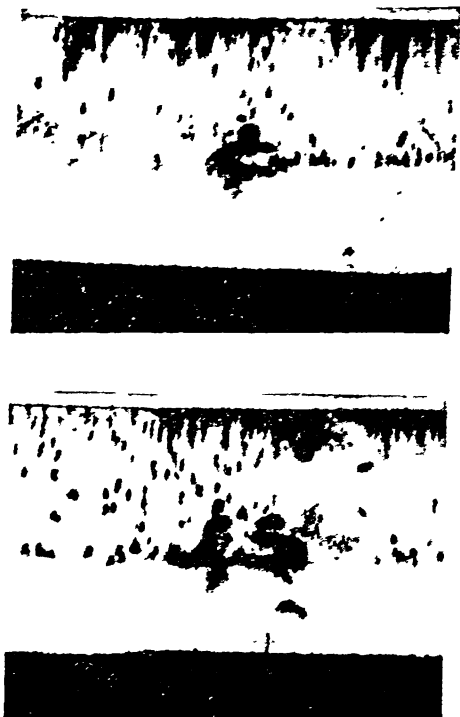


Рис. 2. Э. записи движущегося трала (Гидротрактор «Теш»).

Вверху — трал идет точно по центру скопления ряпушки; внизу — трал в 0,5 м выше скопления (улов 5 кг).

ной зоны действия гидротрактора «Теш» для ряпушки размером 19 см экспериментально была определена 3,8—4,5, в среднем 4 м для глубины $9 \pm 0,5$ м. Отсюда получаем площадь участка на глубине 9 м, просвеченного лучом прибора: $500 \text{ м} \times 4 \text{ м} = 2000 \text{ м}^2$. По приведенной формуле находим плотность рыб, $0,026 - 0,031$ шт./м². Судя по контрольным уловам, в анализируемом слое

воды ряпушка составляет 98% от общего числа рыб. Следовательно, плотность ряпушки оценивается $0.0025-0.0030 \text{ шт. м}^{-2}$.

Расчет плотности леща. Лещ в оз. Пельмессо распределяется очень разреженно и его скопления обычно смешаны с другими видами рыб: густерой, крупным окунем, язем, щукой. Эти виды обитают в основном в придонных слоях воды на глубинах от 6 до 12 м. Средняя ширина эффективной зоны действия гидролокатора «Лещ» для леща размером 36 см нами экспериментально определена величиной 6.4 м (для глубины 8 м). Пусть на 500 м хода катера на эхограмме визуально прописывается 22 ± 7 эхотметок от крупных одиночных рыб, находящихся в придонных слоях воды. Отсюда находим, что плотность этих рыб составляет $0.0047-0.0091 \text{ шт. м}^{-2}$. Судя по сетным уловам, в данном районе лещ составляет 8.6% от общей численности средние и крупноразмерных рыб. Соответственно плотность леща на этом участке равняется $0.0004-0.0008 \text{ шт. м}^{-2}$, или 4.8 шт. га.

Определив плотность этих рыб в короткий отрезок време и на всех наиболее характерных биотопах озера и зная площадь этих биотопов, представляется возможным рассчитать общую численность этих рыб в водоеме. Для расчета ихтиомассы использовать средний вес рыб, определенный при биоанализе уловов табл. 2).

Таблица 2

Средние размеры и вес рыб озера

Вид рыбы	Количество изъятых рыб шт.	Орудие лова	Длина тела рыб мм	Вес рыбы г
Ряпушка	136	трал	211.1 ± 1.4	105.9 ± 2.2
Лещ	39	невод, сети	376.6 ± 6.3	1220.4 ± 48.6
Уклея	178	трал, невод	114.8 ± 0.8	18.9 ± 0.4
Плотва в пелагиали	133	трал	129.2 ± 4.9	29.9 ± 0.8
Плотва в литорали	35	невод	152.9 ± 1.4	58.9 ± 1.7
Окунь в пелагиали	142	трал	103.5 ± 2.1	21.2 ± 1.4
Окунь-хищник	16	сети	298.1 ± 11.6	470 ± 67
Щука	40	сети	476.6 ± 14.2	1100 ± 1.2
Налим	29	сети	566.4 ± 23.2	710 ± 235.5

Из соотношения расчетной плотности и фактического улова в единицу времени можно определить и коэффициент уловистости трала. Расчет проводится по формуле

$$K_{\text{ул}} = \frac{n}{P} \cdot v,$$

где n — плотность рыб, рассчитанная по эхограмме, шт./м³, P — количество рыб в улове, V — объем воды, процеженной тралом во время лова. В ночное время $K_{ул}$ трала для ряпушки составил 0.2—0.7. Столь большие вариации $K_{ул}$, вероятно, связаны с тем, что не всегда представлялось возможным точно задать горизонт траления, соответствующий слою нахождения ряпушки, плотность которой оценивалась по эхограммам. Отклонение горизонта траления даже на 0.5 м приводило к резкому уменьшению улова (рис. 2).

Менее репрезентативно нами была оценена плотность стайных рыб: уклей, плотвы, окуня. Оценить плотность рыб непосредственно в стае при визуальном анализе эхограмм не представляется возможным. Поэтому в расчетах мы пользовались известной методикой расчета, описанной Г. В. Никольским [14] формулой

$$n_{л} = \frac{P}{V \cdot K_{вл}}$$
, где $n_{л}$ — плотность рыб в слое облова, P — количество рыб в улове, V — объем процеженной тралом воды и

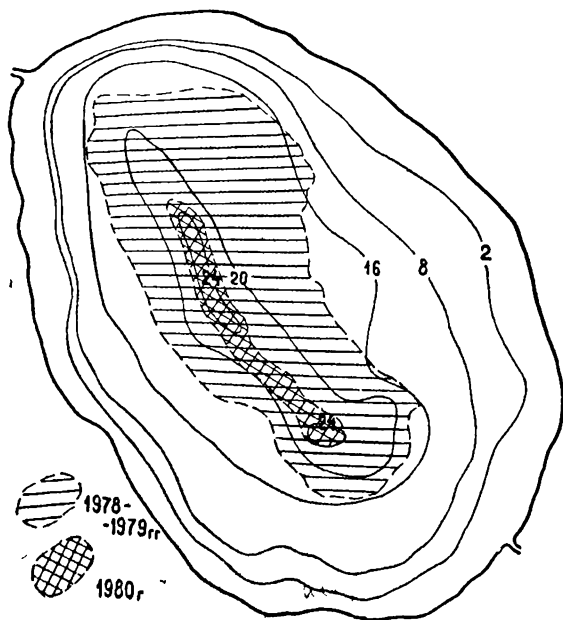


Рис. 3. Схема распределения ряпушки в разные годы наблюдений.

$K_{уд}$ — коэффициент уловистости трала. Для ночных тралений $K_{уд}$ мелких рыб нами был оценен величиной 0,5, для дневных — 0,1. Для перехода к плотности рыб на единицу площади зеркала воды вводилась поправка на высоту скопления, которая определялась по эхозаписи. Для перехода к общей численности рыб, в соответствии с данными гидроакустических разрезов оконтуривали зоны скопления этих рыб, для каждой из этих зон выявляли плотность рыб, затем делали пересчет на общую численность. Для мелководных прибрежных участков озера оценка плотности рыб проводилась по данным неводных уловов. В расчет принималась площадь облова и $K_{уд}$ невода, который был оценен величиной 0,6.

Общий характер распределения стайных рыб также оценивали по количеству стай, зарегистрированных эхолотом в единицу времени при движении катера, ведущего гидроакустическую съемку. При этом очень важно было сохранить постоянную скорость катера. В наших съемках она составляла 1,7—1,9, в среднем 1,8 м/с. В ряде случаев, когда необходимо было съемку провести в наиболее сжатые сроки, скорость катера увеличивали до 3 м/с.

Эхометрические съемки проводились по 5 поперечным и 1 продольному разрезам (рис. 1), охватывающим все глубины более 4—5 м, в те же сроки, что и контрольные обловы (табл. 1). Всего за 4 года было проанализировано более 200 эхограмм с разных разрезов.

Известно, что по данным эхограммных записей представляется возможным рассчитать размеры стай, скопления и скорости плавания рыб [31, 42]. Наш расчет упрощался тем, что параметры размеров стай и скоростей плавания рыб снимали с катера, неподвижно стоящего на якоре. Для обследования стай в поверхностных слоях воды гидролокатор «Лещ» устанавливался в горизонтальный режим работы с углом наклона антенны к поверхности воды 5—10°. Размеры стай, находящихся на глубинах более 7—8 м, несложно определить непосредственно по эхозаписи, т. е. по длине и высоте эхоотметок при вертикальном режиме работы гидролокатора. В 1978—1979 гг. были проведены измерения на 97 стаях.

Зная эффективную зону действия эхолота, можно рассчитать и скорость плавания рыб. Для этого по эхограмме определяется время нахождения исследуемой рыбы в зоне действия прибора. Поскольку рыбы могут пересекать зону действия в самых различных направлениях (определить курс движения рыб по эхограммным записям не представляется возможным), то для получения репрезентативных данных по скорости плавания проводились многократные измерения времени нахождения рыб в луче прибора. Всего сделано 157 измерений.

В июле—августе 1981 г. на оз. Плещеево были прослежены перемещения рыб, меченых ультразвуковыми передатчиками, разработанными во ВНИРО [22]. Передатчики выполнены в виде цилиндров с размерами по длине 35 мм, по диаметру 17 мм. Их вес в воде — 5,5 г. Для мечения отбирали наиболее крупных особей,

массой не менее 1 кг. Местоположение меченых рыб определяли через каждые 10—30 ч в течение 7 сут. Всего было помечено 4 леща, 3 налим и 2 щуки. Методика прослеживания описана ранее [17].

Основу пелагического комплекса в озере составляют укляя, мелкие тугорослые особи плотвы и окуня, ряпушка. В сравнительно небольшом количестве в толще воды встречаются ерш, густера, хищники (щука, налим, крупный окунь). В придонных слоях до глубин 15—16 м наиболее массовые виды — ерш, плотва, густера, лещ, в открытой литорали — плотва, густера, ерш, укляя, верховка. В заросших участках побережья встречаются карась, линь, пескарь, щиповка.

Летом в центральной глубоководной части озера отмечается послойное распределение рыб: в поверхностном горизонте доминирует укляя, в нижних слоях — ряпушка, промежуточные горизонты занимают скопления плотвы и окуня. Такое послойное распределение в значительной мере облегчает расшифровку эхограммных записей рыбопоисковых приборов.

Ряпушка (*Coregonus albula pereslavicus* Borisov). Ряпушка (по-местному, переславская сельдь) в настоящее время не относится к доминирующим видам рыб озера.

Наши эхолотные и траловые съемки показали, что летом в период интенсивного нагула горизонтальное распределение ряпушки в значительной мере определяется рельефом дна.

В первые 3 года наблюдений в июле—августе зона обитания ряпушки ограничивалась глубинами 13—16 м. В 1978—1979 гг. рыба распределялась почти по всей глубоководной части на 30% общей акватории озера (рис. 3). Плотность рыб варьировала в пределах 0.0004—0.042 шт./м². Обычно наибольшая плотность приходилась на центральные глубоководные участки озера или на места свала глубин (рис. 4).

В июле—августе 1960 г. скопления ряпушки отмечались только в глубоководных впадинах с глубинами более 22 м (рис. 3). Плотность рыб здесь достигала 0.09 при средней величине 0.04 шт./м². Акватория, занимаемая этими скоплениями, составляла 620 га или 12.4% от общей площади озера.

В августе 1981 г. отмечался массовый выход ряпушки из глубоководных районов озера на участки с глубинами 6—8 м. При этом наибольшая плотность ряпушки (до 0.15 шт./м²) приходилась на участки с глубинами от 12 до 16 м. Ее средняя плотность в скоплении была оценена величиной 0.03 шт./м³. За 8 сут. скопление ряпушки сдвинулось из центра озера, в его южную часть на расстояние 2.4—3.2 км, т. е. скорость его движения составляла 0.3—0.4 км/сут.

В сентябре—октябре, после установления гомотермии, ряпушка преимущественно придерживалась центральной части озера, и зона ее обитания существенно не отличалась от летней. В ноябре—декабре происходит нерестовая миграция в прибрежные мелко-

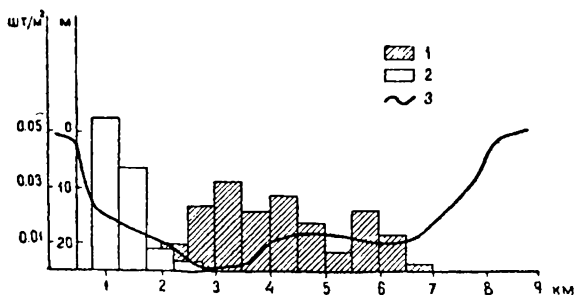


Рис. 4. Распределение плотности ряпушки по продольному разрезу. 1 — июль 1979 г., 2 — август 1979 г., 3 — рельеф дна. По оси ординат — плотность рыб, шт./м², глубина озера, м; по оси абсцисс — расстояние, км.

водья с песчаными грунтами. Затем следует возвращение рыбы на глубоководные участки. Зимние наблюдения показали, что и в период ледостава основные скопления ряпушки приходились на центральную часть озера.

Таким образом, в горизонтальном плане распределение ряпушки не претерпевает существенных изменений в различные сезоны года: большую часть времени года рыба придерживается глубин более 13—16 м. Более существенные сезонные изменения в распределении ряпушки отмечаются по вертикали.

В начале — середине июня в озере происходит термостратификация. Разница в температурах воды у дна и поверхности достигает 10—12°. Наиболее резкие градиенты приходились на слой термоклина, до 3 град./м. Ниже термоклина отмечался дефицит

Таблица 3

Температура, содержание кислорода и распределение рыб по горизонтам в июле 1979 г.

Измеряемые параметры	Горизонт, м			
	0—3	4—9	10—11	12—19
Температура, °C	22.2—21.6	15.6—19	11.2—16.5	7.8—12.3
Содержание кислорода, мг/л	7.5—9.1	4.5—8	3.1—4.2	менее 2
Численность ряпушки, %	0	20—30	70—80	0

кислорода. В конце августа происходит дестратификация и устанавливается гомотермия.

В июле — начале августа 1978—1979 и 1981 гг. зона обитания всех рыб ограничивалась только эпилимнионом. Рыбы не опускались ниже 8—12 м, где резко уменьшились температура и содержание кислорода. Ряпушка в дневное время занимала нижние слои эпилимниона, перемещалась в 6—11 м от поверхности (табл. 3).

В отдельные дни жаркого лета 1981 г. диапазон вертикального распределения ряпушки составлял всего 1.5—2 м в 7—9 м от поверхности воды (рис. 5). Сверху этот диапазон ограничивался высокими температурами (22—23°), снизу — низким содержанием

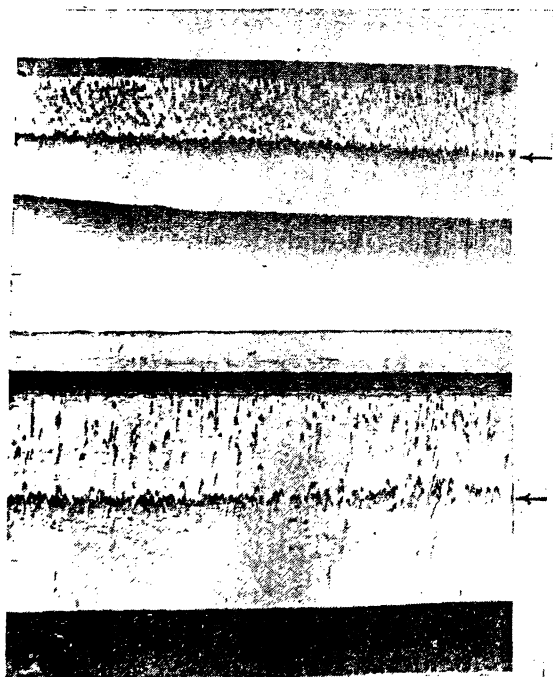


Рис. 5. Эхозапись скоплений ряпушки в августе 1981 г. Ряпушка указана стрелками (Эхолот «Fishfinder-5000»).

кислорода (0—1 мг/л). За счет этого в слое нахождения рыб резко возросла их плотность, которая в пересчете на объем составила 0.01—1.5, в среднем — 0.3 шт./м³. В другие годы наших наблюдений объемная плотность ряпушки не превышала 0.2 шт./м³.

Через 1—2 ч после захода солнца ряпушка опускается к слою термоклина и рассредотачивается ровным слоем по линии температурного скачка. В 1978—1979 гг. слой скачка проходил на глубине 11—12 м, в 1981 г. — 8—11 м. Столь равномерное распределение рыбы позволило нам ночью вести прицельный траловый лов. Улов за 10 мин. траления по слою скачка составлял 5—158 шт. рыб. Из них 98—100% приходилось на ряпушку. Единично вылавливались щука и налим.

Осенью по мере установления гомотермии и повышения содержания кислорода в гипolimнионе ряпушка постепенно опускается в более глубокие слои воды. Это явление можно проследить по эхозаписям 1979 г. (рис. 6). Если в августе нижняя граница скоп-

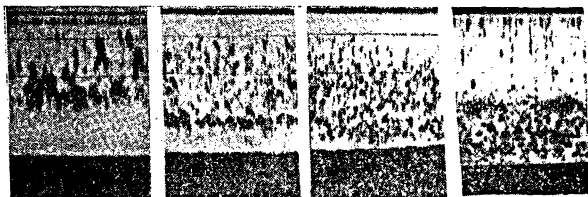


Рис. 6. Эхозапись вертикального распределения рыб. Нижний горизонт записи представлен ряпушкой:
а — в августе, б, в — в сентябре, г — в октябре (Гидролокатор «Лещ»).

лений ряпушки в глубоководной впадине располагалась в 11—13 м от дна, то в сентябре этого же года она находилась уже в 3—5 м от дна, а в октябре достигла придонных слоев гипolimниона. Концентрация ряпушки в придонных слоях воды сохраняется вплоть до следующего периода летней стратификации, т. е. до начала июня.

Совершенно иным было вертикальное распределение ряпушки летом 1980 г. Основные ее скопления в это время располагались в придонных слоях гипolimниона, занимая слой воды в 2—5 м от дна. Это можно видеть на эхограмме, снятой 27 июля 1980 г. (рис. 7). Хотя наиболее плотная концентрация ряпушки в течение суток сохранялась неизменно в нижних слоях гипolimниона, в утренние часы неоднократно отмечался быстрый подъем отдельных особей и их небольших групп в слой металимниона. Летом 1980 г. температура воды была на 3—4° ниже, чем в другие годы наших наблюдений (табл. 4). Отмечалось и более высокое содержание

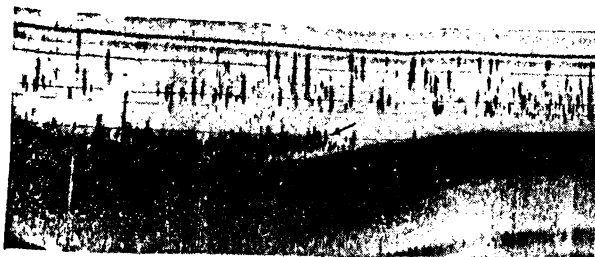


Рис. 7. Запись распределения рыб 27 июля 1980 г.
Стрелкой указана ряпушка (Ускоренная съемка гидролокатором «Лещ»).

кислорода в гипolimнии (3—3.8 мг/л, по сравнению с 0—2 мг/л в другие годы). Известно, что минимальный уровень содержания кислорода в воде, который может перенести большинство пресноводных рыб, составляет 1—2 мг/л [25].

Таблица 4
Температура, содержание кислорода и распределение ряпушки в июле 1980 г.

Измеряемые параметры	Горизонт, м							
	0.5	4	8	12	16	20	22	23
Температура, °C	17.6	16.8	15.9	7.6	7.1	6.9	6.9	6.9
Содержание кислорода, мг/л	8.1	7.7	7	6.3	4.5	3.8	3.3	3.0
Численность ряпушки, %	0	0	2	3	20	30	35	10

Таким образом, 4-летние наблюдения показывают, что в период летней термостратификации зона обитания ряпушки по вертикали может существенно изменяться (табл. 5). Диапазон распределения рыб по толще воды варьирует от 1.5—2 до 17—18 м. Избегание ряпушкой глубоководных слоев в 1978—1979 и 1981 гг. обусловлено дефицитом кислорода. Повышение его содержания в гипolimнии сразу же приводит к расширению зоны обитания этой рыбы.

Как уже отмечалось выше, популяция ряпушки занимает не более 30% от общей площади озера. Еще более низкие величины получаются при пересчете на объемные показатели, т. е. при вычислении отношения объема, занимаемого скоплениями ряпушки в течение суток (V_p), к общему объему воды озера (V_0). Объем воды в оз. Плещеево составляет 558.96 млн./м³ [21]. Фактические

Изменение зон обитания ряпушки

Таблица 5

Измеряемые параметры	Годы наблюдений			
	1978	1979	1980	1981
Температура воды у поверхности, °С	19.1—21.4	20.2—21.6	17.6—18.4	21.8—23.2
Содержание кислорода в гипolimнине, мг/л	менее 2	менее 2	3—3.8	0
Зона обитания ряпушки, м	4—12	4—11	6—22	6—8

объемы скоплений ряпушки можно рассчитать по размерам площади, занимаемой ряпушкой, и диапазону ее вертикального распределения.

Оказалось, что в 1978—1980 гг. скопления ряпушки занимали 19, 20, 17% объема озера соответственно, а в жаркое лето 1981 г. — лишь 2,6%. Именно в это лето отмечалась и наиболее высокая объемная (т. е. на единицу объема воды) плотность рыб в скоплениях (до 0.07, в среднем 0.015 шт./м³), в другие годы объемная плотность была не более 0.006, в среднем — 0.003 (1976—1979 гг.) и 0.0025 (1980 г.).

Данные по плотности ряпушки на местах концентрации и по ее фактической численности рассчитаны для летнего периода 1979—1981 гг. без учета молоди, численность которой была небольшой (табл. 6).

Таблица 6

Численность и биомасса ряпушки

Год	Плотность ряпушки в скоплениях, шт./м³	Площадь скопления, га	Численность, рыб, тыс. шт.	Ихтиомасса, ц
1978—1979	$\frac{0.006—0.4}{0.2}^*$	1510	300	306
1980	$\frac{0.008—0.09}{0.004}$	620	250	260
1981	$\frac{0.001—0.15}{0.03}$	750	220	242

Примечание: * Над чертой — пределы плотности, под чертой — средняя величина.

Уклея (*Alburnus alburnus* L.) успешно освоила как пелагиаль, так и литораль озера.

Для оценки ее распределения использовали данные контрольных обловов всеми орудиями лова: тралом, неводом и мелко-

ячейными сетями. Следует заметить, что в условиях высокой прозрачности воды (по диску Секки прозрачность воды в оз. Плещеево составляет 2—3,5 м в июле и до 5 м — в марте) в светлое время суток уклей, как и ряпушка, успешно избегает попадания в трал и сети и уловы ее днем незначительны. Ночные уловы были в 2—10 раз больше дневных. Улов трала, идущего в 1—2 м от поверхности, колебался от 1—2 до 30—40 кг на 20 мин лова. Наиболее высокая плотность рыбы чаще всего приходилась на места свала глубин над отметками 6—12 м. Здесь рыба иногда образовывала сплошные скопления протяженностью несколько сот метров. Обычно эти скопления состояли из сотен мелких стаек. Длина этих стай равнялась 1,5—10 м. Плотность рыбы в таких скоплениях достигала 2—5 шт./м². Но акватория участков со столь высокой плотностью не превышала 5—7% от общей площади озера. На остальной части озера плотность уклей была обычно невелика. Иногда более половины озера было буквально пустое: на 2—3 км пути хода катера с эхолотом встречалось всего лишь несколько мелких стаек. Хотя мощных скоплений уклей в центральной части озера нами не отмечалось, все же в отдельные периоды здесь концентрировалась довольно значительная масса этой рыбы, рассредоточенной разрозненными стаями (рис. 7). По горизонтали размеры этих стай обычно не превышали 4—5 м.

В мелководных участках литорали плотность уклей незначительна, и обычно не более 0,01 шт./м². Только один раз в летнее время нами отмечался мощный подход уклей в прибрежье до глубины в 1—3 м. Этот подход был зафиксирован как по неводным уловам, так и по частым всплескам рыбы на поверхности воды.

За 4 года наблюдений наибольшая неравномерность распределения рыб отмечалась в 1979 г. (колебания плотности 0—5 шт./м²). Летом 1981 г. уклей не образовывала плотных скоплений, распределяясь довольно равномерно по всему периметру свала глубин (вариации плотности 0,001—2 шт./м²).

В сентябре—октябре уклей образует очень плотные скопления над глубинами 6—8 м. Структура этих скоплений несколько отличается от летних: в них уже нельзя выделить отдельные стаи (рис. 8). Зимует уклей в виде таких плотных скоплений. Об этом свидетельствуют большие уловы промысловых неводов в зимнее время (до 1 т уклей за притонение 500-метровым неводом). Зимние скопления уклей, видимо, пространственно отделены от скоплений других рыб, так как в разовых промысловых уловах обычно доминирует только этот вид рыбы.

В период летнего нагула уклей перемещается исключительно в поверхностных слоях эпилимниона, т. е. она пространственно отделена от основных скоплений ряпушки на 3—8 м во время летней стагнации и 15—17 м — в остальное время года. Вариации температуры воды между нижней и верхней границами вертикального распределения уклей незначительны и составляют 1—4°. Обычно днем стайки перемещаются в 1—5 м от поверхности

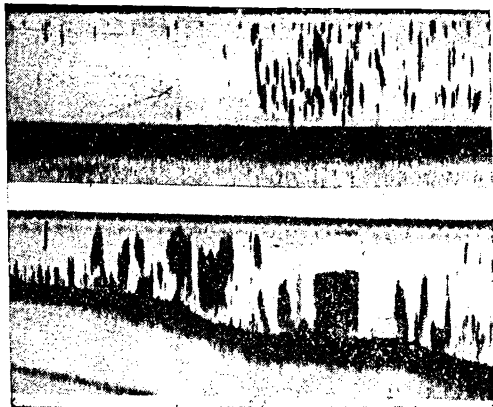


Рис. 8. Эхозаписи скоплений уклей (верхний горизонт) и плотвы (нижний горизонт) в августе (сверху) и в октябре (снизу) (Гидролокатор «Лещ»).

воды, после захода солнца они распадаются и рыбы рассредотачиваются в этом же слое воды. В штиль рыба поднимается в самый верхний слой. Осенью при наступлении гомотермии горизонт нахождения уклей увеличивается до 10—11 м (табл. 7).

Таблица 7

Уловы уклей по горизонтам, кг

Горизонт траления, м	Период лова		
	июль	август	• октябрь
1—2	35	22	16
3	3	1	9
7	0	0.5	—
8	0	0	3
11	0	0	2
более 12	0	0	0

Нерест уклей происходит в конце мая. В это время отмечается массовый подход уклей в прибрежье по всему периметру озера. Например, весной 1981 г. уловы 30-метровым мальковым неводом

достигали 200 кг уклей за одно притонение. Плотность рыб в прибрежье в это время — 50—70 шт./м². Обычно в озере наблюдается 2 подхода уклей на нерест с интервалом 7—15 дней. Нерест рыбы дружный, проходит в пределах одного дня. Максимальная интенсивность нереста приходится на 7—12 ч. После размножения уклей сразу же откочевывает в пелагиаль.

Таким образом, наши наблюдения показали, что зона основных перемещений взрослой уклей охватывает поверхностный горизонт почти по всей площади озера. Рыба избегает глубинных слоев мета- и гипolimниона. В целом, зона обитания уклей составляет около 50% от общего объема воды в озере.

Средняя плотность уклей в 1979—1980 гг. оценена в 0.25 ± 0.05 шт./м², летом 1981 г. плотность рыб была в 1.3 раза меньше. При пересчете на биомассу соответственно получаем 2.3 тыс. ц в 1979—1980 гг. и 1.7 тыс. ц в 1981 г.; что значительно выше биомассы ряпушки в озере в эти годы (242—306 ц).

Лещ (*Abramis brama* L.). Во время исследований 1978—1981 гг. ни в прибрежье, ни в глубоководной части озера, где расположена зона черных илов с обедненным бентосом, производители леща не встречались (рис. 9). В прибрежье в сети или невод попадались только молодь и неполовозрелые особи. В период нагула производители леща распределяются в сравнительно узкой полосе глубин от 5 до 12—16 м по всей окружности озера.

Об этом же свидетельствуют и данные биотелеметрических наблюдений в июле—августе 1981 г. за 4 лещами, мечеными ультразвуковыми передатчиками (рис. 9). За все время наблюдений (5 сут) меченые особи перемещались, считая по прямой линии, со скоростью 1.5—21 см/с только в полосе глубин 8—16 м, чаще — в местах свала глубин, которые характеризуются илистыми грунтами. Избегание рыбой глубоководных зон обусловлено дефицитом кислорода в гипolimнионе и наличием сероводорода, который особенно был замечен в жаркое лето 1981 г.

Представляет интерес определение скорости плавания рыб по эхоэписям. Запись эхотрасс крупных рыб, полученная в штиль с катера, стоящего на якоре, представлена на рис. 10. В ночное время длина эхотрасс существенно больше, чем днем, т. е. ночью рыбы медленнее проходят зону, «просвечиваемую» лучом эхолота. Отмечены случаи, когда длина эхотрасс рыбы составляла 20—21 см, т. е. рыба проходила 4—5 м (диаметр зоны действия эхолота) за 10—12 мин., имея, таким образом, скорость не более 0.5—0.8 см/с. Днем скорости плавания рыб были значительно выше (2—45 см/с).

В целом за сутки средняя скорость рыб, рассчитанная по эхограммам, вполне соответствует скорости рыб, меченых ультразвуковыми передатчиками, составляя 2—25 см/с.

Судя по сетным уловам, скопление, на котором проводились измерения скорости плавания, состояло в основном из леща

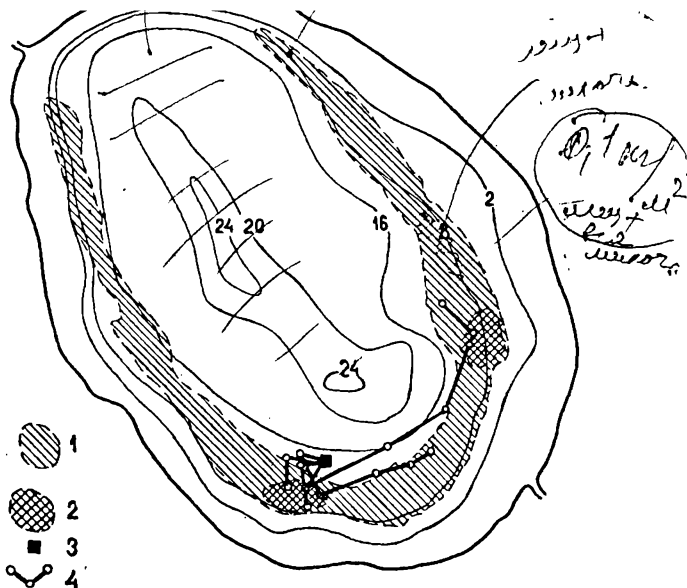


Рис. 9. Схема распределения леща.

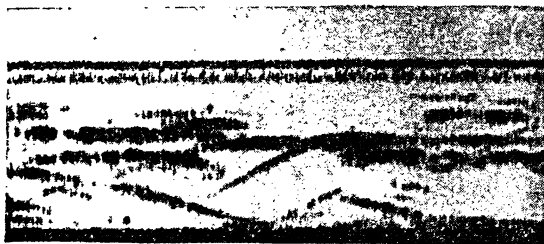
1 — улов 1—5 шт./сеть, 2 — улов 10—20 шт./сеть, 3 — место выпуска меченых рыб, 4 — путь меченых рыб за 5 сут. наблюдений.

(76%). Здесь находились также крупный окунь (17%), щука (4%) и налим (3%). Таким образом, полученные данные по скорости плавания в большей степени относятся к лещу.

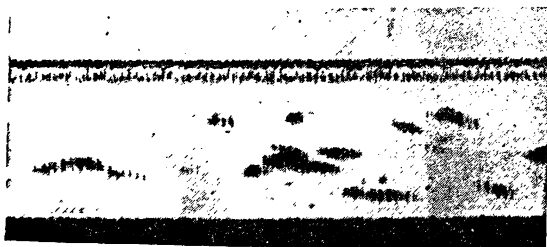
Обычно распределение леща в озере разреженное. Улов за ночь составлял 0—7, в среднем — 1.9 шт./сеть. В 2 случаях улов был до 20 шт./сеть. Это говорит о том, что лещ может образовывать небольшие локальные группировки, которые постоянно перемещаются, не задерживаясь длительно на каких-либо участках. Но акватория, занимаемая этими скоплениями, очень небольшая. Так, в июле 1979 г. было обнаружено скопление леща, которое располагалось на участке площадью всего 400×200 м². Анализ данных эхолотных разрезов и сетных уловов показал, что



а



б



в

Рис. 10. Эхотрассы рыб, снятые с неподвижно стоящего катера.
а — ночь, б — утро, в — полдень (Гидролокатор «Лещ»).

плотность леща здесь была 0.02—0.03 шт./м², что соответствует общей численности его в ооконтурном скоплении 1.6—2.4 тыс. особей. Судя по уловам, плотность леща на других участках озера была в 20—40 раз меньше. Общая численность взрослого леща в озере летом 1979 г. оценена величиной 10—15 тыс. особей, что по биомассе составляет 120—180 ц.

В июле—августе 1978—1979 гг. более, чем у 90% самок были невыметанные половые продукты, т. е. в эти годы условия для воспроизводства леща были неблагоприятны. Об этом свидетельствуют и данные мальковых съемок, показавших полное отсутствие в уловах сеголетков и годовиков леща.

В нерестовые притоки из озера лещ мигрирует преимущественно в той же полосе глубин, где он нагуливается в летний период. Не исключается и миграция рыб по более глубоководным участкам, о чем говорят единичные попадания производителей леща в сети, выставленные на глубинах 17—18 м в мае 1980 г. Весной (29 мая—5 июня) этого года отмечен массовый заход леща на нерест в р. Трубжеж.

Температура воды в озере во время этой миграции была 7—9°, в прибрежье и в устье Трубежа — 12—14°. Ориентировочно в р. Трубжеж в этот период зашло 2—5 тыс. производителей, т. е. 10—30% от общего стада взрослых рыб. Тем не менее, воспроизводство леща в 1980 г. было более значительное, чем в предыдущие годы. Летом этого года в озере неоднократно отлавливались его сеголетки.

Плотва (*Rutilus rutilus* (L.)), окунь (*Perca fluviatilis* L.), ерш (*Acerina cernua* (L.)). Эти виды обитают повсеместно, населяя как зону литорали, так и пелагиаль. В период летнего нагула в центральной части озера прослеживаются достаточно плотные скопления стайных рыб между горизонтами нахождения ряпушки и уклей. Контрольные обловы показали, что эти скопления смешанные и в основном состоят из плотвы, окуня и иногда — ерша. По данным гидролокации установлено, что стаи этих рыб рассредотачиваются на значительной акватории озера. При дефиците кислорода в гипolimнионе летом 1978—1979 и 1981 гг. зона перемещений этих стай ограничивалась только эпилимнионом (табл. 8).

В июле-августе 1980 г., когда и в гипolimнионе было достаточно высокое содержание кислорода, отдельные стайки мелких рыб (предположительно плотвы и окуня) проникали в зону металимниона и даже в верхний горизонт гипolimниона, где температура воды отличалась от наблюдаемой на поверхности на 8—10°. Обычно наиболее мощные скопления плотвы и окуня в летнее время приурочены к местам свала глубин, где была и наибольшая плотность уклей. Здесь в ночное время улов трала за 20 мин. составлял 5—20 кг плотвы и 3—17 кг окуня.

Значительно меньше плотвы и окуня регистрируется в литорали, на чистых прибрежных песках. Судя по эхограммам и конт-

Распределение рыб по вертикали, %

Вид	Горизонт, м				
	0—3	3—9	9—11	11—19	19—22
июль-август 1979 г.					
Плотва	30	60	10	0	0
Окунь	20	70	10	0	0
октябрь 1979 г.					
Плотва	0	5	20	50	35
Окунь	0	0	5	20	70

рольным обловам, наибольшая плотность этих рыб обычно отмечается в южной части озера, куда впадает р. Трубеж. В общей биомассе этих рыб доля плотвы и окуня, обитающих в литорали, составляет 15—30%.

Ерш в озере распределяется неравномерно. Наибольшая его плотность также приурочена к местам свала глубин, наименьшая — к глубоководным участкам.

Многие виды рыб совершают суточные горизонтальные миграции в направлении побережья — открытая часть озера до изобат 7—8 м. Масштаб этих миграций зависит от погодных условий, волнения, температуры воды. Наиболее четко они проявляются в теплые дни при слабом ветре (рис. 11). К вечеру стаи рыб перемещаются ближе к мелководьям и на ночь распределяются по обширной акватории прибрежных участков с глубинами от 2—3 до 6—8 м (табл. 9). Утром наблюдается откочевка рыб на более глубокие участки. Судя по контрольным уловам, основу мигрирующих стай составляют плотва и окунь. Менее четко выражены миграции ерша и уклей. Отмечаются суточные вариации и в вертикальном распределении плотвы и окуня. После захода солнца и распада стай плотва поднимается ближе к поверхности, окунь же рассредотачивается по всей толще эпилимниона. Ночью поднимается в толщу воды и ерш.

Совершенно иной характер распределения отмечается в осенний период. Плотные скопления плотвы и окуня опускаются на глубины более 18—19 м. Величину этих скоплений можно оценить по траловому улову в октябре 1878 г., когда за 8 мин траления по горизонту 19 м было изъято около 150 кг мелкой рыбы, среди которой плотвы было около 20%, окуня — 75%, ерша — 5%. Эти скопления располагаются над верхней границей нахождения ряпушки. В отдельные периоды мелкий окунь концентрируется непосредственно и в зоне скопления ряпушки.

Значительные скопления плотвы и окуня в батiali отмечаются и в зимнее время. Эти скопления совершенно не подвергаются промысловому неводному облову.

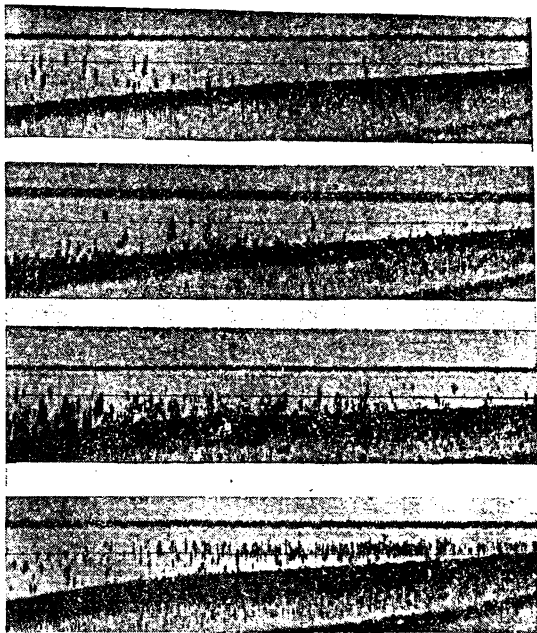


Рис. 11. Эхозапись перемещений рыб на мелководьях южной части озера в июле.
а — 13 ч, б — 19 ч, в — 21 ч, г. — 23 ч (Гидролокатор «Лещ»).

По расчетной оценке биомасса рыб в смешанных скоплениях пелагнали и литорали составляет 2.2 ± 0.8 тыс. ц. Около 50% этой биомассы приходится на плотву, 30% — на окуня, остальное — на ерша и густеру.

Таким образом, в озере по биомассе плотва занимает второе место после уклей и имеет ихтиомассу около 1 тыс. ц.

Хищные рыбы. Комплекс хищных рыб в оз. Плещеево насчитывает 4 вида. Это щука, налим, крупный окунь и факультативный хищник язз. В озере щука обитает повсеместно, как в прибрежной мелководной зоне, так и в открытой части озера, включая батиналь.

Таблица 9

Распределение рыб на мелководьях (август 1978 г.)

Дата	Время суток, ч, мин.	Глубины, м			
		3—4	4—8	8—12	12—16
7	4 ³⁰	+	++	0	+
	14 ³⁰	0	+	++	++
	20 ⁰⁰	++	+++	+	+
	22 ⁰⁰	+	++	++	+
8	6 ⁰⁰	0	++	0	0
	12 ³⁰	0	++	+	0
	21 ⁴⁰	++	+	0	0
9	5 ³⁰	0	+	0	0
	14 ⁰⁰	0	+	++	0
	22 ³⁰	++	++	+	+
10	4 ⁰⁰	0	+	0	0
	6 ⁰⁰	0	+	++	0
	16 ⁰⁰	0	+	0	0
	22 ³⁰	+	+++	+	0

Примечание. 0 — нет рыбы, + — одиночные стаи, ++ — группы разрозненных стай, +++ — плотные скопления рыб.

Известно, что щука — типичный хищник-засадчик. В оз. Плещеево она успешно освоила и глубоководные участки, в том числе и зону обитания ряпушки. Обычно за 20 мин траления по горизонту нахождения ряпушки в трал попадало до 4 шук. Это говорит о сравнительно невысокой ее плотности (1—3 шт./га) в центральной части озера, где глубины более 12—13 м. Заметно выше плотность щуки над глубинами 4—11 м (улов за ночь максимум 23, в среднем 1.5 шт./сеть).

Биотелеметрические наблюдения показали, что щуки, меченые ультразвуковыми передатчиками, перемещались преимущественно над глубинами 6—12 м. За 6 сут. одна рыба прошла путь около 5 км, другая — 3.5 км. Направление движения обеих рыб совпадало. Третья помеченная рыба почти весь период наблюдений оставалась в районе выпуска. Дальние перемещения меченых рыб свидетельствуют о том, что в условиях пелагиали щука не имеет ограниченных охотничьих райнов, соответствующих домашним участкам.

Диапазон перемещений щуки в озере в основном определяет характером перемещений скоплений уклей, плотвы и мелкого окуня. Это подтверждается данными контрольных обловов: места

наибольших поймок щуки часто совпадали с участками концентраций этих рыб. Щука, вероятно, образует своеобразные скопления, которые перемещаются вслед за стаями этих рыб. Только этим можно объяснить то, что на глубинах 6—10 м в ряде случаев щука в большом количестве (15—23 шт./сеть) в сети попадалась только с одной стороны. Щука в пелагиали в основном держится в средних и верхних слоях воды (табл. 10).

В летнее время плотность взрослой щуки в литоральных участках, также как и в центральной части озера, небольшая: в наш невод она попадала редко. Примерная численность половозрелых особей щуки в озере составляет 15—30 тыс. шт., что дает биомассу 145—290 ц.

Судя по уловам на усилие (1 сеть) численность налима в озере в 1.5 раза меньше, чем щуки. Налим отлавливался сетями по всему озеру на глубинах от 6 до 16 м. Но плотность его здесь невелика, обычно улов составлял в среднем — 1 шт./сеть (максимум 5). Наиболее крупные особи до 3—4 кг встречались в летнее время только в местах свала глубин. Судя по горизонту попадания в высокостенные (высотой 10 м) сети, налим придерживается в основном придонных слоев (табл. 10). Однако неоднократно были случаи поимки этого вида и у самой поверхности, где температура воды равнялась 18—21°.

Таблица 10

Горизонт попадания рыб в высокостенные сети, %

Вид	Горизонт		
	верх	середина	низ
Щука	53	41	6
Налим	21	32	27
Крупный окунь	45	27	28

Диапазон горизонтальных перемещений двух налимов, меченых ультразвуковыми передатчиками, был значительно меньше, чем у щуки. За 6 дней наблюдений меченые особи сместились от точки выпуска всего лишь на 0.5—1.5 км. Это говорит о сравнительно низкой двигательной активности налима в летний период.

Отдельные особи налима в ночное время выходят и в металимнион глубоководной части озера. Но скоплений, похожих на описанные выше скопления щуки, налим не образует, распределяясь почти равномерно по всему озеру.

В настоящее время в озере четко выделяются две экологические группировки окуня: в пелагиали и батиали обитает тугослый планктоноядный окунь, в пелагиали и литорали — более

крупный хищный окунь, который вырастает до 1,5 кг, но обычно его масса не превышает 0,3—0,5 кг. Чаще он держится в толще воды над глубинами 5—16 м; в центральной части озера в уловах его нет. Численность хищного окуня сравнительно небольшая (8—14 тыс. особей).

Низка численность и факультативного хищника — язя. В среднем его уловы составляли 0,2 шт./сеть, в двух случаях — 6—12 шт./сеть. Вероятно, язь, как и щука, во время нагула образует временные скопления.

Из других рыб сравнительно большая численность отмечается у густеры, ее биомасса составляет около 300 ц. Обитает густера преимущественно в местах с глубинами 4—12 м.

Остальные виды рыб встречаются в небольшом количестве и составляют незначительную долю в общей ихтиомассе озера.

В ходе четырехлетних исследований на оз. Плещеево выявлены и детализированы особенности пространственного распределения 10 наиболее массовых видов рыб, рассчитаны их плотность, фактическая численность и биомасса. Широкое применение гидроакустического метода в сочетании с контрольными обловами позволило определить реальный интервал значений фактической численности и биомассы рыб озера. Суммированы расчетные данные по общей ихтиомассе озера за 1978—1981 гг. (табл. 11). Интервал указанных величин ихтиомассы определяется как флуктуациями численности отдельных видов рыб в разные годы, так и методической погрешностью их учета.

Наибольшая доля ихтиомассы (60—70%) приходится на три вида — укля, плотву и окуня. Известно, что укля и ряпушка — типичные планктофаги. Исследования питания рыб озера показа-

Таблица 11

Фактическая биомасса рыб разных видов

Вид	Биомасса рыб	
	ц	%
Укля	1700—2300	36—45
Плотва	700—1500	18—23
Окунь	450—900	12—14
Густера	200—400	5—6
Ряпушка	240—300	5—6
Лещ	120—180	3—4
Ерш *	100—200	2—4
Хищники	320—640	8—10

Примечание. * Биомасса ерша явно занижена, поскольку нами учитывались только особи, находящиеся в толще воды. Учет рыб, находящихся на грунте, невозможен.

ли, что плотва, обитающая в пелагиали, в основном питается зоопланктоном, а особи из литорали и сублиторали — бентосными организмами [11]. Основу биомассы плотвы в озере составляют ее скопления, находящиеся в открытой части озера. Доля бентосоядных особей плотвы в озере незначительна и составляет около 20—30% от общей биомассы этого вида. Зоопланктон пелагиали играет основную роль и в питании мелких окуней, которые летом образуют значительные концентрации в эпилимнионе. Определенное место зоопланктон занимает и в питании густеры [11]. Все это говорит о том, что в планктоноядный комплекс рыб в озере входят не только типичные планктофаги — уклея и ряпушка, но и основная часть популяций плотвы и окуня. В целом на долю этого комплекса приходится 60—70% всей ихтиомассы.

Хищники дают 8—10% общей ихтиомассы, остальная часть приходится на рыб бентосоядного комплекса (лещ, густера, плотва, ерш).

Особый интерес представляет сравнение этих данных с соотношением доли рыб трех комплексов (бентосоядного, планктоноядного и хищного) в прошлые годы. Исследований фактической численности и ихтиомассы в этом водоеме ранее не проводилось. Единственно возможный путь сравнения — анализ промысловой статистики. Но для этого необходимо знать, в какой степени видовое соотношение рыб в промысловых уловах соответствует их истинному соотношению в ихтиоценозе. При сравнении данных по общей ихтиомассе озера (табл. 11) и видовому составу промысловых уловов за 1978—1981 гг. (табл. 12) видно, что промысловые уловы лишь приблизительно отражают видовой состав, ихтиоценоза, так как в промысловой статистике в группу «мелочь» сводятся уловы всех малоразмерных рыб (уклея, ерша, плотвы, густеры, окуня). По нашим наблюдениям в 1978—1979 гг. основу (70—90%) группы «мелочь» составляла уклея. Надо полагать, что

Таблица 12

Видовой состав промысловых уловов в 1978—1981 гг., %

Вид	Диапазон вариаций	Среднее за 4 года
Плотва	7—20	13.7
Окунь	0.6—0.8	0.6
Густера	0—1	0.3
Ряпушка	0.2—5	2.6
Лещ	0.1—6	1.8
Хищники	2—4	2.9
Мелочь (уклея, ерш, мелкие плотва, окунь, густера)	63—90	78.1

в прошлые годы статистика промысловых уловов более полно отражала фактическое соотношение различных рыб в ихтиоценозе озера. Проводился более строгий повидовой учет рыб в уловах, кроме того зона и интенсивность промысла были больше: в настоящее время промысел базируется только на использовании береговых закидных неводов, в то время как до 50-х годов лов рыбы осуществлялся по всей акватории озера не только неводами, но также ставными и плавными сетями.

В 1914—1926 гг. в уловах доминировали плотва и крупный окунь, типичные планктофаги — укляя и ряпушка составляли 11—18% от общего годового вылова [15]. Анализируя уловы за тот же период, Н. Дексбах и М. Грандильевская-Дексбах [8] показали, что основу уловов (66.5%) составляли бентосоядные рыбы. Отсюда следует, что и в ихтиоценозе также преобладали рыбы бентосоядного комплекса. С 30—40-х годов отмечается постепенное уменьшение численности бентосоядных рыб с одновременным увеличением биомассы планктофагов. Это четко прослеживается по динамике промысловых уловов за 1920—1961 гг. С 1937—1941 гг. в уловах стали доминировать мелкие рыбы, особенно укляя, на долю которой приходилось 25—50% ~~до~~ годового улова [12].

Отмечается уменьшение численности хищников. Это обусловлено сокращением плотности крупного окуня, которое происходит на фоне увеличения численности мелкого планктоноядного окуня. О высокой численности крупного окуня-хищника в прошлые годы можно судить по развитию специализированного окуневого промысла с помощью специальных сетей (окуневых выпарок) с ячейей до 47 мм. Наиболее резкое уменьшение численности крупного окуня произошло в 40-е годы. Как отметил П. Г. Борисов [5], крупного окуня в озере «почти нет».

Бентосоядный комплекс представлен в настоящее время теми же видами рыб, что и в начале нашего века. Уменьшение в ихтиомассе доли рыб этого комплекса в основном произошло за счет перехода на питание планктоном значительной части популяции плотвы и некоторого уменьшения численности ерша, на котором, как и на крупном окуне в прежнее время был основан специализированный промысел [10]. В 40-е годы численность ерша стала возрастать, что обусловило резкое повышение его доли в промысловых уловах до 55% в 1946 г. [4]. Но затем она вновь уменьшилась и ерш в промысловых уловах отдельно уже не регистрировался.

В численности леща и густеры, по-видимому, не происходило существенных изменений, их весовая доля в уловах всегда была незначительной, соответственно 0.5—6% и 1—9%.

Отдельно остановимся на изменениях численности популяции ряпушки. В середине прошлого столетия уловы ряпушки достигали 200 тыс. шт., что при средней навеске 160 г дает величину более 300 ц [4], что превосходит общую биомассу этого вида в озе-

ре в настоящее время. Судя по промысловым уловам, уменьшение численности ряпушки происходило постепенно на протяжении последних ста лет, особенно прогрессируя в последние десятилетия. Однако флуктуации численности ряпушки, как короткоциклового вида, в озере настолько значительны, что и в прошлом ее годовые уловы даже в смежные годы колебались в 2—3 и даже в 10 раз. В годы наших исследований вылов ряпушки не соответствовал ее биомассе: в 1978 г. при биомассе в 300 ц вылов составил 3.4 ц, а в 1981 г. при биомассе 240 ц вылов уменьшился до 0.27 ц. Объясняется это тем, что неводной промысел совершенно не охватывает центральную часть озера — основное место обитания этого вида.

Таким образом, в ихтиоценозе оз. Плещеева за последние 50—100 лет резко возросла численность планктоноядных рыб, что произошло за счет увеличения популяции типичного планктофага — уклей и за счет перестройки пищевой специализации других видов — плотвы, окуня и густеры. В результате этой перестройки существенно уменьшилась численность рыб бентосоядного комплекса и хищников. Одновременно уменьшилась численность популяции ряпушки.

Уклея еще в прошлом столетии в отдельные периоды давала мощные всплески численности. Так, в 1871 г. ее вылов достигал 246 ц, что составило 38% от общего годового вылова [15]. «Мелкая раса» окуня, соответствующая планктоноядным особям, отмечена уже в 1931 г. [26]. Но наиболее интенсивные изменения в ихтиоценозе происходили в последние десятилетия.

К сожалению, по промысловым уловам невозможно оценить, в какой степени перестройка ихтиоценоза в сторону преобладания планктоноядных рыб отражается на общей величине ихтиомассы, так как интенсивность промысла в разные годы была неодинаковой. В настоящее время ихтиомасса озера составляет 76—128, в среднем — около 100 кг/га. Значение этой величины близко к ихтиомассе Сямозера (113 кг/га) [20], расположенного на северо-западе Европейской части СССР.

На примере ряда озер установлено, что в последние десятилетия под воздействием антропогенных факторов существенно возросли темпы эвтрофирования [20]. Не избежало этой судьбы и оз. Плещеево, о чем свидетельствует ряд показателей.

Еще в прошлом столетии в озеро стали поступать загрязнения со стоками промышленных предприятий, а связи с чем были проведены специальные исследования влияния этих загрязнений на животный мир озера [10]. В 20-х годах нашего столетия в озере было зафиксировано появление заморной зоны в гипolimнии в летнее время [27]. Дефицит кислорода в гипolimнии во время летней термостратификации сохраняется и в настоящее время.

За последние 50 лет биомасса зоопланктона увеличилась почти в 3 раза [23]. Одновременно резко снизилась биомасса бен-

тосных организмов в центральной глубоководной части озера, гипolimнион которой в летнее время испытывает дефицит кислорода. На остальной части озера биомасса бентоса изменилась мало, но отмечено существенное снижение в нем доли моллюсков: с 2.4—8.4% в 1929 г. до 0—0.3% в 1979 г. [1, 2]. В последнее десятилетие в озере отмечается цветение воды, обусловленное бурным развитием сине-зеленых водорослей [3].

Таким образом, увеличение в ихтиомассе доли планктоноядных рыб обусловлено соответствующими изменениями кормовой базы, в первую очередь увеличением биомассы зоопланктона. Росту численности уклей и окуня в значительной мере благоприятствуют и хорошие условия их воспроизводства. Переход значительной части популяции плотвы на питание планктоном определяется еще и тем, что в озере резко уменьшилась биомасса моллюсков, имеющих важное значение в питании крупной плотвы. Одной из причин заметного снижения численности крупноразмерной плотвы может быть также нарушение популяционного гомеостаза вследствие выпадения одной или нескольких локальных группировок за счет перекрытия р. Вексы плотиной, препятствующей проходу плотвы на нерест [28].

Резкое уменьшение биомассы бентосных организмов в глубоководной части озера не отразилось на численности бентосоядных рыб. По всей вероятности, и в прошлые годы до появления дефицита кислорода в гипolimнионе бентос глубоководной части играл существенной роли в питании рыб. Наши наблюдения за распределением рыб в глубоководных водохранилищах показывают, что такие виды как лещ, плотва, густера и ерш избегают глубоководные участки.

Численность леща в озере сдерживается малым количеством нерестовых угодий. Плохое его воспроизводство характерно не только для современного этапа, но отмечалось и в прошлые годы. Поэтому его уловы и были всегда на низком уровне. Высокая биомасса бентоса на глубинах менее 12—16 м вполне может обеспечить успешный нагул большего количества леща, чем обитает в озере в настоящее время. Не совсем ясны причины уменьшения численности ерша. Вполне допустимо, что это прямой результат воздействия поступивших в озеро загрязнений.

Снижение численности ряпушки также обусловлено процессами эвтрофикации, прежде всего за счет изменения гидрохимического режима. Особенно опасна эвтрофикация для рыб, обитающих в глубоководных участках водоемов, в которых заморные зоны охватывают значительную толщу воды. В гипolimнионе оз. Плещеево дефицит кислорода отмечается только в летнее время после установления стратификации.

Раньше в период летней стагнации ряпушка в этом водоеме придерживалась металимниона [9]. В. А. Варенцов [6] отмечает более широкий горизонт ее обитания — от 10 до 25 м, который включает в себя не только мета-, но и гипolimнион. В прошлом

ряпушку обычно ловили в ночное время плавными сетями на глубинах 10—18 м [10]. В других термостратифицированных водоемах летом ряпушка держится в металимнионе [19].

Из наших наблюдений видно, что по сравнению с прошлым столетием в озере резко уменьшилась зона летнего нагула ряпушки: верхние слои гипolimниона с дефицитом кислорода являются нижней границей ее обитания, а сверху зону нагула ограничивает высокая температура. Летом 1981 г. оптимальные условия нагула для ряпушки были в слое воды толщиной всего 1,5—2 м. Столь значительное сокращение вертикального диапазона летнего нагула вызывает резкое уплотнение рыб в ограниченном объеме воды (летом 1981 г. плотность ряпушки достигала 1,5 шт./м³). Это может быть одной из важных причин падения численности этого вида после появления в озере заморных зон. Отмечено, что сужение зоны нагула при стратификации уменьшает жизнеспособность рыб, обитающих в глубинных слоях водоема [29]. Опосредованно это сказывается на темпе роста [40]. Действительно, и в оз. Плещеево в последние годы происходит уменьшение темпа роста ряпушки [24].

Известно, что ряпушка, как представитель сиговых, при повышении трофности водоема постепенно вытесняется окуневыми и карповыми [19]. Этот процесс и происходит в настоящее время в оз. Плещеево. Длительность его будет определяться темпом культурного эвтрофирования. Механизм этого процесса связывают с нарушением естественного воспроизводства [19]. К сожалению, условия размножения ряпушки в озере совершенно не изучены. Одной из причин вытеснения ряпушки является уменьшение зоны нагула в период летней стагнации.

На пространственное распределение рыб в озере влияет ряд факторов. В летний сезон распределение рыб в значительной мере определяется кормовыми условиями. Например, зона обитания леща в основном приурочена к илистым грунтам, характеризующимся высокой биомассой бентоса, и охватывает сравнительно неширокую полосу глубин от 6 до 12—13 м. Проникновению леща на глубины более 16 м препятствует бескислородная зона. Малая плотность леща в районах с глубинами менее 6 м, где преобладают песчаные грунты, объясняется малой приспособленностью его ротового аппарата к питанию на песчаных грунтах. Следует отметить, что биомасса бентоса с глубин от 2 до 16 м существенно не отличается, составляя в среднем 19,6 г/м² [1]. В этой же зоне сосредоточены и основные скопления других бентофагов — ерша и густеры.

В горизонтальном плане зоопланктон в озере распределяется довольно равномерно [23]. Это и предопределяет столь широкое распространение пелагических скоплений планктоноядных рыб: уклей, мелкой плотвы и окуня. Зона перемещений этих рыб практически охватывает всю акваторию открытой части озера. Но

наиболее высокая плотность этих рыб, как и леща, чаще приурочена к глубинам 6—12 м, т. е. к зоне свала глубин.

В литорали плотность рыб невелика, здесь в основном обитает молодь карповых и окуневых рыб. Это не совсем согласуется с мнением М. Первухина [15] о том, что большинство рыб в этом озере «являются постоянными обитателями периферического мелководья» вблизи зоны зарослей. Причина расхождения заключается в том, что в ранних работах данные о распределении рыб (кроме ряпушки) были «отрывочны и несовершенны», о чем упоминает автор этих исследований [15].

На примере глубоководного (до 100 м) Боденского озера показано, что эвтрофикация в значительной степени отражается на пространственном распределении рыб. С ростом трофности озера в глубоководных слоях ихтиофауна становится менее обильной и однообразной, по мере приближения к береговой линии наблюдается наибольшее разнообразие видов рыб и увеличение их численности. Это явление обозначено термином «литорализация» [35]. Оз. Плещеево не столь глубокое, как Боденское. Летом чаще всего наиболее высокие ихтиомассы (без разделения по видам) сосредоточены в горизонтальном аспекте над глубинами 6—11 м (зона свала глубин), а в вертикальном — в зоне эпилимниона. Эти участки характеризуются и наиболее разнообразным видовым составом рыб открытой части озера. Очень наглядно такое распределение можно видеть на эхограммах, полученных при большой скорости движения катера (рис. 12). Оно вполне соответствует явлению «литорализации». Сходное распределение рыб отмечается и в глубоководных (глубины более 15 м) озерах тропической и субтропической зон. В оз. Никарагуа (Центральная Америка) и оз. Виктория (Африка) наибольшая плотность рыб и их видовое разнообразие приходится на участки с глубинами до 9—10 м [38, 39]. Но в оз. Плещеево явление «литорализации» характерно только для летнего периода, когда снизу зона обитания всех рыб ограничивается слоем температурного скачка. С исчезновением дефицита кислорода в гипolimнионе рыба успешно



Рис. 12. Эхозапись распределения рыб в июле 1981 г. (Ускоренная съемка эхолотом «Fishfinder-5000»).

осваивает и более глубокие горизонты воды. Так, уже в сентябре на глубинах до 22—23 м отмечаются плотные концентрации ряпушки, мелкого окуня. Нередко в этих скоплениях встречаются плотва и ерш. Хороший кислородный режим способствует успешной зимовке этих рыб в гипolimнионе.

Наши исследования показывают, что характер суточных ритмов двигательной активности и вертикального распределения рыб оз. Плещеево точно такой же, как и в других водоемах средней полосы: наибольшая скорость плавания большинства видов рыб приходится на светлое время суток. После захода солнца происходит вертикальное перераспределение рыб и распадение их стай. Заслуживает внимания летнее расслоение по горизонтам скоплений наиболее массовых пелагических рыб: у поверхности доминирует уклей, в 3—7 м ниже — плотва и окунь, еще ниже — ряпушка. Такое пространственное разделение планктоноядных рыб в значительной степени ослабляет напряженность пищевой конкуренции между ними и способствует более полному освоению имеющихся запасов планктона по всей толще воды. Особый интерес представляет вертикальное распределение ряпушки летом 1980 г., когда даже при незначительном улучшении кислородного режима рыба опустилась непосредственно в гипolimнион. Одновременные гидробиологические исследования показали, что в гипolimнионе планктон практически отсутствовал [23].

Наблюдаемый нами резкий подъем ряпушки от дна в более высокие горизонты мета- и гипolimниона является суточной вертикальной пищевой миграцией, вызванной крайне неравномерным распределением по вертикали кормового планктона. При таком подъеме рыба подчас проходит зону температур от 7—8° до 15—16° за несколько минут. Такой же широкий температурный диапазон отмечается для многих холодолюбивых рыб глубоководных озер. Так, температура воды в зоне обитания гольца *Salvelinus namaycush* в оз. Саскатчеван (США) составляет 7—16° [41], а лососа *Salmo clarki henshawi* в оз. Пирамид — 7.5—18.5° [43]. Расширение вертикальной зоны обитания рыб может быть вызвано искусственным путем, как это было осуществлено на оз. Арбакл (США), которое в летнее время также характеризуется дефицитом кислорода в гипolimнионе. Искусственная аэрация нижних слоев воды почти сразу же привела к опусканию рыб в гипolimнион и расширению диапазона их вертикального распределения. Рыбы опустились в слои воды, где насыщение кислородом достигало 53% [34].

Своеобразно распределение в озере хищных рыб. В эпи- и металимнионе, в зоне обитания ряпушки, планктоноядных плотвы и окуня, хотя и в небольшом количестве, но регулярно встречаются щука и налим. Более того, сетные уловы показывают, что щука и язь в пелагиали образуют своеобразные временные скопления, следующие за стаями мирных рыб. Такое распределение щуки можно объяснить двумя факторами: отсутствием в озере типич-

ных пелагических хищников и невысокой плотностью плотвы и окуня в литорали. Телеметрические наблюдения за мечеными щуками показали, что в открытой части озера они имеют довольно обширный диапазон перемещений, и выделить какую-либо акваторию, соответствующую домашнему участку, практически невозможно. Такое поведение отмечалось у щук в одном из озер Северной Америки [32]. Наши ранние наблюдения за щукой в притоках Рыбинского водохранилища [13], а также наблюдения Кроссмана за щукой-маскинонг [30] показали, что в нагульный период диапазон перемещений этих хищников обычно небольшой. Приведенные данные не противоречат между собой, а скорее свидетельствуют о пластичности нагульного поведения щуки. В условиях зарослей щука — типичный хищник-засадчик. Но она способна охотиться и в условиях пелагиали. Эта пластичность обеспечивает щуке возможность частично заполнить пустующую нишу пелагического хищника в оз. Плещеево.

Приспособительный характер носят и обнаруженные нами в этом озере суточные горизонтальные миграции склещений мелких рыб (в основном плотвы и окуня) по линии пелагиаль-сублитораль. Подобные миграции отмечены при визуальных подводных наблюдениях за различными видами в оз. Мендота [36], оз. Онтарио и Гурон [33], оз. Виштынецкое [7], в прибрежных лагунах Калифорнийского залива [37]. Суточные горизонтальные миграции по линии мелководье — углубление отмечаются и у крупных половозрелых особей леща в открытых плесах Рыбинского водохранилища [16]. Подобный тип миграций, видимо, свойственен многим обитателям литорали и сублиторали. Характер их проявления (сроки, скорость и направление перемещений) определяется видовыми особенностями экологии рыб и факторами окружающей среды. Во время наших наблюдений на оз. Плещеево наиболее интенсивные миграции происходили в теплую безветренную погоду. Эти миграции следует рассматривать как часть адаптивного комплекса, направленного на поддержание популяционного гомеостаза, т. е. на ослабление пресса хищников, выбор оптимальных участков и сроков нагула и отдыха.

Анализ результатов 3-летних исследований биомассы и распределения рыб в оз. Плещеево позволяет сделать следующие выводы.

В настоящее время ихтиомасса озера составляет 76—128, в среднем около 100 кг/га. Основная часть этой величины (60—70%) приходится на малоценных мелких рыб: уклей, плотву и окуня. Доля ценных в промысловом отношении рыб незначительна: хищников 8—10%, леща — 3%, ряпушки — 5—6%. Из соотношения фактической мощности популяций отдельных видов рыб и их доли в промысловых уловах можно видеть, что в настоящее время промысел и любительский лов может оказывать негативное влияние только на хищных рыб и донных карповых, прежде всего — леща, щуку, крупного окуня.

За последние 50—100 лет в ихтиоценозе озера происходит постепенный сдвиг в сторону преобладания рыб планктоноядного комплекса за счет увеличения численности типичного планктофага уклей и перехода на питание планктоном значительной массы популяций плотвы и окуня. Этот сдвиг в ихтиоценозе обусловлен процессами эвтрофирования. Современное состояние ихтиоценоза озера по типологии Ю. С. Решетникова [20] соответствует переходному этапу вытеснения ряпушки окуневыми и карповыми рыбами. Длительность этого этапа будет определяться темпом эвтрофирования уже в ближайшие десятилетия.

Наиболее высокие плотности и разнообразие видового состава рыб в летнее время приходится в озере на эпилимнион (вертикальное распределение) и на зону свала глубин с илистыми грунтами (горизонтальное распределение). Это вполне соответствует явлению «литорализации» [36] для эвтрофирующихся сравнительно глубоководных водоемов.

При массовых перемещениях скоплений пелагических рыб их плотность может возрасти практически в любом участке открытой части озера. Это говорит о том, что при строительстве водозабора в оз. Плещеево особое внимание следует уделить эффективным способам рыбозащиты.

Осенью после установления гомотермии и улучшения кислородного режима в гипolimнии основная масса ряпушки и мелкого окуня опускается в нижние слои воды. Здесь они собираются в плотные зимовальные скопления, в которых часто встречаются также плотва и ерш.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баканов А. И. О бентосе Плещеева озера. Рукоп. деп. в ВИНТИ № 269—80, 1980, 15 с.
2. Баканов А. И. Бентос оз. Плещеево. Наст. кн.
3. Балон И. М. Изменения сапробности озера Плещеево. — В кн.: Вопросы формирования природных вод в условиях антропогенного воздействия. Ростов-на-Дону, 1981, с. 82.
4. Борисов П. Г. К состоянию запасов переславской ряпушки. — Рыбн. х-во, 1947, № 4, с. 36—40.
5. Борисов П. Г. О рыболовстве и состоянии рыбных запасов в Переславском озере. — Рыбн. х-во, 1953, № 7, с. 36—38.
6. Варенцов В. А. Некоторые сведения о фауне позвоночных Переславского уезда. — Докл. Переславль-Залесского науч.-просв. о-ва, Переславль-Залесский, 1919, № 7, с. 1—16.
7. Герасимов Ю. В. Условия нагула бентосоядных рыб в зоне зарослей. — Рукоп. деп. в ВИНТИ № 4661—82, 1982, 24 с.
8. Дексбах Н., Грандильевская-Дексбах М. Донное население и продуктивность дна Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1931, вып. 13—14, с. 131—180.
9. Дрягин П. А. Об акклиматизации переславской ряпушки. — В кн.: Проблемы рыболовства в северных районах СССР, Л., 1941, с. 273—288.
10. Каврайский Ф. Ф. Переславское озеро. — Вестн. рыбопромышленности, СПб, 1893, № 4, с. 141—161.
11. Кияшко В. И., Половкова С. И. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево. Наст. кн.

12. Макковеева И. И., Кулемин А. А., Чванкина М. А., Солопова М. И. Рыбохозяйственное исследование Плещеева озера. — Докл. на научн. конф. Ярославского гос. пед. ин-та им. К. Д. Ушинского, Ярославль, 1964, т. 2, вып. 4, с. 58—72.
13. Малинин Л. К. Домашние участки и фактический путь рыб в речном плесе Рыбинского водохранилища. — В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов, Л., 1971, с. 158—165.
14. Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974, 447 с.
15. Первухин М. Переславское озеро, ч. 2 и 3. — Тр. Переславль-Залесского историко-худож. и краеведч. музея, 1927, вып. 3, с. 3—97.
16. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах, Л., 1971, 312 с.
17. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Спектор Ю. И. Биотелеметрия в рыбохозяйственной науке и практике. М., 1979, 192 с.
18. Потапова О. Н. Крупная ряпушка, Л., 1978, 132 с.
19. Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980, 301 с.
20. Решетников Ю. С., Попова О. А., Стерлигова О. П., Титова В. Ф., Бушман Л. Г., Иешко Е. П., Макарова Н. П., Малахова Р. П., Помазовская И. В., Смирнов Ю. А. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М., 1982, 248 с.
21. Рохмистров В. А. Водный баланс озер Неро и Плещеево. — В кн. Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с. 69—129.
22. Саранчов С. И. Разработка и результаты использования ультразвуковых передатчиков для мечения рыб. — В кн.: Вопросы промысловой гидроакустики. М., 1982, с. 62—74.
23. Столбунова В. Н. О зоопланктоне оз. Плещеево. Наст. кн.
24. Стрельников А. С., Пермитин И. Е. Ихтиофауна оз. Плещеево и некоторые проблемы рыболовства. Наст. кн.
25. Строганов Н. С. Экологическая физиология рыб. М., 1962, 444 с.
26. Суетов С. В. Биология и темп роста некоторых промысловых пород рыб Переславского озера. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1934, вып. 18, с. 69—90.
27. Федорова Е. И. Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевом) озере под влиянием загрязнения. — В кн.: Типология озер, М., 1967, с. 53—55.
28. Яковлев В. Н., Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. К изучению локальных группировок плотвы *Rutilus rutilus* L. оз. Плещеево. — В кн.: Биол. внутр. вод. Информ. бюл., Л., 1982, № 56, с. 53—55.
29. Andrews J., Marai T., Gibbons G. The influence of dissolved oxygen on the growth of channel catfish. — Trans. Amer. Fish. Soc., 1973, vol. 102, p. 835—838.
30. Crossman E. J. Displacement and home range movement of muskellunge determined by ultrasonic tracking. — Environ. Biol. Fishes, 1977, vol. 1, N 2, p. 145—158.
31. Cushing D. The detection of fish. Intern. Ser. Monographs, 1973, vol. 52, 192 p.
32. Diana J. Diel activity pattern and swimming speeds of northern pike (*Esox lucius*) in Lac Ste. Anne, Alberta. — Canad. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, vol. 37, N 9, p. 1454—1458.
33. Emery A. R. Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes. — J. Fish. Res. Board Canada, 1973, vol. 30, N 6, p. 761—774.
34. Gebhardt G. E., Summerfelt R. C. Effects of destratification on depth distribution of fish. — J. Environmen. Eng. Div. Proc. Amer. Soc. Civ. Eng., 1976, vol. 102, N 6, p. 1215—1228.
35. Hartmann J., Löffler H. Saisonale bodennahe Verteilung von Fischen im eutrophierten Bodensee. — Arch. Hydrobiol., 1978, Bd. 83, N 1, S. 60—79.

36. Hasler D., Willemonite J. Observation of the daily movements of fishes. — Science, 1953, vol. 118, N 3064, p. 321—323.
37. Hobson E. S. Diurnal-nocturnal activity of some shore fishes in the Gulf of California. — Copela, 1965, N 3, p. 291—302.
38. Koenig K. W., Beathy R. J., Martinez S. C. Species diversity and distribution of fish in Lake Nicaragua. — In: Investigation Ichtyofauna Nicaraguan Lakes, Lincoln. Nebr., 1976, p. 321—324.
39. Kudhongania A. W., Cordone A. J. Batho-spatial distribution pattern and biomass estimate of the major demersal fishes in Lake Victoria. — Afric. J. Trop. Hydrobiol. and Fish., 1974, vol. 3, N 1, p. 15—31.
40. Mayhew J. м.р. no: Gebhart, Summerfelt, 1976, Thermal stratification and its effects on fish and fishing in Red Ham Lake, Iowa. Biology Section Report, Iowa Conservation Commission, Des Moines, Iowa, 1963.
41. Rawson D. S. The Lake Trout of Lac la Ronge, Saskatchewan. — J. Fish. Res. Board Canada, 1961, vol. 18(3), p. 423—462.
42. Shibata K. Analysis of fish finding records. 7. Swimming speeds of fish. — Bull. Fac. Fish. Nagasaki Un., 1968, vol 29, p. 59—66
43. Vigg S. Vertical distribution of adult fish in Pyramid Lake, Nevada. — Great Basin Natur., 1978, vol. 38, N 4, p. 417—428.

**С. А. ПОДДУБНЫЙ, М. И. БАЗАРОВ,
Н. И. ФУРСА**

РОЛЬ ТЕЧЕНИЙ В РАСПРЕДЕЛЕНИИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РЫБ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

Вопросам влияния факторов среды на перемещение рыб посвящена обширная литература [2, 7, 8]. К настоящему времени подробно исследованы закономерности генеральных перемещений рыб в горизонтальном и вертикальном направлениях при массовых нерестовых, нагульных и зимовальных миграциях [3, 4, 6]. Достаточно обосновано влияние на эти миграции абиотических (температура, течение, освещение, солёность) и биотических (распределение и количество пищи, структура и плотность сообществ) факторов среды в пределах крупных регионов моря или речного бассейна. В целом лучше изучены нерестовые миграции проходных и полупроходных рыб из моря в реки и обратно, несколько хуже — зимовальные и еще хуже — перемещения во время нагула.

В данном сообщении рассматривается пассивный перенос нагульных скоплений пелагических рыб оз. Плещеево ветровыми течениями при фактических ветрах в течение длительного периода. Логически пассивный перенос нагульных скоплений с потоком воды в составе дрейфующего биоценоза, куда кроме рыбы входят фито- и зоопланктон, вполне оправдан, так как при этом рыба нормально удовлетворяет свои пищевые потребности и может осуществлять, следуя ходу освещенности, необходимые оборонительные реакции и, если нужно, вертикальные миграции при минимальных затратах энергии.

Построение траекторий перемещения скоплений рыб (условно сведенных к единичным объемам воды) осуществлялось на осно-

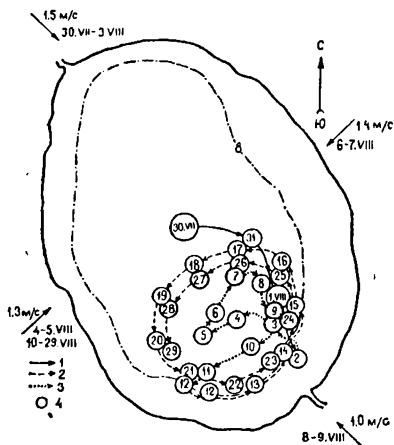


Рис. 2. Перемещение единичного объема воды в слое 0—4 м из центральной части озера с 30 VII по 29 VIII 1978 г.

1 — траектории перемещения в слое 0—4 м, 2 — переход в слой 4—10 м, 3 — переход в слой глубже 10 м, 4 — местоположение объема воды на каждые последующие сутки.

стока на запад в южной половине озера. В среднем слое выделялись два круговорота — в северной половине озера антициклонический, в южной — циклонический.

Согласно данным, полученным с помощью рыбопойскового эхолота «Лещ», и контрольным обловам, основу пелагического комплекса в оз. Пleshчево составляет уклей, мелкие тугорослые особи плотвы и окуня, ряпушка. Летом в центральной глубоководной части озера отмечается следующее послойное распределение рыб: в поверхностном слое доминирует уклей, в нижних слоях ряпушка (>13—16 м), промежуточные горизонты занимают скопления плотвы и окуня. Ряпушка в настоящее время не относится к доминирующим видам рыб оз. Пleshчево. Ее горизонтальное распределение в основном определяется рельефом дна, положением термоклина, содержанием кислорода над и под термоклином [1]. В связи с этим можно предположить, что течение должно оказывать минимальное влияние на распределение ряпушки.

Во время гидролокационной съемки в июле-августе 1978 г. основные скопления рыбы находились в средних и придонных

чалась наибольшей продолжительностью наблюдений и максимально возможным разнообразием ветров.

Построение траекторий перемещения выбранных единичных объемов воды для месячного периода с 30/VII по 29/VIII 1978 г. показало, что 19% времени выделенные объемы находились в поверхностном слое, 27% — в нижнем, и 54% — в среднем, а в период гидролокационной съемки с 30/VII по 11/VIII 1978 г. в поверхностном слое они были 23% времени, в среднем — 37% и в нижнем — 40%.

Анализ траекторий перемещения единичных объемов воды показал, что в поверхностном и придонном слоях преобладающий перенос направлен соответственно с запада на восток и с востока на запад в южной половине озера.

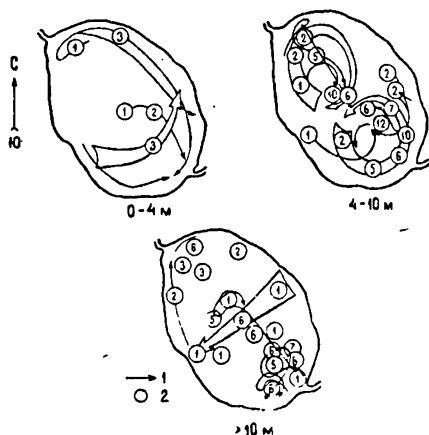


Рис. 3. Преобладающий перенос вод по слоям и распределение скоплений рыбы 30 VII—11 VIII 1978 г. 1 — направление переноса воды, 2 — местоположение скоплений рыбы в 1—12-й день наблюдений.

Нахождение единичных объемов воды и скоплений рыб в различных участках и слоях озера

Часть озера	Число случаев, %		Число случаев, %		Число случаев, %	
	0—4 м		4—10 м		>10 м	

Единичные объемы 30 VII—29 VIII 1978 г.

Северная	25	29	58	23	54	43
Южная	62	71	193	77	73	57

Единичные объемы 30 VII—II VIII 1978 г.

Северная	21	46	20	28	35	45
Южная	24	54	52	72	43	55

Скопления рыб с 30 VII по II VIII 1978 г.

Северная	4	50	8	35	11	40
Южная	4	50	15	65	17	60

слоях воды. Последовательное во времени сопоставление местоположения скоплений рыб с расчетными траекториями переноса единичных объемов воды совпадают во всех слоях (рис. 3). Наибольший процент времени пребывания объемов воды во всех слоях и частота встречаемости скоплений рыбы наблюдались в этот период в южной половине озера (см. табл.). Коэффициент корреляции между числом случаев нахождения элементарных объемов в различных слоях модной массы озера и числом обнаруженных скоплений рыбы в этих слоях составил 0.81 ± 19 . Надежность полученного коэффициента корреляции оценивается с вероятностью 0.9.

Таким образом, совместный анализ траекторий перемещения единичных объемов воды и распределения скоплений пелагических рыб показал удовлетворительное их соответствие. Однако, отсутствие фактического материала по ряду гидрологических и биологических показателей позволяет на данном этапе говорить лишь о качественной картине роли динамики вод озера в нагульном перемещении скоплений рыб. Для получения количественных зависимостей необходимы дальнейшие синхронные исследования динамики вод озера, структуры водных масс и миграции нагульных скоплений пелагических рыб.

ЛИТЕРАТУРА

1. Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево. — Наст. кн.
2. Мантейфель Б. П., Наумов Н. П., Якоби В. Э. Ориентация и навигация в мире животных. — В кн.: Бионика, М., 1965, с. 245—250.
3. Поддубный А. Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., 1971, 312 с.
4. Поддубный А. Г., Малинин Л. К., Спектор Ю. И. Биотелеметрия в рыбохозяйственной науке и практике М., 1979, 187 с.
5. Поддубный С. А., Литвинов А. С. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево. — Наст. кн.
6. Протасов В. Р. Поведение рыб. М., 1978, 295 с.
7. Шмид П. Ю. Миграция рыб. М.—Л., 1936, 327 с.
8. Harden Jones F. K. Fish migration. L., 1968, 325 с.
9. Lick W. Numerical Models of Lake Currents. Duluth, 1976, 140 p.

*А. И. САРАЛОВ, И. Н. КРЫЛОВА,
Р. А. ПАШКАУСКАС*

АКТИВНОСТЬ ФИКСАЦИИ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА И НИТРИФИКАЦИИ В ОЗ. ДРУКШЯЙ ЛИТОВСКОЙ ССР

В Игналинском районе Литовской ССР на оз. Друкшяй завершается строительство электростанции. Воды для охлаждения реакторов станции планируют забирать в глубоководной части озера и сбрасывать в заливы.

В настоящей статье приводятся результаты изучения активности некоторых процессов круговорота азота в оз. Друкшяй в августе 1981 г. и летом 1982 г. в предпусковой период АЭС.

Глубину на станции измеряли при отборе проб батометром, температуру воды — ртутным термометром, прозрачность воды — по диску Секки, pH и Eh — электрометром со стандартными электродами. Образцы грунта для исследования извлекали дночерпателем.

Гидрохимические и микробиологические анализы выполняли по методикам, принятым при гидробиологических исследованиях в ИБВВ АН СССР [1, 3]. Содержание растворенного в воде кислорода определяли по методу Винклера, нитраты — после восстановления до нитритов на кадмиевой колонке и выявления последних реактивом Грисса, аммонийный азот — индофенольным методом по интенсивности синей окраски [9], гидрокарбонаты в воде — титрованием 0,1 н HCl, а в илу — путем отгонки углекислоты в щелочь в процессе кипячения в течение 5 мин в специальном приборе, нитриты и нитраты в илу — в водной вытяжке после фильтрации через свечу Шамберлена.

Численность метанооксиляющих бактерий учитывали по развитию бактериальной пленки на среде Виттенбери [2] методом 10-кратных предельных разведений при инкубации посевов в атмосфере воздуха с CH_4 и на агаризованной среде с добавкой 0,1% метанола, *Azotobacter chroococcum* — на среде Федорова с крахмалом и 0,01% дрожжевого автолизата, *Xanthobacter* — на полужидкой среде с 0,3% сукцината натрия и 0,2% малата натрия, аммонийоксиляющих бактерий — на жидкой среде Хармаза [5], нитриоксиляющих бактерий — на среде Уотсона [10]. Рост литоавтотрофов контролировали по образованию или исчезновению в среде нитритов и результатам микроскопирования.

Интенсивность азотфиксации определяли с помощью ацетиленового метода [8]. Для этого в склянку емкостью 65 мл из батометра наливали озерную воду, промывая ее 2—3 объемами воды, затем в закрытую склянку шприцем вводили 5 мл ацетилена и 0,04 объемных процента метанола или этанола, через тот же шприц сбрасывали избыточное давление, инкубировали их в водоеме на соответствующих глубинах в течение 8—10 ч и фиксировали 0,5 мл насыщенного раствора сулемы. В дальнейшем каждую пробу разделяли на жидкую и газовую фазы, газохроматографически определяли в них содержание этилена и метана, величину образовавшегося этилена делили на 3 и принимали ее равной количеству азота, фиксированного за время экспозиции [8].

Активность ассимиляции углекислоты определяли радиоуглеродным методом [3], интенсивность нитрификации — по убыли темновой ассимиляции CO_2 в присутствии 5 мг/л 2-хлор-6 (трихлорметил) — пиридина (коммерческое название N-serve), подавляющего хемосинтез бактерий при окислении ими аммонийного азота. По данным разных исследователей [4, 7], соотношение между азотом, окисленного аммония, и углеродом углекислоты, усвоенной при этом микроорганизмами, принято равным 10.

Действие нитрапирина нами было испытано на культурах бак-

терий и природных образцах воды и грунта. Мы пришли к заключению, что с применением этого ингибитора можно оценить порядок величин активности нитрификации в поверхностном окисленном слое донных отложений и в металимнионе мезотрофных и евтрофных озер.

Расчет скорости нитрификации по уменьшению интенсивности фиксации CO_2 под действием N-serve мы производили, если он, во-первых, не усиливал активности микробного ценоза (это требование выполнялось, как правило, в пробах воды из металимниона при содержании в них растворенного кислорода от 0.1 до 6 мг $\text{O}_2/\text{л}$), во-вторых, если в вариантах опыта с применяемым спиртовым раствором препарата стимуляция развития гетеротрофов этанолом не маскировала ингибирующего эффекта нитрапирина на хемоавтотрофов (это требование выполнялось, если добавка 0.04% этанола к пробе воды или грунта не стимулировала ассимиляцию углекислоты гетеротрофами более чем на 25%).

При работе на озере в 3 склянки объемом 42 мл с каждого горизонта вносили по 25 мл испытуемой воды или ила, вводили туда по 1 мл радиоактивного раствора H^{14}CO_3 , имеющего активность под торцовым счетчиком $1,1 \cdot 10^6$ имп./мин. В первую склянку других добавок не вносили, во вторую — добавляли 0.04% этанола, в третью — 5 мг/л препарата N-serve в виде 0.04%-ного раствора этанола. Пробы инкубировали в черных мешках на соответствующих глубинах в течение 12–14 ч, затем фиксировали 40%-ным раствором формалина: воду — 0.3 мл, ил — 0.8 мл.

В дальнейшем каждую пробу фильтровали через фильтр с площадью 7.1 см^2 и диаметром пор 0.21 мкм. Образец воды отфильтровывали полностью, ила — 1/50 часть болтушки после отстаивания в течение 1.5–2 мин. При этом для быстрого удаления радиоактивных карбонатов, не включенных в тела бактерий, в воронку с пробой добавляли HCl создавая 0.1 н раствор кислоты. Обработка щелочью [3] была полностью исключена, так как она вымывает из бактериальных тел жироподобные включения, такие как поли- β -оксисмальная кислота — основной запасной внутриклеточный продукт многих литоавтотрофов и миксотрофов. Затем обратную сторону фильтра отмывали от адсорбированного изотопа, выдерживая его в течение 1 ч в закрытой чашке Петри на пористой бумаге, увлажненной 0.3 н раствором HCl. После высушивания препарата радиоактивность бактериальных тел измеряли под торцовым счетчиком.

Далее вносили поправку на самопоглощение излучения осадком на фильтре. Для этого отфильтровывали двойной объем болтушки ила, причем одну часть составляла нерадиоактивная проба, а другую — испытуемая проба. При такой операции ^{14}C -метка равномерно распределялась по всей площади фильтра и объему осадка. Коэффициент самопоглощения β -излучения в нашей постановке опыта в среднем равнялся 1.04.

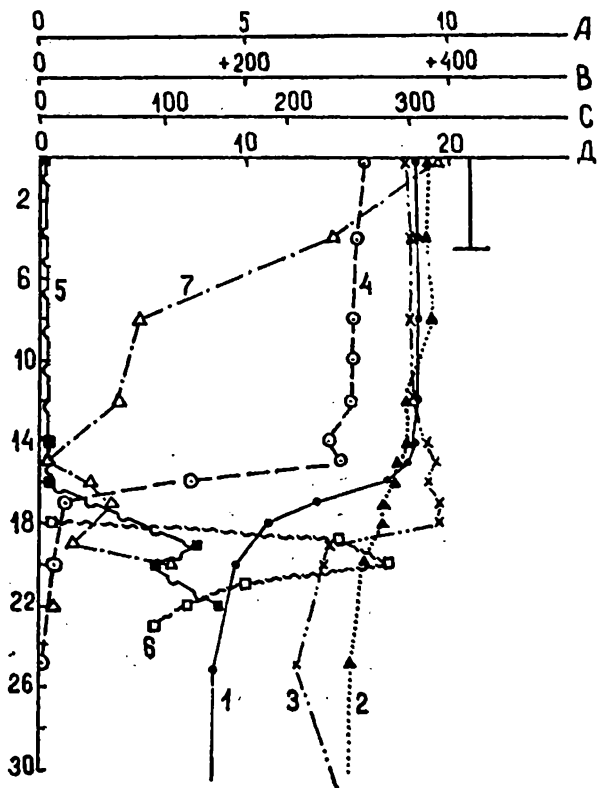


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры (1), Eh (2), pH (3), содержания растворенного кислорода (4), метана (5), нитритов (6) и активности азотфиксации (7) в водной толще оз. Дружский 28 августа 1981 г.

По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс: — А — pH, O_2 мг/л, CH_4 мл/л, В — Eh, мв, С — NO_2^- мкгN/л, Д — t, °C, N, мкг/л за сут.

Разность между активностями ассимиляции CO_2 , выраженную в углеводе, в пробах с этанолом и ингибитором умножали на 10 и принимали эту величину за скорость окисления аммонийного азота. Такой расчет производили, если с привлечением результатов анализов контрольной пробы удовлетворялись вышеуказанные ограничения.

В конце августа 1981 г. прозрачность воды по диску Секки составляла 4.5 м. В глубоководной части озера наблюдалась четко выраженная стратификация водных масс. Температурный скачок располагался в слое от 15 до 22 м (рис. 1). Содержание растворенного кислорода не снижалось до 15 м, затем резко падало, создавая микроаэрофильные условия до глубины 25 м. Активная реакция среды у поверхности воды была щелочной со значением pH 8,9 а на горизонте от 18 м до 19 м скачкообразно снижалась, достигая нейтрального значения pH, что, по-видимому, было вызвано поступлением CO_2 из донных отложений. Окислительно-восстановительный потенциал незначительно понижался с 380 мВ в поверхностных горизонтах водной толщи до 310 мВ у дна. В металимнионе на глубине 20 м отмечено большое скопление нитритов, до 288 мкгN/л. Однако автотрофные аммонийокисляющие и нитритокисляющие бактерии в этих слоях выявлены в количестве не более 1 кл./мл. Здесь высокой численности достигали метанокисляющие бактерии, 1000 кл./мл, и содержание растворенного метана в гипolimнионе возрастало до 4.26 мл/л.

В поверхностных слоях воды развивались азотфиксирующие цианобактерии с гетероцистами, численность клеток которых достигала 0.7 млн в 1 л. В верхней зоне эпилимниона преобладал *Aphanizomenon flos-aquae*, с глубиной же возрастала численность *Aphanizomenon flos-aquae* и *A. circinalis*. Они определили активную азотфиксацию в трофогенном слое пелагиали, до 18 мкг N/л в сут.

В нижней зоне эпилимниона на глубине 15 м, куда свет не проникал, азотфиксация практически отсутствовала, однако в микроаэрофильной зоне на глубине 17 и 19 м ее активность возрастала. Тесная корреляция между изменением содержания метана по глубине и активностью азотфиксации указывает на ведущую роль метанокисляющих бактерий в фиксации N_2 в слоях воды с пониженным содержанием растворенного кислорода.

Пик активности азотфиксации на глубине 17 м обусловлен, по-видимому, не только метанокисляющими бактериями, но и аэробными азотфиксаторами родов *Azotobacter* и *Xanthobacter*, общая численность которых достигала 1000 кл. в 1 мл.

В анаэробном гипolimнионе фиксация свободного азота практически не шла. И в грунтах профундали процесс не превышал 3 мкг N/дм³ за 1 сут, хотя *Clostridium butyricum* достигал в 0—2-сантиметровом слое наибольшей для озера численности (10 тыс. кл./см³).

В водной массе залива активность азотфиксации оказалась

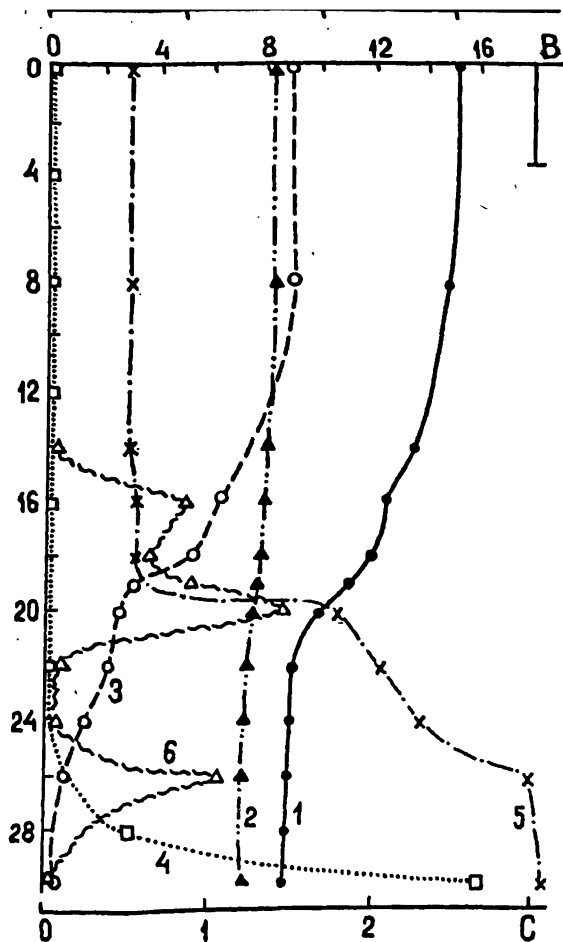


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры (1), pH (2), содержания растворенного кислорода (3), метана (4), аммония (5) и активности нитрификации (6) в водной толще оз. Друкской 4 июля 1982 г.

По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс: А — N-NH_4^+ , мкг/л, В — t , °C, O_2 мг/л, N-NH_4^+ , мкг/л в сут, С — CH_4 мл/л.

невысокой и равномерно снижалась по глубине от 3.3 до 0.9 мкг N/л в сут. Здесь среди азотфиксирующих цианобактерий явно доминировал *Aph. flos-aquae*, достигая максимальной численности 3.4 млн кл. в 1 л.

В грунтах литорали азотфиксация была еще слабее, чем в илах профундали, и сравнивалась с интенсивностью этого процесса в придонных слоях воды залива. Однако осуществляли его не цианобактерии, а азотфиксирующие микроорганизмы *Azotobacter chroococcum* (300 кл./см³), *Azomonas agilis* (10—20 кл./см³) и *Clostridium butyricum* (1000 кл./см³).

В поверхностном слое грунта интенсивность нитрификации достигала 4300 мкг N—NH₄⁺/дм³ в сут и обуславливала аномально высокую для илов озер концентрацию нитритов и нитратов, до 18.7 мг N/дм³. Здесь выявлялись автотрофные нитритокисляющие бактерии в количестве до 1000 кл./см³, аммонийокисляющие бактерии в количестве до 10 кл./см³, метилотрофные бактерии до 500 тыс. кл./мл.

В июле 1982 г. в начальный период установления температурной и химической стратификации водной массы в природных слоях формировались микроаэрофильные условия (рис. 2). Активная реакция среды относительно равномерно понижалась от поверхности (рН 8.2) до глубины 26 м (рН 7.2). У дна возрастало содержание метана до 2.65 мл CH₄/л и аммония до 186 мкг N—NH₄⁺/л. Содержание гидрокарбонатов незначительно изменялось по глубине, от 29.3 до 31.4 мг С/л.

Микробиологическое окисление аммонийного азота происходило наиболее активно, до 8.6 мкг N—NH₄⁺/л в сут, в верхнем и нижнем слоях термоклина на глубине 16 м и 20 м, а также в микроаэробной зоне на глубине 26 м. Вследствие чего в этих слоях воды содержание аммония уменьшалось с достаточно выраженным градиентом.

Следует отметить тот факт, что стимулирующее или ингибирующее влияние добавок метанола на скорость ассимиляции углекислоты проявилось сильнее, чем добавок этанола в той же концентрации. Аналогичное стимулирующее или ингибирующее действие метанола выявлено и при определении активности азотфиксации по накоплению этилена в присутствии ацетилена (рис. 3). Так, в пробах воды с 19 м и 26 м после их инкубирования с 0.04% метанола обнаружено этилена почти в 2.5 раза больше, в пробах из средней зоны эпилимниона — тоже в 1.7 раза больше, в то время как в верхнем и нижнем слое эпилимниона в 1.7 раза меньше. При этом наибольшая прибавка по этилену отмечена в пробах воды с тех горизонтов, где выявлено скопление метилотрофных бактерий. Усиление или подавление накопления этилена, по-видимому, происходило не только из-за снятия соокисления этилена метилотрофами [2], но и за счет стимуляции развития как азотфиксирующих, так и неазотфиксирующих метилотрофов. В вариантах опытов, когда склянку с испытываемой водой из эпи-

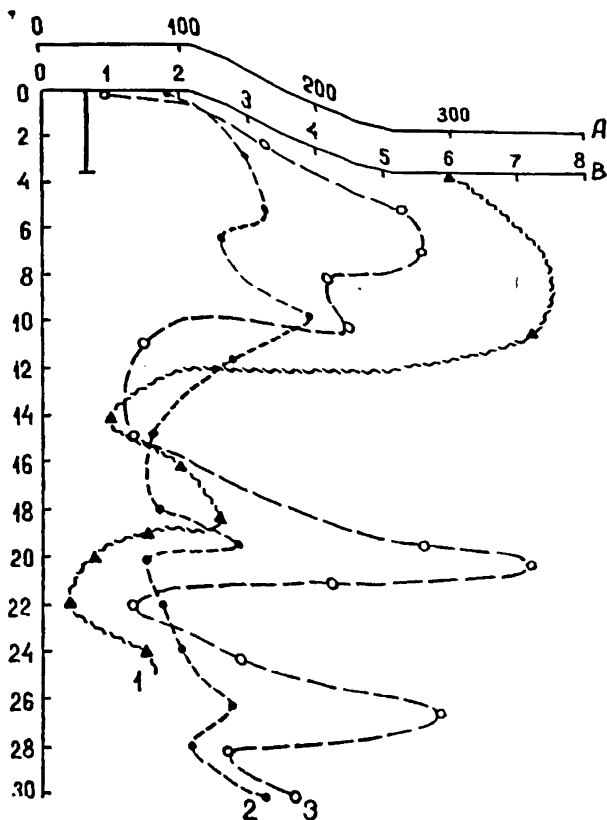


Рис. 3. Вертикальное распределение метилотрофных бактерий (1) интенсивности образования этилена в пробах воды с добавкой 10% ацетилена (2), с 10% ацетилена и 0.04% метанола (3) 4 июля 1982 г. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс: А — количество кл./мл, В — C_2H_4 , mg/L в сут.

лимниона заполняли лишь наполовину, этилена накапливалось примерно одинаковое количество по сравнению с варнантом, в котором добавляли метанол.

Таким образом, этанол (0.04%) не вызывает столь резких изменений в активности ассимиляции углекислоты в пробах озерной воды и, как известно [2], наравне с метанолом, водородом, формальдегидом и формиадом устраняет соокисление этилена метилотрофами. По-видимому, определение активности азотфиксации ацетиленовым методом в местах скопления метилотрофов, что, как правило, наблюдается в металимнионе некоторых озер, будет более точным, если в склянку, полностью заполненную водой, вместе с ацетиленом будет введено 0.04 объемных процента этилового спирта.

В июле 1982 г. в фитопланктоне из азотфиксирующих цианобактерий развивались лишь представители рода *Aphanocapsa*. Наибольшей численности (25 тыс. кл./л) она достигала в слое эпилимниона на глубине от 4 м до 8 м, что оказалось в 28 раз меньше, чем в августе 1981 г. Естественно, что интенсивность фиксации молекулярного азота в эпилимнионе в этот период не превышала 1.87 мкг N/л в сут. В металимнионе и гиполимнионе зона активной азотфиксации совпадала с максимумом численности метилотрофных бактерий. Так, на глубине 19 м микроорганизмы за 1 сут фиксировали 2.42 мкг N/л, на глубине 26 м — 1.97 мкг N/л.

В конце августа 1982 г. после необычно жаркого периода в течение 2 месяцев установилась более четко выраженная температурная и кислородная стратификация со сравнительно узкой микроаэрофильной зоной от 14 м до 18 м (рис. 4). В этом слое выявлено скопление метанотрофов, отмечено быстрое снижение растворенного метана, но не обнаружено ни нитратов, ни нитритов. Аммонийный азот распределялся по глубине равномерно, чем в начале июля, и его содержание у поверхности превышало 0.2 мг N—NH₄⁺/л. По-видимому, именно высокая концентрация аммонийного азота, диффундирующая из гиполимниона без окисления в металимнионе, явилась основным фактором, сдерживающим развитие азотфиксирующих цианобактерий в эпилимнионе.

В пересчете на 1 м² водного столба микроорганизмы фиксировали 28 августа 1981 г. — 128.5, 15 мая 1982 г. — 1.6, 4 июля — 34.1, 22 июля — 32.0, 25 августа — 2.7 мг N/м² за сут и 4 июля окислили 42.2 мг N—NH₄⁺/м² в сут. В 0—2-сантиметровом слое донных отложений литорали интенсивность окисления аммонийного азота летом достигала 86 мг N—NH₄⁺/м² в сут.

Таким образом, в поверхностном слое донных отложений литорали и в металимнионе оз. Дружский в августе 1981 г. мы обратили внимание на высокое содержание нитритов при низкой численности аммонийнокисляющих бактерий (не более 1 кл. в 1 мл воды и 10 кл. в 1 см³ ила) и высокой плотности популяции метилотрофных бактерий (1000 кл. в 1 мл воды и 500 тыс. кл./см³

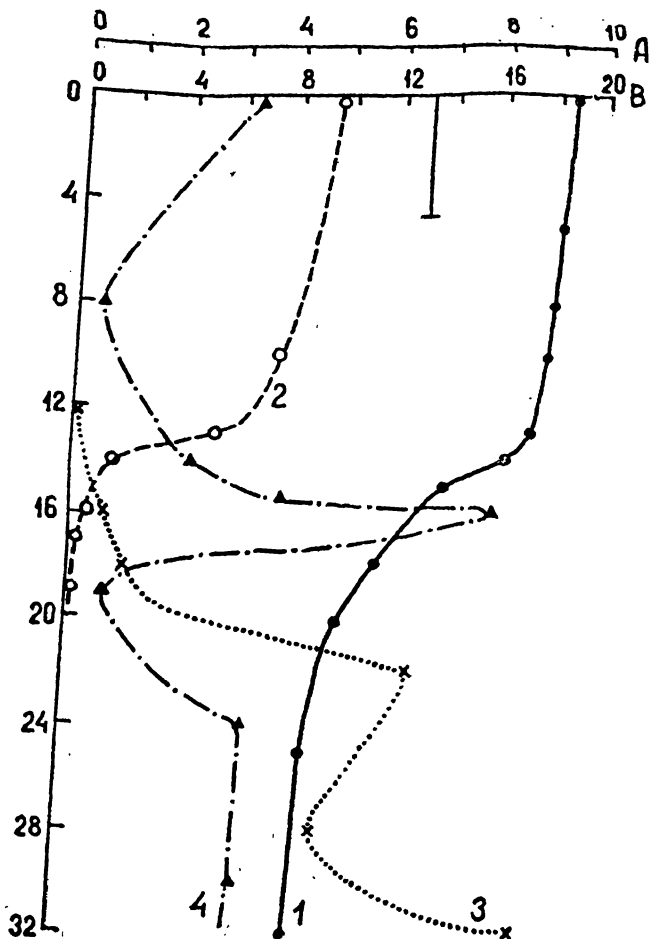


Рис. 4. Вертикальное распределение температуры (1), содержания растворенного кислорода (2), метана (3) и метилотрофных бактерий (4) в оз. Дружия 25 августа 1982 г.

По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс: А — CH_4 мг/л, В — t , °C, O_2 мг/л, тыс. кл./мл.

ила). В то время как из лабораторных исследований по физиологии и биохимии метанотрофов известно [2], что при дефиците растворенного в среде метана или кислорода они способны к активной нитрификации. Концентрация же метана в воде озер ниже 10 мкМ ограничивает скорость его окисления [6].

Результаты определения скорости нитрификации с помощью радиоуглеродного метода с использованием специфического ингибитора хемосинтеза усилило предположение, что именно метанотрофам принадлежит ведущая роль в окислении аммонийного азота в водной массе верхних и нижних слоев термоклина оз. Друкшай. Так в августе 1981 г. и в начале июля 1982 г. в металимнионе шло биологическое окисление метана, аммония, и там накапливались нитриты. При этом микроаэрофильная зона с содержанием растворенного кислорода менее 0,8 мгО₂/л была очень широкой. В августе 1982 г. в период резко выраженной температурной и кислородной стратификации, когда метилотрофы скопились в сравнительно узком слое металимниона между глубинами с резким градиентом растворенного метана и кислорода, тогда, по-видимому, экологическая ниша соокисления метана и аммонийного азота выпала.

Кроме того, в водной массе оз. Друкшай в отдельные годы интенсивно фиксировали атмосферный азот цианобактерии *Aph. flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *A. circinalis*, аэробные бактерии рода *Azotobacter* и *Xanthobacter*, микроаэрофильные метилотрофы, а в донных отложениях — анаэробные бактерии рода *Clostridium*. Сопоставление активности микробиологических процессов с физико-химическими показателями и распределением микрофлоры в водной толще позволяет заключить, что между процессами окисления аммония метанотрофами в металимнионе и азотфиксацией цианобактериями в эпилимнионе существует тесная взаимосвязь.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973, 269 с.
2. Малашенко Ю. Р., Романовская В. А., Троценко Ю. А. Метаноокисляющие микроорганизмы. М., 1978, 197 с.
3. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л., 1974, 176 с.
4. Billen G. A method for evaluating nitrifying activity in sediments by dark ¹⁴C-bicarbonate incorporation. — *Water Res.*, 1976, vol. 108, p. 51–57.
5. Harms H., Kooops H. P., Wehrmann H. An ammoniaoxygenizing bacterium, *Nitrosovibrio tenuis* nov. gen. nov. sp. — *Arch. Mikrobiol.*, 1976, vol. 108, p. 105–111.
6. Rudd W. M., Hamilton K. D. Faktors controlling rates of methane oxidation and the distribution of methane oxidisers in a small stratified lake. — *Arch. Hydrobiol.*, 1974, vol. 75, p. 522–538.
7. Somville M. A method for the measurement of nitrification rates in water. — *Water Res.*, 1978, vol. 12, p. 843–848.
8. Stewart W. D. P., Fitzgerald G. P., Burris R. H. In situ studies

on N_2 fixation, using the acetylene reduction technique. — Proc. Nat. Sci. U. S. A., 1967, vol. 58, p. 2071—2078.

9. Verdouw H., van Echteld C. J. A. and Dekkers E. M. J. Ammonia determination based on indophenol formation with sodium salicylate. — Water Res., 1978, vol. 12, p. 399—402.

10. Watson S. W. Isolation of *Nitrosospira briensis* S. Winogradsky and N. Winogradsky. — Arch. Mikrobiol., 1971, vol. 75, p. 179—188.

УДК 556.555

О режиме уровня оз. Плещеево. Литвинов А. С., Цельмович О. Л. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 5—8. Рассмотрены многолетние изменения уровня озера и приведены их статистические характеристики. Выявлены два типа годового хода уровня озера в зависимости от водности года. Лит. — 1 назв., ил. — 3, табл. — 1.

УДК 556.555

Термический режим оз. Плещеево. Литвинов А. С., Рошупко В. Ф. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 8—13.

На основании анализа многолетних материалов наблюдений показано, что температурный режим оз. Плещеево характеризуется кратковременной весенней гомотермией, устойчивым расслоением водной массы с мая по сентябрь, продолжительной осенней гомотермией и незначительным прогревом глубинных слоев в зимний период. Лит. — 3 назв., ил. — 2, табл. — 2.

УДК 556.556.2

О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево. Поддубный С. А., Литвинов А. С. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 13—18.

По стационарной баротропной модели А. И. Фельзенбаума для четырех преобладающих направлений ветра проведена оценка горизонтальной циркуляции вод оз. Плещеево. Показано, что при любом из преобладающих направлений ветра в озере наблюдается 2 вихревые зоны, расположенные симметрично относительно продольной, либо поперечной оси. Выполнена оценка роли стоковых течений в общей циркуляции вод озера и времени установления и затухания течений. Лит. — 5 назв., ил. — 3, табл. — 1.

УДК 556.555.6

Донные отложения оз. Плещеево. Законнов В. В. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 19—22.

По результатам грунтовой и бентосной съемок 1979—1980 гг. (105 ст.) составлена схема распределения донных отложений озера и определены концентрации в них биогенных элементов. Ориентировочно рассчитаны скорости илонакопления (около $1 \text{ мм} \cdot \text{год}^{-1}$), а в весовом выражении $280 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ и скорости аккумуляции углерода, азота и фосфора, которые составили $28 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ $\Sigma_{\text{орг}}$, $3,2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ $\Sigma_{\text{общ}}$ и $0,4 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ $\Sigma_{\text{общ}}$ Лит. — 6 назв., ил. — 2, табл. — 1.

Распределение бактерий и активность микробиологических процессов в оз. Плещеево. Добрынин Э. Г. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 23—27.

Изучали вертикальное распределение температуры, растворенных O_2 , метана и сероводорода, интенсивность фотосинтеза фитопланктона и деструкцию органического вещества. Произведен учет общей численности бактерий, их биомассы и продукции, а также числа сапрофитных, углеводородоксилирующих и *Coli* — бактерий. Лит. — 2 назв., ил. — 5.

УДК 556.555.8:665.66

Содержание углеводов в воде и грунтах оз. Плещеево. Ершов Ю. В. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 27—38.

Предлагается 2 новых метода количественной оценки антропогенных и биогенных углеводов в воде и грунтах водоемов и ряд критериев, что позволяет более четко оценить водоем на нефтяное загрязнение. Лит. — 9 назв., табл. — 2.

УДК 582.26 — 14:537.533.35.

Центрические диатомовые водоросли оз. Плещеево. Генкал С. И., Балонов И. М. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 39—46.

Результаты изучения диатомовых водорослей оз. Плещеево с помощью методов электронной микроскопии позволили значительно расширить флористический список. Найдено 23 таксона, принадлежащих к 5 родам класса *Centrophyceae*. Приводятся оригинальные микрофотографии и краткие описания 19 массовых и новых для флоры озера центрических диатомей. Лит. — 15 назв., ил. — 4.

УДК 574.583(285)

Зоопланктон оз. Плещеево как компонент его экосистемы. Столбунова В. Н. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 46—70.

Представлены результаты исследования зоопланктона в пелагиали и литорали оз. Плещеево в 1979—1980 гг. Пополнен список зоопланктона 24 новыми, не указанными ранее видами. Рассмотрено его развитие в сезонном аспекте, некоторые черты биологии отдельных видов, вертикальное распределение коловраток и рачков в водоеме, показано качество воды в озере по сапробным компонентам организмов зоопланктона. Лит. — 15 назв., ил. — 6, табл. — 7.

Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево. Ривьер И. К. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 62—70.

Максимальная температура в марте 1980 г. наблюдалась у дна на глубине 24 м — 3,2°, кислород изменялся от 2,2 до 7 мг/л. Зоопланктон озера богат, основу его биомассы составляют ракообразные — *Eudiaptomus graciloides*, *Daphnia cristata*, *D. longispina* и *Cyclops kolensis*. Средняя биомасса составляла 0,86 г/м³. Высокие биомассы зимнего зоопланктона характеризуют оз. Плещеево как эвтрофирующийся водоем. Лит. — 5 назв., ил. — 5, табл. — 1.

УДК 574.587:556.55

Бентоз оз. Плещеево. Баканов А. И. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 70—83.

Даны количественные характеристики современного состояния макрозообентоса оз. Плещеево, оценена степень агрегированности основных групп донных животных. Озеро отнесено к весьма высококормным водоемам для рыб-бентофагов. Лит. — 25 назв., ил. — 3, табл. — 5.

УДК 574.587(285.2)

Некоторые данные о мейобентосе оз. Плещеево. Гагарин В. Г. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 83—86.

Приводятся результаты обработки 52 проб мейобентоса, отобранных на оз. Плещеево в 1980 г. Обнаружено 42 вида мейобентических животных, из них 32 вида нематод, которые доминируют по численности и биомассе. Максимум развития мейофауны отмечен в прибрежье водоема в мае месяце. Лит. — 3 назв., табл. — 2.

УДК 595.142.3(285.2)

Состав и распределение олигохет в оз. Плещеево. Поддубная Т. Л. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 86—96.

Изучен видовой состав и распределение олигохет в оз. Плещеево. Найдено в настоящее время 30 видов. Доминирующий вид в озере на всех биотопах и глубинах *Potamotrix hammoniensis*. Оценена видовая и сезонная специфика агрегированности олигохет. Более агрегированы *Psammoryctides barbatus* и *Isochaetides newaensis* (коэффициент Ллойда равен 43,4 и 13,9 соответственно). В период размножения пространственное распределение более близко к равномерному, чем в другие периоды жизненного цикла. Достоверно установлено несколько уровней агрегированности. Лит. — 3 назв., ил. — 5, табл. — 5.

УДК 597—19(285.2:47)+632.21.

Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства. Стрельников А. С., Пермитин И. Е. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 97—112.

Рассматривается состояние ихтиофауны оз. Плещеево в современном периоде. Анализируются изменения, происшедшие в росте, численности, возрастной структуре популяции рыб под влиянием эвтрофикации. Произведена оценка состояния промысла, приводится многолетняя динамика уловов рыбы. Лит. — 27 назв., ил. — 4, табл. — 11.

УДК 597—152.6.

Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево. Малинин Л. К., Линник В. Д. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 125—159.

В ходе исследований 1978—1981 гг. установлено, что ихтиомасса озера составляет 76—128 кг/га, из которых 60—70% приходится на уклей, плотву и окуня, 8—10% — на хищников, 3% — на ряпушку. Летом наиболее высокие плотности и разнообразие видового состава рыб приходятся по вертикали на эпилимнион, по горизонтали — на зону свала глубин. Анализируется влияние биотических и абиотических факторов на распределение рыб. Лит. — 43 назв., ил. — 12, табл. — 12.

УДК 556.556.2+597—154.343.

Роль течений в распределении пелагических рыб оз. Плещеево. Поддубный С. А., Базаров М. И., Фурса Н. Н. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 159—164.

Рассматривается перенос ветровыми течениями нагульных скоплений пелагических рыб оз. Плещеево в течение длительного периода. Сопоставление местоположения скоплений рыб с расчетными траекториями перемещения единичных объемов воды показало их хорошее совпадение во всех слоях. Проведена статистическая оценка полученных данных. Лит. — 9 назв., ил. — 3, табл. — 1.

УДК 597—153(258.2)

Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево. Кышко В. И., Половкова С. Н. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 112—125.

Приводятся сезонные изменения пищевых спектров уклей, ряпушки, плотвы, густеры, окуня, леща, ерша, щуки и налима, проанализированы пищевые взаимоотношения этих рыб и использование ими кормовой базы озера. Установлено, что на современном этапе существования водоема пищевые потребности рыб

удовлетворяются полностью и напряженности пищевых взаимоотношений у них не наблюдается. Лит. — 14 назв., ил. — 12, табл. — 1.

УДК 579.68(28):579.266.2

Активность фиксации молекулярного азота и нитрификации в оз. Друкшяй Литовской ССР. Саралов А. И., Крылова И. Н., Пашкаускас Р. А. — В кн.: Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983, с. 164—175.

В 1981 и 1982 гг. в предпусковой период АЭС на оз. Друкшяй выявлена тесная взаимосвязь между процессами нитрификации в металимнионе с участием метанотрофных бактерий и азотфиксации в эпилимнионе с участием цианобактерий. Лит. — 10, назв., ил. — 4, табл. — нет.

СОДЕРЖАНИЕ

А. С. Литвинов, О. Л. Цельмович. О режиме уровня оз. Плещеево	5
А. С. Литвинов, В. Ф. Рошупко. Термический режим оз. Плещеево	8
С. А. Поддубный, А. С. Литвинов. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево	13
В. В. Законнов. Донные отложения оз. Плещеево	19
Э. Г. Добрынин. Распределение бактерий и активность микробиологических процессов в оз. Плещеево	23
Ю. В. Ершов. Содержание углеводов в воде и грунтах оз. Плещеево	27
С. И. Генкал, И. М. Белонов. Центрические диатомовые водоросли оз. Плещеево	39
В. Н. Столбунова. Зоопланктон оз. Плещеево как компонент его экосистемы	46
И. К. Ривьер. Количественная и пространственная характеристика зимнего зоопланктона оз. Плещеево	62
А. И. Баканов. Бентос оз. Плещеево	70
В. Г. Гагарин. Некоторые данные о мейобентосе оз. Плещеево	83
Т. Л. Поддубная. Состав и распределение олигохет в оз. Плещеево	86
А. С. Стрельников, И. Е. Пермитин. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства	97
В. И. Кияшко, С. Н. Половкова. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево	112
Л. К. Малинин, В. Д. Линник. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево	125
С. А. Поддубный, М. И. Базаров, Н. Н. Фурса. Роль течений в распределении пелагических рыб оз. Плещеево	159
А. И. Саралов, И. Н. Крылова, Р. А. Пашкаускас. Активность фиксации молекулярного азота и нитрификации в оз. Друцкий Литовской ССР	164
Рефераты	176

Сдано в набор 7.07.83. Подписано в печать 11.10.83. Формат 60×90¹/₁₆.
 Бумага типографская № 1. Печать высокая. Усл. п. л. 10. Тираж 1000.
 АҚ08875 Заказ 43. Цена 2 руб.

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