

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИБВВ РАН



Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

ВЫПУСК 90(93)

2020

АПРЕЛЬ – ИЮНЬ

Выходит 4 раза в год

п. Борок

2020

THE MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE OF THE RUSSIAN FEDERATION

THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES



IBIW RAS



Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS

ISSUE 90(93)

2020

APRIL – JUNE

The journal is published quarterly

Borok

2020

В очередном выпуске журнала представлены статьи, посвященные изучению экосистемы озера Плещеево. На основании опубликованных данных, архивных материалов и результатов оригинальных исследований выявлен ряд изменений, которые произошли в растительном покрове оз. Плещеево с 1899 по 2017 гг. Изучены основные характеристики макробентоса биоценоза *Dreissena polymorpha*. Проанализированы особенности размерно-возрастной и половой структур популяции переславской ряпушки, а также ее плодовитость и темп роста. Обсуждаются результаты сравнения морфологических признаков двух филогенетических линий ряпушки (Е и ALBP2), в настоящее время обитающих в озере совместно, но имеющих разное происхождение. Также представлены сведения о фауне паразитов, сезонной динамике основных гематологических показателей, суточном ритме питания переславской ряпушки. Рассматриваются особенности формирования термической стратификации и динамические процессы в оз. Плещеево в вегетационный период. Проведен анализ многолетних изменений климатических характеристик бассейна озера.

Издание рассчитано на гидробиологов, экологов и ихтиологов, а также студентов биологических и экологических факультетов высших учебных заведений.

Редакционная коллегия:

С. А. Поддубный (гл. редактор), д.г.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. В. Крылов (зам. гл. редактора), д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. А. Бобров, к.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Б. К. Габриелян, д.б.н., проф., НАН РА НЦ ЗГЭ, Ереван, Армения
Ю. В. Герасимов, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
А. Н. Дзюбан, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Хай Доан Нё, д.ф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
В. Т. Комов, д.б.н., проф., ИБВВ РАН, Борок, Россия
В. И. Лазарева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия

Н. М. Минеева, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Лам Нгуен Нгок, д.ф., проф., Институт океанографии, ВАНТ, Нячанг, Вьетнам
А. А. Протасов, д.б.н., проф., ИГБ НАНУ, Киев, Украина
К. Робинсон, д.ф., EAWAG, Цюрих, Швейцария
В. П. Семенченко, д.б.н., чл.-кор. НПП НАН по биоресурсам, Минск, Беларусь
И. Л. Голованова, д.б.н., ИБВВ РАН, Борок, Россия
Ю. С. Даценко, д.г.н., МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия
М. М. Трофимчук, к.б.н., Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия

Ответственный редактор: **М. И. Малин**

Ответственный секретарь **А. А. Сажнева**

This issue of the journal presents papers devoted to the study of Lake Pleshcheyevo ecosystem. Based on the published data, archive materials and results of original investigations, several changes in the vegetation cover of the lake during the 1899–2017 period are recorded. The main characteristics of macrobenthos of *Dreissena polymorpha* biocenosis are studied. The size-age structure and sex ratio are also analyzed for the population of Pereslavl vendace as well as its fecundity and growth rate. The results of comparisons of morphological traits of the two phylogenetic lineages (E and ALBP2) of vendace, at present inhabiting the lake but having different origins, are discussed. Data on the parasitic fauna, seasonal dynamics of the main hematological indices and daily feeding rate of Pereslavl vendace are presented. Features of the formation of thermal stratification as well as dynamic processes in Lake Pleshcheyevo during the vegetation period are also considered. An analysis of the long-term changes in the characteristics of climate in the lake basin is made.

The publication is intended for hydrobiologists, ecologists and ichthyologists as well as for students of biological and ecological departments of higher education institutions.

Editorial board:

S. A. Poddubny (editor), Dr. of geogr., IBIW RAS, Borok, Russia
A. V. Krylov (deputy editor), Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
A. A. Bobrov, PhD., IBIW RAS, Borok, Russia
Hai Doan Nhu, PhD., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. N. Dzuban, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
B. K. Gabrielyan, Dr. of biol., prof., SC ZHE NAS RA, Yerevan, Armenia
Yu. V. Gerasimov, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
V. T. Komov, Dr. of biol., prof., IBIW RAS, Borok, Russia
V. I. Lazareva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia

N. M. Mineeva, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Lam Nguyen Ngoc, PhD., prof., Institute of Oceanography, VAST, Nha Trang, Vietnam
A. A. Protasov, Dr. of biol, prof., IHB NASU, Kiev, Ukraine
C. Robinson, PhD., EAWAG, Zurich, Switzerland
V. P. Semchenko, Dr. of biol., corr. member NASB, Minsk, Belar
I. L. Golovanova, Dr. of biol., IBIW RAS, Borok, Russia
Y. S. Datsenko, Dr. of geogr., Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia
M. M. Trofimchuk, Ph.D., Hydrochemical Institute, Rostov-on-Don, Russia

Editor-in-chief of the volume **M. I. Malin**

Coordinating editor **A. A. Sazhneva**

СОДЕРЖАНИЕ

<i>С. А. Поддубный, А. И. Цветков, И. Н. Иванова, А. А. Будников, М. В. Цветкова</i> ТЕРМИЧЕСКИЕ И ДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ОЗЕРЕ ПЛЕЩЕЕВО	7
<i>Н. Г. Отюкова</i> ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ПРИТОКОВ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)	27
<i>Е. В. Чемерис, А. В. Кутузов, Д. Ю. Ефимов, О. Г. Гришуткин</i> ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ.) С 1899 ПО 2017 ГГ.	33
<i>Е. Г. Пряничникова</i> МАКРОБЕНТОС БИОЦЕНОЗА <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО	53
<i>Е. А. Боровикова, М. И. Малин</i> МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (<i>COREGONUS ALBULA</i>) В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА	66
<i>Е. А. Заботкина, В. Е. Середняков</i> СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (<i>COREGONUS ALBULA</i>)	91
<i>А. В. Тютин, Е. Н. Медянцева</i> НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ <i>COREGONUS ALBULA</i> В УСЛОВИЯХ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО	97
<i>М. И. Малин, И. П. Малина, И. В. Шляпкин</i> К ВОПРОСУ ИЗУЧЕНИЯ СУТОЧНОГО РИТМА ПИТАНИЯ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (<i>COREGONUS ALBULA</i>)	103

CONTENTS

<i>S. A. Poddubny, A. I. Tsvetkov, I. N. Ivanova, A. A. Budnikov, M. V. Tsvetkova</i> THERMAL AND DYNAMIC PROCESSES IN LAKE PLESHCHEYEVO	7
<i>N. G. Otyukova</i> HYDROCHEMICAL REGIME OF FLOWS OF LAKE PLESHCHEYEVO (YAROSLAV REGION)	27
<i>E. V. Chemeris, A. V. Kutuzov, D. Yu. Efimov, O. G. Grishutkin</i> CHANGES IN THE VEGETATION OF LAKE PLESHCHEYEVO (YAROSLAVL REGION) FROM 1899 TO 2017	33
<i>E. G. Pryanichnikova</i> TAXONOMIC COMPOSITION OF MACROBENTHOS IN LAKE PLESHCHEYEVO ...	53
<i>E. A. Borovikova, M. I. Malin</i> MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF PERESLAVL VENDACE (<i>COREGONUS ALBULA</i>) POPULATION AT THE BEGINNING OF XXI CENTURY	66
<i>E. A. Zabotkina, V. E. Serednyakov</i> SEASONAL DYNAMICS OF SOME INDICATORS OF BLOOD OF PERESLAVL VENDACE (<i>COREGONUS ALBULA</i>)	91
<i>A. V. Tyutin, E. N. Medyantseva</i> SOME FEATURES OF THE PARASITE FAUNA OF VENDACE <i>COREGONUS ALBULA</i> UNDER CONDITIONS OF LAKE PLESHCHEYEVO	97
<i>M. I. Malin, I. P. Malina, I. V. Shlyapkin</i> STUDY ON THE PROBLEM OF PERESLAVL VENDACE (<i>COREGONUS ALBULA</i>) DIEL FEEDING PERIODICITY	103

УДК 556.532.5.

ТЕРМИЧЕСКИЕ И ДИНАМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ОЗЕРЕ ПЛЕЩЕЕВО

С. А. Поддубный¹, А. И. Цветков¹, И. Н. Иванова², А. А. Будников², М. В. Цветкова¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: spod@ibiw.ru

²Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова,
физический факультет, кафедра физики моря и вод суши.
119991, Москва, Ленинские горы, д. 1, стр. 2, e-mail: aa.budnikov@physics.msu.ru

Поступила в редакцию: 21.02.2020

Рассматриваются особенности формирования термической стратификации и динамические процессы в оз. Плещеево в вегетационный период. Проведен анализ многолетних изменений климатических характеристик бассейна озера. Особенности атмосферной циркуляции изучены с использованием многолетних суточных значений индекса Североатлантического колебания. На основе многолетних данных терморегистраторов, размещенных в толще воды, детально охарактеризованы фазы годового термического цикла озера. Определены периоды формирования и разрушения температурной стратификации, выявлены особенности динамики термоклина при различном ветровом воздействии. Охарактеризованы механизмы перемешивания отдельных слоев озера. Приведены результаты расчетов распределения по акватории водоема элементов ветровых волн. С использованием спектрального анализа рядов температуры воды показана возможность существования в озере внутренних волн различной природы. Оценен вклад ветровых и внутренних волн в перемешивание водной толщи. Ветровые течения рассчитываются на основе стационарной модели однородного водоема с учетом рельефа дна и ветрового воздействия. Оценивается возможность формирования в озере плотностных течений, вычисленных динамическим методом. Представлены результаты измерения течений на отдельных горизонтах профилографом RCM 9 LW (Aanderaa Instruments). Выявлен циркуляционный характер движения воды в озере, осложненный воздействием длиннопериодных внутренних волн.

Ключевые слова: термическая стратификация, ветровые волны, ветровые течения, плотностные течения, внутренние волны.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10009

ВВЕДЕНИЕ

Крупномасштабные комплексные изучения состояния экосистемы оз. Плещеево стали проводиться ИБВВ АН СССР (РАН) в конце 70-х – начале 80-х годов XX века. Наряду с всесторонними гидробиологическими и ихтиологическими исследованиями, большое внимание уделялось изучению абиотических факторов среды и, в первую очередь, закономерностям формирования термического режима и структуры течений в озере.

Надо отметить, что исследование пространственно-временной изменчивости поля температуры в озере дает физическую основу для понимания особенностей проявления химических и биологических процессов. Температура воды в пресном водоеме определяет вертикальную плотностную структуру водной толщи и, соответственно, ее вертикальную устойчивость, обуславливает формирование различных циркуляционных течений и влияет на дрейфовый перенос воды [Бояринов, Петров, 1991 (Boyarinov, Petrov, 1991)].

Плещеево озеро – димиктический водоем с весенней и осенней гомотермией и ярко выраженной температурной стратификацией в летний период. Обобщенные более ранние сведения о термическом режиме озера (ледо-

вые явления, сроки начала и окончания прогрева водоема, вертикальное и горизонтальное распределение температуры воды, параметры вертикальной термической структуры, динамика эпилимниона) приведены в монографии [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)] и работе [Поддубный, 1992 (Poddubnyi, 1992)]. Более поздние исследования термики и содержания растворенного кислорода в плане их воздействия на вертикальное распределение ряпушки проводились в 2014–2017 гг. с использованием самописцев температуры воды и многопараметрического портативного зонда [Малин и др., 2017 (Malin et al., 2017)].

Динамические процессы в озере (ветровые и внутренние волны, ветровые, стоковые и плотностные течения) являются основными факторами, определяющими функционирование абиотического звена его экосистемы. Отсутствие в 80-х годах прошлого века высокоточных портативных комплексов для регистрации параметров течений привело к единственно возможному пути изучения закономерностей формирования структуры течений в озере – математическому моделированию.

Применение стационарной модели однородного водоема позволило выявить особенно-

сти формирования горизонтальной циркуляции вод при различных гидрометеорологических условиях [Поддубный, Литвинов, 1983 (Poddubnyi, Litvinov, 1983)]. Впоследствии результаты моделирования течений были использованы для установления влияния циркуляции вод на распределение скоплений фито-, зоопланктона и пелагических рыб в озере [Поддубный и др., 1987 (Poddubnyi et al., 1987); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006); Поддубный и др., 1983 (Poddubnyi et al., 1983)].

Детальные измерения параметров течений и ряда других гидрофизических характеристик были осуществлены спустя 30 лет кафедрой физики моря и вод суши физического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова с применением многопараметрического зонда RCM 9 LW. На основе полученных данных был сделан предварительный анализ циркуля-

ции воды, внутренних волн, интрузии и переноса примесей в оз. Плещеево [Самолубов и др., 2015 (Samolyubov et al., 2015)].

В настоящее время, располагая материалами натурных наблюдений над распределением гидродинамических и гидрофизических характеристик в водной массе оз. Плещеево появилась возможность более детального изучения особенностей проявления динамических процессов в период температурной стратификации. Надо отметить, что такой важный динамический процесс как ветровое волнение в озере ранее не обсуждался.

Цель настоящей работы – выявление закономерностей сезонных изменений термического режима, гидродинамических процессов (ветровых волн и течений), а также внутренних волн в оз. Плещеево в период открытой воды.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для характеристики климатических условий в период исследований (2014–2017 гг.) использовались метеорологические восьмисрочные данные по метеостанции г. Переславль-Залесский [Булыгина и др., 2019 (Bulygina et al., 2019)]. Анализ особенностей атмосферной циркуляции проводился на основе многолетних суточных значений индекса Североатлантического колебания (САК или NAO) [National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA), 2020]. Сезонная динамика термического режима озера изучалась с помощью самописцев температуры воды Onset HOBO Pendant Temperature/Light Data Logger 64K и Onset HOBO Water Temperature Pro v2 Data Logger, установленных на отдельных горизонтах на автономной буйковой станции (АБС) в центральной части озера (рис. 1). Интервал регистрации температуры воды составлял 5–15 мин. Кроме того, на постоянных гидрологических станциях температура и электропроводность воды измерялись многопараметрическим портативным зондом YSI 85 на горизонтах через 1 м глубины (рис. 1).

Регистрация скорости и направления течений осуществлялась с использованием профилографа Aanderaa Data Instruments AS Sea

Guard RCM 9 по установленной сетке станций (рис. 1). Плотностные течения вычислялись динамическим методом [(Зубов, Мамаев, 1956 (Zubov, Mamayev, 1956))].

Параметры ветровых волн (высота, длина, период, максимальная донная волновая скорость на мелководье, горизонтальная и вертикальная составляющие скорости орбитального движения частиц воды в волне на заданных горизонтах) рассчитывали по методике Н.А. Лабзовского. Средняя по вертикали скорость ветрового течения вычисляли согласно формулам А.С. Судольского. Указанные методики вошли составной частью в программный комплекс, разработанный для моделирования гидродинамических процессов в озерах и водохранилищах. Верификация комплекса программ осуществлена для условий водохранилищ Волжского каскада и озер бассейна Верхней Волги [Поддубный, Сухова, 2002 (Poddubnyi, Sukhova, 2002)].

Статистическая обработка временных рядов температуры воздуха, скорости ветра, индекса САК и температуры воды на отдельных горизонтах выполнялась с использованием программы “STATISTICA 10”.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Климатические особенности бассейна. Климат бассейна Верхней Волги, в пределах которого находится оз. Плещеево, умеренно-континентальный и складывается под воздействием морских и континентальных воздушных масс. Морские массы формируются над северными районами Атлантического океана и арктических морей, континентальные на Ази-

атской территории СНГ. Бассейн Верхней Волги пересекают полярные оси антициклонов, проходящие через Скандинавию, Исландию и Карское море, здесь же находится центр пересечения траектории циклонов из северной Атлантики и Средиземного моря [Бикбулатов и др., 2003 (Bikbulatov et al., 2003)].

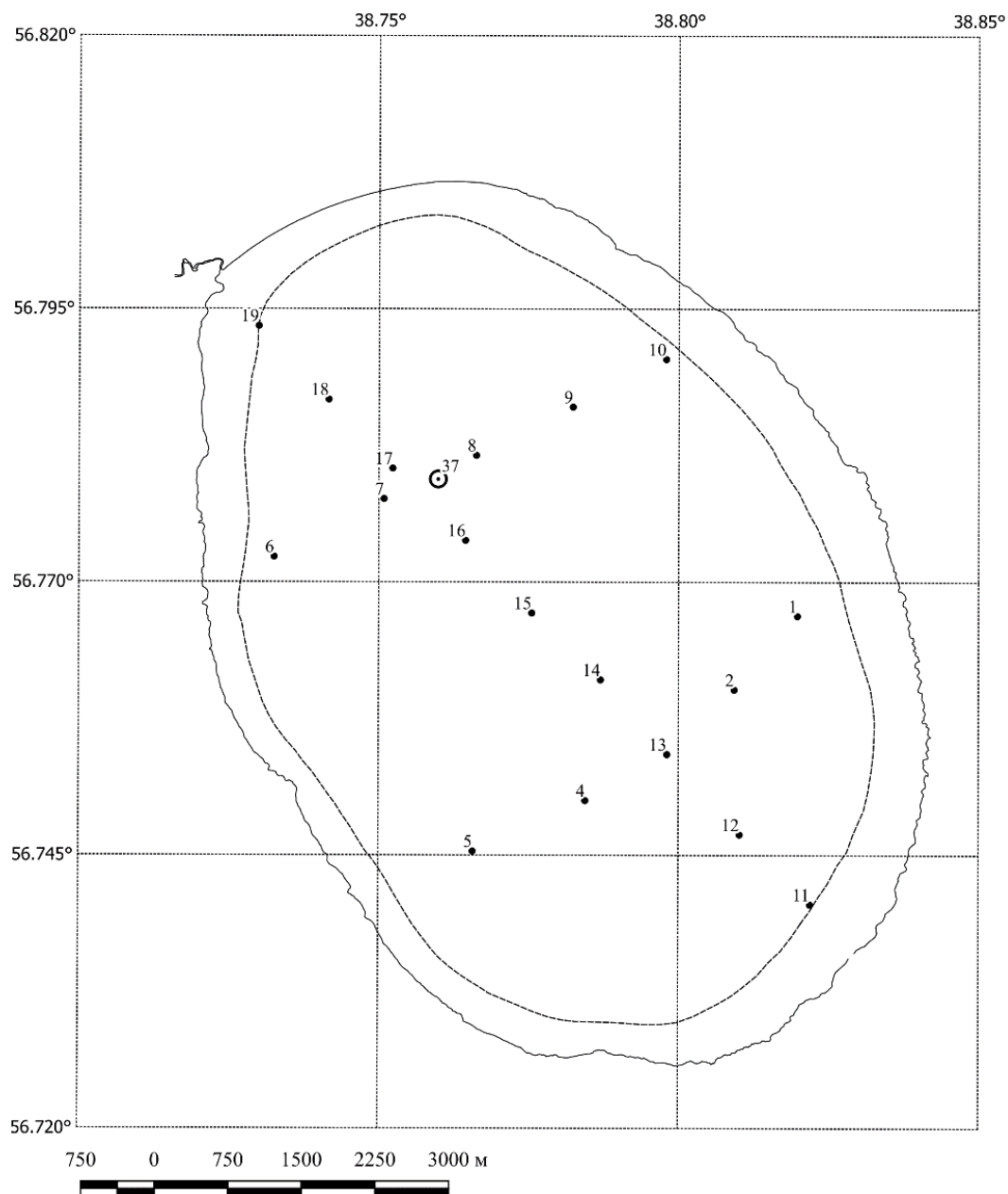


Рис. 1. Схема гидрологических станций на оз. Плесеево в 2014–2017 гг.

Fig. 1. Scheme of hydrological stations on the Lake Pleshcheyevo in 2014–2017.

В целом динамика атмосферной циркуляции может быть оценена с помощью индекса САК – одной из мод глобальной изменчивости, определяющей условия погоды над европейской частью России. Причем положительные отклонения САК указывают на усиление зональной циркуляции, тогда как в отрицательной фазе САК происходит усиление меридианального типа циркуляции воздушных масс [Лобанов, Тошаклова, 2016 (Lobanov, Toschakova, 2016); Рыбак, Рыбак, 2005 (Rybak, Rybak, 2005)].

Анализ среднесуточных значений САК за последнее десятилетие (2010–2018 гг.) выявил следующие особенности временного распределения индекса. В указанный период ме-

ридиональный перенос воздушных масс преобладал над широтным (54 и 46% соответственно). Причем, зональная циркуляция явно интенсифицировалась в середине весны и осенью. В конце весны и летом (май–август) погода определялась меридианальными потоками воздуха. Продолжительность положительной фазы САК варьировалась от 1 до 31 сут, отрицательной – от 1 до 58 сут (табл. 1).

Непосредственно в период наблюдений (апрель–октябрь 2014–2017 гг.) в положительной фазе САК преобладал зональный перенос воздушных масс. Вместе с тем, отрицательная фаза САК характеризовалась положительной температурной аномалией и несколько большим суммарным количеством осадков (в срав-

нении с положительной фазой САК). Также следует отметить, что в обеих фазах господствовали ветры западного и южного направлений (табл. 2).

Впоследствии спектральный анализ временного ряда САК с фильтрацией и исключением краевых областей низких и высоких частот позволил выделить 4 основных периода колебаний индекса: 2.9, 1.6, 1.2 и 0.8 мес.

Спектральный анализ внутрисезонной изменчивости скорости ветра и температуры воздуха для каждого рассматриваемого года показал, что более 50% в спектральную плотность вносят суточные колебания указанных параметров. Остальные наиболее значимые периоды колебаний скорости ветра: 27, 14, 9 и 5 сут, температуры воздуха – 30, 18, 10 и 6 сут.

Таблица 1. Характеристика индекса Североатлантического колебания за период с 2010 по 2018 гг.

Table 1. Characteristics of the North Atlantic Oscillation Index for the period from 2010 to 2018

Месяц month	Положительная фаза Positive phase				Отрицательная фаза Negative phase			
	n	%	ΔT , сут	T_{cp} , сут	n	%	ΔT , сут	T_{cp} , сут
Апрель April	176	65	1–28	13.6	94	35	1–20	7.5
Май May	113	40	1–31	6.3	166	60	1–31	9.2
Июнь June	99	37	1–22	8.3	171	63	2–55	13.2
Июль July	101	36	1–22	7.1	178	64	1–58	12.7
Август August	94	34	1–31	6.3	185	66	1–37	13.2
Сентябрь September	168	62	1–25	12.0	102	38	1–21	7.3
Октябрь October	138	50	1–22	7.0	140	50	1–27	7.0

Примечание. n – число наблюдений, ΔT – диапазон продолжительности фазы, T_{cp} – средняя продолжительность фазы.

Note. n – is the number of observations, ΔT – is the phase duration range, T_{av} – is the average phase duration.

Таблица 2. Средние метеорологические характеристики по г. Переславль-Залесский (апрель–октябрь), соответствующие положительной и отрицательной фазам САК за период с 2014 по 2017 гг.

Table 2. Average meteorological characteristics for the city of Pereslavl-Zalessky (April–October), corresponding to the positive and negative phases of the NAO for the period from 2014 to 2017

Характеристика Characteristic	Фазы САК NAO phases	
	Положительная Positive	Отрицательная Negative
Направление ветра, % Direction of the wind, %		
Северное / North (315–45°)	20	23
Восточное / East (45–135°)	14	14
Южное / South (135–225°)	27	29
Западное / West (225–315°)	39	34
Широтная составляющая, % Latitudinal component, %	53	48
Меридианальная составляющая, % Meridional component, %	47	52
Средняя скорость ветра, м/с Average wind speed, m/s	1.9	1.8
Максимальная скорость ветра, м/с Maximum winds peed, m/s	5.9	5.6
Сумма осадков, мм Amount of precipitation, mm	98	117
Температура воздуха, °C Air temperature, °C	10.1	13.3

Суточные колебания обусловлены нагревом и охлаждением подстилающей поверхности в течение суток и соответственно возникновением дневных и ночных бризов. Колебания синоптического масштаба в пределах месяца связаны с прохождением крупных барических образований.

Отставание периодов колебаний температуры воздуха от скорости ветра может быть связано с первоначальным продвижением теплых или холодных воздушных масс и последующим постепенным прогреванием или охлаждением воздуха.

Несоответствие общим закономерностям распределения метеорологических характеристик в пределах двух фаз САК (в нашем случае отрицательной фазе индекса соответствовала положительная аномалия температуры воздуха, положительной фазе – отрицательная) может быть связано, во-первых, с коротким рядом наблюдений (всего 4 года), а во-вторых –

с необходимостью учета дополнительных индексов атмосферной циркуляции, определяющих погоду на Европейской части России.

Так, согласно современным исследованиям, считается, что для описания изменчивости характеристик циркуляции в атлантико-европейском регионе одного индекса САК недостаточно. Наряду с ним необходимо учитывать изменчивость траекторий циклонов, которая характеризуется индексом Восточноатлантического колебания (ЕА) [Нестеров, 2013 (Nesterov, 2013)]. Вероятнее всего положительная аномалия температуры воздуха в отрицательной фазе САК в период с 2014 по 2017 гг. формировалась в результате преобладающего прохождения влажных тропических циклонов. В целом средняя за вегетационный период температура воздуха в районе оз. Плещеево соответствовала или была несколько выше нормы (табл. 3).

Таблица 3. Нормы и средние значения температуры воздуха с апреля по октябрь в разные периоды по г. Переславль-Залесский

Table 3. Norms and average values of air temperature from April to October at different periods in the city of Pereslavl-Zalessky

Годы Years	Месяцы / Month							Среднее Average
	Апрель April	Май May	Июнь June	Июль July	Август August	Сентябрь September	Октябрь October	
1961–1990*	4.5	12.0	15.7	17.5	15.7	10.2	4.1	11.4
1971–2001*	5.0	11.8	16.2	17.7	15.6	10.1	4.1	11.5
1981–2010*	5.4	12.2	16.0	18.3	16.0	10.6	4.7	11.9
2014–2017**	5.0	12.8	15.2	18.0	17.4	11.5	3.2	11.9

Примечание. “*” – периоды выделены согласно рекомендациям по определению норм температуры воздуха [Коршунова, Швець, 2014 (Korshunova, Shvets, 2014)], “**” – исследуемый период.

Note. “*” – periods are allocated according to recommendations for determining air temperature norms [Korshunova, Shvets, 2014], “**” – study period.

Годовой термический цикл. Температурный режим оз. Плещеево определяется его географическим положением, морфометрией, проточностью и минерализацией воды. Поскольку различия в последней не существенны, данное озеро можно отнести к категории голомиктических водоемов (не противоречит указанному ранее термину димиктическое озеро), которые регулярно или периодически перемешиваются до дна [Эдельштейн, 2014 (Edelstein, 2014)].

Годовой термический цикл озер умеренных широт состоит из двух периодов: весенне-летнего нагревания водной массы и осенне-зимнего её охлаждения. Периоды характеризуется последовательно меняющимися фазами. В весенне-летнем периоде – это подледная частичная циркуляция, полная циркуляция, формирование прямой стратификации. В осенне-зимнем периоде – это частичная

осенняя циркуляция, полная циркуляция, формирование обратной стратификации и зимняя подледная обратная стратификация [Эдельштейн, 2014 (Edelstein, 2014)].

Рассмотрим более подробно годовой термический цикл оз. Плещеево на примере непрерывной регистрации температуры воды на горизонтах 2, 5, 7, 12, 15, 20 и 24 м на автономной буйковой станции с 28 апреля 2016 г. по 31 октября 2017 г. (рис. 2).

Весенне-летний период нагревания, фаза полной циркуляции. В 2016 г. разрушение ледяного покрова на озере зафиксировано 8 апреля. Положительные температуры воздуха с колебаниями от 2.4 до 13.5°C и средним значением 8°C в сочетании с периодически высокими скоростями ветра (до 13 м/с) привели к быстрому прогреву толщи воды и установлению вертикальной гомотермии. Температура воды в поверхностном слое к концу апреля

достигала 4.8–5.9°C, а в придонном – 4.0–4.8°C. Основным механизмом формирования гомотермии выступает конвективно-динамическое перемешивание. Температура воды в поверхностном слое до конца первой декады мая повышалась в среднем на 0.23°C/сут и достигала 10–11°C.

Весенне-летний период нагревания, формирование прямой стратификации (летняя стагнация). Со второй декады мая в озере формируется термическая стратификация, интенсивность которой характеризуется показателем устойчивости (E , с^{-2}) [Эдельштейн, 2014 (Edelstein, 2014)]:

$$E = \frac{g}{\rho} \times \frac{d\rho}{dz},$$

где: g – ускорение силы тяжести, ρ – плотность воды, z – глубина. Погодные условия в мае – июне неустойчивые: периоды прогрева воздуха сменяются временными похолоданиями. Амплитуда колебаний температуры воздуха составляет 17.9°C (5.8–23.7°C). Средние максимальные скорости ветра – 7.5 м/с, с порывами до 10–11 м/с. Изменения температуры воды по вертикали достигают 5°C с максимальными градиентами (до 1.8°C/м) в слое 2–5 м. Вертикальная устойчивость водной массы изменяется в пределах 1.0–2.8 с^{-2} . В придонных слоях озера (>18 м) она близка к нулю, или имеет отрицательные значения, что свидетельствует о плотностной неустойчивости слоев и их конвективном перемешивании.

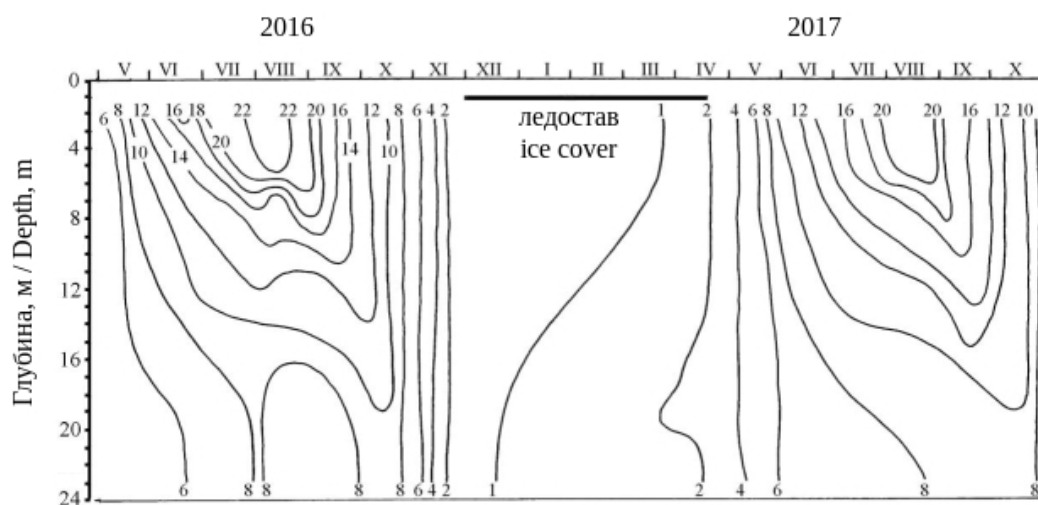


Рис. 2. Сезонное распределение температуры воды на АБС в 2016–2017 гг.

Fig. 2. The seasonal distribution of water temperature on the ABS in 2016–2017.

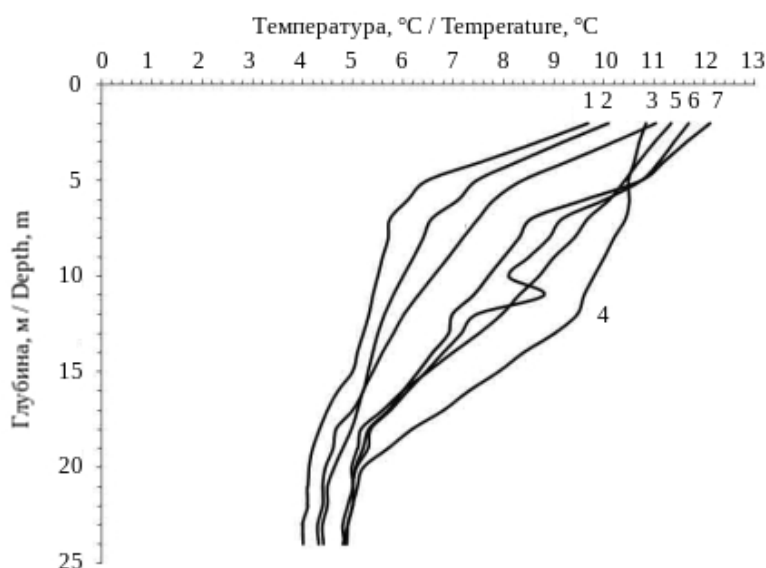


Рис. 3. Вертикальные профили температуры воды на АБС в 2016 г. 1 – 10.05, 2 – 12.05, 3 – 14.05, 4 – 16.05, 5 – 17.05, 6 – 18.05, 7 – 20.05.

Fig. 3. Vertical water temperature profiles on the ABS in 2016. 1 – 05/10, 2 – 05/12, 3 – 05/14, 4 – 05/16, 5 – 05/17, 6 – 05/18, 7 – 05/20.

В периоды локальных похолоданий и усиления ветрового воздействия устойчивость верхних и средних горизонтов уменьшается в несколько раз (до $0.04\text{--}0.4\text{ с}^{-2}$). Преобладает конвективно-динамическое перемешивание, приводящее к уменьшению вертикальных градиентов температуры до $0.1\text{--}0.5^\circ\text{C}/\text{м}$ и перемещению их в слой $18\text{--}20\text{ м}$. Такое заглубление градиента на $12\text{--}13\text{ м}$ происходит в течение $2\text{--}3$ часов. С ослаблением скорости ветра до 2 м/с максимальный градиент температуры восстанавливает свое положение в слое $2\text{--}5\text{ м}$ примерно через двое суток (рис. 3).

В дальнейшем с постепенным прогревом воздуха вертикальная устойчивость в верхних слоях воды достигает 3.5 с^{-2} . Кратковременные усиления ветрового воздействия приводят к динамическому перемешиванию верхнего слоя воды и заглублению максимального градиента температуры на глубины $5\text{--}7\text{ м}$. Толщина эпилимниона в этот период составляет в среднем $2\text{--}5\text{ м}$. Температура воды в нем постепенно увеличивается от 12 до 23°C , тогда как в гипolimнионе – от 5 до 7°C . Максимальный прогрев воздуха с среднесуточными температурами $23\text{--}24^\circ\text{C}$ приходится на конец июля и иногда захватывает начало августа. В это время наблюдается максимальный прогрев эпилимниона (до 25°C). Максимальные градиенты температуры воды находятся в слое $5\text{--}7\text{ м}$ и достигают $4\text{--}5^\circ\text{C}/\text{м}$. Здесь же отмечается

наибольшая вертикальная устойчивость водной массы ($4.5\text{--}5.4\text{ с}^{-2}$). Этот период характеризуется, как правило, слабым ветровым воздействием, что способствует в сочетании с высокими температурами воздуха формированию в эпилимнионе суточных термоклинов. Сезонный термоклин в середине лета занимает слой от 5 до 18 м .

При кратковременных усилениях ветра ($9\text{--}11\text{ м/с}$) суточные термоклины могут разрушаться в течение $2\text{--}3$ часов. Интенсивное динамическое перемешивание достигает верхней границы сезонного термоклина, происходит ее эрозия и сжатие, и как следствие – увеличение вертикальных градиентов температуры воды до 5°C и устойчивости слоев до 5.4 с^{-2} . В средних слоях термоклина (глубже 9 м) плотностная устойчивость слоев резко снижается. В результате динамического воздействия в толще термоклина генерируются вертикальные колебания слоев воды. Так в начале августа, в течение суток амплитуда вертикальных перемещений нижней границы термоклина (изотерма 8°C) составляет $1\text{--}1.5\text{ м}$. Амплитуда колебаний верхних слоев термоклина (изотерма 12°C) достигает величины 3.5 м (слои с пониженной плотностной устойчивостью на глубинах $7\text{--}9\text{ м}$). В непосредственной близости к верхней границе термоклина колебания снова уменьшаются до $0.8\text{--}1.3\text{ м}$ (горизонты $6.5\text{--}7.8\text{ м}$) (рис. 4).

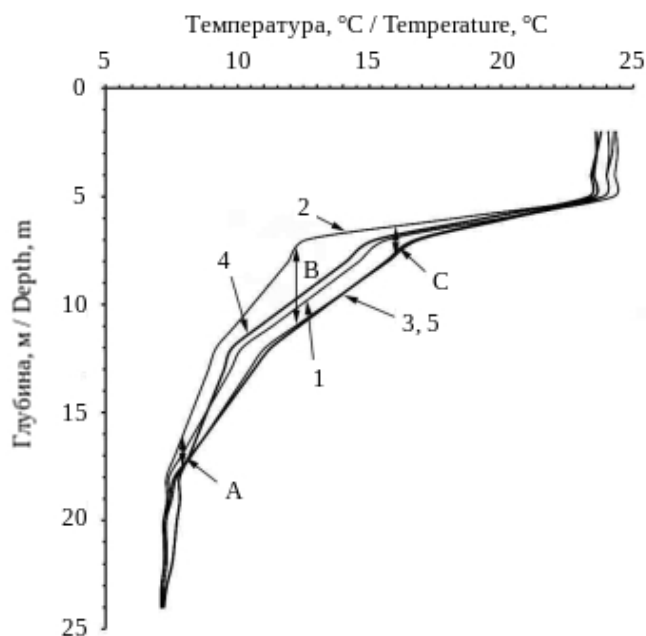


Рис. 4. Вертикальные профили температуры воды на АБС 08.08.2016 г., время регистрации: 1 – 01^{00} , 2 – 07^{00} , 3 – 10^{00} , 4 – 19^{00} , 5 – 22^{00} , амплитуда колебаний изотермы: А – 8°C , В – 12°C , С – 16°C .

Fig. 4. Vertical water temperature profiles on ABS 08.08.2016, registration time: 1 – 01^{00} , 2 – 07^{00} , 3 – 10^{00} , 4 – 19^{00} , 5 – 22^{00} , isotherm oscillation amplitude: А – 8°C , В – 12°C , С – 16°C .

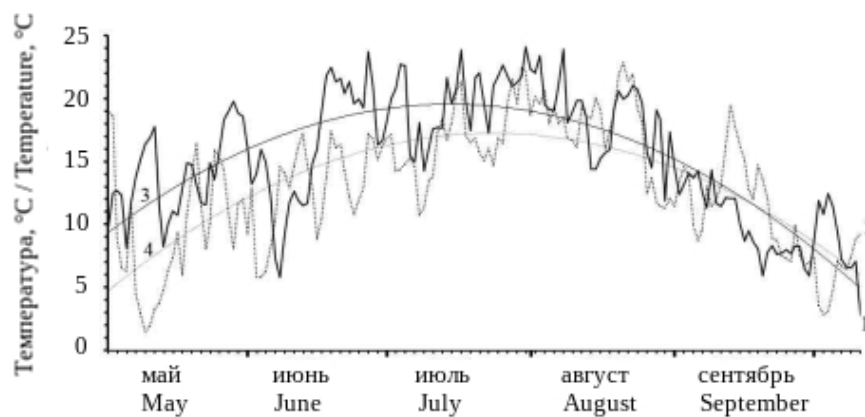


Рис. 5. Среднесуточная температура воздуха с 1 мая по 10 октября (г. Переславль-Залесский). 1 – 2016 г., 2 – 2017 г., 3 – тренд ряда 2016 г., 4 – тренд ряда 2017 г.

Fig. 5. The average daily air temperature is from May 1 to October 10 (Pereslavl-Zalessky). 1 – 2016, 2 – 2017, 3 – the trend of the 2016 series, 4 – the trend of the 2017 series.

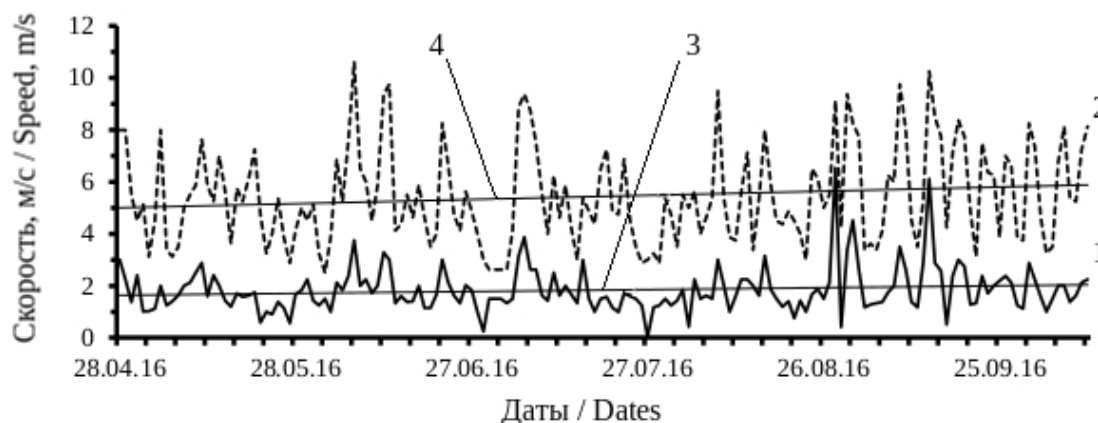


Рис. 6. Средняя (1) и максимальная (2) за сутки скорость ветра с 28 апреля по 10 октября 2016 г. (г. Переславль-Залесский). 3, 4 – тренды рядов.

Fig. 6. The average (1) and maximum (2) per day wind speed from April 28 to October 10, 2016 (Pereslavl-Zalessky city). 3, 4 – series trends.

Осенне-зимний период охлаждения, частичная осенняя циркуляция (летняя стагнация). Во второй половине августа начинается устойчивое постепенное снижение среднесуточной температуры воздуха, а также увеличение средних и максимальных суточных скоростей ветра (рис. 5, 6). Интенсификация динамического перемешивания приводит к уменьшению максимальных вертикальных градиентов температуры воды до $1.5\text{--}2^\circ\text{C}/\text{м}$ и их заглублению в слой 9–12 м. Толщина эпилимниона составляет 8–9 м. Положение верхней границы гипolimниона не претерпевает существенных изменений и варьирует на глубине ~18 м.

На рис. 7 показаны вертикальное распределение температуры, полученное на двух поперечных (точки 1–5 и точки 6–10) и продольном разрезе озера (точки 11–19) 24–25 августа 2014 г. Здесь хорошо виден верхний

прогретый слой 8–10 м, в котором происходит вертикальное перемешивание. Ниже начинается зона устойчивого термоклина. В приповерхностном слое температура $21\text{--}22^\circ\text{C}$, в придонном слое температура уже $8.6\text{--}9.2^\circ\text{C}$. В зоне термоклина вертикальный градиент температуры составляет в среднем $1.5^\circ\text{C}/\text{м}$.

С середины сентября вертикальные градиенты температуры не превышают $1^\circ\text{C}/\text{м}$ и постепенно занимают слой 12–18 м, а к концу сентября – перемещаются в придонный слой 20–24 м.

Вертикальная устойчивость толщи воды постепенно уменьшается, но еще сохраняет значения от 2 до 4.5 с^{-2} . В верхних и нижних слоях она близка к нулю или имеет отрицательные значения, что свидетельствует о нахождении слоев в неустойчивом состоянии. Возникающее конвективно-динамическое перемешивание приводит к дальнейшему заглублению термоклина.

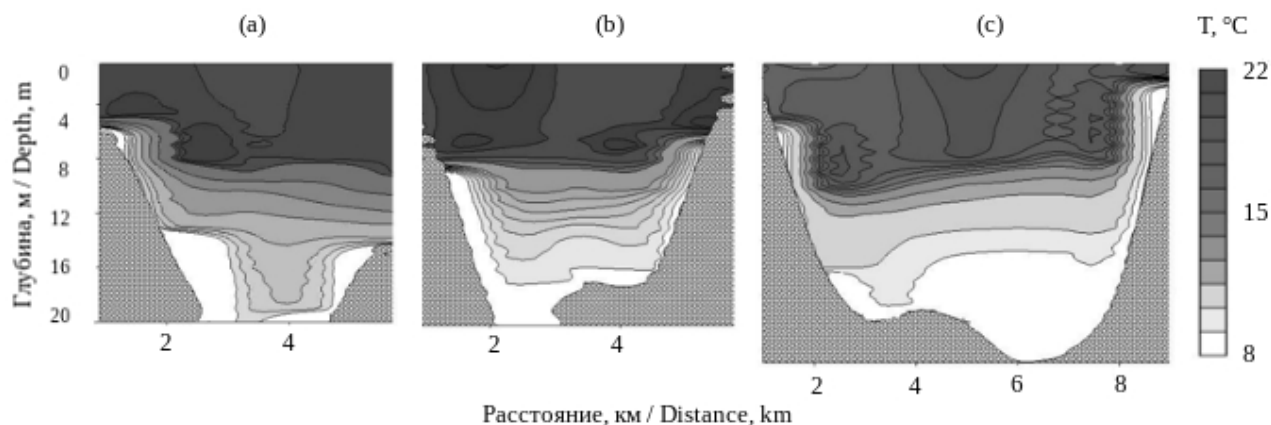


Рис. 7. Распределение температуры T по глубине и длине водоема на поперечных разрезах (a, b) и продольно-осевом (c), полученное 24–25 августа 2014 г.

Fig. 7. The temperature distribution T along the depth and length of the reservoir on the transverse section (a, b) and longitudinal-axial (c), obtained on August 24–25, 2014.

В этот период при усилении скорости ветра до 9–11 м/с, с последующим сохранением ее в пределах 6–8 м/с, придонный термоклин может совершать колебательные движения опускаясь до дна и разрушая гипolimни-

он. Восстановление первоначального профиля температуры происходит через 1.5 сут. Амплитуда колебаний верхней границы термоклина составляет 8, а нижней – 5 м (рис. 8).

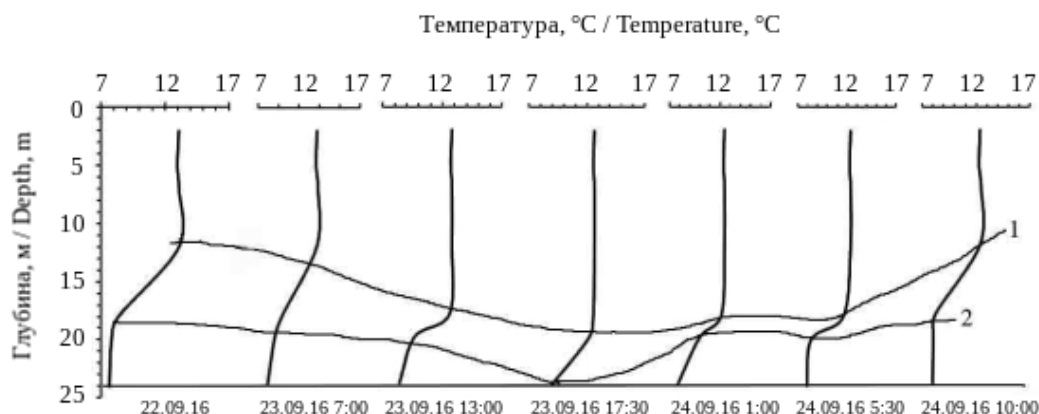


Рис. 8. Вертикальные профили температуры воды на АБС с 22 по 24 сентября 2016 г. 1, 2 – огибающие верхней и нижней границ термоклина соответственно.

Fig. 8. Vertical profiles of water temperature on the ABS from September 22 to September 24, 2016. 1, 2 are the envelopes of the upper and lower boundaries of the thermocline, respectively.

Режимы вертикального перемешивания водной толщи. В заглублиение и динамику эпилимниона вносят вклад три основных фактора: воздействие ветра на поверхность озера, сдвиг скорости на границе раздела плотности между эпилимнионом и сезонным термоклином, вызываемый сейшевыми движениями и конвективное перемешивание за счет гравитационной неустойчивости, возникающей при охлаждении поверхностных слоев воды [Бояринов, Петров, 1991 (Boyarinov, Petrov, 1991)].

Причем первые два фактора относятся к главным механизмам генерации турбулентной кинетической энергии при ветровом воздействии, обуславливающим увеличение в толщине

верхнего квазиоднородного слоя. Надо отметить, что скорость продвижения турбулентного фронта уменьшается при достижении границы раздела плотности и определяется величиной вертикальной устойчивости пикноклина. Зависимость же турбулентности от устойчивости вод характеризуется числом Ричардсона (Ri), которое для перемешанного слоя можно определить из следующего соотношения [Поддубный, 1992 (Poddubnyi, 1992)]:

$$Ri^{-1} = u^2 / g' h_3,$$

где h_3 – мощность эпилимниона, $u = \sqrt{\tau_s / \rho}$ – динамическая скорость, $\tau_s = \gamma W^2$ – касательное напряжение ветра $\gamma = 0.00325 \text{ кг/м}^3$ [Фель-

зенбаум, 1960 (Felsenbaum, 1960)], W – скорость ветра, м/с, $g' = \Delta\rho g/\rho$ – скорректированное ускорение (g – ускорение силы тяжести, $\Delta\rho$ – градиент плотности на границе раздела эпи- и гипolimниона).

На основе результатов теоретических и экспериментальных исследований [Spigel, Imberger, 1980] была предложена классификация реакции озера в ответ на ветровое воздействие, отражающая в соответствии со значениями Ri четыре его режима. С учетом морфометрических показателей озера (L – длины, м; максимальной глубины H , м и мощности гипolimниона – h_z , где $H = h_z + h_e$) границы режимов можно записать в общем и конкретно для озера видах (табл. 4).

1. $Ri < 1$. Водная масса однородна в подавляющем большинстве случаев. Большая амплитуда перемещений границы раздела плотностей. Интенсивное вертикальное перемешивание подавляет образование внутренних волн.
2. $1 < Ri < (L/2h_z)\sqrt{Hh_z}$. На границе раздела слоев имеется сдвиг скорости. Быстрое заглубление эпимлиниона сопровождается большими перемещениями границы раздела слоев. В течение одного ветрового цикла может произойти полное вертикальное перемешивание. Внутренние волны больших масштабов не наблюдаются.

3. $(L/2h_z)\sqrt{Hh_z} < Ri < (L^2/4h_z^2)(H/h_z)$. Большая часть энергии, тратящаяся на заглубление границы раздела, поступает с кинетической энергией, генерируемой на поверхности. Сильный ветер вызывает заметные колебания на границе раздела слоев. Преобладают внутренние сейши, тогда как внутренние волны имеют второстепенное значение. Полное перемешивание водной толщи происходит очень редко.

4. $Ri > (L^2/4h_z^2)(H/h_z)$. Доминируют силы плавучести. Внутренние волны имеют короткий период и малые амплитуды. Граница раздела слоев сохраняет острую форму. Полное вертикальное перемешивание за один синоптический цикл не происходит.

Оценки значений Ri проведены для периода стратификации с 10 мая по 10 октября 2016 г. Касательное напряжение ветра рассчитано на продольную ось озера, совпадающую с его длиной (L): $\tau_L = \gamma(W^2 \sin \alpha_L)$, где α_L – угол между направлением ветра и продольной осью озера. В результате вычислений получены значения Ri отдельных слоев, изменяющиеся в достаточно широких пределах – от (-650) до 5.3×10^5 . Сравнение фактических значений Ri с диапазонами их изменений (табл. 4) позволило определить возможные режимы перемешивания в озере.

Таблица 4. Диапазоны изменения числа Ri для различных режимов перемешивания в оз. Плещеево в зависимости от его морфометрических характеристик

Table 4. The ranges of changes in the number Ri for various mixing modes in Lake Pleshcheyevo depending on its morphometric characteristics

Слой, м Layer, m	Режимы Modes			
	1	2	3	4
2–5	<1	1–30000	$1320\text{--}2 \cdot 10^6$	$>2 \cdot 10^6$
5–7	<1	1–16400	$900\text{--}6.3 \cdot 10^5$	$>6.3 \cdot 10^5$
7–12	<1	1–9300	$640\text{--}4.1 \cdot 10^5$	$>4.1 \cdot 10^5$
12–18	<1	1–4660	$520\text{--}2.7 \cdot 10^5$	$>2.7 \cdot 10^5$
18–20	<1	1–2750	$550\text{--}3 \cdot 10^5$	$>3 \cdot 10^5$
20–24	<1	1–1490	$410\text{--}5.6 \cdot 10^5$	$>5.6 \cdot 10^5$

Первый режим, характеризующийся интенсивным вертикальным перемешиванием, проявляется в кратковременные периоды начала формирования и разрушения температурной стратификации (первая декада мая и первая декада октября). Второй режим перемешивания преобладает во второй и третьей декадах мая, когда при относительно небольших градиентах плотности и повышенном ветровом воздействии наблюдаются значительные перемещения границы раздела слоев до 12–13 м (рис. 3). Возможно полное вертикальное перемешивание водной толщи. В летние месяцы и

в начале осени вплоть до разрушения стратификации в озере преобладает совместное действие второго и третьего механизмов перемешивания. В заглублении эпимлиниона играет роль, как ветровое перемешивание, так и сдвиг скорости на границе раздела слоев. После прекращения ветрового воздействия в термоклине теоретически могут формироваться внутренние волны короткой амплитуды и длиннопериодные внутренние сейши. Четвертый режим перемешивания в оз. Плещеево практически не выражен (табл. 5).

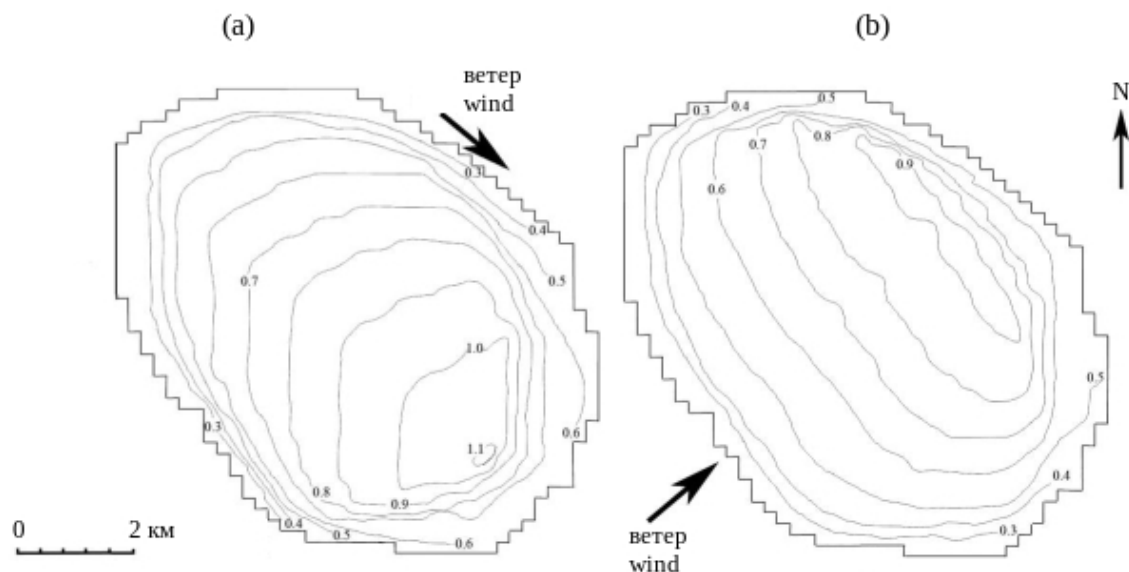
Таблица 5. Вклад в динамику эпилимниона режимов ветрового перемешивания по числу Ri (%)**Table 5.** Contribution to the dynamics of the epilimnion of the regimes of wind mixing by the number Ri (%)

Месяц / Month	Число случаев Number of cases	Режимы Modes				
		1	2	3	2, 3	4
Май / May	21	24	52	5	19	–
Июнь / June	29	–	21	24	55	–
Июль / July	29	–	–	21	79	–
Август / August	25	–	–	24	76	–
Сентябрь / September	30	–	13	13	67	7
Октябрь / October	9	11	–	33	56	–
ΔW_m , м/с m/s		1.2–7.2	2.4–9.0	0.2–2.9	1.0–8.4	0.3
$W_{cp\ m}$, м/с m/s		3.8	5.4	1.4	3.9	0.3

Перемешивание ветровыми и внутренними волнами. Как уже отмечалось выше, одним из факторов, воздействующих на поверхность озера, является ветер. Созданное им волнение турбулизирует верхний слой воды, создавая поток турбулентной энергии вглубь эпилимниона. Расчет характеристик ветровых волн для преобладающих направлений ветра со скоростями 50 и 1% обеспеченности (3.5 и 12 м/с соответственно) выявил следующие особенности. Северо-западный ветер скоростью 3.5 м/с формирует волновое поле с максимальными высотами 0.23 м, длинами волн –

3.9 м и периодами – 1.6 с. Горизонтальные и вертикальные орбитальные скорости глубже 2 м не проявляются.

Усиление скорости ветра до штормовых значений приводит к увеличению высот волн до 1 м. Соответственно их длина возрастает до 12.8 м, а период – до 2.9 с. Орбитальные скорости (C_o) уменьшаются с глубиной (Z) по экспоненте: $C_o = 67.255e^{-0.461z}$. При юго-западном ветре, из-за более короткой длины разгона, характеристики ветровых волн уменьшаются в 1.2 раза (рис. 9).

**Рис. 9.** Распределение высот волн в оз. Плесеево при ветре 12 м/с: а – 315°, б – 225°.**Fig. 9.** The distribution of wave heights in Lake Pleshcheyevo with a wind of 12 m/s: a – 315°, b – 225°.

Изменение с глубиной орбитальных скоростей описывается уравнением вида: $C_o = 61.266e^{-0.564z}$. Амплитуда волн с увеличением глубины быстро уменьшается по экспоненциальному закону: $r_z = r_0 e^{-2\pi z/\lambda}$, где r_0 – амплитуда волн на поверхности. На глубине $\lambda/2$ амплитуда волн составляет 4% от r_0 и в расчетах может быть не учтена [Эдельштейн, 2014 (Edelstein, 2014), Cossu et al., 2017]. С глубиной

также быстро уменьшается кинетическая и потенциальная энергия волн, имеющая равные величины и зависящая от амплитуды волны: $E = \frac{1}{4} \rho g r_z^2$ [Боуден, 1988 (Bowden, 1988)]. При средних по силе ветрах энергия волн на поверхности составляет 32, а на глубине 2 м – всего 0.1 Дж/м². В случае штормового ветра энергия волн изменяется от 690 Дж/м² на поверхности до 1 Дж/м² на глубине 6 м.

Таким образом, в начале установления стратификации и в период ее интенсификации при толщине эпилимниона ~6 м в его верхних слоях при средних по силе ветрах перемешивание обуславливается энергией ветровых волн. Штормовой ветер способствует проникновению волнового перемешивания практически до границы раздела слоев плотности. Однако в прилегающем к границе раздела плотности нижнем слое эпилимниона, более значимый вклад в перемешивание должны вносить сдвиг скорости, вызванный ветровым течением и внутренней сейшей. Вклад последней в перемешивание наибольший в конце периода стратификации, когда толщина эпилимниона ~12–18 м и плотностная устойчивость водной массы понижена.

Внутренние волны также являются одним из главных источников перемешивания толщи воды. Согласно Н.Н. Филатову [Филатов, 1991 (Filatov, 1991)], среди внутренних волн могут быть выделены: длинные гравитационные, короткие и длинные инерционно-гравитационные (Пуанкаре) с периодом $T_{ин} < T_{гн}$, инерционные при $T_{ин} \approx T_{гн}$, волны Кельвина с периодом больше инерционного. Трансформация волн Кельвина в прибрежной зоне может привести к образованию широкого спектра короткопериодных волн. Формирование внутренних волн Кельвина в слабосоленом оз. Ши́ра по морфометрии схоже с оз. Плещеево было показано на основе модельных расчетов с применением трехмерной термогидродинамической модели [Якубайлик, Компаниец, 2015 (Yakubaylik, Kompaniyets, 2015)]. Важное значение в динамике озера имеют и внутренние сейши. Применительно к оз. Плещеево инерционный период составляет $T_{и} \approx 12/\sin\varphi \approx 14.4$ час, где φ – широта, равная 56° . Период внутренней сейши, рассчитываемый по формуле:

$$T_c = 2L \left[\frac{\rho_r}{\rho_r - \rho_s} \frac{1}{g} \left(\frac{1}{h_s} + \frac{1}{h_r} \right) \right]^{1/2}$$

в зависимости от интенсивности стратификации изменяется от 19 до 40 час. Возможность существования длинных волн Кельвина определяется внутренним радиусом деформации Россби:

$$R = [g(\rho_r - \rho_s) h_s h_r / f^2 \rho_r (h_s + h_r)]^{1/2}$$

(где f – параметр Кориолиса), который должен быть в несколько раз меньше горизонтальных размеров водоема. Для оз. Плещеево он составляет 1.5 км, что дает вероятность возникновения здесь этого типа волн.

Спектральный анализ непрерывных регистратий температуры воды на АБС с дис-

кретностью 30 мин на горизонтах 2, 5, 7, 12, 18, 20 и 24 м с мая по октябрь 2014–2016 гг. выявил достаточно обширный набор разнопериодных колебаний (рис. 10).

Так, во всей толще воды, прослеживаются колебания температуры воды с периодами от 3 до 17 сут, обусловленные синоптическими изменениями. В металимнионе (глубины 5–18 м) отмечены колебания с периодами в диапазоне 9.6–19 час и 1–1.9 сут, которые могут быть вызваны гравитационными и инерционными внутренними волнами, а также внутренними сейшами. В последнем случае это отчетливо видно на рисунке 8. Кроме того, по данным измерений скорости и направления течений в августе 2014 г., зарегистрирована внутренняя волна с горизонтальной длиной 4 км, вертикальной длиной $H_z = 2(H - z_T)$ для нижней моды, фазовой скоростью $C_w = 0.2–0.3$ см/с, периодом 3.6 ч, горизонтальной составляющей скорости U_w от -5 до 5 см/с (где $z_T = 5–13$ м – высота термоклина [Самолубов и др., 2015 (Samolyubov et al., 2015)]). Слабые колебания температуры воды с периодом 3.3–3.5 ч были отмечены в слое 7–24 м в 2016 г.

Осенне-зимний период охлаждения, полная циркуляция. Период летней стагнации завершается в начале второй декады октября при температуре водной толщи $9–10^\circ\text{C}$. Постепенное снижение температуры воздуха и конвективно-динамическое перемешивание способствуют дальнейшему охлаждению водной массы озера. Температуры наибольшей плотности вода достигает в середине первой декады ноября. Вплоть до установления ледостава (в 2016 г. – это 2 декабря) вода постепенно охлаждается до температуры $0.2–0.3^\circ\text{C}$. Обратная температурная стратификация формируется спустя несколько дней после покрытия льдом озера и сохраняется практически до конца ледостава. Температура нижних слоев озера (18–24 м) за счет теплоотдачи донных грунтов к середине марта прогревается до 2°C . С разрушением ледяного покрова в апреле годовой термический цикл озера повторяется.

Следует отметить, что из-за более холодных погодных условий в весенний период 2017 г. начало стратификации отодвинулось на третью декаду мая, т.е. с задержкой по сравнению с 2016 г. на две недели (рис. 2, 5).

Структура течений. Течения в оз. Плещеево в период открытой воды формируются в результате совместного действия ветра, плотностного расслоения водной толщи и рельефа дна. Вклад колебаний уровня и притока в водоем из-за крайне малых величин незначителен.

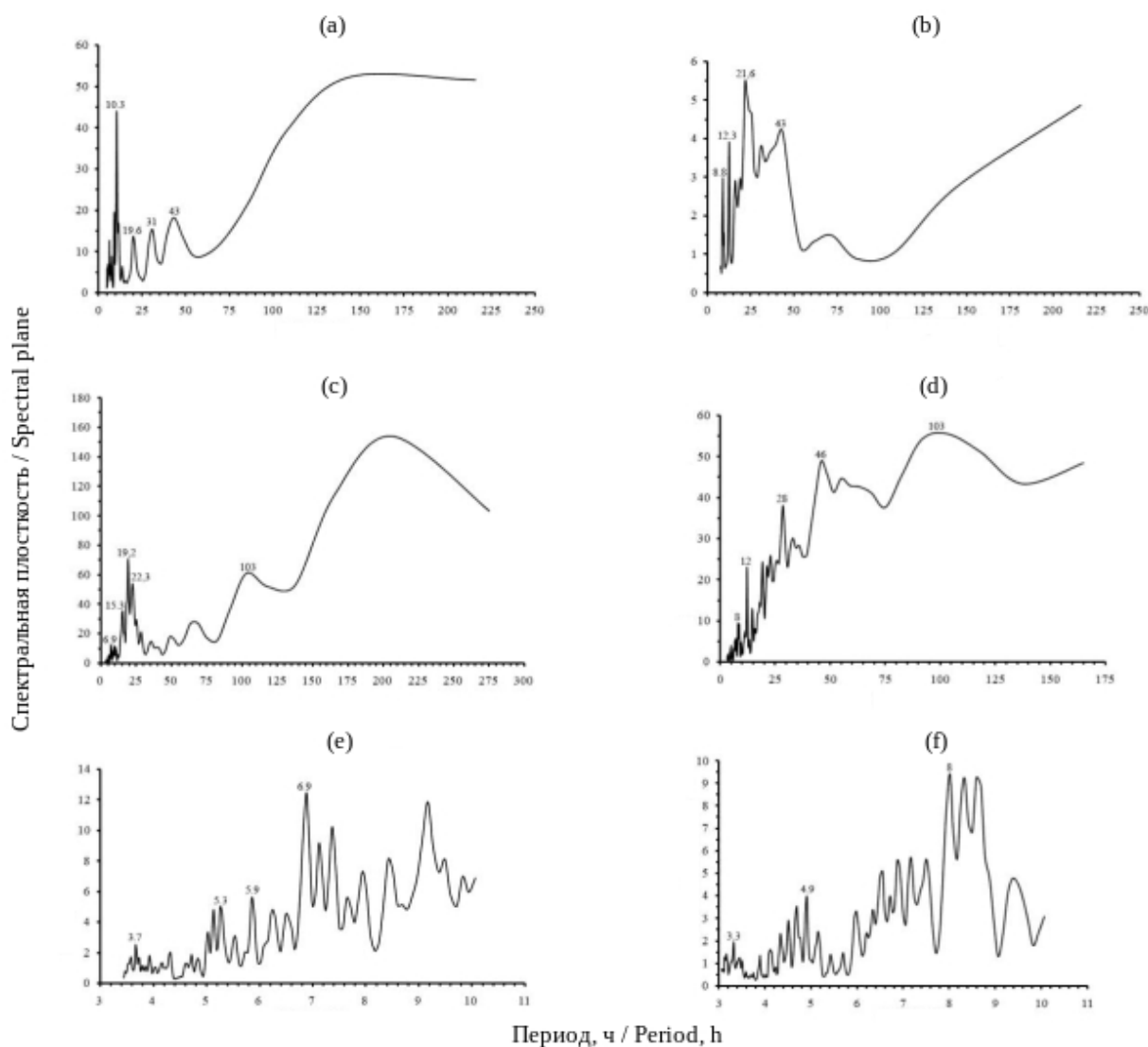


Рис. 10. Спектры температуры воды на отдельных горизонтах в оз. Плещеево в период стратификации 2016 г.: а – май–июнь, гор. 5 м; б – июнь–июль, гор. 7 м; в – июль–август, гор. 7 м; д – июль–август, гор. 12 м; е – высокочастотная часть спектра, июль–август, гор. 7 м; ф – высокочастотная часть спектра, июль–август, гор. 12 м. Цифры на спектрах – периоды колебаний в час.

Fig. 10. Water temperature spectra at individual horizons in Lake Pleshcheevo during the period of stratification 2016: а – May–June, horizon 5 m; б – June–July, horizon 7 m; в – July–August, horizon 7 m; д – July–August, horizon 12 m; е – the high-frequency part of the spectrum, July–August, horizon 7 m; ф – high-frequency part of the spectrum, July–August, horizon 12 m. The numbers on the spectra are the periods of oscillations per hour.

В баротропном случае (середина апреля – первая половина мая и октябрь–ноябрь) наблюдаются ветровые течения. В этом случае их скорость и направление на отдельных горизонтах, а также характер интегральной циркуляции водной массы достаточно репрезентативно рассчитываются с применением простой гидродинамической модели однородного водоема [Фельзенбаум, 1960 (Felsenbaum, 1960)]. Предыдущими расчетами была показана возможность формирования в озере двух–трех разнонаправленных циркуляционных образований, охватывающих всю толщу воды. В вертикальном плане течения представляли собой двухслойную структуру: верхний слой примерно до 1/3 глубины озера перемещался по ветру,

глубже наблюдалось компенсационное течение противоположного направления [Поддубный, Литвинов, 1983 (Poddubnyi, Litvinov, 1983)]. Аналогичные расчеты проводились и в период температурной стратификации. Причем, в одном из вариантов моделирования в качестве рельефа дна принималась верхняя граница термоклина из предположения, что ветровая циркуляция воды в большей степени проявляется в верхнем однородном слое. Косвенным подтверждением правомерности указанного подхода служило достаточно хорошее соответствие распределения скоплений фитопланктона с элементами горизонтальной циркуляции вод в эпилимнионе [Поддубный и др., 1987 (Poddubnyi et al., 1987)]. Такое же допущение принима-

лось рядом авторов при моделировании распределения фито- и зоопланктона в эпилимнионе небольших стратифицированных водоемов в Канаде и Великобритании [Blukacz et al., 2009; Verhagen, 1994; Webster, 1990].

В период стратификации определенный вклад в формирование структуры течений вносит поле плотности воды. Из-за небольших размеров озера горизонтальные градиенты плотности невелики и могут оказывать наибольшее влияние на скорости и направления течения при перекосе термоклина в результате ветрового нагона, внутренних сейш и внутренних волн. Так, инструментальными исследованиями в 2014 г. было выявлено течение, вызванное низшей модой сейши с вертикальной длиной равной удвоенной средней глубине озера в его пелагиали (23 м). Эта составляющая во время измерений на разрезе, которое составляло четверть ее периода, изменялась по модулю с высотой над уровнем дна до 2 см/с у поверхности воды [Самолубов и др., 2015 (Samolyubov et al., 2015)].

В настоящее время существует ряд сложных трехмерных математических моделей для изучения динамики вод в разнотипных стратифицированных озерах [Филатов, 1991 (Filatov, 1991); Якубайлик, Компаниец, 2015 (Yakubaylik, Kompaniyets, 2015)]. Применительно к оз. Плещеево такие модели не использовались. Вместе с тем, при изучении особенностей структуры течений в данном озере и механизмов их обуславливающих, необходимо оценить вклад плотностных различий водной массы в формирование горизонтальной циркуляции воды. В первом приближении наиболее простым методом расчета плотностных течений в водоеме является динамический метод [(Зубов, Мамаев, 1956 (Zubov, Mamaev, 1956)]. Схема расчета включает выбор основной станции с глубиной, равной средней для всех глубин остальных станций, расчет плотности по уравнению состояния пресной воды с учетом ее температуры и электропроводности, вычисление динамических высот основной станции, расчет динамических высот остальных станций и приведение их к основной станции, построение динамических карт для отдельных горизонтов, вычисление скорости течения по разности динамических высот между станциями. Для расчета динамических высот в оз. Плещеево использовались данные измерений гидрофизических параметров на станциях, совмещенных с регистрацией течений профилографом (рис. 1).

Дальнейшее выявление особенностей структуры течений в озере целесообразно про-

вести на основе сравнения разных методов оценки параметров циркуляции вод. В нашем случае – это модельные расчеты ветровых течений по модели однородного водоема, расчет плотностных течений динамическим методом и непосредственная регистрация течений профилографом 23–24 августа 2014 г.

Ветровые условия перед съемкой и в период ее проведения отличались неустойчивостью. Так, 21 и 22 августа преобладал южный ветер со среднесуточной скоростью 1.4 м/с. Средняя максимальная скорость ветра составила 4.9 м/с. К 23 ч 22 августа ветер усилился до 10–12 м/с и постепенно стал менять направление на западное. 23 августа сохранялся западный-северо-западный ветер со средней максимальной скоростью 4.5 м/с. На следующий день ветер стал стихать, а направление вернулось к юго-западному. Ранее было показано, что при скорости ветра ~4 м/с время установления течений может составлять ~15 ч [Поддубный, Литвинов, 1983 (Poddubnyi, Litvinov, 1983)]. Следовательно, к середине дня 23 августа в озере могла установиться циркуляция воды, соответствующая воздействию ветра северо-западных румбов. Проведенные расчеты течений по модели однородного водоема для двух направлений ветра (180° и 287°) скоростью 4.5 м/с показали формирование в водоеме двух круговоротов воды: циклонического – справа и антициклонического – слева от действия ветра (рис. 11а, б). Сильный ветер северо-западных румбов вызвал нагон воды у южного берега озера и заглубление максимального градиента температуры на 3 м. Вместе с тем, на продольном разрезе в центральной части водоема был зафиксирован купол температуры с перепадом глубины залегания верхней границы термоклина в 2 м. Течения, вызванные неоднородностями поля плотности, в слое от поверхности до дна представляли собой один циклонический круговорот (рис. 11с, д). Скорости переноса воды составляли от 0 до 16 см/с и были сравнимы по величине с измеренными профилографом (табл. 6). Поскольку наилучшее совпадение скоростей течения наблюдается в слое термоклина (8–12 м), следует предположить, что здесь преобладающий вклад в формирование структуры течений вносит поле плотности воды. На основе данных измерения параметров течений были построены схемы интегральной циркуляции воды в слое от поверхности до дна, а также отдельно в эпи-, мета- и гипolimнионе (соответственно слои 0–8, 8–12 и >12 м). Показано, что интегральный горизонтальный перенос воды в озере по данным непосредственных измерений с большой веро-

ятностью может представлять собой два круговорота воды: антициклонический в восточной половине озера и меньший по размерам циклонический вихрь – в западной части водоема. Выделенные циркуляционные образования в целом соответствуют круговоротам воды, рассчитанным по модели при ветре северо-западных румбов. Такие же круговороты отмечаются и в эпилимнионе (рис. 11a, 12a, b).

В металимнионе вероятно образование также двух круговоротов, но обратной по сравнению с вихрями эпилимниона направленности. Причем, циклонический круговорот в восточной части озера частично соответствует аналогичной циркуляции, рассчитанной динамическим методом (рис. 11d, 12c). В гипolimнионе согласно данным измерения течений формируется один антициклонический круговорот (рис. 12d).

Таблица 6. Скорости рассчитанных плотностных течений (V_n) и измеренных профилографом (V_{Π}) 23–24 августа 2014 г. в оз. Плещеево (см/с)

Table 6. The velocities of the calculated density flows (V_n) and measured by the profiler (V_{Π}) on August 23–24, 2014 in Lake Pleshcheyevo (cm/s)

Разрезы между станциями Transects between stations	Горизонты, м Horizons, m										
	2	4	6	8	9	10	11	12	14	16	18
2–3: V_n	0.4	0.7	1.8	2.9	3.4	2.5	0.4	0.7	–	–	–
V_{Π}		4.8	4.1	2.9	4.3	3.5	3.6	6.9	–	–	–
3–4: V_n	11.0	11.3	11.5	11.6	8.4	4.6	3.5	2.5	0.7	0.0	0.0
V_{Π}	6.3	2.4	4.0	2.5	5.1	4.3	3.5	4.3	3.5	3.5	6.6
4–5: V_n	9.5	9.7	10.1	10.4	8.0	4.1	2.5	2.2	–	–	–
V_{Π}	2.2	5.9	4.7	3.5	4.3	4.1	4.9	2.2	–	–	–
7–8: V_n	0.4	0.3	0.6	1.1	1.9	2.3	2.4	2.1	0.6	0.5	–
V_{Π}	7.5	7.0	1.4	7.0	9.1	4.2	3.5	2.0	2.7	2.1	–
8–9: V_n	4.9	5.1	2.1	0.1	0.9	0.5	0.7	1.1	0.4	0.3	–
V_{Π}	7.8	6.3	5.0	7.6	4.2	7.0	1.3	1.1	0.7	2.0	–
12–3: V_n	1.4	1.5	1.5	1.4	0.5	3.4	4.9	4.6	1.5	–	–
V_{Π}	7.0	3.5	2.5	1.2	2.9	3.7	0.8	4.8	3.3	–	–
3–14: V_n	5.8	6.4	6.8	7.1	4.3	0.7	0.2	0.4	0.4	0.7	0.3
V_{Π}	4.1	2.5	2.7	2.1	3.5	4.7	4.4	2.5	4.5	2.1	4.0
14–15: V_n	2.5	2.5	2.5	2.5	2.5	2.8	2.5	1.9	1.1	0.4	0.2
V_{Π}	9.6	1.6	2.0	1.8	3.5	4.9	5.0	3.6	1.5	1.1	0.2
15–16: V_n	3.7	3.9	3.7	2.7	1.5	0.7	0.1	0.2	0.8	1.1	0.7
V_{Π}	6.6	2.5	0.8	2.6	4.0	4.4	4.2	1.9	4.2	0.6	2.3
16–7: V_n	4.9	5.5	5.9	4.3	1.1	0.7	1.6	2.5	2.5	1.6	0.3
V_{Π}	5.3	5.3	2.5	3.9	7.3	4.7	4.8	1.6	0.8	3.0	4.0
7–18: V_n	15.5	15.3	15.7	14.0	9.3	5.5	3.5	1.6	0.1	0.1	0.4
V_{Π}	7.1	5.3	1.7	7.2	7.8	6.0	6.3	3.6	1.1	5.0	4.3
18–9: V_n	9.9	9.8	8.8	7.2	5.8	3.9	2.4	1.2	0.1	0.0	–
V_{Π}	7.2	4.1	4.9	7.3	1.1	4.3	4.2	4.4	4.3	3.5	–

Примечание. Жирным шрифтом выделены значения, имеющие одинаковые или близкие величины, прочерк – отсутствие данных.

Note. Bold text indicates values that have the same or similar values, a dash indicates lack of data.

В вертикальном плане на продольном разрезе озера течения на каждой станции представляют собой сложную картину реверсивного переноса воды. На мелководных участках преобладает ветровое течение в результате воздействия западного-северо-западного ветра. В верхнем 2-х м слое эпилимниона течение в основном ветровое южного направления. На горизонтах от 2 до 4-х м прослеживается

компенсационное течение северного направления, что соответствует действию предшествующего съемке ветра южных румбов. В средней части эпилимниона и в термоклине перенос воды в целом южного направления. Гиполимнион в северной части озера охвачен южным переносом воды, тогда как в южной половине озера прослеживается компенсационное течение северного направления. Кроме то-

го, структура течений осложняется наличием зон конвергенций и дивергенций течений, которые образуются в результате формирования внутренних сейш и внутренних волн (рис. 13).

Таким образом, проанализировав в сравнении рассмотренные выше схемы циркуляции воды, попытаемся сформулировать возможный алгоритм формирования течений в оз. Плесеево в период с 23 по 24 августа 2014 г. Воздействие преобладающего южного и юго-западного ветра на протяжении 10 дней перед съемкой течений привело к установлению в озере горизонтальной циркуляции воды, состоящей из двух разнонаправленных круговоротов (рис. 11b). В вертикальном плане сформировался двухслойный перенос воды: в верхних слоях эпилимниона – в северном направлении, в средних и придонных слоях – в южном направлении.

Воздействие сильного ветра северо-западных румбов накануне съемки привело

к перестройке течений в верхнем слое эпилимниона. Однако глубже в пределах большей части водоема еще сохранялась структура течений, сформированная ветром южных румбов. В результате нагона воды у южного берега озера и заглубления термоклина в гипolimнионе стало формироваться компенсационное течение северного направления. В результате перекоса термоклина и возникновения горизонтальных градиентов плотности воды в металимнионе, образуется плотностное течение, отчасти зафиксированное профилографом. Интегральная циркуляция воды, рассчитанная по модели однородного водоема при ветре 287° , до конца не устанавливается, но частично соответствует переносу воды, полученному в результате измерений. Ослабление ветра на второй день съемки приводит к возникновению в озере внутренних сейш и внутренних волн, усложняющих вертикальную структуру течений.

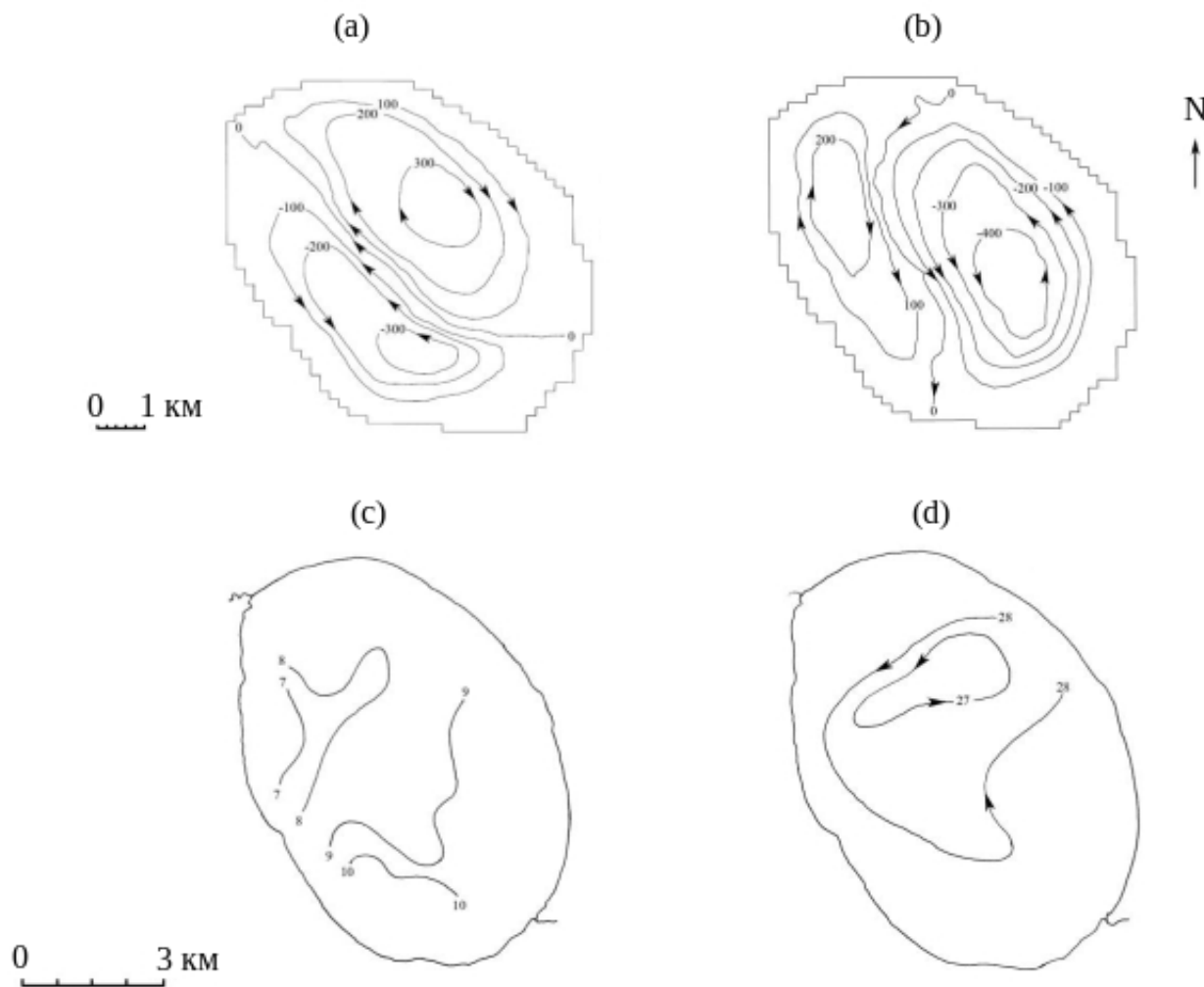


Рис. 11. Интегральная циркуляция воды при ветре 287° (a) и 195° (b) скоростью 4.5 м/с, положение максимального градиента температуры воды (c) и динамическая топография поверхности (мм) оз. Плесеево.

Fig. 11. Integral water circulation with winds of 287° (a) and 195° (b) at a speed of 4.5 m/s, the position of the maximum water temperature gradient (c) and the dynamic surface topography (mm) of Lake Pleshcheyevo.

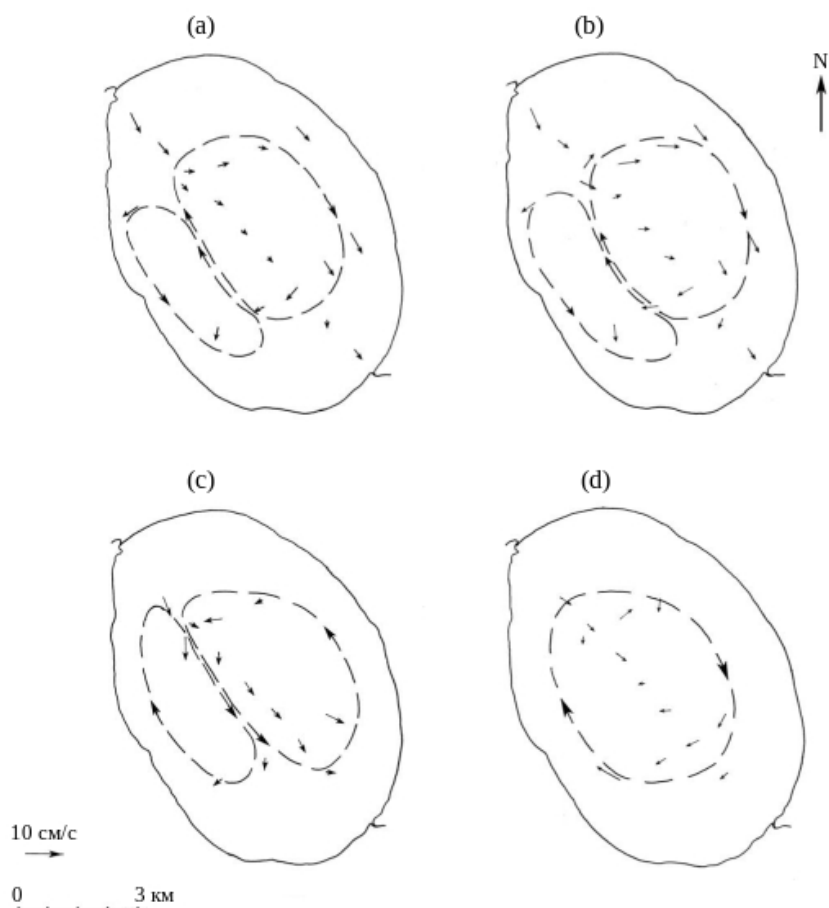


Рис. 12. Схемы полей течений, измеренных в оз. Плесеево 23–24 августа 2014 г.: а – осредненные по всей толще воды, б – в эпилимнионе (слой 0–8 м), с – в металимнионе (слой 8–12 м), д – в гипolimнионе (слой >12 м). Прямые стрелки – векторы переноса воды, прерывистые линии – наиболее вероятная циркуляция воды в каждом слое.

Fig. 12. Schemes of the current fields measured in Lake Pleshcheyevo in August 23–24, 2014: a – averaged over the entire water column, b – in the epilimnion (layer 0–8 m), c – in the metalimnion (layer 8–12 m), d – in the hypolimnion (layer >12 m) The straight arrows are the water transfer vectors, the dashed lines are the most probable water circulation in each layer.

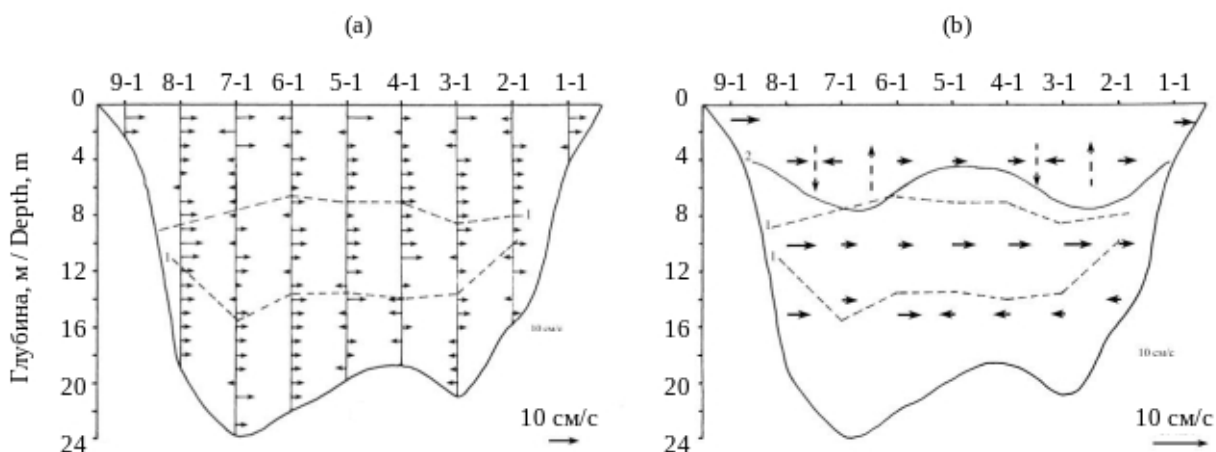


Рис. 13. Составляющие вектора скорости течения на продольный разрез оз. Плесеево (а) и осредненные по слоям (эпи-, мета- и гипolimнион) векторы переноса воды (б) по измерениям 23–24 августа 2014 г. 1 – границы металимниона, 2 – возможный профиль внутренней волны, пунктирные стрелки – возможные вертикальные движения воды.

Fig. 13. The components of the vector of the current velocity to the longitudinal section of the Lake Pleshcheyevo (a) and averaged over the layers (epi-, meta-, and hypolimnion) water transfer vectors (b) as measured on August 23–24, 2014. 1 – boundaries of the metalimnion, 2 – possible profile of the internal wave, dashed arrows – possible vertical movements water.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследований показывают, что годовой термический цикл оз. Плещеево характерен для небольших достаточно глубоких естественных водоемов умеренных широт. Климатические особенности конкретного года могут приводить к смещению сроков наступления основных периодов и отдельных фаз годового термического цикла. Горизонтальная и вертикальная структура поля температуры воды, а также процессы, обуславливающие ее пространственно-временную изменчивость во многом сходны с таковыми в крупных глубоких озерах.

Преобладающие динамические процессы в озере – ветровое волнение и ветровые течения. Плотность воды оказывает локальное влияние на формирование поля течений и проявляется в большей степени в пределах термоклина. Важную роль в динамике водной толщи озера играют внутренние сейши и широкий спектр внутренних волн.

На данный момент остаются не выясненными следующие вопросы.

1. Не известна амплитуда колебаний границ термоклина у наветренного берега при сильном ветровом воздействии, причинами которых могут быть нагон воды и, соответственно, заглупление термоклина, а также сейшевые колебания поверхности раздела плотностей воды в случае прекращения ветрового воздействия.
2. Отсутствие длительных рядов наблюдений за структурой течений при различных ме-

теорологических условиях не позволяют однозначно определить установление и затухание той или иной циркуляции воды, формирующейся при длительном ветровом воздействии одного направления. Приведенные результаты исследований показали лишь сложную структуру течений в горизонтальном и вертикальном плане в случае быстро меняющегося по направлению ветра.

3. Не выяснена возможность формирования в эпилимнионе продольной циркуляции воды, образующейся в результате наклона термоклина – “гипотеза конвейерной ленты” (conveyor belt hypothesis) [Blukacz et al., 2009; Verhagen, 1994; Webster, 1990]. Такая циркуляция воды является основным механизмом переноса фито- и зоопланктона в верхнем однородном слое вдоль продольной оси озера.
4. Не выяснена возможность существования в озере внутренних волн Кельвина, распространяющихся вдоль контура берега и вызывающих колебание границ термоклина.
5. До конца не выяснена роль гидродинамических факторов в вертикальном и горизонтальном распределении отдельных видов гидробионтов.

Для получения ответа на поставленные вопросы необходимы стационарные наблюдения на водоеме с установкой ряда АБС, а также использование современной аппаратуры для мобильной регистрации параметров течений в пределах акватории озера.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность научному сотруднику лаборатории гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН А.В. Законновой за помощь в подготовке первичных материалов.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690104-3 и № ААААА18-118012690106-7 при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский Дом печати”, 2003. 192 с.
- Боуден К. Физическая океанография прибрежных вод: Пер. с англ. М.: Мир, 1988. 324 с.
- Бояринов П.М., Петров М.П. Процессы формирования термического режима глубоких пресноводных водоемов. Л.: Наука, 1991. 176 с.
- Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Александрова Т.М. Описание массива данных суточной температуры воздуха и количества осадкой на метеорологических станциях России и бывшего СССР (ТТТР). Свидетельство о государственной регистрации базы данных № 2014620942 / ВНИИГМИ-МЦД. Обнинск, 2019. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperatureprecipitation#описание-массива-данных> (дата обращения: 17.10.2019).
- Зубов Н.Н., Мамаев О.И. Динамический метод вычисления элементов морских течений. Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1956. 116 с.
- Коршунова Н.Н., Швець Н.В. Изменение норм основных климатических параметров на территории России за последние десятилетия. Труды ВНИИГМИ-МЦД, выпуск 178, 2014. URL: <http://meteo.ru/publications/126-trudy-vniigmi/trudy-vniigmi-ntsd-vypusk-178-2014-g/526-izmenenie-norm-osnovnykh-klimaticheskikh-parametrov-na-territorii-rossii-za-poslednie-desyatiletia> (дата обращения: 17.10.2019).

- Лобанов В.А., Тоцакова Г.Г. Особенности и причины современных климатических изменений в России. Географический вестник. 2016. № 3 (38). С. 79–87.
- Малин М.И., Борисенко Э.С., Герасимов Ю.В., Цветков А.И. Проблема придонной гипоксии озера Плещеево и вертикальное распределение ряпушки в этот период “Особо охраняемые природные территории: состояние, проблемы и перспективы развития: Всерос. научно-практич. конфер. (с международным участием) 23–26 сентября 2018 г.”. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 124–128.
- Нестеров Е.С. Североатлантическое колебание: атмосфера и океан. М.: Триада, лтд, 2013. 144 с.
- Поддубный С.А., Балонов И.М., Краснопер Е.В. О влиянии горизонтальной циркуляции вод на распределение фитопланктона в оз. Плещеево. Водные ресурсы. 1987. № 2. С. 119–123.
- Поддубный С.А. Особенности термической стратификации и вертикального перемешивания в озере Плещеево. Труды Всероссийской научной конференции, посвященной 300-летию Отечественного флота. Переславль-Залесский 30 июня–2 июля 1992 г. Вып. 3. Переславль-Залесский, 1992. С. 20–27.
- Поддубный С.А., Базаров М.И., Фурса Н.Н. Роль течений в распределении пелагических рыб в озере Плещеево. Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. с. 159–164.
- Поддубный С.А., Литвинов А.С. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево. Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. С. 13–18.
- Поддубный С.А., Сухова Э.В. Моделирование влияния гидродинамических и антропогенных факторов на распределение гидробионтов в водохранилищах (руководство для пользователей). Рыбинск: Изд-во ОАО “Рыбинский дом печати”, 2002. 120 с.
- Рыбак Е.А., Рыбак О.О. О спектральной структуре североатлантического колебания. Метеорология и гидрология. 2005. № 3. С. 69–77.
- Самолубов Б.И., Иванова И.Н., Будников А.А., Цветков А.И. Циркуляция, внутренняя волна, интрузия и перенос примесей в озере. ВМУ. Серия 3. Физика. Астрономия. 2015. № 6. С. 107–111.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.
- Фельзенбаум А.И. Теоретические основы и методы расчета установившихся морских течений. М.: Наука, 1960. 127 с.
- Эдельштейн К.К. Гидрология озер и водохранилищ. М.: Издательство “Перо”. 2014. 399 с.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Якубайлик Т.В., Компаниец Л.А. Моделирование ветровой циркуляции и температурной стратификации в озере Шира в летний период. Труды Международной конференции “Актуальные проблемы вычислительной и прикладной математики – 2015”. Новосибирск. 19–23 октября 2015 г. [Электрон. ресурс] <http://conf.nsc.ru/amca15>. Новосибирск: Абвей, 2015. С. 879–887.
- Blukacz E.A., Shuter B.J., Sprules W.G. Towards understanding the relationship between wind conditions and plankton patchiness. Limnol. Oceanogr. 2009. Vol. 54. № 5. P. 1530–1540.
- Cossu R., Ridgway M.S., Li J.Z., Chowdhury M.R., Wells M.G. Wash-zone dynamics of the thermocline in Lake Simcoe, Ontario. Journal of Great Lakes Research. 2017. Vol. 43. P. 689–699.
- National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA) Center for Weather and Climate Prediction [электронный ресурс, последнее посещение 23.10.2020]
- Spigel R.H., Imberger J. The classification of mixed-layer dynamic in lake of small to medium size. J. Phys. J. Oceanogr. 1980. Vol. 10. № 7. P. 1104–1121.
- Verhagen Jan H.G. Modeling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven currents in lakes. Limnol. Oceanogr. 1994. Vol. 39. № 7. P. 1551–1565.
- Webster I.T. Effect of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes. Limnology and Oceanography. 1990, Vol. 35, № 5. P. 989–1001.

REFERENCES

- Bikbulatov E.S., Bikbulatova Ye.M., Litvinov A.S., Poddubnyy S.A. *Gidrologiya i gidrokhimiya ozera Nero* [Hydrology and hydrochemistry of Lake Nero]. Rybinsk: Izd-vo ОАО “Rybinskiy Dom pechati”, 2003, 192 p. [In Russian].
- Bowden K.F. *Physical oceanography of coastal waters*. New York, 1988, 324 p.
- Boyarinov P.M., Petrov M.P. *Protsessy formirovaniya termicheskogo rezhima glubokikh presnovodnykh vodoyemov* [The processes of formation of the thermal regime of deep freshwater reservoirs]. L.: Nauka, 1991, 176 p. (In Russian).
- Bulygina O.N., Razuvaev V.N., Aleksandrova T.M. Opisaniye massiva dannykh sutochnoy temperatury vozdukhа i kolichestva osadkoy na meteorologicheskikh stantsiyakh Rossii i byvshego SSSR (TTTR). Svidetel'stvo o gosudarstvennoy registratsii bazy dannykh № 2014620942 / VNI-IGMI-MTSD [Description of the data array of daily air temperature and precipitation at meteorological stations in Russia and the former USSR (TTTR). Certificate of state registration of the database No. 2014620942 / VNI-IGMI-WDC]. Obninsk, 2019. URL: <http://meteo.ru/data/162-temperatureprecipitation#opisaniye-massiva-dannykh> (data obrashcheniya: 17.10.2019). (In Russian).
- Edel'shteyn K.K. *Gidrologiya ozer i vodokhranilishch* [Hydrology of lakes and reservoirs]. M.: Izdatel'stvo “Pero”. 2014, 399 p. (In Russian).
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo* [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. L.: Nauka, 1989, 264 p. (In Russian).
- Fel'zenbaum A.I. *Teoreticheskiye osnovy i metody rascheta ustanovivshikhsya morskikh techeniy* [Theoretical foundations and methods for calculating steady sea currents]. M.: Nauka, 1960, 127 p. (In Russian).

- Korshunova N.N., Shvets' N.V. Izmeneniye norm osnovnykh klimaticheskikh parametrov na territorii Rossii za posledniye desyatiletiya [Changes in the norms of the basic climatic parameters in Russia over the past decades]. *Trudy VNIIGMI-MTSD*, 2014, vol. 178. (In Russian).
- Lobanov V.A., Toshchakova G.G. Osobennosti i prichiny sovremennykh klimaticheskikh izmene-niy v Rossii [Features and causes of modern climatic changes in Russia]. *Geograficheskii vestnik*, 2016, no. 3(38), pp. 79–87. (In Russian).
- Malin M.I., Borisenko E.S., Gerasimov YU.V., Tsvetkov A.I. Problema pridonnoy gipoksii ozera Pleshcheyevo i vertikal'noye raspredeleniye ryapushki v etot period. *Osobo okhranyayemye prirodnyye territorii: sostoyaniye, problema i perspektivy razvitiya: Vseros. nauchno-praktich. konfer. (s mezhdunarodnym uchastiyem) 23–26 sentyabrya* [The problem of bottom hypoxia of Lake Pleshcheyevo and the vertical distribution of vendace in this period]. Yaroslavl: Filigran', 2018, pp. 124–128. (In Russian).
- Nesterov Ye.S. Severoatlanticheskoye kolebaniye: atmosfera i okean [North Atlantic Oscillation: atmosphere and ocean]. M.: Triada, ltd, 2013, 144 p. (In Russian).
- Poddubnyi S.A. Osobennosti termicheskoy stratifikatsii i vertikal'nogo peremeshivaniya v ozere Pleshcheyevo [Features of thermal stratification and vertical mixing in the lake Pleshcheyevo]. *Trudy Vserossiyskoy nauchnoy knferentsii, posvyashchennoy 300-letnemu yubileyu Otechestvennogo flota Pereslavl-Zalessky June 30–July 2, 1992*, vol. 3, pp. 20–27. (In Russian).
- Poddubnyi S.A., Balonov I.M., Krasnoper Ye.V. O vliyani gorizontal'noy tsirkulyatsii vod na raspredeleniye fitoplanktona v oz. Pleshcheyevo [On the effect of horizontal water circulation on the distribution of phytoplankton in Lake Pleshcheyevo]. *Vodnyye resursy*, 1987, no. 2, pp. 119–123. (In Russian).
- Poddubnyi S.A., Bazarov M.I., Fursa N.N. Rol' techeniy v raspredelenii pelagicheskikh ryb v ozere Pleshcheyevo [The role of currents in the distribution of pelagic fish in Lake Pleshcheyevo]. *Funktsionirovaniye ozernykh ekosistem*. Rybinsk, 1983, pp. 159–164. (In Russian).
- Poddubnyi S.A., Litvinov A.S. O gorizontal'noy tsirkulyatsii vod v oz. Pleshcheyevo [On the horizontal circulation of water in the lake Pleshcheyevo]. *Funktsionirovaniye ozernykh ekosistem*. Rybinsk, 1983, pp. 13–18. (In Russian).
- Poddubnyi S.A., Sukhova E.V. Modelirovaniye vliyaniya gidrodinamicheskikh i antropogennykh faktorov na raspredeleniye gidrobiontov v vodokhranilishchakh (rukovodstvo dlya pol'zovateley) [Modeling the influence of hydrodynamic and anthropogenic factors on the distribution of hydrobionts in reservoirs (user manual)]. Rybinsk: Izd-vo OAO "Rybinskiy dom pechati", 2002, 120 p. (In Russian).
- Rybak Ye.A., Rybak O.O. O spektral'noy strukture severoatlanticheskogo kolebaniya [On the spectral structure of the North Atlantic Oscillation]. *Meteorologiya i gidrologiya*, 2005, no. 3, pp. 69–77. (In Russian).
- Samolyubov B.I., Ivanova I.N., Budnikov A.A., Tsvetkov A.I. Tsirkulyatsiya, vnutrennyaya volna, intruziya i perenos primesey v ozere [Circulation, internal wave, intrusion and transport of impurities in the lake]. *VMU. Seriya 3. Fizika. Astronomiya*, 2015, no. 6, pp. 107–111. (In Russian).
- Stolbunova V.N. Zooplankton ozera Pleshcheyevo [Zooplankton Lake Pleshcheyevo]. M: Nauka, 2006, 152 p. (In Russian).
- Yakubaylik T.V., Kompaniyets L.A. Modelirovaniye vetrovoy tsirkulyatsii i temperaturnoy stratifikatsii v ozere shira v letniy period [Modeling of wind circulation and temperature stratification in the Shira lake in summer]. *Trudy Mezhdunarodnoy konferentsii "Aktual'nyye problemy vychislitel'noy i prikladnoy matematiki – 2015"*. Novosibirsk. 19–23 oktyabrya 2015 g. [Elektron. resurs] <http://conf.nsc.ru/amca15>. Novosibirsk: Abvey, 2015, pp. 879–887. (In Russian).
- Zubov N.N., Mamayev O.I. *Dinamicheskii metod vychisleniya elementov morskikh techeniy* [A dynamic method for calculating elements of sea currents]. L.: Gidrometeorologicheskoye izdatel'stvo, 1956, 116 p. (In Russian).

THERMAL AND DYNAMIC PROCESSES IN LAKE PLESHCHEVO

S. A. Poddubnyi¹, A. I. Tsvetkov¹, I. N. Ivanova², A. A. Budnikov², M. V. Tsvetkova¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: spod@ibiw.ru*

²*Department of Marine and Inland Water Physics, Faculty of Physics, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia, e-mail: aa.budnikov@physics.msu.ru*

The features of the formation of thermal stratification and dynamic processes in the Lake Pleshcheyevo during the growing season are considered. The analysis of long-term changes in the climatic characteristics of the lake basin is carried out. The features of atmospheric circulation were studied using long-term daily values of the North Atlantic Oscillation Index. Based on long-term data from temperature recorders located in the water column, the phases of the annual thermal cycle of the lake are described in detail. The periods of formation and destruction of temperature stratification are determined, and the features of the thermocline dynamics under various wind effects are revealed. The mixing mechanisms of individual layers of the lake are characterized. The results of calculations of the distribution over the water area of elements of wind waves are presented. Using spectral analysis of water temperature series, the possibility of the existence of internal waves of various nature in the lake is shown. The contribution of wind and internal waves to the mixing of the water column is estimated. Wind currents are calculated on the basis of a stationary model of a homogeneous reservoir, taking into account the bottom topography and wind exposure. The possibility of forming density currents calculated by the dynamic method in the lake is estimated. The results of measuring currents at individual horizons with an RCM 9 LW profiler (Aanderaa Instruments) are presented. The circulating nature of the movement of water in the lake is revealed, complicated by the action of long-period internal waves.

Keywords: thermal stratification, wind waves, wind currents, density flows, internal waves

ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ПРИТОКОВ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Н. Г. Отыукова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: ong70@mail.ru*

Поступила в редакцию: 21.02.2020

Представлены результаты гидрохимического состава 15 притоков оз. Плещеево. В водотоках отчетливо прослеживается сезонная динамика содержания показателей солевого состава, зависимость его от характера питания рек. Неоднородность рельефа и геологического строения водосбора оз. Плещеево, а так же антропогенное воздействие обуславливают различие химического состава растворенных веществ в притоках. Долины притоков, лежащих в моренных глинах и песках северных склонов Клинско-Дмитровской гряды отличаются повышенной минерализацией по сравнению с притоками, долины которых расположены в низменной, заболоченной местности. Повышенное содержание железа общего в течение всего периода наблюдений отмечено в водотоках с преимущественно болотным и подземным типами питания. Преобладающая форма железа – взвешенная. Наибольшие концентрации железа общего для большинства притоков присущи весенне-летнему периоду с постепенным понижением к осени.

Ключевые слова: малые реки, притоки озера Плещеево, солевой состав, железо общее, железо растворенное.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10010

ВВЕДЕНИЕ

Гидрохимический состав малых рек определяется особенностью местного стока, представляющего собой воды, образующиеся из атмосферных осадков, выпавших на поверхность водосбора и сформировавших свой химический состав в процессе стекания в его пределах [Воронков, 1963 (Voronkov, 1963)]. Так же важным фактором, определяющим химический состав речных вод, являются почвенно-геологические условия их водосбора. Для русловой сети малых рек характерно в короткие межсезонные периоды смешение вод различного происхождения и резко выраженное сезонное изменение химического состава воды вследствие слабой гидрохимической инерции.

Реки Ярославской области имеют смешанное питание. Годовой сток рек характеризуется высоким весенним половодьем, низкой зимней и летней меженью, небольшими летне-осенними паводками. Зимний сток формируется до 99% за счет подземных вод, весенний – до 90% определяется снеговыми водами. Доля дождевого питания составляет от 0 до 10%, доля подземного – от 1 до 15% [Рохмистров, 2004 (Rohmistrov, 2004)].

По классификации О.А. Алекина [Алекин, 1970 (Alyekin, 1970)], реки Ярославского

Поволжья относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы, к категории рек со средней и повышенной минерализацией. Основным ионом речных вод Ярославского Поволжья, определяющим их химические особенности, является гидрокарбонат-ион, источником которого служат карбонаты кальция и магния. В зимнюю и летнюю межень его содержание доходит до 46 мг-экв./%, в половодье уменьшается до 32 мг-экв./% [Рохмистров, 2004 (Rohmistrov, 2004)]. Причиной повышенного значения этого компонента в меженный период служит грунтовое питание, для которого характерно преобладание в стоке гидрокарбонат-иона. Максимальное значение минерализации наблюдается в межень – до 511 мг/дм³, минимальное – в период весеннего половодья – до 85 мг/дм³ [Рохмистров, Разгулин, 1974 (Rohmistrov, Razgulin, 1974)]. Так, малый приток Рыбинского водохранилища р. Ильд в зависимости от сезона характеризуется средними значениями минерализации в пределах 275–613 мг/дм³ [Otyukova, 2019; 2020].

Цель работы – гидрохимическое исследование притоков оз. Плещеево на предмет содержания в воде компонентов солевого состава, железа общего и растворенного.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа по исследованию гидрохимического режима притоков оз. Плещеево была проведена в вегетационный период 2017 г. и в начале половодья 2018 г.

Пробы отбирались с поверхностного го-

ризонта в одной точке устьевой области каждого притока один раз за сезон. Cl⁻, SO₄²⁻, K⁺, Na⁺, Mg²⁺, Ca²⁺ определялись методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза “Капель”.

HCO_3^- – расчетным методом. Железо общее (Fe_o) и растворенное (Fe_p) – фотометрическим методом с орто-фенантролином. Железо растворенное определялось в фильтрате, полученном фильтрованием пробы через мембран-

ный фильтр Synpor с диаметром пор 0.45 мкм. Статистическая обработка полученных данных проведена с помощью программы “Statistica 6.0” с определением средних величин и выполнением корреляционного анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Озеро Плещеево расположено в южной части Ярославской области на восточной окраине Нерльской низины, представляющей собой флювиогляциальную равнину московского оледенения. Площадь озера – около 51 км², максимальная длина – 9.5 км, ширина – 6.5 км, глубина – 25 м, объем воды – 0.58 км³. Площадь водосборного бассейна, включая водоем, составляет 408 км². Преобладающие типы почв – дерново-среднеподзолистые, тяжело- и среднесуглинистые. Берега низменные, заболоченные. Большая часть побережья занята лугами и кустарниками. Бассейн озера расположен в зоне достаточного увлажнения, в подзоне смешанных лесов. Норма годовых осадков по данным метеостанции г. Переславль-Залесского составляет 590 мм. [Экосистема..., 1989 (Ecosistema..., 1989)]. Режим водного питания озера определяется особенностями геологического строения водосбора и климатическими факторами. Исток самого крупного притока озера – р. Трубеж, находится в Берендеевском болоте на водоразделе бассейнов рек Оки и Верхней Волги. Длина реки 32 км, ширина 36 м. Существенное влияние на качество воды р. Трубеж оказывает г. Переславль-Залесский, расположенный в нижнем течении реки. Все остальные притоки озера имеют длину до 10 км. Из озера вытекает единственная река – Векса, длиной 8 км. Водный баланс озера складывается из поверхностного стока р. Трубеж, впадающих водотоков, склонового стока и осадками на зеркало. Расходная часть баланса на три четверти определяется стоком р. Вексы.

Долины притоков, лежащих в моренных глинах и песках северных склонов Клиньско-Дмитровской гряды (Трубеж, Куротень, Веськовка, Малая Слуда, Ключ Гремяч и др.) отличаются повышенной минерализацией по сравнению с притоками, долины которых расположены в низменной, заболоченной местности (Кухмарка и др.), где в течение всего периода наблюдений вода менее минерализованная (см. таблицу). По данным [Экосистема..., 1989 (Ecosistema..., 1989)] характеру водного режима р. Трубеж близки р. Куротень, ручьи Веськовка, Язевка, Большая Слуда. В течение большей части года эти притоки несут более минерализованные воды с повышенным содержанием биогенных элементов, по сравнению с водами озера.

Из всех притоков оз. Плещеево наиболее изучен гидрохимический режим р. Трубеж. С развитием промышленности г. Переславль-Залесского росло негативное воздействие на реку, вызванное сбросом сточных вод предприятий непосредственно в водоток. В 1980 г. благодаря отводу основной части стоков в оз. Сомино, минуя р. Трубеж, снизился уровень основных элементов солевого состава в реке и стабилизировался их режим [Экосистема..., 1989 (Ecosistema..., 1989)]. О влиянии города на качество воды р. Трубеж свидетельствует значительное увеличение содержания натрия, калия, сульфатов, хлоридов, биогенных элементов.

В силу неоднородного геологического строения водосбора оз. Плещеево, гидрохимический состав его притоков так же неоднороден. Так, содержание Fe_o находится в пределах 0.04–11.2 мг/дм³, а Fe_p – 0–5.59 мг/дм³ (см. таблицу). Повышенное содержание Fe_o в течение всего периода наблюдений отмечено в ключах Гремяч и Безымянном, а так же водотоках, берущих свое начало в болотистых массивах. Приток Еглевки, ключи Гремяч и Безымянный питают преимущественно подземные источники с большим содержанием гидроокиси железа. Концентрация железа общего в этих водотоках была высокой на протяжении всего периода исследований. Преобладающая форма железа – взвешенная, коэффициент $\text{Fe}_{\text{раств}}/\text{Fe}_{\text{взв.}}$ не превышает 0.05. Максимальные концентрации Fe_o и Fe_p характерны для руч. Язевка с преимущественно болотным типом питания. Вода имеет цвет от бурого из-за выхода железистых вод из бывших родников до серого от торфянистой крошки. Антропогенное воздействие на водоток в виде торфоразработок негативно сказывается на ее гидрохимическом составе. Здесь отмечены максимальные значения железа общего и растворенного.

Наибольшие концентрации Fe_o для большинства притоков присущи весенне-летнему периоду с постепенным понижением к осени. Приток Векса, вытекающий из озера, имеет схожие с озерной водой гидрохимические характеристики.

Основным фактором, формирующим химический состав поверхностных вод, является ионно-солевой состав. За исследованный период

среднее значение минерализации в притоках оз. Плещеево составляет 364 мг/дм³ с минимумом 109 мг/дм³ и максимумом 588 мг/дм³.

Наименьшие значения минерализации для исследованных водотоков характерны для периода половодья. В это время значения минерализации находятся в пределах от 152 мг/дм³ (руч. Язевка) до 477 мг/дм³ (ключ Безымянный) (см. таблицу). В половодье талые маломинерализованные воды, стекая по замерзшему грунту, мало обогащаются солями. Поэтому, поступая в речную сеть, они

резко снижают минерализацию воды. Далее к летней межени русла рек заполняются минерализованными почвенно-грунтовыми водами, которые, в свою очередь, вытесняют подземные воды летней межени. При этом минерализация воды значительно возрастает и становится максимальной за весь период наблюдений, составляя от 280 мг/дм³ (р. Кухмарка) до 588 мг/дм³ (р. Веськовка). Осенью за счет разбавления дождевыми паводками значения минерализации рек снижаются до 109 мг/дм³ (руч. Язевка) – 479 мг/дм³ (приток Еглевки).

Показатели гидрохимического состава оз. Плещеево и его притоков за исследованный период (числитель – мг/дм³, знаменатель – мг-экв/дм³)

Indicators of the hydrochemical composition of Lake Pleshcheyevo and its tributaries for the studied period (numerator – mg / dm³, denominator – mg-eq/dm³)

Объект Object	Сезон Season	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻	ΣИ ΣI	Fe _p Fe _{dis}	Fe _o Fe _{tot}
Векса Veksa	Половодье High water	<u>34.46</u>	<u>13.62</u>	<u>7.97</u>	<u>3.00</u>	<u>14.91</u>	<u>14.55</u>	<u>155.6</u>	<u>244.11</u>	0.2	0.35
	Весна Spring	<u>39.36</u>	<u>13.88</u>	<u>7.24</u>	<u>2.74</u>	<u>8.72</u>	<u>14.99</u>	<u>178.79</u>	<u>265.72</u>	0.01	0.17
	Лето Summer	<u>43.6</u>	<u>16.43</u>	<u>9.49</u>	<u>3.03</u>	<u>8.75</u>	<u>12.4</u>	<u>214.18</u>	<u>307.88</u>	0.15	0.37
	Осень Autumn	<u>34.59</u>	<u>13.81</u>	<u>8.04</u>	<u>2.81</u>	<u>7.63</u>	<u>12.76</u>	<u>170.86</u>	<u>250.5</u>	0.05	0.15
	Половодье High water	<u>24.92</u>	<u>6.62</u>	<u>3.56</u>	<u>1.17</u>	<u>3.53</u>	<u>5.67</u>	<u>107.1</u>	<u>152.87</u>	1.9	2.24
	Весна Spring	<u>30.24</u>	<u>8.09</u>	<u>3.94</u>	<u>1.28</u>	<u>1.74</u>	<u>2.71</u>	<u>138.52</u>	<u>186.52</u>	1.23	1.68
Язевка Yazevka	Лето Summer	<u>58.81</u>	<u>12.78</u>	<u>3.53</u>	<u>1.01</u>	<u>0.7</u>	<u>2.99</u>	<u>249.57</u>	<u>329.39</u>	5.59	11.2
	Осень Autumn	<u>18.0</u>	<u>4.42</u>	<u>2.72</u>	<u>1.17</u>	<u>1.26</u>	<u>8.19</u>	<u>73.22</u>	<u>108.98</u>	0.63	1.9
	Половодье High water	<u>30.0</u>	<u>8.44</u>	<u>6.0</u>	<u>2.3</u>	<u>4.82</u>	<u>8.84</u>	<u>134.24</u>	<u>194.64</u>	0.21	4.26
	Весна Spring	<u>38.91</u>	<u>10.11</u>	<u>4.55</u>	<u>1.78</u>	<u>4.92</u>	<u>7.48</u>	<u>165.97</u>	<u>233.72</u>	0.49	1.96
	Лето Summer	<u>73.08</u>	<u>18.54</u>	<u>7.42</u>	<u>2.51</u>	<u>7.76</u>	<u>8.91</u>	<u>314.25</u>	<u>432.47</u>	0.18	1.45
	Осень Autumn	<u>40.7</u>	<u>11.83</u>	<u>5.24</u>	<u>2.43</u>	<u>5.14</u>	<u>11.56</u>	<u>176.96</u>	<u>253.86</u>	0.13	1.57
Куротень Kuroten	Половодье High water	<u>31.32</u>	<u>7.31</u>	<u>4.76</u>	<u>1.9</u>	<u>5.21</u>	<u>9.75</u>	<u>126.31</u>	<u>186.56</u>	0.16	0.95
	Весна Spring	<u>40.57</u>	<u>9.78</u>	<u>7.42</u>	<u>2.23</u>	<u>3.09</u>	<u>11.17</u>	<u>175.13</u>	<u>249.39</u>	0.18	0.55
	Лето Summer	<u>72.79</u>	<u>17.16</u>	<u>6.17</u>	<u>1.62</u>	<u>3.77</u>	<u>8.96</u>	<u>308.15</u>	<u>418.62</u>	0.09	0.35
	Осень Autumn	<u>50.02</u>	<u>13.95</u>	<u>5.35</u>	<u>1.55</u>	<u>3.16</u>	<u>10.52</u>	<u>220.28</u>	<u>304.83</u>	0.01	0.22
	Половодье High water	<u>71.41</u>	<u>19.05</u>	<u>7.78</u>	<u>1.64</u>	<u>6.14</u>	<u>8.0</u>	<u>315.47</u>	<u>429.49</u>	0.05	3.7
	Весна Spring	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Еглевка Eglevka	Лето Summer	<u>93.58</u>	<u>23.88</u>	<u>7.81</u>	<u>1.56</u>	<u>4.28</u>	<u>8.21</u>	<u>410.67</u>	<u>549.99</u>	0.05	4.49
	Осень Autumn	<u>80.22</u>	<u>21.49</u>	<u>7.31</u>	<u>1.33</u>	<u>3.0</u>	<u>7.28</u>	<u>358.8</u>	<u>479.43</u>	0.01	3.56
	Половодье High water	<u>42.04</u>	<u>10.93</u>	<u>5.0</u>	<u>1.72</u>	<u>4.15</u>	<u>11.41</u>	<u>176.96</u>	<u>252.21</u>	0.14	1.67
	Весна Spring	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Лето Summer	<u>4.67</u>	<u>1.97</u>	<u>0.34</u>	<u>0.04</u>	<u>0.12</u>	<u>0.17</u>	<u>6.73</u>	<u>14.04</u>	–	–
	Осень Autumn	<u>4.0</u>	<u>1.77</u>	<u>0.32</u>	<u>0.03</u>	<u>0.09</u>	<u>0.15</u>	<u>5.88</u>	<u>12.24</u>	–	–
Приток Еелевки The influx of Elevka	Половодье High water	<u>42.04</u>	<u>10.93</u>	<u>5.0</u>	<u>1.72</u>	<u>4.15</u>	<u>11.41</u>	<u>176.96</u>	<u>252.21</u>	0.14	1.67
	Весна Spring	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Лето Summer	<u>4.67</u>	<u>1.97</u>	<u>0.34</u>	<u>0.04</u>	<u>0.12</u>	<u>0.17</u>	<u>6.73</u>	<u>14.04</u>	–	–
	Осень Autumn	<u>4.0</u>	<u>1.77</u>	<u>0.32</u>	<u>0.03</u>	<u>0.09</u>	<u>0.15</u>	<u>5.88</u>	<u>12.24</u>	–	–
	Половодье High water	<u>42.04</u>	<u>10.93</u>	<u>5.0</u>	<u>1.72</u>	<u>4.15</u>	<u>11.41</u>	<u>176.96</u>	<u>252.21</u>	0.14	1.67
	Весна Spring	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Веслевка Veslevka	Лето Summer	<u>4.67</u>	<u>1.97</u>	<u>0.34</u>	<u>0.04</u>	<u>0.12</u>	<u>0.17</u>	<u>6.73</u>	<u>14.04</u>	–	–
	Осень Autumn	<u>4.0</u>	<u>1.77</u>	<u>0.32</u>	<u>0.03</u>	<u>0.09</u>	<u>0.15</u>	<u>5.88</u>	<u>12.24</u>	–	–
	Половодье High water	<u>42.04</u>	<u>10.93</u>	<u>5.0</u>	<u>1.72</u>	<u>4.15</u>	<u>11.41</u>	<u>176.96</u>	<u>252.21</u>	0.14	1.67
	Весна Spring	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
	Лето Summer	<u>4.67</u>	<u>1.97</u>	<u>0.34</u>	<u>0.04</u>	<u>0.12</u>	<u>0.17</u>	<u>6.73</u>	<u>14.04</u>	–	–
	Осень Autumn	<u>4.0</u>	<u>1.77</u>	<u>0.32</u>	<u>0.03</u>	<u>0.09</u>	<u>0.15</u>	<u>5.88</u>	<u>12.24</u>	–	–

Объект Object	Сезон Season	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻	ΣИ ΣI	Fe _p Fe _{dis}	Fe _o Fe _{tot}
Ключ Гремяч Key Gremyach	Весна Spring	<u>54.59</u> 2.72	<u>13.66</u> 1.12	<u>5.41</u> 0.24	<u>1.9</u> 0.05	<u>5.54</u> 0.16	<u>21.48</u> 0.45	<u>214.79</u> 3.52	<u>317.37</u> 8.26	0.01	0.22
	Лето Summer	<u>92.67</u> 4.52	<u>22.71</u> 1.87	<u>7.61</u> 0.33	<u>1.75</u> 0.05	<u>4.05</u> 0.11	<u>16.89</u> 0.35	<u>391.14</u> 6.41	<u>536.82</u> 13.74	0.03	0.55
	Осень Autumn	<u>66.92</u> 3.34	<u>17.95</u> 1.48	<u>6.49</u> 0.28	<u>1.69</u> 0.04	<u>2.73</u> 0.78	<u>20.62</u> 0.43	<u>239.81</u> 3.93	<u>356.21</u> 10.28	0	0.14
	Половодье High water	<u>69.0</u> 3.44	<u>18.14</u> 1.49	<u>6.45</u> 0.28	<u>1.46</u> 0.04	<u>2.75</u> 0.08	<u>10.4</u> 0.22	<u>302.05</u> 4.95	<u>410.25</u> 10.5	0.12	3.92
	Весна Spring	<u>78.33</u> 3.91	<u>19.36</u> 1.59	<u>6.96</u> 0.3	<u>1.78</u> 0.05	<u>3.27</u> 0.09	<u>12.23</u> 0.26	<u>335.61</u> 5.5	<u>457.54</u> 11.7	0.08	6.15
	Лето Summer	<u>94.34</u> 4.71	<u>23.5</u> 1.93	<u>7.32</u> 0.32	<u>1.56</u> 0.04	<u>2.13</u> 0.06	<u>9.51</u> 0.2	<u>411.28</u> 6.74	<u>549.64</u> 14.0	0.05	4.47
	Осень Autumn	<u>75.09</u> 3.75	<u>19.49</u> 1.6	<u>6.55</u> 0.29	<u>1.52</u> 0.04	<u>1.7</u> 0.05	<u>12.8</u> 0.27	<u>327.07</u> 5.36	<u>444.22</u> 11.36	0	3.11
	Половодье High water	<u>77.26</u> 3.86	<u>22.33</u> 1.84	<u>9.29</u> 0.4	<u>1.8</u> 0.05	<u>5.38</u> 0.16	<u>14.67</u> 0.31	<u>347.2</u> 5.69	<u>477.93</u> 12.31	0.26	2.24
	Весна Spring	<u>82.61</u> 4.12	<u>21.0</u> 1.73	<u>8.23</u> 0.36	<u>1.66</u> 0.04	<u>2.49</u> 0.07	<u>16.64</u> 0.35	<u>355.75</u> 5.83	<u>488.38</u> 12.5	0.01	2.69
	Лето Summer	<u>91.78</u> 4.58	<u>24.12</u> 1.99	<u>7.96</u> 0.35	<u>1.72</u> 0.04	<u>2.44</u> 0.07	<u>16.9</u> 0.35	<u>399.07</u> 6.54	<u>543.99</u> 13.92	0.12	6.71
	Осень Autumn	<u>76.56</u> 3.82	<u>21.25</u> 1.75	<u>7.8</u> 0.34	<u>1.62</u> 0.04	<u>1.7</u> 0.05	<u>15.21</u> 0.32	<u>340.49</u> 5.58	<u>464.63</u> 11.9	0	1.23
	Половодье High water	<u>58.54</u> 2.92	<u>15.56</u> 1.28	<u>13.94</u> 0.61	<u>1.2</u> 0.03	<u>27.36</u> 0.77	<u>13.45</u> 0.28	<u>231.27</u> 3.79	<u>361.32</u> 9.68	0.06	0.53
Веськовка Veskovka	Весна Spring	<u>67.11</u> 3.35	<u>16.85</u> 1.39	<u>10.95</u> 0.48	<u>1.9</u> 0.05	<u>9.62</u> 0.27	<u>14.03</u> 0.29	<u>287.4</u> 4.71	<u>413.86</u> 10.54	0.06	0.67
	Лето Summer	<u>98.0</u> 4.89	<u>25.15</u> 2.07	<u>12.68</u> 0.55	<u>1.86</u> 0.05	<u>10.66</u> 0.3	<u>12.57</u> 0.26	<u>427.14</u> 7.0	<u>588.06</u> 15.12	0.08	0.75
	Осень Autumn	<u>71.9</u> 3.59	<u>19.62</u> 1.62	<u>11.41</u> 0.5	<u>2.9</u> 0.07	<u>10.31</u> 0.29	<u>15.01</u> 0.31	<u>316.08</u> 5.18	<u>447.23</u> 11.56	0.01	0.81
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Весна Spring	<u>64.98</u> 3.24	<u>16.67</u> 1.37	<u>8.37</u> 0.36	<u>2.2</u> 0.06	<u>17.25</u> 0.49	<u>17.0</u> 0.35	<u>255.67</u> 4.19	<u>382.14</u> 10.06	0.04	0.76
	Лето Summer	<u>96.07</u> 4.79	<u>24.19</u> 1.99	<u>12.94</u> 0.56	<u>3.06</u> 0.08	<u>10.49</u> 0.3	<u>13.64</u> 0.28	<u>417.38</u> 6.84	<u>577.77</u> 14.84	0.32	0.35
	Осень Autumn	<u>73.95</u> 3.69	<u>19.39</u> 1.6	<u>10.08</u> 0.44	<u>3.53</u> 0.09	<u>9.74</u> 0.28	<u>18.72</u> 0.39	<u>310.59</u> 5.09	<u>446.0</u> 11.58	0.02	0.78
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Весна Spring	<u>40.46</u> 2.02	<u>10.37</u> 0.85	<u>19.28</u> 0.84	<u>3.61</u> 0.09	<u>22.12</u> 0.62	<u>19.83</u> 0.41	<u>169.03</u> 2.77	<u>284.7</u> 7.6	0.54	0.94
	Лето Summer	<u>78.15</u> 3.9	<u>20.32</u> 1.67	<u>17.57</u> 0.76	<u>1.61</u> 0.04	<u>17.7</u> 0.5	<u>4.88</u> 0.1	<u>352.09</u> 5.77	<u>492.32</u> 12.74	0.04	0.22
	Осень Autumn	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Половодье High water	<u>53.42</u> 2.67	<u>14.71</u> 1.21	<u>14.66</u> 0.65	<u>4.3</u> 0.11	<u>29.14</u> 0.82	<u>15.94</u> 0.33	<u>212.96</u> 3.49	<u>345.33</u> 9.28	0.08	0.78
Большая Слуда Great Sluda	Весна Spring	<u>52.9</u> 2.64	<u>13.79</u> 1.14	<u>15.08</u> 0.66	<u>3.89</u> 0.1	<u>20.42</u> 0.58	<u>14.84</u> 0.31	<u>222.72</u> 3.65	<u>343.64</u> 9.08	0.18	0.31
	Лето Summer	<u>71.31</u> 3.56	<u>19.59</u> 1.61	<u>29.07</u> 1.26	<u>4.35</u> 0.11	<u>45.06</u> 1.27	<u>12.1</u> 0.25	<u>306.32</u> 5.02	<u>487.7</u> 13.08	0.05	0.55
	Осень Autumn	<u>61.86</u> 3.09	<u>18.31</u> 1.51	<u>16.26</u> 0.71	<u>5.6</u> 0.14	<u>24.48</u> 0.69	<u>19.6</u> 0.41	<u>265.44</u> 4.35	<u>411.55</u> 10.9	0.08	0.78
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Весна Spring	<u>55.56</u> 2.77	<u>13.52</u> 1.11	<u>32.63</u> 1.42	<u>4.24</u> 0.11	<u>8.41</u> 0.24	<u>9.5</u> 0.2	<u>303.27</u> 4.97	<u>427.13</u> 10.82	0.05	0.16
	Лето Summer	<u>77.95</u> 3.89	<u>19.62</u> 1.62	<u>10.7</u> 0.47	<u>3.23</u> 0.08	<u>6.74</u> 0.19	<u>46.45</u> 0.97	<u>299.0</u> 4.9	<u>463.69</u> 12.12	0.03	0.28
	Осень Autumn	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Весна Spring	<u>55.56</u> 2.77	<u>13.52</u> 1.11	<u>32.63</u> 1.42	<u>4.24</u> 0.11	<u>8.41</u> 0.24	<u>9.5</u> 0.2	<u>303.27</u> 4.97	<u>427.13</u> 10.82	0.05	0.16
	Лето Summer	<u>77.95</u> 3.89	<u>19.62</u> 1.62	<u>10.7</u> 0.47	<u>3.23</u> 0.08	<u>6.74</u> 0.19	<u>46.45</u> 0.97	<u>299.0</u> 4.9	<u>463.69</u> 12.12	0.03	0.28
	Осень Autumn	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
Малая Слуда Little Sluda	Весна Spring	<u>55.56</u> 2.77	<u>13.52</u> 1.11	<u>32.63</u> 1.42	<u>4.24</u> 0.11	<u>8.41</u> 0.24	<u>9.5</u> 0.2	<u>303.27</u> 4.97	<u>427.13</u> 10.82	0.05	0.16
	Лето Summer	<u>77.95</u> 3.89	<u>19.62</u> 1.62	<u>10.7</u> 0.47	<u>3.23</u> 0.08	<u>6.74</u> 0.19	<u>46.45</u> 0.97	<u>299.0</u> 4.9	<u>463.69</u> 12.12	0.03	0.28
	Осень Autumn	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Весна Spring	<u>55.56</u> 2.77	<u>13.52</u> 1.11	<u>32.63</u> 1.42	<u>4.24</u> 0.11	<u>8.41</u> 0.24	<u>9.5</u> 0.2	<u>303.27</u> 4.97	<u>427.13</u> 10.82	0.05	0.16
	Лето Summer	<u>77.95</u> 3.89	<u>19.62</u> 1.62	<u>10.7</u> 0.47	<u>3.23</u> 0.08	<u>6.74</u> 0.19	<u>46.45</u> 0.97	<u>299.0</u> 4.9	<u>463.69</u> 12.12	0.03	0.28
	Осень Autumn	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Весна Spring	<u>55.56</u> 2.77	<u>13.52</u> 1.11	<u>32.63</u> 1.42	<u>4.24</u> 0.11	<u>8.41</u> 0.24	<u>9.5</u> 0.2	<u>303.27</u> 4.97	<u>427.13</u> 10.82	0.05	0.16
	Лето Summer	<u>77.95</u> 3.89	<u>19.62</u> 1.62	<u>10.7</u> 0.47	<u>3.23</u> 0.08	<u>6.74</u> 0.19	<u>46.45</u> 0.97	<u>299.0</u> 4.9	<u>463.69</u> 12.12	0.03	0.28
	Осень Autumn	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —
	Половодье High water	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —	— —

Объект Object	Сезон Season	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	HCO ₃ ⁻	ΣИ ΣI	Fe _p Fe _{dis}	Fe _o Fe _{tot}
Рябцовка Ryabtsovka	Осень	<u>71.39</u>	<u>19.68</u>	<u>6.97</u>	<u>3.67</u>	<u>12.41</u>	<u>14.29</u>	<u>300.22</u>	<u>428.63</u>	0.01	0.63
	Autumn	3.56	1.62	0.3	0.09	0.35	0.3	4.92	11.14		
	Половодье	<u>61.4</u>	<u>16.5</u>	<u>8.5</u>	<u>1.35</u>	<u>16.3</u>	<u>12.44</u>	<u>250.79</u>	<u>367.28</u>	0.02	0.28
	High water	3.06	1.36	0.37	0.04	0.46	0.26	4.11	9.66		
	Весна	<u>77.84</u>	<u>20.49</u>	<u>4.25</u>	<u>1.49</u>	<u>5.53</u>	<u>12.85</u>	<u>327.68</u>	<u>450.13</u>	0.01	0.55
	Spring	3.88	1.69	0.19	0.04	0.16	0.27	5.37	5.37		
	Лето	<u>78.47</u>	<u>20.76</u>	<u>4.61</u>	<u>1.53</u>	<u>4.22</u>	<u>12.9</u>	<u>334.39</u>	<u>456.88</u>	0.05	0.07
	Summer	3.92	1.71	0.2	0.04	0.12	0.27	5.48	11.74		
Кухмарка Kuhmarka	Осень	<u>74.64</u>	<u>21.09</u>	<u>4.14</u>	<u>1.3</u>	<u>4.17</u>	<u>11.47</u>	<u>324.63</u>	<u>441.44</u>	0	0.04
	Autumn	3.73	1.74	0.18	0.03	0.12	0.24	5.32	11.36		
	Половодье	<u>34.66</u>	<u>8.04</u>	<u>4.48</u>	<u>1.62</u>	<u>5.96</u>	<u>10.13</u>	<u>137.3</u>	<u>202.19</u>	0.51	2.12
	High water	1.73	0.66	0.2	0.04	0.17	0.21	2.25	5.26		
	Весна	<u>35.26</u>	<u>8.19</u>	<u>4.82</u>	<u>1.71</u>	<u>5.41</u>	<u>10.27</u>	<u>141.57</u>	<u>207.23</u>	0.64	2.46
	Spring	1.76	0.67	0.21	0.04	0.15	0.21	2.32	5.36		
	Лето	<u>47.77</u>	<u>11.49</u>	<u>4.93</u>	<u>1.78</u>	<u>5.41</u>	<u>4.44</u>	<u>204.42</u>	<u>280.24</u>	0.91	5.41
	Summer	2.38	0.95	0.21	0.05	0.15	0.09	3.35	7.18		
Озеро Плещеево Lake Pleshchee- vo	Осень	<u>43.49</u>	<u>10.54</u>	<u>4.92</u>	<u>1.84</u>	<u>3.72</u>	<u>12.21</u>	<u>179.4</u>	<u>256.12</u>	0.27	3.36
	Autumn	2.17	0.87	0.21	0.05	0.11	0.25	2.94	6.6		
	Половодье	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	High water	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Весна	<u>38.87</u>	<u>13.66</u>	<u>7.42</u>	<u>2.61</u>	<u>8.32</u>	<u>14.11</u>	<u>178.18</u>	<u>263.17</u>	0.02	0.07
	Spring	1.94	0.66	0.32	0.07	0.24	0.29	2.92	6.9		
	Лето	<u>35.13</u>	<u>14.85</u>	<u>7.43</u>	<u>2.67</u>	<u>8.05</u>	<u>12.89</u>	<u>174.52</u>	<u>255.54</u>	0	0.07
	Summer	1.75	1.22	0.32	0.07	0.23	0.27	2.86	6.72		
	Осень	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Autumn	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Примечание. “—” – нет данных.

Note. “—” – there is no data.

Содержание основного иона HCO_3^- , определяющего химические особенности речных вод в среднем составляет 256 мг/дм^3 с минимумом 73.2 мг/дм^3 (руч. Язевка) и максимумом 427 мг/дм^3 (р. Веськовка). По сезонам года содержание HCO_3^- в водотоках с преимущественно грунтовым типом питания изменяется незначительно – в 1.2–1.4 раза, в водотоках с преимущественно болотным питанием – в 3.4 раза. Содержание ионов Ca^{2+} и Mg^{2+} , обуславливающих жесткость воды, подвержено сезонным колебаниям и зависит от характера питания реки. Наименьшие концентрации этих компонентов наблюдаются в половодье и достигают максимальных значений в летнюю межень (см. таблицу). Между Ca^{2+} и Mg^{2+} отмечена значимая корреляционная зависимость, $r = 0.95$. Сульфат-ион в исследованных водотоках содержится в пределах от 2.7 мг/дм^3 (руч. Язевка) до 46.5 мг/дм^3 (Малая Слуда), среднее значение составляет 12.8 мг/дм^3 . Выявлена значимая корреляционная зависимость между SO_4^{2-} и K^+ , $r = 0.41$, что может указывать на биогенное про-

исхождение SO_4^{2-} . Сезонные амплитуды содержания K^+ и Na^+ невелики – до 2.0 мг/дм^3 и 4.0 мг/дм^3 соответственно. Исключение – реки Большая и Малая Слуда, где разница в содержании ионов натрия между сезонами может составлять $15\text{--}25 \text{ мг/дм}^3$. Средняя концентрация хлорид-иона составляет 8.5 мг/дм^3 , сезонные амплитуды его содержания – $1.5\text{--}25 \text{ мг/дм}^3$. Высокий значимый коэффициент корреляции $r = 0.71$ между Na^+ и Cl^- в водотоках может свидетельствовать о поступлении в воду веществ антропогенного происхождения.

Среднегодовое распределение главных ионов в исследованных объектах в относительных единицах выглядит следующим образом. На ионы HCO_3^- и Ca^{2+} приходится 39–47% и 27–33% соответственно; на Mg^{2+} – 12–17%; на $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ – 2.5–9%; на Cl^- – 0.6–8% и на SO_4^{2-} – 1–4%. Соотношение между основными ионами $\text{HCO}_3^- > \text{Ca}^{2+} > \text{Mg}^{2+} > \text{Na}^+ + \text{K}^+$ подтверждает принадлежность озера и его притоков к гидрокарбонатному классу кальциево-магниевого группы, что характерно для водоемов Ярославской области.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в притоках оз. Плещеево отчетливо прослеживается сезонная динамика содержания главных ионов. Величина минерализации речных вод меняется по сезонам, в за-

висимости от преобладающего типа питания, средние ее значения варьируют с минимумом в весеннее половодье и максимумом в летнюю межень. Неоднородность геологического

строения водосбора оз. Плещеево обуславливает различие химического состава растворенных веществ в притоках. Антропогенное воздействие и болотное питание значительно сказывается на большом содержании железа общего и растворенного в руч. Язевка. Значимая корреляционная связь между Na^+ и Cl^- в водотоках может свидетельствовать о поступлении в воду веществ антропогенного происхождения и косвенно указывать на загрязнение.

Результаты гидрохимических исследований притоков оз. Плещеево могут быть полезны при организации комплексного геоэкологического мониторинга, а так же при построении математических моделей для прогнозирования изменений гидрохимического режима озера в изменяющихся условиях среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы АААА–А18–118012690104–3 “Закономерности многолетних изменений гидрологических и гидрохимических условий в водоемах бассейна Верхней Волги”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л.: Гидрометеиздат, 1970. 444 с.
 Воронков П.П. Основные факторы и закономерности формирования химического состава воды малых водоемов // Труды Государственного Гидрологического института. Л.: Гидрометеиздат, 1963. Вып. 102. С. 120–135.
 Рохмистров В.Л. Малые реки Ярославского Поволжья. Ярославль, 2004. 55 с.
 Рохмистров В.Л., Разгулин С.М. Гидрохимический режим малых рек Ярославского Поволжья // Вопросы геоморфологии и гидрологии северной половины русской равнины. Ярославль: ЯГПУ им. К. Д. Ушинского, 1974. С. 64–73.
 Экосистема озера Плещеево. // под ред. Буторин Н.В., Складенко В.Л. Л.: “Наука”, 1989. 264 с.
 Otyukova N.G. 2019. Hydrochemical mode in riverine aquatic complexes, based on a small river Ild in Rybinsk reservoir basin, Russia // Water resources. Vol. 46. № 4. P. 424–427. doi: 10.31857/S0321-0596464424-427).
 Otyukova N.G. 2020. Hydrochemical Regime of Riverbed Ponds (the Case Study of a Small Tributary of the Rybinsk Reservoir) // Hydrobiological Journal. Vol. 56. № 2. P. 94–106. doi: 10.1615/HydrobJ.v56.i2.80.

REFERENCES

- Alyekin O.A. *The basics of hydrochemistry*. L.:Gidrometeo publishing, 1970, 444 p. ([In Russian])
 Ecosystem of Lake Pleshcheyevo. L.: “Science”, 1989, 264 p. (In Russian)
 Otyukova N.G. Hydrochemical mode in riverine aquatic complexes, based on a small river Ild in Rybinsk reservoir basin, Russia. *Water resources*, 2019, vol. 46, no. 4, pp. 424–427. doi: 10.31857/S0321-0596464424-427)
 Otyukova N.G. Hydrochemical regime of riverbed ponds (the case study of a small tributary of the Rybinsk Reservoir). *Hydrobiological Journal*, 2020, vol. 56, no. 2, pp. 94–106. doi: 10.1615/HydrobJ.v56.i2.80
 Rohmistrov V.L. *Small rivers of the Yaroslavl Volga*. Yaroslavl, 2004, 55 p. (In Russian)
 Rohmistrov V.L., Razgulin S.M. Hydrochemical regime of small rivers of the Yaroslavl Volga. *Questions of geomorphology and hydrology of the northern half of the Russian plain*. Yaroslavl: YAGPU them. K.D. Ushinsky. 1974, pp. 64–73. (In Russian)
 Voronkov P.P. The main factors and patterns of the formation of the chemical composition of water in small reservoirs. *Proceedings of the State Hydrological Institute*. L.: Gidrometeo publishing, 1963, Rel. 102. P. 120–135. (In Russian)

HYDROCHEMICAL REGIME OF FLOWS OF LAKE PLESHCHEYEVO(YAROSLAV REGION)

N. G. Otyukova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
 Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: ong70@mail.ru*

The results of the hydrochemical composition of 15 tributaries of Lake Plescheyevo are presented. In the watercourses, the seasonal dynamics of the content of indicators of salt composition and dependence on the nature of river nutrition are clearly traced. The heterogeneity of the relief and the geological structure of the catchment area of Lake Plescheyevo, as well as the anthropogenic impact, determine the difference in the chemical composition of the solutes in the tributaries. The valleys of tributaries lying in moraine clays and sands of the northern slopes of the Klinsko-Dmitrov Ridge are characterized by increased mineralization compared to tributaries whose valleys are located in low-lying, swampy terrain. An increased content of total iron during the entire observation period was noted in watercourses with predominantly swamp and underground types of nutrition. The predominant form of iron is suspended. The highest concentrations of iron common to most tributaries are inherent in the spring-summer period with a gradual decrease in autumn.

Keywords: small rivers, tributaries of Lake Plescheyevo, salt composition, total iron, dissolved iron

ИЗМЕНЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛ.) С 1899 ПО 2017 ГГ.

Е. В. Чемерис, А. В. Кутузов, Д. Ю. Ефимов, О. Г. Гришуткин

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

152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, e-mail: lechem@ibiw.ru

Поступила в редакцию: 26.02.2020

На основании опубликованных данных, архивных материалов и результатов оригинальных исследований выявлен ряд изменений, произошедших в растительном покрове оз. Плещеево с 1899 по 2017 гг. Видовой состав флоры озера остается стабильным на протяжении последних 20 лет и насчитывает 133 вида макрофитов. Достоверно зафиксировано исчезновение 1 вида (*Caulinia flexilis*). 8 видов прибрежно-водных и водных растений включены в основной список Красной книги Ярославской обл. Состав и площади растительных сообществ на литорали изменилось более значительно. Последние 20 лет не отмечались ценозы *Chara* sp., которые раньше были типичны для водоема. Произошло сокращение площадей сообществ некоторых погруженных гидрофитов (*Eleocharis acicularis*, *Zanichellia palustris*), уменьшение проективного покрытия характерных для озера ценозов (*Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus circinatus*), и, наоборот, ранее почти не представленные сообщества (*Cladophora* sp., *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*) стали более значимы в растительном покрове. Наблюдается незначительное возрастание площадей прибрежно-водной растительности (особенно сообществ *Phragmites australis*). Эти процессы связаны с естественным старением водоема и возрастанием антропогенной нагрузки. Общая степень зарастания озера остается низкой (~5%) и не будет возрастать в ближайшей и отдаленной перспективе из-за незначительной площади литорали, доступной для водных растений, преобладания песчаного грунта и гидродинамических особенностей водоема.

Ключевые слова: водные макрофиты, охраняемые виды, степень зарастания, Верхнее Поволжье.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10011

ВВЕДЕНИЕ

Изучение водной растительности уникального для Ярославской обл. оз. Плещеево имеет давнюю историю. Первые сведения о видах, обитающих в озере, и общем характере его зарастания содержатся в работах Флерова [1899, 1902 (Flyorov, 1899; Flyorov 1902)], Ласточкина [1927 (Lastochkin, 1927)]. Первухин [1927 а, б (Pervukhin, 1927 а, b)] обобщил все, известные на тот момент, сведения о животном населении и растительном покрове озера. Систематическое исследование водной растительности озера проводилось в разные годы специалистами-ботаниками Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина АН СССР (ныне ИБВВ РАН) с 1979 г. по настоящее время. Результаты этих исследований опубликованы в коллективной монографии [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)] и в отчетах по темам хозяйственных работ. Фактический материал о состоянии растительного покрова озера охватывает период более 100 лет, весьма значителен по объему и представляет хорошую основу для оценки произошедших изменений, несмотря на некоторую разнородность из-за методических подходов авторов разных лет. Стал другим

режим землепользования прибрежных территорий оз. Плещеево: исчезли обширные пастбища на берегах, запрещен промысловый лов рыбы, возросла рекреационная нагрузка и пр. После завершения в 1986 г. реконструкции плотины на р. Векса, существовавшей с конца XIX века, произошли изменения в гидрологическом режиме озера, что способствовало поднятию его уровня на ~0.6 м, стабилизации среднемноголетнего уровня воды и незначительному увеличению площади водного зеркала [Никитин, 2005 (Nikitin, 2005)]. Постоянно растет уровень водопотребления г. Переславль-Залесский, при отсутствии современных очистных сооружений. Одно из явных следствий этого – возрастание биогенной нагрузки на экосистему озера [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)], Преснухин [Преснухин, 2010 (Presnuhin, 2010)], что неблагоприятно влияет и на растительный покров. В данной работе мы обобщили и проанализировали сведения о разнообразии видового состава макрофитов, доминантах растительных сообществ, распределении сообществ на литорали и степени зарастания оз. Плещеево более чем за 100 летний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Озеро Плещеево расположено на юге Ярославской обл. между Нерльской низменностью и северными склонами Клиньско-Дмитровской гряды в пределах 56°43'31"–

56°48'26" с.ш. и 38°42'20"–38°50'36" в.д. Озеро ледниково-карстового происхождения, имеет овальную форму. Площадь зеркала по современным уточненным данным составляет

50.99 км² [Национальный..., 2019 (Natsional'nyj..., 2019)]. В озере хорошо выражена литоральная зона с глубинами до 3 м, ее площадь по уточненным данным составляет 13.19 км² (2.1% от общей площади) [Национальный..., 2019 (Natsional'nyj..., 2019)]. Здесь сосредоточены основные площади занятые макрофитами. Центральная часть озера глубоководная, наибольшая глубина составляет 24.3 м [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Отчет..., 2014 (Otchet..., 2014)]. Донные отложения по данным Складенко, Законнова [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)] представлены в мелководной части озера средними и мелкими песками, в глубоководной – илами. Воды озера пресные, средниминерализованные (~300 мг/л), нейтральные, относятся к кальциевой группе гидрокарбонатного класса, характеризуются высокой прозрачностью [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. С 1988 г. озеро и прилегающие к нему земли входят в состав одноименного Государственного природно-исторического Национального парка “Плещеево озеро” [Национальный..., 2019 (Natsional'nyj..., 2019)].

В ходе полевых исследований 2014–2016 гг. был собран материал по криптогамным (водоросли и мохообразные) и сосудистым макрофитам оз. Плещеево. Помимо традиционных гидробиологических методик [Катанская, 1956; Распопов, 1992 (Katanskaya, 1956; Rasporov, 1992)] для выяснения распределения макрофитной растительности на разных глубинах был использован зарослечерпатель Бернатовича. Для уточнения распределения прибрежно-водной и водной растительности летом 2017 г. была проведена аэрофотосъемка озера с помощью беспилотного летательного аппарата DJI Phantom, относящегося к классу квадрокоптеров 350. На основании полученных снимков, была составлена уточненная карта-схема зарастания озера. По соотношению площади зарастания к общей площади акватории озера или участка литорали была определена степень зарастания. Для оценки изменений произошедших в растительном покрове были изучены литературные источники [Флеров, 1899, 1902; Ласточкин, 1927; Первухин, 1927 а, б; Экосистема..., 1989; Отчет..., 1997, 2014, 2015, 2016 (Flyorov, 1899; Flyorov, 1902; Lastochkin, 1927; Pervuhin, 1927a, b; Ekosistema..., 1989; Otchet..., 1997, Otchet..., 2014–2016)], фондовые материалы специализированного гербария ИБВВ РАН (IBIW), материалы Гос. архива [(Оз. Плещеево..., 1986 (Oz. Pleshcheyevo..., 1986)]. Сведения по охраняемым видам взяты из изданий Красной книги

Ярославской области [Красная..., 2004, 2015 (Krasnaya..., 2004, 2015)], фондов гербария ИБВВ РАН (IBIW) и оригинальных данных.

Для удобства сопоставления материала с данными предыдущих исследователей принимаем схему деления литоральной зоны озера на 8 участков, предложенную В.Г. Папченковым [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)]: I (Южный) – от устья р. Трубеж до точки в 500 м к северо-востоку от источника Гремячий Ключ; II (Еглавский) – в 700 м южнее устья р. Еглавка до точки перед мысом, образованным выносами р. Куротня; III (Западный) – от крайней точки предыдущего участка до устья руч. Симанец; IV (Симанецко-Векский) – от устья руч. Симанец до истока р. Векса; V (Северный) – от истока р. Векса до мыса, после которого береговая дуга озера идет к югу; VI (Кухмарьский) – от крайней точки предыдущего участка до точки напротив д. Криушкино; VII (Городищенский) – от крайней точки предыдущего участка до устья ручья у бывшей Никитской Слободы; VIII (Пригородный) – от устья ручья у бывшей Никитской Слободы до устья р. Трубеж. Схема участков приведена на рисунке. Она хорошо соотносится с архивными материалами деления береговой линии озера на рыболовецкие тони, особенности растительного покрова которых подробно описана в работе Первухина [1927a (Pervuhin, 1927a)]. При разделении ложа дна на участки за границу литорали принимаем 3 м, так как на этих глубинах сосредоточены основные заросли водной растительности. Площадь литорали при расчетах площадей зарослей до 1997 г. брали равной 10.92 км², площадь озера 51.47 км² [Экосистема..., 1992 (Ekosistema..., 1992)], для 1997 г. 13.83 и 51.47 км² остальных расчетов использовали уточненные по современным данным площади – 13.19 и 50.99 км² [Национальный..., 2019 (Natsional'nyj..., 2019)].

Растительность озера в данной работе рассматривается по доминантам, мы не приводим традиционных описаний сообществ и их классификацию из-за отсутствия подобных материалов для сравнения в ранее опубликованных работах. Для оценки изменений в зарастании озера на основании работ, вышедших до 1992 г., данных по занимаемым видам площадям В.И. Артеменко [Экосистема..., 1992 (Ekosistema..., 1992)], В.Г. Папченкова [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)] и наших данных, были составлены ранжированные списки макрофитов, которые указывались разными авторами в качестве доминантов растительного покрова озера. Ранжирование проведено с учетом занимаемых зарослями вида площадей.

Проанализировано современное распределение ценозов по участкам озера и на 8 условных гидрботанических профилях, сделанных от уреза воды до глубины 4 м через типичные для озера участки литорали (рис. 1), восстановленные

по данным, известным до 1927 г. [Первухин, 1927a,б (Pervuhin, 1927a,b)], до 1996 г. [(Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997))] и после 2014 г. по оригинальным материалам.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Флора. Общий видовой состав флоры оз. Плещеево за все периоды наблюдений по оригинальным и литературным данным составил 146 видов макрофитов. Из них тремя видами представлены харовые водоросли, двумя видами зеленые нитчатые сифонокладовые водоросли, тремя видами – печеночные мхи, остальные 138 таксонов – это сосудистые растения (табл. 1). С момента первых исследований число

видов со временем увеличивалось, от 31 [Флеров, 1899; Флеров 1902 (Flyorov, 1899; Flyorov 1902)] до 133 [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)], что связано как со степенью изученности водоема, так и с разными подходами авторов к объему понятия “флора водоема”. Это особенно заметно на примере специализированных работ конца XX века, посвященных изучению высшей водной растительности озера.

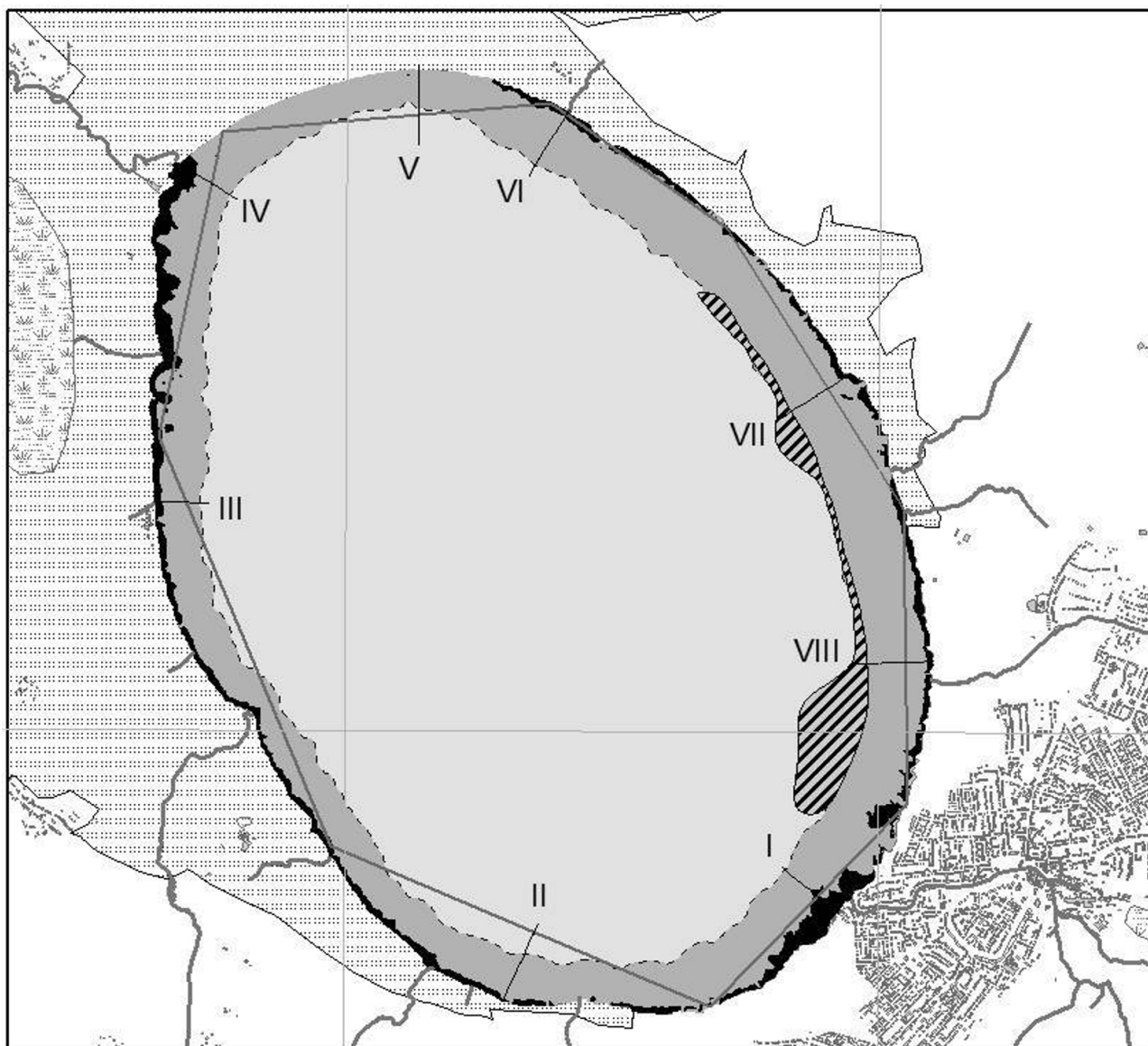


Рис. 1. Схема деления литоральной зоны озера на 8 участков (горизонтальные линии). Римскими цифрами и перпендикулярными линиями показаны соответствующие гидрботанические профили. Широкая серая кайма, ограниченная пунктиром – глубины до 3 м, черным цветом обозначены контуры сообществ макрофитов на литорали, штриховкой – на сублиторали.

Fig. 1. The scheme of dividing the littoral zone of the lake into 8 sections (horizontal lines). Roman numerals and perpendicular lines indicate the corresponding hydrobotanical profiles. The wide gray border dashed depths up to 4 m. Black contours designated communities of macrophytes in the littoral zone, shaded – is communities outside the littoral zone.

Таблица 1. Видовой состав макрофитов оз. Плещеево по данным разных авторов, экологические и георграфические группы**Table 1.** Species of macrophytes of Lake Pleshcheyevo according to data different authors, ecological and geographical groups

Таксон Taxon	Флеров, 1899, 1902 Flerov, 1899, 1902	Первухин, 1927 Pervuhin, 1927	Артеменко, 1989 Artemenko, 1989	Папченко, 1996 Papchenkov, 1996	Чемерис, 2014–2016 Chemeris 2014–2016	Экогруппа Ecological group	Широтная группа Latitudinal group	Долготная группа Longitudinal group
Макроводоросли								
Cladophoraceae Wille								
<i>Cladophora</i> sp.	+	+	–	–	+	1	pl	PR
<i>Stigeoclonium</i> sp.	–	–	–	–	+	1	pl	PR
Characeae Gray								
<i>Chara contraria</i> A. Braun ex Kütz.	+	+	–	+	–	1	pl	PR
<i>C. globularis</i> Thuill.	+	+	+	+	–	1	pl	PR
<i>C. vulgaris</i> L.	+	+	–	+	–	1	pl	PR
Мохообразные								
Marchantiaceae (Bisch.) Lindley								
<i>Marchantia polymorpha</i> L.	–	–	–	+	+	4	pl	PR
Ricciaceae Rchb.								
<i>Riccia fluitans</i> L.	–	–	–	+	+	1	b	EANA
<i>Ricciocarpos natans</i> (L.) Corda	–	–	–	+	–	3	b	EANA
Сосудистые растения								
Equisetaceae Rich. ex DC.								
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	+	+	+	+	+	2	pl	EANA
<i>E. palustre</i> L.	–	–	+	+	+	4	pl	EANA
Salicaceae Mirb.								
<i>Salix alba</i> L.	+	+	–	–	+	4	b	EA
<i>S. cinerea</i> L.	+	+	–	+	+	4	b	EWS
<i>S. fragilis</i> L.	–	–	–	+	+	4	pl	EWS
<i>S. pentandra</i> L.	+	+	–	+	+	4	b	EANA
<i>S. triandra</i> L.	+	+	–	+	+	4	b	EA
<i>S. × rubens</i> Schrank	–	–	–	+	–	4	x	x
Urticaceae Juss.								
<i>Urtica galeopsifolia</i> Wierzb. ex Opiz	–	–	–	+	–	5	b	EA
Polygonaceae Juss.								
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	+	+	+	+	+	1	pl	EANA
<i>P. lapathifolia</i> (L.) S. F. Gray	–	–	+	+	+	4	pl	EANA
<i>Rumex aquaticus</i> L.	+	+	+	+	+	3	b	EA
<i>R. crispus</i> L.	–	–	+	+	+	5	b	EANA
<i>R. maritimus</i> L.	–	–	+	+	+	5	pl	EANA
Caryophyllaceae Juss.								
<i>Stellaria crassifolia</i> Ehrh.	+	–	+	+	+	4	hab	EANA
<i>S. palustris</i> Retz.	+	–	+	+	+	4	b	EA
Nymphaeaceae Salisb.								
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith	+	+	+	+	+	1	pl	ES
<i>N. pumila</i> (Timm) DC.	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>N. × spenneriana</i> Gaudin	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Nymphaea candida</i> J. Presl	+	+	+	+	+	1	b	ES
Ceratophyllaceae S. F. Gray								
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	+	+	+	+	+	1	pl	EANA
Ranunculaceae Juss.								
<i>Caltha palustris</i> L.	+	+	–	+	+	3	b	EANA
<i>Ranunculus circinatus</i> Sibth.	+	+	+	+	+	1	b	ES
<i>R. lingua</i> L.	–	–	+	+	+	3	bn	EWS
<i>R. repens</i> L.	+	+	+	+	+	4	pl	EA
<i>R. sceleratus</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EANA

Таксон Taxon	Флеров, 1899, 1902 Flerov, 1899, 1902	Первухин, 1927 Pervuhin, 1927	Артеменко, 1989 Artemenko, 1989	Папченков, 1996 Papchenkov, 1996	Чемерис, 2014–2016 Chemeris 2014–2016	Экогруппа Ecological group	Широтная группа Latitudinal group	Долготная группа Longitudinal group
Brassicaceae Burnett								
<i>Cardamine dentata</i> Schult.	–	–	–	+	+	4	b	ES
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	+	+	+	+	+	3	pl	ES
<i>R. palustris</i> (L.) Bess.	–	–	–	+	+	4	pl	PR
Rosaceae Juss.								
<i>Comarum palustre</i> L.	+	+	+	+	+	3	hab	EANA
Callitrichaceae Link								
<i>Callitriche hermaphroditica</i> L.	–	–	–	+	+	1	pl	EANA
<i>C. palustris</i> L.	–	+	–	+	+	2	pl	EANA
Lythraceae Juss.								
<i>Lythrum salicaria</i> L.	+	+	–	+	+	3	pl	EANA
Onagraceae Juss.								
<i>Epilobium adenocaulon</i> Hausskn.	–	–	+	+	+	4	bad	EANA
<i>E. palustre</i> L.	–	+	+	+	+	4	b	EANA
! <i>E. parviflorum</i> Schreb.	–	–	+	+	+	4	b	EANA
<i>E. pseudorubescens</i> A. Skvortsov	–	–	–	+	–	4	pl	ES
Haloragaceae R. Br.								
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	+	+	+	+	+	1	pl	EANA
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	+	+	–	+	+	3	pl	EANA
Apiaceae Lindl.								
<i>Cicuta virosa</i> L.	+	+	+	+	+	3	b	EA
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	+	–	+	+	+	2	b	ES
<i>Sium latifolium</i> L.	+	+	+	+	+	3	b	ES
<i>Thyselium palustre</i> (L.) Raf.	–	–	+	–	+	4	b	ES
Primulaceae Vent.								
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EANA
<i>L. vulgaris</i> L.	–	+	+	+	+	4	b	ES
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Reichenb.	–	–	+	+	+	3	b	EANA
Menyanthaceae Dumort.								
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	–	+	+	+	+	3	b	EANA
Boraginaceae Juss.								
<i>Myosotis lithuanica</i> (Schmalh.) Bess. ex Dobrocz.	–	–	–	+	–	4	b	E
<i>M. palustris</i> (L.) L.	+	+	+	+	+	4	b	EA
<i>M. cespitosa</i> K. F. Schultz	–	–	+	+	–	4	bn	EA
Lamiaceae Lindl.								
<i>Lycopus europaeus</i> L.	–	+	+	+	+	4	pl	EA
<i>Mentha arvensis</i> L.	–	+	+	+	+	4	b	EA
<i>Scutellaria galericulata</i> L.	–	+	+	+	+	4	b	EA
<i>Stachys palustris</i> L.	–	–	+	+	+	4	b	EA
Solanaceae Juss.								
<i>Solanum dulcamara</i> L.	–	–	+	+	+	4	bn	E
Scrophulariaceae Juss.								
<i>Pedicularis palustris</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EA
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	–	–	+	+	+	3	pl	PR
<i>V. beccabunga</i> L.	–	–	+	+	+	3	pl	ES
Lentibulariaceae Rich.								
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	–	–	+	+	+	1	b	EANA
Plantaginaceae Juss.								
<i>Plantago major</i> L.	–	–	–	+	+	5	pl	EANA
Rubiaceae Juss.								
<i>Galium palustre</i> L.	–	+	+	+	+	4	b	EANA
<i>G. trifidum</i> L.	–	–	–	+	–	4	pl	EA
<i>G. uliginosum</i> L.	–	+	+	+	+	4	bn	EANA

Таксон Taxon	Флеров, 1899, 1902 Flerov, 1899, 1902	Первухин, 1927 Pervuhin, 1927	Артемченко, 1989 Artemenko, 1989	Папченко, 1996 Papchenkov, 1996	Чемерис, 2014–2016 Chemeris 2014–2016	Экогруппа Ecological group	Широтная группа Latitudinal group	Долготная группа Longitudinal group
Asteraceae Dumort.								
<i>Bidens cernua</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EANA
<i>B. tripartita</i> L.	–	–	+	+	+	4	pl	EANA
! <i>Eupatorium cannabinum</i> L.	–	–	+	–	+	4	bn	E
<i>Petasites spurius</i> (Retz.) Reichenb.	+	+	+	+	+	4	bn	EWS
<i>Tussilago farfara</i> L.	–	–	+	+	+	5	b	EA
Typhaceae Juss.								
<i>Sparganium emersum</i> Rehm.	–	+	–	+	+	2	pl	EANA
<i>S. erectum</i> L.	–	+	+	+	+	2	bn	EWS
<i>Typha angustifolia</i> L.	+	+	+	+	+	2	pl	PR
<i>T. latifolia</i> L.	+	+	+	+	+	2	pl	EANA
Potamogetonaceae Dumort.								
<i>Potamogeton alpinus</i> Balb.	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>P. compressus</i> L.	–	–	–	+	+	1	pl	PR
<i>P. crispus</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	PR
<i>P. friesii</i> Rupr.	–	–	+	+	+	1	bn	EANA
<i>P. lucens</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	ES
<i>P. natans</i> L.	–	–	+	+	+	1	pl	EANA
<i>P. perfoliatus</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	PR
! <i>P. praelongus</i> Wulf.	–	–	–	+	+	1	pl	PR
<i>P. pusillus</i> L.	+	+	–	+	+	1	pl	PR
<i>P. rutilus</i> Wolff.	–	+	–	–	–	–	–	–
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	–	+	+	+	+	1	pl	PR
Zannichelliaceae Dumort.								
<i>Zannichellia palustris</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	EANA
Najadaceae Juss.								
! 0 <i>Caulinia flexilis</i> Willd.	–	–	–	–	–	1	bn	EANA
Alismataceae Vent.								
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	–	+	+	+	+	2	pl	EA
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	+	+	+	+	+	2	b	EA
Butomaceae Rich.								
<i>Butomus umbellatus</i> L.	–	+	+	+	+	2	pl	EA
Hydrocharitaceae Juss.								
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	–	–	+	+	+	1	ad	EANA
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	EWS
<i>Stratiotes aloides</i> L.	–	+	–	–	–	–	–	–
Poaceae Barnhart								
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	–	+	+	+	+	3	b	ES
<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol.	–	+	+	+	+	4	b	EANA
<i>A. geniculatus</i> L.	–	+	–	+	+	4	b	EA
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., B.Mey. et Scherb.	–	–	–	+	+	4	b	EANA
<i>Catabrosa aquatica</i> (L.) Beauv.	–	–	+	+	+	3	b	ESNA
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	–	–	+	+	+	3	bn	ENA
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	+	+	+	+	+	2	bn	EWS
<i>G. notata</i> Chevall.	–	–	–	+	+	3	b	EWS
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	–	+	+	+	+	4	pl	EANA
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	+	+	+	+	+	2	pl	PR
<i>Poa annua</i> L.	–	–	–	+	+	5	pl	PR
<i>P. palustris</i> L.	–	+	+	+	+	4	b	EANA
<i>P. pratensis</i> L.	+	+	–	+	+	5	pl	ES
<i>P. trivialis</i> L.	–	–	–	+	+	4	pl	ES
! <i>Scolochloa festucacea</i> (Willd.) Link	+	+	+	+	+	5	pl	EA

Таксон Taxon	Флеров, 1899, 1902 Flerov, 1899, 1902	Первухин, 1927 Pervuhin, 1927	Артеменко, 1989 Artemenko, 1989	Папченков, 1996 Papchenkov, 1996	Чемерис, 2014–2016 Chemeris 2014–2016	Экогруппа Ecological group	Широтная группа Latitudinal group	Долготная группа Longitudinal group
Цyperaceae Juss.								
! <i>Blysmus compressus</i> (L.) Panz. ex Link	–	–	–	+	+	4	bn	EA
! <i>Bolboschoenus maritimus</i> (L.) Palla	–	–	+	+	+	3	pl	PR
(уточненный <i>B. koshewnikovii</i> (Litv.) A.E. Kozhevnikov)							b	EA
<i>Carex acuta</i> L.	+	+	+	+	+	3	b	ES
<i>C. aquatilis</i> Wahlenb.	–	–	+	+	+	3	b	EANA
<i>C. cespitosa</i> L.	+	–	+	+	+	4	b	EA
<i>C. cinerea</i> Poll.	–	+	–	+	+	4	b	EANA
<i>C. diandra</i> Schrank	–	+	–	+	+	4	bn	EANA
<i>C. elongata</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EWS
<i>C. pseudocyperus</i> L.	–	–	+	+	+	4	pl	ESNA
<i>C. rostrata</i> Stokes	–	+	+	+	+	3	b	EANA
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem. et Schult.	–	+	+	+	+	3	pl	EANA
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. et Schult.	–	+	+	+	+	3	pl	EANA
<i>Scirpus radicans</i> Schkuhr	–	–	+	+	+	4	b	EA
<i>S. sylvaticus</i> L.	–	+	+	+	+	5	bn	EA
<i>Schoenoplectus lacustris</i> (L.) Palla	+	+	+	+	+	2	pl	EA
! <i>S. tabernaemontanii</i> C. Gmel.	–	+	+	+	+	2	pl	PR
Juncaceae Juss.								
<i>Juncus articulatus</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EANA
<i>J. bufonius</i> L.	–	–	–	+	+	4	b	EANA
Araceae Juss.								
<i>Calla palustris</i> L.	–	–	–	+	+	3	b	EANA
Lemnaceae S. F. Gray								
<i>Lemna gibba</i> L.	–	–	–	+	–	1	pl	E
<i>L. minor</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	PR
<i>L. trisulca</i> L.	–	+	+	+	+	1	pl	PR
<i>Spirodela polyrrhiza</i> (L.) Schleid.	–	+	+	+	+	1	pl	PR
Iridaceae Juss.								
<i>Iris pseudacorus</i> L.	–	–	–	+	+	3	bn	EWS
Всего 133 (139)	40	74	84	125	119	133	133	133
Сходство с общей флорой, %	30	56	63	93	90	100	100	100

Примечание. Экогруппа: 1 – гидрофит; 2 – гелофит; 3 – гигрогелофит; 4 – гигрофит; 5 – гигромезофит; *Stratiotes aloides* L. – исключенные виды; ! – охраняемые виды; 0 – исчезающие виды. Широтная группа: b – бореальная; bn – бореонеморальная; hab – гипоарктобореальная; pl – плюризональная. Долготная группа: E – европейская; EA – евразийская; EANA – евразийско-североамериканская; ENA – европейско-североамериканская; ES – европейско-сибирская; EWS – европейско-западносибирская; PR – плюрирегиональная; х – безареальный гибрид; × – гибрид, ad – адвентивный.

Note. Ecological group: 1 – hydrophyte; 2 – helophyte; 3 – hygrogelophyte; 4 – hygrophyte; 5 – hygromezophyte; *Stratiotes aloides* L. – excluded species; ! *Blysmus compressus* – protected species; 0 – extinct species. Latitudinal group: ad – adventive; b – boreal; bn – boreonemoral; hab – hypoarctoboreal; pl – plurizonal; x – hybrid. Longitudinal group: E – European; EA – Eurasian; EANA – Eurasian-North American; ENA – European North American; ES – European-Siberian; EWS – European-West Siberian; PR – pluriregional.

Так, Артеменко [Экосистема..., 1987 (Ekosistema..., 1987)] не включала в список видов многие из гигрофитов и гигромезофитов, а также гибриды, включаемые Папченковым [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)], из-за чего ее список видов на 51 таксон меньше (табл. 1). В предлагаемой работе, флору оз. Плещеево

мы рассматриваем в сходном с В.Г. Папченковым объеме [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)]. Можно заметить, что ни один из исследователей не смог выявить весь флористический состав, что связано как с особенностями биологии видов, в частности однолетних растений, так и с субъективностью

взгляда авторов. Так, например нами не были найдены несколько видов (*Galium trifidum*, *Lemna gibba*, *Myosotis cespitosa* и некоторые др.), но имеющиеся в гербарии ИБВВ РАН образцы, позволяют сохранить их в списке (табл. 1).

Из 139 упоминаемых в составе флоры видов макрофитов не подтверждены гербарными образцами и данными других исследователей 4 вида: *Nuphar pumila*, *Potamogeton alpinus*, *P. rutilus*, *Stratiotes aloides*. С помощью молекулярных методов не найдено доказательств гибридного происхождения *N. × spenneriana* [Volkova et al., 2018], проведенное в рамках этой работы изучение морфометрии растений популяции *N. lutea* оз. Плещеево показало отсутствие признаков, характерных для гибрида, что послужило причиной его исключения из списка. Уточнено определение для

принимавшегося ранее широкого вида *Bolboschoenus maritimus* как *B. koshevnikovii*. Один вид – *Caulinia flexilis*, исчез. Последние сведения о находке его семян в донных отложениях озера сделаны более 50 лет назад [Колесникова, 1965 (Kolesnikova, 1965)]. С учетом этих изменений достоверно подтвержденный состав флоры макрофитов озера насчитывает 133 вида. Из них 8 видов – криптогамные, 125 – сосудистые растения (табл. 2).

Структура флоры на уровне таксонов высоких рангов образована водными растениями, представленными отделами: *Chlorophyta* – 2 вида (2 рода, 2 семейства), *Charophyta* – 3 вида (1 род, 1 семейство), *Marchantiophyta* – 3 вида (3 рода, 2 семейства), *Equisetophyta* – 2 вида (1 род, 1 семейство) и *Magnoliophyta* – 123 видов (66 родов, 37 семейств).

Таблица 2. Структура флоры макрофитов оз. Плещеево на уровне таксонов высоких рангов

Table 2. Structure of macrophytes flora of Lake Pleshcheyevo at the level of high ranks taxa

Таксономические группы Taxonomic groups	Отделы Divisions	Количество / Number		
		Семейства / Families	Роды / Genera	Виды / Species
Cryptogamae	Chlorophyta	2	2	2
	Charophyta	1	1	3
	Marchantiophyta	2	3	3
Tracheophyta	Equisetophyta	1	1	2
	Magnoliophyta	38	66	123
Всего / Total		44	73	133

Разнообразие таксономического спектра сосудистых формируют семейства: *Cyperaceae* – 16 видов (5 родов), *Poaceae* – 15 видов (8 родов), *Potamogetonaceae* – 9 видов (р. *Potamogeton*) и *Asteraceae* – 7 видов (6 родов). Семейства *Salicaceae* содержит 6 видов (р. *Salix*), *Polygonaceae* – 5 видов (2 рода) и *Ranunculaceae* – 5 видов (3 рода). Остальные семейства включают по 1–4 вида (1–4 рода). Такое соотношение семейств в целом характерно и для других озер Ярославской области [Довбня, 1991 (Dovbnya, 1991)]. Уровень различий количественного соотношения сосудистые/криптогамные растения увеличивается в ряду: семейства (в 8 раз) → роды (в 11 раз) → виды (17 раз).

В экологическом спектре заметно преобладают виды характерные для сырых и влажных местообитаний: гигрофитов 54 видов (40%) и гигромезофитов 7 (5), их общий вклад составляет 45%. Разнообразие гигрофитов формируют *Cyperaceae* (8 видов, 3 рода), *Poaceae* (6 видов, 4 рода) и *Salicaceae* (6 видов, 1 род). Среди гигромезофитов наибольший вклад в разнообразие вносит *Poaceae* (3 вида, 2 рода). Доля экогрупп типично водных растений составляет 51%: гидрофиты 31 вид (22%), гелофиты 14 (10), гигрогелофиты 26 (19). Разнообразие гидрофитов обеспечивают главным

образом *Potamogetonaceae* (9 видов, 1 род). Наибольшее разнообразие гигрогелофитов обеспечивают *Cyperaceae* (6 видов, 3 рода) и *Poaceae* (4 вида, 3 рода). Малочисленную группу гелофитов составляет ряд семейств – *Typhaceae* включающее 4 вида и *Alismataceae*, *Cyperaceae*, по 2 вида. Такое соотношение экологических групп с одной стороны подчеркивает широкое понимание флоры озера, с другой – характеризует особенность водоема: наличие отлогих, периодически обсыхающих отмелей по его берегам, и стабильно обводненных неглубоких (~2 м) экотопов.

В географическом спектре широтных групп преобладают бореальные 56 (42%) и плюризональные виды 52 (39%). Наибольший вклад в семейственно-видовой спектр группы плюризональных видов вносят семейства *Potamogetonaceae* (8 видов, 1 род), *Poaceae* (6 видов, 3 рода) и *Cyperaceae* (5 видов, 3 рода); группы бореальных видов – *Cyperaceae* (8 видов, 3 рода) и *Poaceae* (7 видов, 6 родов). Зональную особенность озера, расположенного на границе зоны широколиственных и южнотажных лесов, подчеркивает заметная доля бореонеморальных видов 12 (9%), разнообразие которых главным образом формируют *Cyperaceae* (3 вида, 3 рода), *Poaceae* и

Potamogetonaceae (по 2 вида 1 род) в других семействах представлено не более одного вида.

В долготном отношении большинство видов имеет широкое распространение: североамериканских – 55 видов (41%), евразийских – 25 (19) и пюлорирегиональных 21 (16). Таксономический спектр группы видов североамериканского распространения образуют преимущественно *Cyperaceae* (7 видов, 2 рода), *Poaceae* (6 видов, 6 родов) и *Polygonaceae* (4 вида, 2 рода), экологический спектр – гигрофиты, включающие 35% (19 видов, 12 родов, 11 семейств) и гигрогелофиты – 26% (14 видов, 12 родов, 10 семейств) от состава группы. Группу евразийских видов формируют *Cyperaceae* (6 видов, 4 рода), *Lamiaceae* (4 вида, 4 рода) *Boraginaceae*, *Salicaceae* (по 2 вида, 1 роду) и *Asteraceae* (1 вид, 1 род), среди экогрупп преобладают гигрофиты – 68% (17 видов, 14 родов, 11 семейств). Состав группы пюлорирегиональных видов образуют *Potamogetonaceae* (6 видов, 1 род), *Lemnaceae* (3 вида, 2 рода) и *Characeae* (3 вида, 1 род), среди экогрупп доминируют гидрофиты – 67% (14 видов, 6 родов, 5 семейств).

Региональная специфика флористического состава оз. Плещеево заключается в присутствии евросибирских 28 (21%) и европейских видов 4 (3%) (табл. 1). Таксономическое разнообразие евросибирских видов, включая европейско-западносибирские, образуют преимущественно *Poaceae* (5 видов, 4 рода) и *Salicaceae* (2 вида, 1 род). В экологическом спектре преобладают гигрофиты, включающие 29% (8 видов, 7 родов, 7 семейств), гигрогелофиты – 29% (8 видов, 8 родов, 7 семейств) и гидрофиты – 21% (6 видов, 5 родов, 4 семейства) от состава группы. Разнообразие группы европейских видов, включая восточно-европейские, формируют семейства (*Boraginaceae*, *Lemnaceae* и др.), в экологическом спектре преобладают гигрофиты – (3 вида, 3 рода, 3 семейства).

Особенности флористической структуры участков литорали озера выявляются в результате их кластеризации. Дендрит взаимных отношений участков построенный методом средней связи с использованием индекса Жаккара, в качестве меры сходства, позволяет выделить 4 обособленных кластера (рис. 2).

Разнообразие экологического спектра образуют гигрофиты (38 видов, 36%) и гидрофиты (26 видов, 25%). Кластер 2-й объединил профили I, VII и VIII, образующие серию последовательно локализованных участков, расположенных в юго-восточном и восточном секторе озера. Общее число видов 99, родов 59, семейств 38. Ведущие семейства

Poaceae (14 видов, 8 родов) и *Cyperaceae* (13 видов, 5 родов). Разнообразие экологического спектра образуют гигрофиты (36 видов, 36%) и гидрофиты (23 вида, 23%).

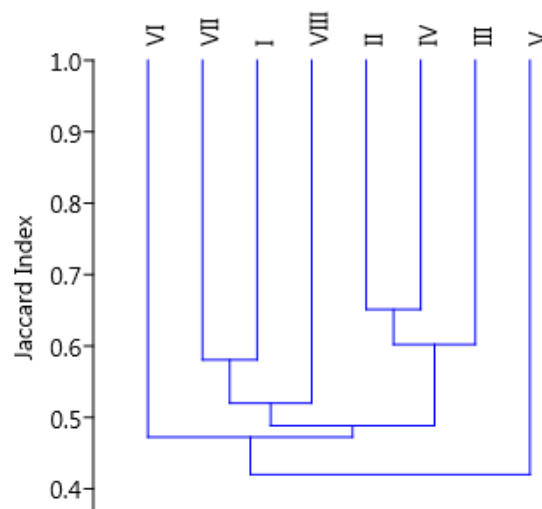


Рис. 2. Дендрограмма взаимных связей флористического состава участков литорали оз. Плещеево, построена методом средней связи (UPGMA) на основе матрицы сходства индекса Жаккара (Jaccard Index). Коэффициент кофенетической корреляции 0.75.

Fig. 2. Dendrogram of mutual relations of the floristic composition of littoral sections of Lake Pleshcheyevo, constructed by the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA) based on the similarity matrix of the Jaccard Index. Cophenetic correlation coefficient 0.75.

Участки V и VI, локализованные в северной части озера, образуют 2 условных кластера – 3-й и 4-й, удаленных друг от друга и от кластеров 1 и 2. Кластеры отличаются более низкими показателями таксономического разнообразия – общее число видов 51–53, родов 37–41, семейств по 30. Тройку ведущих семейств кластеров 3-го и 4-го образуют *Poaceae* (7 видов, 6 родов), *Potamogetonaceae* (5 видов, 1 род), *Cyperaceae* (4 вида, 4 рода) и *Poaceae* (5 видов, 5 родов), *Potamogetonaceae* (4 вида, 1 род), *Asteraceae* (4 вида, 4 рода). В экологическом спектре, в сравнении с кластерами 1 и 2, отмечается усиление вклада гидрофитов – 29–36% и снижение доли гигрофитов до 21–31%.

Полученные закономерности хорошо отражают специфику экологических особенностей местообитаний и гидродинамики водоема [Поддубный, Литвинов, 1983; Экосистема..., 1989 (Poddubnyj, Litvinov, 1983; Ekosistema..., 1989)]. Участки с наименьшим разнообразием расположены в зоне активного ветрового воздействия, и узкой литоралью, а с наибольшим – на спокойных участках обшир-

ной литорали и сублиторали восточного, юго-восточного берега и в месте впадения самого крупного притока – р. Трубеж.

Охраняемые виды. В составе флоры со- судистых макрофитов выявлены 8 видов, включенных в Красную книгу Ярославской области. Их охранный статус и распространение на участках озера дано в таблице 3.

Большинство из них имеет региональный уровень охраны и статус 3 – редкий вид. Только *Caulinia flexilis* охраняется на федеральном уровне и имеет региональный статус 1 – вид, находящийся под угрозой исчезновения. Судя по отсутствию сборов этого вида в последние полвека [Колесникова, 1965; Красная..., 2004, 2015 (Kolesnikova, 1965; Krasnaya..., 2004, 2015)], можно констатировать его исчезновение в оз. Плещеево. В.И. Артеменко [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)] был приведен *Bolboschoenus maritimus* s.l. Позднее В.Г. Папченков [Папченков, 1997; Папченков и др., 2011 (Papchenkov, 1997; Papchenkov et al., 2011)] отнес клубникамыш оз. Плещеево к *B. koshewnikovii*. Однако в изданиях Красной книги Ярослав-

ской области [Красная..., 2004, 2015 (Krasnaya..., 2004, 2015)] он значится как *Bolboschoenus maritimus* s.l.

Среди охраняемых видов представлены все экогруппы от типично-водных (гидрофитов) до растений умеренно увлажненных мест (гигромезофитов) (табл. 1), таким образом, весь спектр местообитаний озера от воды до прибрежий – среда обитания редких видов и должны бережно эксплуатироваться. Южный участок литорали и побережье озера отличается наибольшим разнообразием охраняемых видов (4). Остальные виды распределены на выделенных участках более равномерно (табл. 3). Практически по всему периметру озера встречается *Scolochloa festucacea*, на трех участках северо-восточной и юго-восточной части озера на глубинах до 4 м отмечен *Potamogeton praelongus*, на влажных побережьях трех участков встречается *Eupatorium cannabinum*. Три охраняемых вида произрастают только на одном определенном участке, представляя дополнительную угрозу существованию их локальных популяций.

Таблица 3. Охраняемые виды макрофитов оз. Плещеево и их распространение на участках литорали

Table 3. Protected species of macrophytes of Lake Pleshcheyevo and their distribution on littoral sections

Вид / Species	Статус охраны Protection Status	Участки озера / The littoral sections							
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
<i>Blysmus compressus</i>	3r	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bolboschoenus maritimus</i> (= <i>Bolboschoenus koshewnikovii</i>)	3r	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Caulinia flexilis</i>	1f	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Epilobium parviflorum</i>	3r	–	–	+	–	–	–	–	–
<i>Eupatorium cannabinum</i>	3r	–	–	+	–	–	+	+	–
<i>Potamogeton praelongus</i>	3r	–	–	–	–	+	+	+	–
<i>Schoenoplectus tabernaemontanii</i>	3r	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Scolochloa festucacea</i>	3r	+	+	+	+	+	+	+	+
Всего / Total	8	4	1	3	1	2	3	3	1

Примечание. 3r – редкий вид, региональный уровень охраны; 1f – вид находящийся под угрозой исчезновения, федеральный уровень охраны.

Note. 3r – rare species, regional protection; 1f – threatened species, federal protection.

Особенности зарастания озера. Современный растительный покров озера сложен сообществами, относящимся к типично водным и прибрежно-водным классам растительности. Зарастание слабое (<5%), пояснотфрагментарного типа. Основные площади занимают группировки 25 доминирующих видов. По данным М. Первухина в начале XX века для озера были характерны три пояса сообществ, которые формировали практически непрерывные кольца: *Persicaria amphibia*, *Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus circinatus*, при этом сами сообщества, судя по данным автора, имели достаточно высокое проективное покрытие, так как

характеризовались как “ковры”, плотные, густые заросли, труднопроходимые заросли [Первухин, 1927а, б (Pervuchin, 1927a, b)]. С 70-х годов прошлого века по настоящее время такой характер зарастания не сохранился [Экосистема..., 1989; Отчет..., 1997 (Ekosistema..., 1989; Otchet..., 1997)].

Ниже приведем общую краткую характеристику современного зарастания озера на обозначенных участках литорали озера, а также распределение основных ценозообразователей на профилях в разные годы (табл. 4).

I участок. Это один из самых обширных мелководных участков озера с достаточно бла-

гоприятными условиями для развития водной растительности. Здесь распространены мягкие илистые отложения, на которых в прибрежье развиты мощные, с общим проективным покрытием (ОПП) до 60% заросли *Schoenoplectus lacustris*, переходящие на глубинах 0.5–0.8 м в обширные заросли *Sagittaria sagittifolia* (ОПП 30–75%). На глубинах около 1 м заметные площади занимают ценозы *Elodea canadensis* (ОПП 25%). На глубинах до 3 м тянутся разреженные (ОПП до 20%) сообщества *Ranunculus circinatus* и *Potamogeton perfoliatus*, на больших глубинах встречаются незначительные по площади разреженные (ОПП ~10%) ценозы *Ceratophyllum demersum*.

Ранее (до 1927 г.) здесь были отмечены обширные заросли *Zannichellia palustris*, плотные “ковры” *Potamogeton perfoliatus* и *Chara* sp., а также отдельные пятна *Schoenoplectus lacustris* [Первухин, 1927а, б (Pervuhin, 1927а, b)]. Заросли *Chara* sp. с высоким проективным покрытием (>50%), *Sagittaria sagittifolia* и *Schoenoplectus lacustris* (до 100%) наблюдались и позднее [Экосистема..., 1989; Отчет..., 1992 (Ekosistema..., 1989; Otchet..., 1992)]. В настоящее время исчезли ценозы *Chara* sp. и *Zannichellia palustris*, с 1997 г. появились сообщества *Ceratophyllum demersum* (табл. 3).

II участок. Прибрежная зона начинается с узкой полосы (до 1–2 м шириной) *Carex acuta*, далее доминирует мощный пояс сообществ *Equisetum fluviatile* (ОПП до 80%), остальные прибрежно-водные виды встречаются отдельными пятнами среди хвоща. В поясе гидрофитов наиболее значимы ценозы *Myriophyllum spicatum*, распространенные на глубинах 1–3 м, здесь же отмечены сообщества *Ranunculus circinatus*. Все ценозы разреженные (общее проективное покрытие до 20%).

Предыдущие исследователи отмечали здесь присутствие сообществ *Eleocharis acicularis*, обширные и плотные заросли *Zannichellia palustris*, *Chara* sp. и *Potamogeton perfoliatus* [Первухин, 1927а, б (Pervuhin, 1927а, b)]. Сейчас первые отсутствуют, а рдестовые ценозы сильно разрежены (табл. 4).

III участок. Среди прибрежно-водных сообществ, как и на предыдущем участке, наиболее значимы площади *Equisetum fluviatile* (ОПП до 80%), чуть менее обширен пояс *Phragmites australis* (до 100%) (расположенный ближе к берегу) и *Scolochloa festucacea* (до 50%). Заметно меньше площади занимаемые *Schoenoplectus lacustris*, *Sagittaria sagittifolia* и *Typha angustifolia*. Настоящая водная растительность достаточно разнообразна. Среди выше указанных

зарослей воздушно-водных видов отдельными пятнами встречаются *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Persicaria amphibia* (ОПП ~50%). Пояс погруженной растительности представлен сообществами *Ranunculus circinatus*, *Myriophyllum spicatum*, распространенными на глубинах 1–3 м (ОПП 10%). С 2–3 м простираются разреженные сообщества *Potamogeton perfoliatus* и *Myriophyllum spicatum*. На больших глубинах встречается *Ceratophyllum demersum*. Все ценозы гидрофитов разреженные (ОПП <25%).

В настоящее время исчезли ценозы *Chara* sp. и занникелии (табл. 4), уменьшилось проективное покрытие сообществ *Potamogeton perfoliatus*. В 1997 г. отмечены ценозы *Ceratophyllum demersum*.

IV участок. Топкое илистое мелководье занято высокотравными плотными (ОПП до 100%) прибрежно-водными сообществами *Schoenoplectus lacustris* и *Typha angustifolia*, занимающие здесь большие площади. Менее заметны ценозы *Eleocharis palustris*, *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia* (ОПП ~50%). По краю пояса камыша и рогоза, а также внутри поясов представлены сообщества гидрофитов с плавающими листьями *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*. Погруженные гидрофиты выражены слабее, характер их распределения в целом сходен с предыдущим участком. Отличие заключается в отсутствии ценозов *Ceratophyllum demersum*.

Растительный покров участка достаточно стабильный, однако, по данным 1927 г. ряд сообществ (рогоза, камыша озерного) занимали более глубокие местообитания (табл. 4), а погруженные сообщества были более плотными.

V участок. Это самый бедный растительностью участок. Пояс прибрежно-водной растительности не развит, отдельные куртины гелофитов сообществ не образуют. Глубины до 1 м практически свободны от растений. Глубже появляются разреженные сообщества *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus*, на 3–4 м выявлены ценозы *Ceratophyllum demersum* и *Potamogeton praelongus*. Все с низким проективным покрытием (~10%).

VI участок. Растительный покров участка достаточно разнообразен и отличается хорошо развитыми и выраженными поясами прибрежно-водных видов. Только здесь развит узкий прибрежный пояс сообществ *Glyceria maxima* (ОПП ~80%), невыраженный на других участках. Заметно участие сообществ *Equisetum fluviatile*, *Sparganium erectum*, *Typha latifolia* (ОПП до 75%). Большие площади занимают неплотные (ОПП ~50%) сообщества *Scolochloa festucacea*.

Таблица 4. Распределение основных макрофитов по глубинам и средняя степень зарастания участков литорали в разные годы**Table 4.** The distribution of the main macrophytes by depths and degree of overgrowing of littoral sections in different years

Участок, Section	Год, Year	Степень зарастания,% Degree of over- growing, %	Глубины, м Depths, m				
			0–0.5	0.5–1	1–2	2–3	3–4
I	1927	–	Sl, Ch , Zp	Ss, Ch , Zp	Nl, Ch , Zp	–	–
	1997	15	Tl, Sl, Ch	Ss, Ec, Ch	Rc, Pp	Rc, Pp	Cd
	2014	10	Tl, Sl	Ss, Ec	Rc, Pp	Rc, Pp	Cd
II	1927	–	Gm, Ep , Pa, Ch , Zp	Ss, Ms, Ch , Zp	Rc, Pp	–	–
	1997	21	Ca, Ef	Ep, Ec	Ms , Rc	Ms, Rc	–
	2014	20	Ca, Ef	Ep, Ec	Ms, Rc	Ms, Rc	Rc
III	1927	–	Pam, Ch , Ss, Pp	Pp , Zp	Rc	–	–
	1997	17	Pa , Ta, Ep	Sf , Sl, Ss, Nl	Rc, Pp , Ms	Rc, Pp , Ms	Rc, Cd
	2014	15	Pa , Ta, Ep	Sf , Sl, Ss, Nl	Rc, Pp	Rc, Pp	Rc, Cd
IV	1927	–	Ef , Pha , Ep, Pa	Ta , Sl, Ss, Pp	Nl, Pp , Rc	–	–
	1997	15	Ef , Ta , Pa , Sl, Ep	Pam,	Nl, Pp, Ms, Rc	Rc, Pp	–
	2014	10	Ef , Ta , Pa , Sl, Ep	Pam,	Nl, Pp, Ms	Rc, Pp	Pp
V	1927	–	–	Ms, Pp	Ms, Pp	–	–
	1997	6	–	–	Pp, Ms, Ppr, Rc	Pp, Ms, Ppr, Rc	Cd, Ppr
	2014	5	–	–	Pp, Ms, Ppr, Rc	Pp, Ms, Ppr, Rc	Ppr, Cd
VI	1927	–	Ea , Ep, Pa , Ch	Rc, Pp	Pp , Ms , Rc	–	–
	1997	10	Gm, Ef, Ep, Tl, Ta	Sf , Zp , Ch	Pp, Ms, Rc, Ppr	Rc, Pp, Cd	–
	2014	5/10	Gm, Ef, Ep, Tl, Ta	Cl, Sf , Zp, Rc, Pp	Pp, Ms, Rc, Pp	Rc, Pp, Ppr, Cd	Cd
VII	1927	–	Ca, Pa , Ch	Cl, Pp	Zp , Ms, Rc, Cl, Cd	–	–
	1997	11	Pa , Tl, Ef	Sl, Sf , Ss, Pam	Pp , Ms	Ppr, Pp, Ms	Cd
	2014	10/15	Pa , Tl, Ef	Cl, Sl, Sf , Ss, Pam	Pp , Ms, Ec	Ppr, Pp, Ms, Cd	–
VIII	1927	–	Ca , Pa , Ch	Cl, Pp	Zp , Ms, Rc, Cd	–	–
	1997	40	Pha , Pa, Sl, Ep	Sl, Ss, Pam	Zp , Ms, Rc, Ec	Ms , Rc , Pp , Cd	Ms , Rc , Pp , Cd
	2014	40	Pha , Pa, Sl, Ep	Sl, Ss, Pam , Pp	Ec, Pp, Ms, Rc	Pp , Ms, Rc	Pp, Ms, Rc, Cd

Примечание. Макрофиты (Macrophytes): Rc (*Ranunculus circinatus*), Bu (*Butomus umbellatus*), Ca (*Carex acuta*), Cd (*Ceratophyllum demersum*), Cl (*Cladophora* sp.) Ea (*Eleocharis acicularis*), Ec (*Elodea canadensis*), Ef (*Equisetum fluviatile*), Ep (*Eleocharis palustris*), Gm (*Glyceria maxima*), Ms (*Myriophyllum spicatum*), Nl (*Nuphar lutea*), Pa (*Phragmites australis*), Pam (*Persicaria amphibia*), Pha (*Phalaroides arundinaceae*), Pl (*Potamogeton lucens*), Pp (*P. perfoliatus*), Ppr (*P. praelongus*), Se (*Sparganium erectum*), Sf (*Scolochloa festucacea*), Sl (*Schoenoplectus lacustris*), Ss (*Sagittaria sagittifolia*), Ta (*Typha angustifolia*), Tl (*Typha latifolia*), Zp (*Zannichellia palustris*). **Pha** – Полужирным шрифтом выделены виды, занимающие наибольшие площади, **Zp** – виды, утратившие положение доминанта или исчезнувшие из растительного покрова с 2014 г.

Note. **Pha** – species overgrowing the largest areas given in bold, **Zp** – species that have lost their dominant position or disappeared from vegetation since 2014 underlined.

На мелководных побережьях встречаются разрозненные пятна *Zannichellia palustris*, но больших площадей не занимают. Погруженные гидрофиты занимают неширокую полосу глубин 2–4 м, здесь наиболее заметны разреженные ценозы *Potamogeton perfoliatus* (~10%) и *P. praelongus* (до 25%).

Ранее для этого участка были характерны плотные сообщества *Eleocharis acicularis* на илистых мелководьях [Первухин, 1927а, б (Pervuhin, 1927a, b)] и заросли *Chara* sp. [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)], которые в настоящее время отсутствуют. Сообщества погруженных гидрофитов стали более разреженными. С 2014 г. регулярно наблюдаются всплывшие маты нитчатых водорослей, занимающие мелководную зону (ОПП 100%).

VII участок. По характеру распределения растительности весьма сходен с предыдущим, особенно близки по разнообразию прибрежно-водные ценозы. Также основные площади занимают сообщества *Scolochloa festucacea* (ОПП ~50%). Местами значительные заросли формируют *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluvatile*, *Phalaroides arundinacea*, *Typha angustifolia* (ОПП ~80%). На широкой зоне глубин до 4 м, характерной для этого участка, по краю сообществ гелофитов хорошо развит пояс из *Persicaria amphibia* (ОПП ~50%). Погруженные гидрофиты довольно разнообразны: *Ranunculus circinatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton perfoliatus*, *P. praelongus*, однако распространены они неравномерно, пятнами с невысоким покрытием (<25%).

Растительность участка претерпела во времени довольно значительные изменения: кроме тростниковых сообществ с 1997 г. стали заметны ценозы рогоза широколистного и хвоща приречного, характерные для мелководий с илистыми отложениями. Среди погруженных исчезли сообщества *Chara* sp. и *Zannichellia palustris*, на глубоких участках литорали появились заросли *Ceratophyllum demersum*. По сравнению с 1997 г. общее проективное покрытие сообществ заметно снизилось [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)].

VIII участок. Разнообразие доминантов сообществ несколько уступает предыдущим участкам, но ценозы отличаются хорошим развитием и высокой плотностью зарослей. Это самый заросший участок акватории. В прибрежье по урезу воды преобладают ценозы *Phragmites australis* (ОПП до 100%). Менее выражены сообщества других гелофитов: *Butomus umbellatus*, *Equisetum fluvatile*, *Scolochloa festucacea* и *Typha angustifolia*

(ОПП до 80%). Среди погруженных гидрофитов наиболее значимы ценозы *Ranunculus circinatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum* и *Potamogeton perfoliatus* (ОПП до 50%). Сообщества участка отличаются большей плотностью (общее проективное покрытие достигает здесь максимальных значений) по сравнению с другими участками. Это самый заросший участок акватории озера, что отмечали и предыдущие исследователи [Экосистема..., 1989; Отчет..., 1997 (Ekosistema..., 1989; Otchet..., 1997)].

Также как и на других участках, здесь полностью исчезли заросли *Chara* sp. и заникелиевые (табл. 4) [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)].

Зарастание большей части литорали озера в 2014–2017 гг. слабое, на отдельных участках умеренное, растительностью занято от 5 до 40%. Характер распределения растительных сообществ основных видов сохраняет тенденции, отмеченные в 1996 г. [Отчет..., 1997 (Otchet..., 1997)]. По-прежнему основные площади прибрежно-водной растительности расположены вдоль северо-западного берега на III и IV участках. Такое распределение зарослей может быть связано с особенностями циркуляции воды, когда при господствующих на озере северо-западных и юго-западных ветрах возникающее противотечение выносит с глубин обогащенные биогенами воды [Поддубный, Литвинов, 1983 (Poddubnyj, Litvinov, 1983)]. Также переносу и аккумуляции взвешенных в воде частиц вдоль северо-западного берега может способствовать общее перемещение водных масс озера от устья р. Трубеж к истоку р. Векса. Погруженная растительность наиболее развита на литорали южного и юго-восточного берега на I и VIII участках. Здесь, оказывает влияние сток р. Трубеж, создающий регулярное обновление воды и приток биогенов, а так же илистые отложения выносов в устьевой части реки, благоприятные для развития водных растений.

Если проследить изменение позиций доминирующих видов по занимаемым площадям, можно отметить, что лидирующие позиции до настоящего времени удалось сохранить лишь *Potamogeton perfoliatus*, незначительное возрастание площадей, занимаемых прибрежными видами, особенно тростником (табл. 5). Увеличение площадей прибрежно-водных видов за последние полвека показаны для оз. Воже, в соседней Вологодской обл., имеющего в чем-то сходное соот-

ношение литоральной и глубоководной зоны [Филоненко, Комарова, 2015 (Filonenko, Komarova, 2015)]. Одновременно происходит снижение площадей погруженных видов, исчезновение одних и появление других, а так же просматривается тенденция снижения степени зарастания литорали (табл. 5). В целом, современное зарастание озера, как и за весь период наблюдения, можно охарактеризовать как слабое. Средняя степень зарастания мелководной части озера с глубинами до 4 м составляет 15% от их общей площади. При пересчете на всю акваторию озера зарастание составило 4.1%, а с учетом площадей, занимаемых сообществами кладофоры 4.2%. Это меньше, чем указывали предыдущие исследователи (табл. 5). При сохранении площадей основных сообществ с 1997 г. произошло полное исчезновение сообществ *Chara* sp. и значительное сокращение площадей *Zannichellia palustris* (табл. 5). Можно было бы предположить, что это – следствие естественной флуктуации численности этих видов, что отмечалось и раньше Артеменко [Экосистема..., 1989; (Ekosistema..., 1989)].

Нерегулярные вспышки численности характерны для ряда однолетних видов, связанных с пионерными экотопами. В случае с *Chara* sp. и *Zannichellia palustris*, такими пионерными местообитаниями являются мелководные илистые и песчано-илистые участки дна, где развитие многолетних водных растений тормозится активными волновыми процессами. Однако нельзя не отметить общую тенденцию к снижению степени зарастания литорали озера (табл. 5) и изменения значимости доминирующих видов (табл. 4, 5). Особенно показательна возрастающая активность *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis* и *Cladophora* sp. (табл. 5). Массовое развитие сообществ *Ceratophyllum demersum* характерно для умеренно загрязненных мезосапробных вод [Исеналиева и др., 2014 (Isenalieva et al., 2014)]. Вид агрессивный: конкурентный, быстрорастущий, теневыносливый, неприхотливый, при массовом развитии угнетает и вытесняет на глубоководных участках литорали более чувствительные и требовательные к чистоте и прозрачности воды гидрофиты, такие как *Ranunculus circinatus*, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton praelongus*. Адвентивный вид *Elodea canadensis* внедряется в растительный покров водных объектов только в нарушенных местообитаниях [Maltseva, Bobrov, 2017]. Несмотря на то, что “цветение”

Cladophora sp. описывалось и ранее [Первухин, 1927a, б (Pervuhin, 1927 a, b)], вид никогда не указывался в числе значимых доминантов растительного покрова. С 2014 г. вспышки развития этой нитчатки носят регулярный характер и ее ценозы стали играть заметную роль в оз. Плещеево (табл. 5). Массовое развитие *Cladophora* sp. характерно для вод с высоким содержанием биогенов [Whitton, 1970; Dodds, Gudder, 1992; Бобров и др., 2005 (Bobrov et al., 2005)]. Вообще, присутствие перечисленных видов характерно для эвтрофных вод и может свидетельствовать о более глубоких перестройках в экосистеме озера. Наблюдается изменение растительного покрова в сторону увеличения площадей сообществ, характерных для загрязненных вод. Это может быть связано с одной стороны – с возрастанием антропогенного пресса на экосистему, а с другой – с тем, что в летний период в озере периодически происходит нарушение стратификации, вызывающее поступление биогенов из глубоководной зоны в фотическую, однако, вероятнее всего, эти два процесса идут параллельно [Отчет..., 2014–2017 (Otchet..., 2014–2017)]. Укорененные водные сосудистые растения, обитающие на ограниченных по площади участках литорали, из-за специфики морфологии дна озера и механического состава грунта [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)], не способны быстро освоить это загрязнение и уступают место более эффективным в таких условиях *Cladophora glomerata* и *Ceratophyllum demersum* а также планктонным водорослям, вызывающим цветение воды, которое отмечается, как правило, в июле [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Последнее влияет на прозрачность вод, что может неблагоприятно сказываться на погруженной растительности. Организация мест для спуска лодок и для купания так же негативно влияет на водную растительность. В результате этих процессов наблюдаются начальные стадии деградации сообществ погруженных гидрофитов, которая проявляется в исчезновении харовых лугов, ряда сообществ погруженных макрофитов, сокращении площадей и разрежении типичных для озера ценозов, появлении и ценотической активности видов характерных для загрязненных вод. Сходные процессы изменения растительного покрова озер известны как в нашей стране [Bazarova, Itigilova, 2006], так и в Западной Европе [Körner, 2002; Hilt et al., 2013; Périllona et al., 2018].

Таблица 5. Основные доминанты сообществ, глубины их распространения и занимаемые площади в разные годы

Table 5. The main dominant species of macrophytes, the depth of their distribution and overgrowing area in different years

Экогруппа, виды Ecological group, species	1927			1989			1997			2014		
	H, m	S, km ²	Место Rank	H, m	S, km ²	Место Rank	H, m	S, km ²	Место Rank	H, m	S, km ²	Место Rank
Гелофиты Helophytes												
<i>Phragmites australis</i>	1.25	–	V	0.6–1	0.087	VI	–	0.081	IX	0–1	0.109	VI
<i>Typha angustifolia</i>	0.5	–	–	0.4–0.5	0.053	VII	–	0.033	–	0–0.5	0.034	XII
<i>Typha latifolia</i>	0.3	–	–	0.4–0.5	0.017	X	–	0.025	–	0–0.5	0.018	–
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	1.3	–	X	0.7–1.1	0.249	III	–	0.077	X	0.5–1	0.0821	IX
<i>Scolochloa festuacea</i>	1	–	–	0.3–1.3	0.087	VI	–	0.153	IV	0.5–1.2	0.149	IV
<i>Glyceria maxima</i>	0.3	–	VII	0.3–0.7	0.193	V	–	0.01	–	0–0.5	0.01	–
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	0.9	–	III	0.4–1	0.033	VIII	–	0.063	XI	0.5–1	0.06	X
<i>Equisetum fluviatile</i>	0.5	–	IX	0.5–1.3	0.233	IV	–	0.127	V	0.5–1.2	0.153	II
<i>Butomus umbellatus</i>	0.5	–	–	0.5–1	0.005	XII	–	0.012	–	0–1	0.005	–
<i>Carex sp.</i>	0.1	–	–	0.1–0.2	0.029	IX	–	0.005	–	0.1–0.2	0.005	–
Гидрофиты с плавающими листьями Hydrophytes with floating leaf												
<i>Persicaria amphibia</i>	0.5	–	IV	–	0.006	–	–	0.057	–	0–1	0.053	XI
<i>Nuphar lutea</i>	1.5	–	XII	–	–	–	–	0.023	–	0.5–2	0.015	–
Гидрофиты погруженные Submerged hydrophytes												
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1.3	–	VIII	1–1.5	0.087	V	–	0.285	II	0.5–3	0.104	VII
<i>Ranunculus circinatus</i>	2.5	–	VI	1–1.5	0.012	XI	–	0.124	VI	0.5–3	0.12	V
<i>Ceratophyllum demersum</i>	2	–	–	–	–	–	–	0.12	VII	1–4(6)	0.12	V
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1.9	–	I	0.8–1.5	1.534	I	–	0.337	I	0.5–4	0.546	I
<i>Potamogeton praelongus</i>	–	–	–	–	–	–	–	0.061	XII	1–3	0.05	–
<i>Zanichellia palustris</i>	1.7	–	II	–	–	–	–	0.102	VIII	0.5	–	–
<i>Elodea canadensis</i>	–	–	–	–	–	–	–	0.224	IV	0.5–2	0.15	III
<i>Chara sp.</i>	1	–	II	0.5–1	0.47	II	–	0.246	III	0.5–1	–	–
<i>Cladophora sp.</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0–1.5	0.1	VIII

Экогруппа, виды Ecological group, species	1927			1989			1997			2014		
	H, m	S, km ²	Место Rank	H, m	S, km ²	Место Rank	H, m	S, km ²	Место Rank	H, m	S, km ²	Место Rank
Гидрофиты свободноплавающие Free-floating hydrophytes												
<i>Lemna minor</i>	—	—	XI	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Прочие виды Other species	—	—	—	—	—	—	—	0.56291	—	—	0.3795	—
Площадь зарослей, км ² Overgrowing area, km ²	—	~2.5735	—	—	3.095	—	—	2.72791	—	—	<u>2.0396</u>	—
Степень зарастания, % Degree of overgrowing, %	—	5	—	—	6	—	—	5.3	—	—	<u>4.1</u> 4.2	—
Степень зарастания литорали, % Degree of overgrowing of littoral, %	—	~24	—	—	28.3	—	—	19.7	—	—	<u>15.5</u> 16.2	—
Площадь озера*, км ² The lake area, km ²	—	51.47	—	—	51.47	—	—	51.47	—	—	50.99	—
Площадь литорали, км ² The littoral area, km ²	—	10.92	—	—	10.92	—	—	13.83	—	—	13.19	—

Примечание. Для данных 2014 г. – над чертой площадь зарастания без учета *Cladophora* sp., под чертой – суммарная площадь

Note. For the 2014 data above the line – the overgrowing area does not include *Cladophora* sp., below the line – the total area

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Общий видовой состав флоры макрофитов озера последние 20 лет изменился незначительно и насчитывает 133 таксона видового ранга. Из 8 видов, включенных в Красную книгу Ярославской области 1 вид (*Caulinia flexilis*) исчез, популяции 7 видов пока удерживаются в своих местообитаниях.

Озеро за последние 100 лет сохраняет специфику распределения сообществ макрофитов лишь в общих чертах: по-прежнему ~80% литорали не зарастает; средняя степень зарастания озера составляет порядка 5%; основные площади прибрежно-водной растительности расположены вдоль северо-западного берега, а заросли погруженной растительности вдоль южного и юго-восточного берега, литоральная зона северного участка остается практически не заросшей. Что указывает на стабильность основных ветроволновых и ледовых процессов.

Произошли заметные изменения в структуре доминантов растительного по-

крова: полностью исчезли харовые луга из *Chara* sp., практически исчезли ценозы *Zannichellia palustris*, появились сообщества, характерные для загрязненных вод (*Ceratophyllum demersum*, *Cladophora* sp.) и сообщества, характерные для нарушенных местообитаний (*Elodea canadensis*).

Прослеживается тенденция небольшого возрастания площадей прибрежных сообществ и значительного уменьшения площадей погруженных сообществ, для последних отмечается низкое проективное покрытие. Эти процессы связаны с возрастанием антропогенного воздействия, с естественным старением озера, и изменением его трофического статуса. Общая степень зарастания озера не будет резко возрастать в ближайшей и отдаленной перспективе из-за незначительной площади литорали, доступной для водных растений, преобладания песчаного грунта и гидродинамических особенностей водоема.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны М.И. Малину и А.И. Цветкову за предоставленные материалы аэрофотосъемки растительности озера в 2017 г., а также за помощь в проведении исследований. Работа выполнена в рамках государственного задания (темы № АААА-А18-118012690095-4; АААА-А18-118012690102-9; АААА-А18-118012690104-3) при финансовой поддержке Национального парка «Плещеево озеро» (тема НИР «Ретроспективный анализ изменений вертикального распределения погруженной водной растительности оз. Плещеево»).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров А.А., Киприянова Л.М., Чемерис Е.В. Сообщества макроскопических зеленых нитчатых и желтозеленых сифоновых водорослей (*Cladophoretea*) некоторых регионов России // Растительность России. 2005. № 7. С. 50–58.
- Довбня И.В. Высшая водная растительность оз. Неро // Современное состояние экосистемы озера Неро. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 1991. С. 62–73.
- Исеналиева Ж.Н., Волкова И.В., Нгуен Тхи Тхуи Н. К вопросу о биоиндикации некоторых водных экосистем дельты реки Волги // Вестник ТГУ. 2014. Т. 19. Вып. 5. С. 1297–1300.
- Катанская В.М. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4. Ч. 1. С. 160–182.
- Колесникова Т.Д. Современное и прошлое распространение видов рода *Najas* в СССР и их значение в палеогеографии четвертичного периода // Ботан. журн. 1965. Т. 50. № 2. С. 182–190.
- Красная книга Ярославской области / Под ред. Л.В. Воронина. Ярославль: Изд-во А. Рутмана, 2004. 384 с.
- Красная книга Ярославской области. Ярославль: Академия 76, 2015. 470 с.
- Кузьмичев А.И. Гигрофильная флора юго-запада Русской равнины и ее генезис. СПб.: Гидрометеоиздат, 1992. 215 с.
- Ласточкин Д.А. Плещеево озеро (характеристика водоема и его населения) // Тр. Переславль-Залесского ист.-художеств. и краевед. музея. 1927. Вып. II. С. 1–25.
- Национальный парк «Плещеево озеро» <http://pleshevo-lake.ru/o-parke/index.php> (дата обращения: 17.04.2019)
- Никитин А.Л. Дороги веков. М.: MelanarE, 2005. 138 с.
- Оз. Плещеево [Карта на 10 листах] Нач. отд. топогеодезических изысканий Чаплыгина Г.А., рук. фотограмм. группы № 1 Цепкова Н.И., нормоконтролер Медведев В.Н. 1:5000. 50 м в 1 см. Москва: Институт Гидропроект им. С.Я. Жука, 1986. Архив ИБВВ АН СССР инв. номера 112/2–121/2.
- Отчет ИБВВ РАН о НИР по теме: «Биоиндикация качества воды озера Плещеево в условиях действующего открытого водозабора» (этап 1996 г.). Борок, 1997. 281 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 213 с.

- Папченко В.Г., Воронин Л.В., Маракаев О.А., Бобров А.А., Лазарева О.Л., Секацкая З.С., Чемерис Е.В., Черняковская Е.Ф. Мониторинговые исследования растений и грибов Красной книги Ярославской области // Бюллетень по Красной книге Ярославской области. Ярославль: Хитон, 2011. С. 87–107.
- Первухин М. Переславское озеро (материалы к монографии) // Тр. Переславль-Залесского истор.-художеств. и краевед. музея. 1927а. Вып. II. С. 26–82.
- Первухин М. Переславское озеро (материалы к монографии) // Тр. Переславль-Залесского истор.-художеств. и краевед. музея. 1927б. Вып. III. С. 3–97.
- Поддубный С.А., Литвинов А.С. О горизонтальной циркуляции вод в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем: Тр. ИБВВ АН СССР. 1983. Вып. 51 (54). С. 13–18.
- Преснухин В.И. Комплексные исследования инженерно-геологических, гидрологических условий и экологической обстановки Плещеева озера и окружающих территорий // Ярославский пед. вестн. 2010. Вып. 1 Сер. Физико-математические и естественные науки. С. 108–111.
- Распопов И.М. Мониторинг высшей водной растительности // Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 173–244.
- Филоненко И.В., Комарова А.С. Многолетняя динамика площади зарастания прибрежно-водной растительностью оз. Воже // Принципы экологии. 2015. № 4. С. 63–72. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4622
- Флеров А.Ф. Растительные сообщества Переяславского уезда Владимирской губернии // Материалы к познанию флоры и фауны Рос. Империи. Отд. ботаники. М.: Унив. тип., 1899. Вып. 3. 51 с.
- Флеров А.Ф. Флора Владимирской губернии. I. Описание растительности Владимирской губернии. М.: Кушнерев и Ко, 1902. 338 с.
- Экосистема озера Плещеево / Отв. ред. Н.В. Буторин, В.Л. Складенко. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Bazarova B.B., Itigilova M.Ts. Long-term Production Dynamics of Aquatic Vegetation in the Arakhlei Lake (Eastern Transbaikalia) // Biology Bulletin. 2006. Vol. 33. № 1. P. 68–72. doi:10.1134/S1062359006010109
- Dodds W.K., Gudder D.A. The ecology of Cladophora // J. Phycol. 1992. Vol. 28. P. 415–427.
- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase ver. 4.2: World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2007–2019. URL: <http://www.algaebase.org>. (accessed: 11.09.2019).
- Hilt, S., Köhler, J., Adrian, R., Monaghan, M.T., Sayer, C.D. Clear, crashing, turbid and back – long-term changes in macrophyte assemblages in a shallow lake. Freshw. Biol. 2013. Vol. 58. P. 2027–2036. doi: 10.1111/fwb.12188
- Körner S. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in north-eastern Germany. Int. Rev. Hydrobiol. 2002. Vol. 87. P. 375–384. doi:10.1002/1522-2632(200207)87:4<375:AID-IROH375>3.0.CO;2-7
- Maltseva S.Yu., Bobrov A.A. Alien species of vascular plants in the Rybinsk Reservoir (Upper Volga, Russia) // Russ. J. Biol. Invasions. 2017. Vol. 8. № 4. P. 1–6. doi: 10.1134/S2075111717040063
- Periling C., van de Weyer K., Pätzold J., Kasprzake P., Hilt S. Changes in submerged macrophyte colonization in shallow areas of an oligomesotrophic lake and the potential role of groundwater // Limnologia. 2018. Vol. 68. P. 168–176.
- Volkova P.A., Arutyunyan N.G., Shanzer I.A., Chemeris E.V., Bobrov A.A. Genetic variability of Eurasian Nuphar species unravels possible routes in which freshwater plants could fill their wide areas // Aquat. Bot. 2018. Vol. 145. P. 49–57. doi: 10.1016/j.aquabot.2017.11.006
- Whitton B.A. Biology of Cladophora in freshwaters // Water Res. 1970. Vol. 4. № 7. P. 457–476.

REFERENCES

- Bobrov A.A., Kipriyanova L.M., Chemeris E.V. Soobshchestva makroskopicheskikh zelyonyh nitchatyh i zhyoltozelyonyh sifonovyh vodoroslej (Cladophoretea) nekotorykh regionov Rossii [Communities of macroscopic green filamentous and yellow-green siphon algae (Cladophoretea) of some regions of Russia]. *Rastitel'nost' Rossii*, 2005, no. 7, pp. 50–58 (In Russian).
- Bazarova B.B., Itigilova M.Ts. Long-term Production Dynamics of Aquatic Vegetation in the Arakhlei Lake (Eastern Transbaikalia). *Biology Bulletin*, 2006, vol. 33, no. 1, pp. 68–72. doi:10.1134/S1062359006010109
- Dodds W.K., Gudder D.A. The ecology of Cladophora. *J. Phycol.*, 1992, vol. 28, pp. 415–427.
- Dovbnya I.V. Vysshaya vodnaya rastitel'nost' oz. Nero [Higher aquatic vegetation of the lake Nero]. *Sovremennoe sostoyanie ekosistemy ozera Nero*. [The current state of the ecosystem of Lake Nero] Rybinsk: Izd-vo IBVV RAN, 1991, pp. 62–73 (In Russian).
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo* [The ecosystem of the Lake Pleshcheyevo]. Leningrad: Nauka, 1989, 264 p. (In Russian).
- Filonenko I., Komarova A. Long-term dynamics of overgrowing area with coastal aquatic vegetation in the Lake Vozhe. *Principles of ecology*, 2015, vol. 4, no. 4, pp. 63–72. doi: 10.15393/j1.art.2015.4622 (In Russian).
- Flyorov A.F. Rastitel'nye soobshchestva Pereyaslavskogo uезда Vladimirskoj gubernii [Plant communities of Pereyaslavsky district of the Vladimir province]. *Materialy k poznaniyu flory i fauny Ros. Imperii. Otd. botaniki*. Moscow: Univ. tip., 1899, vol. 3, 51 p. (In Russian).
- Flyorov A.F. *Flora Vladimirskoj gubernii I. Opisanie rastitel'nosti Vladimirskoj gubernii* [Flora of Vladimir province I. Description of the vegetation of the Vladimir province]. Moscow: Kushneryov i Ko, 1902, 338 s. [In Russian]
- Guiry M. D., Guiry G. M. (2019). AlgaeBase ver. 4.2: World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland, 2007–2019. URL: <http://www.algaebase.org>. (accessed: 11.09.2019).

- Hilt, S., Köhler, J., Adrian, R., Monaghan, M.T., Sayer, C.D. Clear, crashing, turbid and back – long-term changes in macrophyte assemblages in a shallow lake. *Freshw. Biol.*, 2013, vol. 58, pp. 2027–2036. doi: 10.1111/fwb.12188
- Isenalieva Zh.N., Volkova I.V., Nguen Thi Thui N. K voprosu o bioindikacii nekotoryh vodnyh ekosistem del'ty reki Volgi [The issue of bioindication of some water ecosystems of the Delta of the Volga river]. *Vestnik TGU*, 2014, vol. 19(5), pp. 1297–1300 (In Russian).
- Katanskaya V.M. Metodika issledovaniya vysshej vodnoj rastitel'nosti [Methods of research of higher aquatic vegetation]. *Zhizn' presnyh vod*. [Freshwater Life]. M.–L.: Izd-vo AN SSSR, 1956, vol. 4(1), pp. 160–182 (In Russian).
- Kolesnikova T.D. Sovremennoe i proshloe rasprostranenie vidov roda Najas v SSSR i ih znachenie v paleogeografii chetvertichnogo perioda [Modern and past distribution of species of the genus Najas in the USSR and their importance in the paleogeography of the Quaternary period]. *Bot. zhurn.*, 1965, vol. 50, no. 2, pp. 182–190 (In Russian).
- Körner S. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in north-eastern Germany. *Int. Rev. Hydrobiol.*, 2002, vol. 87, pp. 375–384. doi:10.1002/1522-2632(200207)87:4<375:AID-IROH375>3.0.CO;2-7
- Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti. [The Red book of Yaroslavl region]. Yaroslavl': Izd-vo A. Rutmana, 2004, 384 p. (In Russian).
- Krasnaya kniga Yaroslavskoj oblasti. [The Red book of Yaroslavl region]. Yaroslavl': Akademiya 76, 2015, 470 p. (In Russian).
- Kuz'michyov A.I. *Gigrofil'naya flora yugo-zapada Russkoj ravniny i eyo genezis* [Hygrophilous flora of the South-West of the Russian plain and its genesis]. SPb.: Gidrometeoizdat, 1992, 215 p. (In Russian).
- Lastochkin D.A. Pleshcheyevo ozero (harakteristika vodoyoma i ego naseleniya) [Lake Pleshcheyevo (characteristics of the reservoir and its population)]. *Trudy Pereslavl'-Zalesskogo istoriko-hudozhestvennogo i kraevedcheskogo muzeya*, 1927, vol. II, pp. 1–25 (In Russian).
- Maltseva S.Yu., Bobrov A.A. Alien species of vascular plants in the Rybinsk Reservoir (Upper Volga, Russia). *Russ. J. Biol. Invasions*, 2017, vol. 8, no. 4, pp. 1–6. doi: 10.1134/S2075111717040063
- Nacional'nyj park “Pleshcheyevo ozero” [National Park “Pleshcheyevo lake”] URL: <http://pleshevo-lake.ru/otparke/index.php> (accessed: 17.04.2019).
- Nikitin A.L. *Dorogi vekov* [Roads of centuries] Moscow: Melanar. 2005, 138 p. (In Russian).
- Oz. Pleshcheyevo (Karta na 10 listah) [Lake Pleshcheyevo (Map on 10 sheets)] 1986. Nach. otd. topogeodezicheskikh izyskanij Chaplygina G.A., ruk. fotogramgruppy № 1 Cepkova N.I., normokontroler Medvedev V.N. 1:5000. 50 m v 1 sm. Moskva: Institut Gidroproekt im. S.Ya. Zhuka, Arhiv IBVV AN SSSR inv. nomera 112/2–121/2.
- Otchet IBVV RAN o NIR po teme: “Bioindikaciya kachestva vody ozera Pleshcheyevo v usloviyah dejstvuyushchego otkrytogo vodozabora” [Report of the IBIW RAS of research on the topic: Bioindication of water quality in the lake Pleshcheyevo under the existing open water intake] (etap 1996 g.). Borok, 1997, 281 p. (In Russian).
- Papchenkov V.G. *Rastitel'nyj pokrov vodoemov i vodotokov Srednego Povolzh'ya*. [Vegetation cover of water bodies and watercourses of the Middle Volga region] Yaroslavl': CMP MUBiNT, 2001, 213 p. (In Russian).
- Papchenkov V.G., Voronin L.V., Marakaev O.A., Bobrov A.A., Lazareva O.L., Sekackaya Z.S., Chemeris E.V., Chernyakovskaya E.F. Monitoringovyie issledovaniya rastenij i gribov Krasnoj knigi Yaroslavskoj oblasti [Monitoring studies of plants and mushrooms of the red book of the Yaroslavl region]. *Byulleten' po Krasnoj knige Yaroslavskoj oblasti*. Yaroslavl': Hiton, 2011, pp. 87–107 (In Russian).
- Pervuhin M. Pereslavskoe ozero (materialy k monografii) [Pereslavskoe lake (materials for the monograph)]. *Tr. Pereslavl'-Zalesskogo istor.-hudozhestv. i kraeved. muzeya*, 1927a, vol. II, pp. 26–82 (In Russian).
- Pervuhin M. Pereslavskoe ozero (materialy k monografii) [Pereslavsky lake (materials for the monograph)]. *Tr. Pereslavl'-Zalesskogo istor.-hudozhestv. i kraeved. muzeya*, 1927b, vol. III, pp. 3–97 (In Russian).
- Poddubnyj S.A., Litvinov A.S. O gorizontальной cirkulyacii vod v oz. Pleshcheyevo [On horizontal water circulation in the Lake Pleshcheyevo]. *Funkcionirovanie ozyornyh ekosistem: Tr. IBVV AN SSSR*, 1983, vyp. 51 (54), pp. 13–18 (In Russian).
- Presnukhin V.I. Kompleksnye issledovaniya inzhenerno-geologicheskikh, gidrologicheskikh uslovij i ekologicheskij obstanovki Pleshcheyevo ozera i okruzhayushchih territorij [Comprehensive study of engineering-geological, hydrological conditions and ecological situation of Lake Pleshcheyevo and the surrounding areas]. *Yaroslavskij pedagogicheskij vestnik*, vol. 1, ser. Fiziko-matematicheskie i estestvennye nauki, 2010, pp. 108–111 (In Russian).
- Raspopov I.M. Monitoring vysshej vodnoj rastitel'nosti [Monitoring of higher aquatic vegetation]. *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnyh ekosistem*. SPb.: Gidrometeoizdat, 1992, pp. 173–244 (In Russian).
- Volkova P.A., Arutynyan N.G., Shanzer I.A., Chemeris E.V., Bobrov A.A. Genetic variability of Eurasian Nuphar species unravels possible routes in which freshwater plants could fill their wide areas. *Aquat. Bot.*, 2018, vol. 145, pp. 49–57. doi: 10.1016/j.aquabot.2017.11.006
- Whitton B.A. Biology of Cladophora in freshwaters. *Water Res.*, 1970, vol. 4, no. 7, pp. 457–476.

CHANGES IN THE VEGETATION OF LAKE PLESHCHEYEVO (YAROSLAVL REGION) FROM 1899 TO 2017

E. V. Chemeris, A. V. Kutuzov, D. Yu. Efimov, O. G. Grishutkin

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: lechem@ibiw.ru*

Based on published data, archival materials and the results of original studies a number of changes that have occurred in the vegetation of the Lake Pleshcheyevo from 1899 to 2017 are revealed. The lake's flora includes 133 species of macrophytes and has remained stable over the past 20 years. Disappearance of one species (*Caulinia flexilis*) has been reliably confirmed. Eight species of aquatic and semiaquatic plants are now included in the main list of Red Data Book of Yaroslavl region. Changes in distribution of plant communities in the littoral are more significant. Cenoses of *Chara* sp. that used to be typical for this lake have disappeared and have not been found in the last 20 years. There was a reduction in overgrowing area of some submerged hydrophyte communities (*Eleocharis acicularis*, *Zanichellia palustris*), and decrease in the projective cover of typical lake cenoses (*Potamogeton perfoliatus*, *Ranunculus circinatus*) while other communities (*Cladophora* sp., *Ceratophyllum demersum*, *Elodea canadensis*) previously indistinguishable in vegetation have become more significant in the vegetation cover. Slight increase in overgrowth area of semiaquatic vegetation (especially *Phragmites australis*) is apparent. These processes are associated with aging of the lake, increase in anthropogenic stress and trophic status. The total degree of overgrowing of lake's remains low (~5%), and will not increase sharply in the near and long term perspective due to the small area of littoral available for aquatic plants, the predominance of sandy soil and hydrodynamic characteristics of the reservoir.

Keywords: aquatic macrophytes, protected species, degree of overgrowing, Upper Volga region

МАКРОБЕНТОС БИОЦЕНОЗА *DREISSENA POLYMORPHA* ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

Е. Г. Пряничникова

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

152742, пос. Борок, Ярославская область, Некоузский р-н

e-mail: pryanichnikova_e@mail.ru

Поступила в редакцию: 21.02.2020

В 2013–2016 гг. изучены основные характеристики макробентоса биоценоза *Dreissena polymorpha* Pallas 1771 в оз. Плещеево. Биоценоз дрейссены вносит довольно весомый вклад в формирование донной фауны озера. Здесь отмечено более 65% всех отмеченных нами таксонов рангом ниже рода. Основу видового богатства и обилия бентоса в биоценозе дрейссены составляли хирономиды и олигохеты, вместе с дрейссеной формирующие основу кормовой базы для рыб-бентофагов. Видовое разнообразие бентоса в биоценозе дрейссены в оз. Плещеево немного выше, чем в литорали и практически в два раза выше, чем в профундали водоема и сопоставимо с разнообразием в биоценозе дрейссены в других водоемах. В трофической структуре значительная доля принадлежит фитодетритофагам-фильтраторам+собираателям. При сравнении с предыдущими исследованиями выявлено увеличение вклада мелких моллюсков в формирование биомассы макробентоса в биоценозе дрейссены. Отмечена тенденция к снижению обилия донных макробеспозвоночных без учета мегабентоса (крупных моллюсков р. *Dreissena* и *Unio*).

Ключевые слова: биоценоз дрейссены, бентос, сублитораль, озеро.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10012

ВВЕДЕНИЕ

В гидробиологии наиболее часто сообщество (называемые также биоценозами, комплексами, группировками...) выделяются по одному доминирующему виду. В таких случаях биоценоз называется по доминирующему организму, например, биоценоз дрейссены, биоценоз мотыля. В старых работах иногда биоценоз обозначался латинским названием вида (рода) с прибавлением окончания -etum, например, биоценоз дрейссены – *Dreissenetum* [Баканов, 1987 (Bakanov, 1987)]. В настоящее время термин “биоценоз дрейссены” это устоявшийся термин, используемый многими авторами [Аристова, 1971 (Aristova, 1971); Баканов, 1983 (Bakanov, 1983); Перова, Щербина, 2003 (Perova, Shcherbina, 2003); Львова, 2004 (Lvova, 2004); Щербина, 2008 (Shcherbina, 2003) и др.].

Взрослые моллюски *Dreissena polymorpha* Pallas 1771 в оз. Плещеево зарегистрированы с 1984 г., а велигеры с 1987 г. [Жгарева, 1992 (Zhigareva, 1992); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. Изучению дрейссены и ее роли в озере посвящено довольно много работ [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Баканов, 1992 (Bakanov, 1992); Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008); Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018]. В местах скопления дрейссенид формируется специфическое сообщество гидробионтов, что и послужило поводом для выделения

в водоемах одного из наиболее продуктивных биоценозов – биоценоза *D. polymorpha*. Вселяясь в водоем, они существенно влияют не только на структуру донных сообществ, но и на экосистему водоема в целом. Наиболее яркий пример – вселение дрейссены в эвтрофное оз. Лукомское, в результате которого существенно снизилась биомасса зоопланктона, на порядок повысилась продуктивность донных сообществ и, начался процесс деэвтрофирования водоема [Ляхнович и др., 1983 (Lyakhnovich et al., 1983)]. Сходная картина наблюдалась при вселении дрейссены в Нарочанскую группу озер [Остапеня, 2007 (Ostapenya, 2007)]. В связи с этим, во многих странах дрейссенид, в большинстве случаев это *D. polymorpha*, изучают с целью более полного и рационального использования ее положительных особенностей, сводя до минимума отрицательные.

Цель работы – изучение основных характеристик макробентоса биоценоза *D. polymorpha* и оценка роли дрейссены в формировании донных сообществ на современном этапе развития экосистемы озера, а также проведение сравнительного анализа с данными, полученными ранее другими исследователями.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования собирали в ходе проведения бентосных съемок, как части

комплексных работ по изучению оз. Плещеево в 2013–2016 гг. Массовые поселения дрейссены

обнаружены на глубинах от 4 м до 9 м [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018]. Этот участок озера соответствует зоне сублиторали [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Подробно карта-схема расположения станций, методы сбора и обработки проб макробентоса изложены в [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018; Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)]. Всего было проанализировано 59 проб (табл. 1).

При вычислении различных показателей макробентоса, если не указано иначе, не учитывали численность и биомассу вида-эдикатора *Dreissena polymorpha*. Для оценки состояния донных сообществ использовали следующие показатели: численность, N , тыс. экз./м², биомасса B , г/м², частота встречаемости P , %, число видов S . Одним из показателей видовой структуры биоценозов является видовое разнообразие. Наиболее широко получил распространение индекс Шеннона-Уивера H , бит/экз. Для выявления комплексов доминирующих видов применяли индекс плотности Арнольди [Арнольди, 1949 (Arnoldi, 1949)] в модификации [Щербина, 1993 (Shcherbina, 1993)].

Санитарное состояние водоема оценивали по индексу сапробности, рассчитанному методом Пантле-Букка [Pantle, Buck, 1955; Sladeček, 1973; Макрушин, 1974 (Makrushin, 1974)] в модификации [Дзюбан, Кузнецова, 1981 (Dzyuban, Kuznetsova, 1981)]. Величины сапробности видов взяты из работ [Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988; Щербина, 2010 (Shcherbina, 2010)].

Для исследования трофической структуры макрозообентоса биоценозов дрейссенид все виды макробеспозвоночных разбили на следующие пять групп по схеме предло-

женной Э.И. Извековой (1975): ДФ-С – детритофаги-собиратели, ФДФ-Ф+С – фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, ФДФ-Ф – фитодетритофаги-фильтраторы, ДФ-Г – детритофаги-глотатели, Х-АХ – хищники-активные хвататели. Сведения о характере пищи и способе ее добычи брали из литературных источников [Луферов, 1956 (Lufarov, 1956); Аристова, 1971 (Aristova, 1971); Извекова, 1975 (Izveikova, 1975); Шилова, 1976 (Shilova, 1976); Бентос..., 1980 (Benthos..., 1980); Монаков, 1998 (Monakov, 1998)].

Таблица 1. Число проб макробентоса биоценоза дрейссены оз. Плещеево в 2013–2016 гг.

Table 1. Number of macrobentic samples of zebra mussel biocenoses in Lake Pleshcheyevo in 2013–2016

Год Year	Количество проб Number of samples		
	Весна Spring	Лето Summer	Осень Autumn
2013	–	8	–
2014	6	6	6
2015	10	10	7
2016	1	1	4
Всего Total	17	25	17

Примечание. “–” – нет данных.

Note. “–” – no data.

Представление данных в графическом виде и статистическая обработка выполнены на ПК с использованием рекомендаций, изложенных в основополагающих методических руководствах [Методика..., 1975 (Metodika..., 1975); Песенко, 1982 (Pesenko, 1982)]. Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2013–2014 гг. в литорали юго-восточной части оз. Плещеево на одной станции отмечены единичные пробы бентоса, в которых встречалась полиморфная дрейссена. В них дрейссена была полностью представлена молодыми моллюсками 1+ и сеголетками. Численность полиморфной дрейссены за сезон в литорали в среднем составляла всего 0.3 ± 0.2 тыс. экз./м², биомасса 5.3 ± 4.2 г/м², при встречаемости в макробентосе данной зоны 20–30%. Визуально, благодаря высокой прозрачности воды, было отмечено, что в этой зоне водоема дружки дрейссены располагаются одиночно на значительном расстоянии друг от друга, и провести количественную оценку распределения с помощью используемых методов учета (при помощи дночерпателя) затруднительно. На расширенной сетке станций в 2015 г., а также осенью 2016 г. *D. polymorpha*

в литорали не была обнаружена. В профундали озера в течение всего периода исследования дрейссена так же не была зарегистрирована.

В 2013–2016 гг. массовые поселения полиморфной дрейссены выявлены в сублиторали [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018]. Летом 2013 г. полиморфная дрейссена была обнаружена на 8 станциях сублиторали. Ее численность и биомассы составили соответственно 8.2 ± 3.0 тыс. экз./м² и 1740.6 ± 516.9 г/м². Средняя длина моллюсков была 11.4 ± 2.5 мм, а доля молоди менее 5 мм – от 15% в начале июня до 42% в августе. В 2014 г. *D. polymorpha* присутствовала на 6, а в 2015 г. – на 10 станциях (табл. 1). Осенью 2016 г. дрейссена отмечена на 4 станциях сублиторали. Высокая численность дрейссены всегда была отмечена нами на станциях с значительным количеством ракушечника в грунте. Накопление ракушечника

подтверждает многолетнее и устойчивое развитие популяции дрейссены на указанных участках водоема. Все это характерно для южной и юго-восточной частей озера (станции 1–5). В 2014–2015 гг. средняя численность на этих участках составила 4.6 ± 1.0 тыс. экз./м². Осенью 2016 г. численность дрейссены в юго-восточной части озера составила 0.2 ± 0.1 тыс. экз./м². В течение периода исследования, несмотря на расширение сетки станций в 2015 г., встречаемость *D. polymorpha* в бентосе озера оставалась практически неизменной и составила в среднем $41 \pm 3\%$. Подробно основные характеристики популяции полиморфной дрейссены оз. Плещеево в 2014–2016 гг. приведены в [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018].

В исследуемый период в биоценозе полиморфной дрейссены в сублиторали оз. Плещеево было выявлено 73 НОТ (низших определяемых таксонов). Наибольшее количество видов было отмечено в летний период (табл. 2). Основную часть видового богатства составляли личинки хирономид (31) и олигохеты (16). Двусторчатые и брюхоногие моллюски были представлены равным количеством видов (6). К прочим видам были отнесены представители амфипод (1) и равноногих раков (1), поденок (4), ручейников (4) и мокрецов (1). Таксономический состав и частота встречаемости видов бентоса биоценоза дрейссены в сублиторали озера приведены в работе [Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)].

Таблица 2. Таксономическая структура макробентоса в биоценозе дрейссены оз. Плещеево в 2013–2016 гг.

Table 2. Taxonomic structure of macrobenthos of zebra mussel biocenoses in Lake Pleshcheyevo in 2013–2016

Таксономическая группа Taxonomic group	Весна Spring	Лето Summer	Осень Autumn	Всего видов Total
Хирономиды Chironomids	21	23	18	31
Олигохеты Oligochaeta	8	15	13	16
Моллюски Mollusks	6	8	10	12
Пиявки Leeches	5	5	4	5
Прочие Varia	4	8	7	11
Всего видов Total	44	59	52	73

Весной доминантами в биоценозе дрейссены были олигохеты и хирономиды, летом – олигохеты, а осенью в доминантном комплексе к ним присоединились брюхоногие моллюски р. *Cincinna* (табл. 3). Высокая встречаемость ($>50\%$) весной зарегистрирована для 8 видов бентоса, из них в доминантный комплекс не вошли два представителя хирономид (*Procladius choreus* и *Polypedilum bicrenatum*). Летом только один из двух видов с высокой встречаемостью отсутствовал среди доминантов (*Cladotanytarsus* gr. *mancus*). Осенью встречаемость превышала 50% порог для трех видов, один из которых не входил в число доминантных видов (*Cryptochironomus obreptans*).

Сезонный ход динамики основных характеристик бентоса в биоценозе дрейссены слабо выражен (табл. 4). Отмечено небольшое снижение численности бентоса в течение сезона от весны к осени при практически стабильной биомассе. Сходную тенденцию отмечали для среднего числа видов в пробе. В то же время, индекс сапробности увеличивался к осени.

Абсолютные показатели обилия хирономид были наибольшими весной, а летом и осенью отмечали снижение как численности, так и биомассы в этой группе (табл. 5). Наибольший вклад хирономид в формировании обилия бентоса был зарегистрирован весной и осенью (рис. 1). Олигохеты вносили весомый вклад в биомассу бентоса, в основном за счет крупных особей *Tubifex newaensis*. Практически наравне с ними по вкладу в биомассу были моллюски, в основном за счет представителей брюхоногих моллюсков р. *Cincinna*.

В трофической структуре главную роль играли фитодегритрофаги-фильтраторы+собиратели (рис. 2). Основные виды, формирующие данную группу, – это представители хирономид и брюхоногие моллюски. Дегритрофаги-глотатели, представленные олигохетами, по относительной численности представлены наравне с фитодегритрофагами-фильтраторами, но по доле в биомассе значительно превосходят их.

Таблица 3. Частота встречаемости и обилие доминантных видов бентоса в биоценозе дрейссены в оз. Пleshчево в 2013–2016 гг.

Table 3. Qualitative and frequency of occurrence of dominant species of macrobenthos of zebra mussel biocenoses in Lake Pleshcheyevo in 2013–2016

Вид Species	Весна Spring	Лето Summer	Осень Autumn
<i>Cincinna depressa</i> Pfeifer	–	–	<u>51</u> 0.1–0.8
<i>C. piscinalis</i> (Mueller)	–	–	<u>28</u> 0.1–2.3
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparède	–	–	<u>41</u> 0.1–0.3
<i>Potamotheix hammoniensis</i> (Michaelsen)	<u>92</u> 0.1–0.6	–	<u>42</u> 0.1–0.4
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrázek	<u>75</u> 0.1–0.4	<u>73</u> 0.2–0.7	–
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	<u>67</u> 0.1–1.5	<u>33</u> 0.1–1.3	<u>34</u> 0.1–2.2
<i>Chironomus</i> f.l. <i>plumosus</i>	–	–	<u>19</u> 0.3–0.5
<i>Polypedilum</i> gr. <i>nubeculosum</i>	<u>100</u> 0.4–0.8	–	<u>70</u> 0.2–0.2
<i>Stictochironomus</i> gr. <i>histrio</i>	–	–	<u>35</u> 0.3–0.5
<i>C.</i> gr. <i>mancus</i>	<u>73</u> 0.5–0.1	–	–
<i>Tanytarsus</i> gr. <i>lestagei</i>	<u>95</u> 0.4–0.3	–	–

Примечание. Над чертой – встречаемость, %, под чертой – численность, тыс. экз./м² – (биомасса, г/м²); “–” – вид не входил в доминантный комплекс.

Note. Above the line – occurrence, %, under the line – density, of thousand ind./ m² – (biomass, g / m²). The “–” – species was absent in the dominant complex.

Таблица 4. Основные характеристики макробентоса биоценоза дрейссены в 2013–2016 гг.

Table 4. Main characteristics of macrobenthos of zebra mussel biocenoses in Lake Pleshcheyevo in 2013–2016

Показатель Parameter	Весна Spring	Лето Summer	Осень Autumn	Среднее Mean
<i>N</i> , тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	2.9±0.8	1.9±0.6	1.7±0.4	2.2±0.6
<i>B</i> , г/м ² (g/m ²)	11.3±3.4	11.0±2.9	11.6±3.0	11.3±3.1
<i>S</i> , в пробе (in sample)	12±2	11±1	9±1	11±1
<i>H_N</i> , бит/экз.(bit/ind.)	2.5±0.3	2.5±0.3	2.3±0.4	2.4±0.3
Сапробность Saprobity	2.2±0.1	2.3±0.1	2.4±0.1	2.3±0.1

Межгодовая динамика различных структурных показателей биоценоза дрейссены довольно противоречива. Несмотря на снижение показателей обилия дрейссены после 2015 г. [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018] (табл. 6), основные качественные и количественные характеристики бентоса после некоторого роста

в 2014–2015 гг. остались на уровне 2013 г. По соотношению основных таксономических групп стоит отметить некоторое снижение доли хирономид от общей численности и увеличение вклада моллюсков в общую биомассу в 2015–2016 гг., в период снижения численности дрейссены (табл. 6).

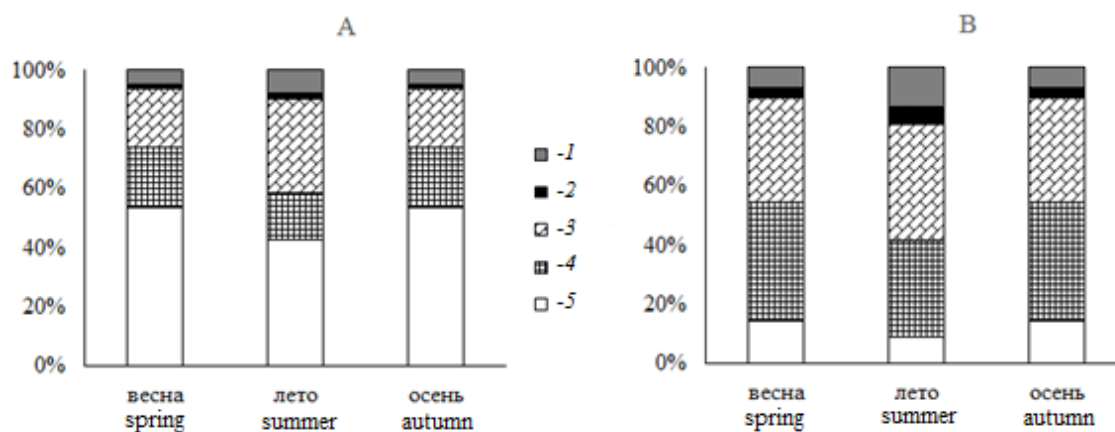


Рис. 1. Сезонная динамика соотношения численности (А) и биомассы (В) основных таксономических групп макробентоса биоценоза дрейссены в оз. Плещеево в 2013–2016 гг. Обозначения групп: 1 – прочие, 2 – пиявки, 3 – моллюски, 4 – олигохеты, 5 – хирономиды.

Fig. 1. Seasonal dynamics of the ratio of density (A) and biomass (B) of the main taxonomic groups of macrobenthos biocenoses of zebra mussel in Lake Pleshcheyevo in 2013–2016. Name of the groups: 1 – varia, 2 – leeches, 3 – mollusks, 4 – oligochaetes, 5 – chironomids.

Таблица 5. Количественные характеристики основных таксономических групп биоценоза дрейссены в оз. Плещеево

Table 5. Quantitative characteristics of main taxonomic groups of macrobenthos of zebra mussel biocenoses in Lake Pleshcheyevo

Группа Group	Весна Spring	Лето Summer	Осень Autumn	Среднее Mean
Хирономиды Chironomids	2.3 ± 0.8	0.8 ± 0.3	0.9 ± 0.4	1.4 ± 0.5
Олигохеты Oligochaetes	2.4 ± 0.3	1.2 ± 0.4	0.9 ± 0.5	0.5 ± 0.4
Моллюски Mollusks	0.4 ± 0.2	0.7 ± 0.2	0.4 ± 0.1	0.5 ± 0.2
	4.3 ± 2.2	4.0 ± 1.2	4.2 ± 1.3	4.2 ± 1.5
	1.2 ± 1.0	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.1	0.5 ± 0.4
	3.6 ± 2.7	4.0 ± 1.0	3.3 ± 1.9	3.6 ± 1.9

Примечание. Над чертой численность, тыс. экз./м², под чертой биомасса, г/м².

Note. Above the line, density, thousand ind./m², below the line biomass, g/m².

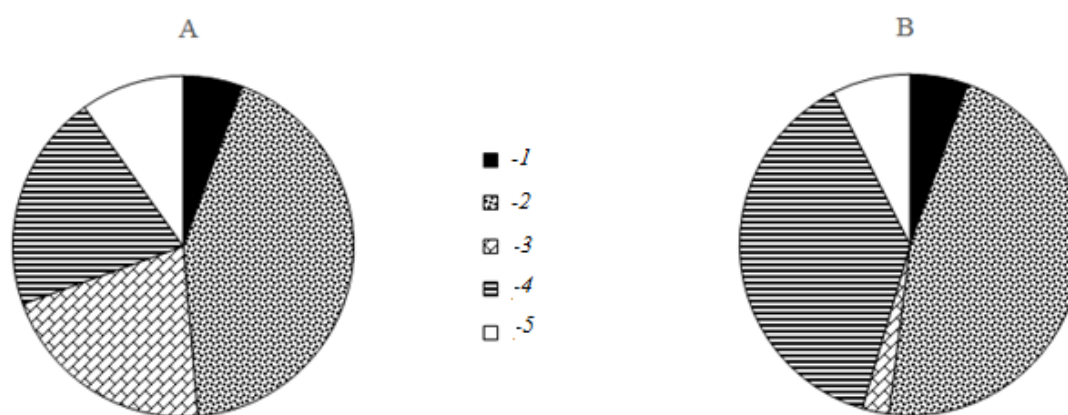


Рис. 2. Численность (А) и биомасса (В) основных трофических групп бентоса в биоценозе дрейссены в оз. Плещеево в 2013–2016 гг. 1 – ДФ-С, 2 – ФДФ+С, 3 – ФДФ-С, 4 – ДФ-Г, 5 – Х-АХ. Обозначения групп см. Материалы и Методы.

Fig. 2. Density (A) and biomass (B) of main trophic group of macrobenthos of zebra mussel biocenoses. For the name of the trophic group, see Materials and Methods.

Таблица 6. Межгодовая динамика основных показателей макробентоса биоценоза дрейссены оз. Плещеево**Table 6.** Interannual dynamics of the main parameters of macrobenthos of zebra mussel biocenoses Lake Pleshcheyevo

Показатель Parameters	2013 г.	2014 г.	2015 г.	2016 г.
<i>N</i> (<i>Dreissena</i>), тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	8.2±3.0.	3.9±1.2	3.2±1.2	0.5±0.3
<i>B</i> (<i>Dreissena</i>), г/м ² (g/m ²)	1740.6±516.9	2240.3±1015.0	1836.4±547.4	57.8±47.1
<i>N</i> , тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	1.6±0.3	3.0±0.8	2.2±0.4	1.4±0.4
<i>B</i> , г/м ² (g/m ²)	7.7±1.3	12.6±3.9	15.8±3.1	6.6±2.4
<i>S</i> , в пробе (in sample)	8±1	12±2	12±1	9±2
<i>H_N</i> , бит/экз. (bit/ind.)	1.7±0.4	2.3±0.3	2.8±0.2	2.5±0.4
Сапробность Saprobity	2.5±0.1	2.2±0.1	2.2±0.1	2.4±0.2
<i>N</i> (Chironomidae), тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	0.7±0.3	2.0±0.7	1.3±0.3	0.9±0.3
<i>N</i> (Oligochaeta), тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	0.6±0.2	0.7±0.2	0.6±0.1	0.3±0.1
<i>N</i> (Mollusca), тыс. экз./м ² (thou- sand ind./m ²)	0.1±0.02	1.3±0.7	0.1±0.1	0.3±0.1
<i>B</i> (Chironomidae), г/м ² (g/m ²)	1.5±0.4	1.6±0.4	1.6±0.3	1.1±1.0
<i>B</i> (Oligochaeta), г/м ² (g/m ²)	2.9±0.7	4.1±1.5	7.4±1.9	1.3±0.6
<i>B</i> (Mollusca), г/м ² (g/m ²)	1.6±0.7	2.9±1.4	5.0±2.6	3.8±1.3

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Еще в первых работах по изучению макробентоса оз. Плещеево, при сравнении донных сообществ водоема с северными германскими озерами, было отмечено отсутствие дрейссены, которая обитала в последних [Дексбах, Грандильевская-Дексбах, 1931 (Decksbach, Grandilevskaya-Decksbach, 1931)]. Только в начале 80-х в озере впервые была отмечена дрейссена [Жгарева, 1992 (Zhigareva, 1992)] Это повлекло за собой изменения в сообществах озера. В зоопланктоне с появлением личинки дрейссены средняя численность зоопланктона уменьшилась в 1.8 раза, колостраток – в 2.1 раза [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006); Zhdanova, 2018]. Плотва, один из массовых видов рыб, всего за одно поколение образовала быстрорастущую дрейссеноидную форму [Касьянов, Изюмов, 1995 (Kasyanov, Izyumov, 1995)].

Изменения в бентосе после вселения дрейссены затронули не только непосредственно те участки, где она обитала. Например, биомасса бентоса в профундали увеличилась более чем на порядок и в его составе появились моллюски из сем. Pisidiidae [Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008)]. Дрейссениды способствуют деэвтрофированию пелагиали водоемов, поскольку активно осаждают и аккумулируют сестон на дне водоема. Они перераспределяют поток вещества и энергии от планктона к бентосу и в мелководных водоемах усиливают динамическое взаимодействие между пелагиалью и бенталью [MacIsaac et al., 1999]. Этот процесс называют “бентификацией”, с 1995 г. в Нарочанских озерах зафиксировано

это направление сукцессии. [Ostapenya, 2005; Остапеня, 2007 (Ostapenya, 2007)].

На тех участках водоемов, где непосредственно обитает дрейссена, она изменяет условия обитания для гидробионтов, образуя удобный субстрат, изобилующий многочисленными и разнообразными убежищами для поселения целого ряда макробеспозвоночных, изменяет скорости течения воды, освещенность, улучшает кислородные условия. Так же друзья дрейссены являются хорошим субстратом для поселения собственной молоди. Дрейссена в больших количествах осаждают содержащуюся в воде взвесь, которая сконцентрирована в виде агглютинатов и фекалий и представляет собой хороший корм для многих детритофагов. Прямые трофические связи определяются накоплением в поселениях фекалий и агглютинатов дрейссенид [Протасов, 2008 (Protasov, 2008)].

Повышение плотности поселений дрейссены приводит к увеличению продуктов ее жизнедеятельности, которые, оседая на дно, положительно влияют на развитие зообентоса, особенно олигохет, хирономид и хищных беспозвоночных. Значительное повышение биомассы макрозообентоса в Рыбинском водохранилище, произошедшее в 1970-е гг. XX века [Баканов, Митропольский, 1982 (Bakanov, Mitropolskiy, 1982)], по-видимому, связано с образованием и распространением в этом водоеме биоценоза дрейссены [Щербина, 1996 (Shcherbina, 1996)]. В Рыбинском водохранилище в конце прошлого века доля олигохет в биоценозе *D. polymorpha* увеличилась в 6.3 раза, что связано с ростом

плотности друз дрейссены в 2.3 раза по сравнению с 1980 г. [Перова, Щербина, 1998 (Perova, Shcherbina, 1998)]. Аналогичный рост продуктивности донных сообществ (более, чем на порядок) был отмечен при вселении дрейссены в оз. Лукомское водоема [Ляхнович и др., 1983 (Lyakhnovich et al., 1983)].

Видовой состав донных сообществ, формируемых моллюском *D. polymorpha* в различных водоемах, достаточно разнообразен. В оз. Лукомском в него входит более 100 видов и форм, в Цимлянском водохранилище – 80. Однако число массовых видов, встречаемость которых в сообществах дрейссенид превышает 50% значительно меньше [Каратаев и др., 1994 (Karataev et al., 1994)]. В оз. Плещеево за весь период нашего исследования в биоценозе дрейссены было отмечено всего несколько таких видов (табл. 3).

Набор видов, образующих ядро сообщества дрейссенид, существенно меняется с севера на юг, захватывая все новые водоемы, и продвигаясь на север, дрейссениды постепенно выходили из исторически сложившегося естественного для них комплекса сопутствующих видов, место в которых в новых условиях занимали виды-аборигены со сходной экологией (Каратаев и др., 1994). Например, в Рыбинском водохранилище значительные показатели обилия вселенца-амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbin) сопряжены с биоценозом дрейссены [Пряничникова, 2015 (Pryanichnikova, 2015)]. В Куйбышевском водохранилище в биоценозе дрейссены часто встречается *Chelicorophium curvispinum* (Sars) [Яковлева, 2010 (Yakovleva, 2010)]. В оз. Плещеево в биоценозе дрейссены представителя амфипод – *Gammarus lacustris* Sars. В биоценозе дрейссены в разных водоемах также могут присутствовать брюхоногие моллюски: *Viviparus viviparus* (L.), вселенец *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer), олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Pothamothrix hammoniensis*, *P. moldaviensis*, личинки хирономид р. *Procladius*, *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus* [Каратаев и др., 1994 (Karataev et al., 1994); Перова, 2004 (Perova, 2004); Яковлева, 2010 (Yakovleva, 2010); Пряничникова, 2015 (Pryanichnikova, 2015)]. В то же время, есть виды, которые могут быть отмечены для водоема только в биоценозе дрейссены. Для Горьковского водохранилища это мелкие формы личинок хирономид *Harnischia curtilamellata* (Malloch), *Parachironomus arcuatus* (Goetghebuer), *Cladotanytarsus* gr. *mancus*, олигохета *Rhynchelmis limosella* Hoffmeister и полихета *Hypania invalida* Grube [Перова, 2004 (Perova,

2004)]. В оз. Плещеево только в бентосе биоценоза дрейссены были выявлены брюхоногий моллюск *Codiella leachi* (Sheppard), олигохеты *Nais barbata* Mueller и *Ophidonais serpentina* (Mueller), пиявка *Erpobdella nigricollis* (Brandes), личинка мокреца *Sphaeromias pictus* (Meigen), личинки хирономид *Psilotanypus rufiovittatus* (Van der Wulp), *Dicrotendipes tritonus* Kieffer, *Einfeldia dissidens* (Walker), *Gliptotendipes paripes* (Edwards), несколько видов р. *Tanytarsus*.

Список постоянных видов (встречаемость >50%) для биоценоза дрейссены оз. Плещеево частично совпадает с таковым для аналогичных биотопов Рыбинского и Горьковского водохранилищ [Перова, 2004 (Perova, 2004); Пряничникова, 2015 (Pryanichnikova, 2015)]. Для некоторых видов встречаемость в сублиторали озера, где располагается биоценоз дрейссены, значительно превышала таковую на других биотопах без дрейссены [Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)]. Аналогичная ситуация была отмечена для биоценоза дрейссены в Горьковском водохранилище, где частота встречаемости пиявки *Helobdella stagnalis* (L.) и олигохеты *Potamothrix moldaviensis* в биоценозе дрейссены была значительно выше, чем на станциях, где дрейссена отсутствовала [Перова, 2004 (Perova, 2004)].

Видовое разнообразие бентоса в биоценозе дрейссены в оз. Плещеево немного выше, чем в литорали, и практически в два раза выше, чем в профундали [Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)] и сопоставимо с разнообразием в биоценозе дрейссены в других водоемах. Так же, в Рыбинском и Горьковском водохранилищах видовое разнообразие донного населения, оцененное по индексу Шеннона в биоценозе дрейссены было выше, чем на других водохранилищах [Перова, 2004 (Perova, 2004); Пряничникова, 2015 (Pryanichnikova, 2015)]. Благодаря организмам составляющих ядро биоценозов полиморфной дрейссены их относят к β-мезосапробной и α-мезосапробной зонам [Перова, 2004 (Perova, 2004)]. В оз. Плещеево зона сублиторали с биоценозом дрейссены соответствовала β-мезосапробной зоне. Ранее, в 1989 г., через несколько лет после вселения дрейссены по организмам макробентоса озеро было охарактеризовано как α-мезосапробное [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)]. В настоящее время по организмам макробентоса к α-мезосапробной зоне можно отнести только профундаль [Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)]. По шкале трофности [Китаев,

2007 (Kitayev, 2007)] по биомассе макробентоса за 2013–2016 гг. (7.2 г/м^2) оз. Плещеево соответствует α -мезотрофному типу водоема. К водоемам мезотрофного типа относятся озера, занимающие промежуточное положение между олиго- и эвтрофными озерами.

При сравнении показателей бентоса в биоценозе дрейссены с данными до появления моллюска в озере, можно отметить, что существует тенденция к снижению как численности, так и биомассы донных беспозвоночных, но только в том случае, если не учитывать численность и особенно биомассу са-

мой дрейссены (табл. 6). Дрейссеной питаются такие виды рыб в озере, как плотва, лещ, поэтому при оценке кормовой базы необходимо учитывать биомассу моллюсков. Согласно принятой классификации [Пидгайко и др., 1968 (Pidgayko et al., 1978)], участки биоценоза дрейссены оз. Плещеево, относятся к высококормным (табл. 7), даже без учета значительной биомассы дрейссены [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018], составляющей основу рациона плотвы размером более 15 см [Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008)].

Таблица 7. Сравнение основных показателей макробентоса оз. Плещеево до и после вселения дрейссены

Table 7. Comparison main characteristics of macrobenthos of Lake Pleshcheyevo before and after introduction of zebra mussel

Показатель Parameters	До вселения дрейссены Before introduction of zebra mussel		После вселения дрейссены After introduction of zebra mussel		
	1929 г.*	1979 г.*	1989–1990 гг.**	1996 г.***	2013–2016 гг.
Глубина изучаемых биотопов, м Depth of the studied biotopes, m	1–12 м	1–12 м	4–6 м (биоценоз <i>Dreissena</i>)	4.5–9 м (биоценоз <i>Dreissena</i>)	3–9 м (биоценоз <i>Dreissena</i>)
N , тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	–	7.4	5.8	3.1	2.2
B , г/м ² (g/m ²)	19.9	21.0	21.3	15.2	11.3
N (<i>Dreissena</i>), тыс. экз./м ² (thousand ind./m ²)	–	–	–	6.3	3.6
B (<i>Dreissena</i>), г/м ² (g/m ²)	–	–	–	4614.5	2186.0
Число видов Number of species	81	–	32	44	73
Соотношение биомассы основных групп бентоса, %: The ratio of the biomass of the taxonomic groups of benthos, %:					
Хирономиды Chironomids	73	39	–	26	14
Олигохеты Oligochaetes	21	55	–	69	40
Моллюски Mollusks	5	<1	–	5	35

Примечание. “–” – нет данных; “*” – [Баканов, 1992 (Bakanov, 1992)]; “**” – [Семерной, Комарова, 1992 (Semernoy, Komarova, 1992)]; “***” – [Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008)].

Note. “–” – no data.

Снижение количества бентоса в биоценозе дрейссены относительно 1989–1996 г. может быть связано также с сокращением численности дрейссены. Известно, что после появления в водоеме, виды-вселенцы увеличивают свою численность, а потом наступает снижение показателей обилия, и через некоторое время показатели стабилизируются. Также одной из причин снижения численности бентоса в биоценозе дрейссены может быть снижение обилия дрейссены из-за отсутствия массового размножения моллюска в 2015 г. [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018].

В целом, трофическая структура сообществ дрейссенид в разных водоемах очень

схожа. Если учитывать дрейссену, то более 90% животных по биомассе относятся к группе фитодетритофагов-фильтраторов. Второе место обычно занимают фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, привлеченные осаждаемой моллюсками взвесью. В составе сообщества дрейссенид мало детритофагов-собирателей и хищников [Каратаев и др., 1994 (Karataev et al., 1994)]. Трофическая структура биоценоза полиморфной дрейссены в оз. Плещеево не исключение: без учета дрейссены здесь так же преобладали фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели. Это может быть связано с тем, что моллюски осаждают органические вещества в виде агглюти-

натов, которые оказались наиболее питательным кормом для личинок хирономид [Львова-Качанова, Извекова, 1973 (Lvova-Kachanova, Izvekova, 1973)], большая часть видов которых по типу питания относятся к фитодефитофагам-фильтраторам+собираателям.

Анализ трофической структуры макрозообентоса биоценоза дрейссены в других водоемах показывает значительные различия на станциях с дрейссеной и без нее. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах в биоценозе дрейссенид основу численности составляют детритофаги-глутатели (в основном олигохеты из родов *Limnodrilus* и *Potamothrrix*) и хищники – активные хвататели, в состав которых входят хирономиды из родов *Procladius*, *Cryptochironomus* [Перова, 2004 (Perova, 2004); Пряничникова, 2015 (Pryanichnikova, 2015)]. Из олигохет в биоценозе дрейссенид в этих водоемах многочисленны тубифициды (преимущественно *Limnodrilus hoffmeisteri*), типичные грунтоеды, усваивающие органиче-

ское вещество грунта и бактерий [Поддубная, 1959 (Poddubnaya, 1959)]. Хищники – активные хвататели, представлены малоподвижными пиявками *Helobdella stagnalis* и личинками хирономид из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*, питающиеся молодью хирономид, полихет и олигохет [Монаков, 1998 (Monakov, 1998)], находят в биоценозе дрейссены достаточно пищи и увеличивают там свою численность. Под влиянием жизнедеятельности дрейссены экологические и трофические условия для некоторых видов донных беспозвоночных становятся менее благоприятными, а для других – более благоприятными. В результате этого происходит изменение трофической структуры макрозообентоса, а именно: уменьшение роли других беспозвоночных – фильтраторов; преобладание детритофагов-собираателей и детритофагов-глутателей; увеличение роли хищников – активных хватателей [Перова, 2004 (Perova, 2004)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, биоценоз дрейссены вносит довольно весомый вклад в формирование донной фауны озера, из 112 НОТ (низших определяемых таксонов), отмеченных для водоема [Пряничникова, 2019 (Pryanichnikova, 2019)], в нем было зарегистрировано 73. Основу видового богатства и обилия бентоса в биоценозе составляли хирономиды и олигохеты, совместно с дрейссеной формирующие основу кормовой

базы для рыб-бентофагов [Щербина, 2008 (Shcherbina, 2008)]. По сравнению с предыдущими исследованиями, произошло увеличение вклада мелких моллюсков в общую биомассу. Снижение уровня сапробности озера по индексам бентоса также может свидетельствовать о значительной роли дрейссены в водоеме, как естественного биофильтра [Pryanichnikova, Tsvetkov, 2018].

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН: Малину М.И., Цветкову А.И., Ждановой С.М., Карабанову Д.П., Сабитовой Р.З. и сотрудникам Национальный парк “Плещеево озеро” за помощь в сборе материала. Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № ААААА18-118012690106-7) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Комплексное исследование экосистемы оз. Плещеево”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аристов Г.И. Трофические группировки донных беспозвоночных Куршского залива // Тр. Калинингр. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз. 1971. Вып. 25. С. 3–8.
- Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. II. Каркинитский залив // Тр. Севаст. биол. станции. М.; Л., 1949. Т. 7. С. 127–192.
- Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Труды Института биологии внутренних вод Академии наук СССР. 1982. №. 43. С. 211–228.
- Баканов А.И. Антропогенная сукцессия бентоса озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Изд. ЯрГУ, 1992. С. 105–121.
- Баканов А.И. Бентос оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск: Институт биологии внутренних вод АН СССР. 1983. С. 70–83.
- Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах Рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-B87. 63 с.
- Бентос Уччинского водохранилища. М.: Наука. 1980. 251 с.
- Дексбах Н.К., Грандилевская-Дексбах М.Л. Донное население и продуктивность дна Переславского озера // Тр. Лимнол. станции в Косине. М., 1931. Вып. 13–14. С. 131–189.
- Дзюбан Н.А., Кузнецова С.П. О гидробиологическом контроле качества вод по зоопланктону // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всес. конф. Л.: Наука. 1981. С. 117–136.

- Жгарева Н.Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: Изд. ЯрГУ. 1992. С. 95–105.
- Извекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища: Автореф. дис... канд. биол. наук. М. 1975. 23 с.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П., Афанасьев С.А., и др. Место вида в биоценозах // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. С. 180–195.
- Касьянов А.Н., Изюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопросы ихтиологии. 1995. Т. 35. №. 4. С. 546–548.
- Луферов В.П. Некоторые данные о хищном питании личинок Tendipedidae // ДАН СССР. 1956. Т. 111. № 2. С. 466–469.
- Львова А.А. О проникновении *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) в Учинское водохранилище (Московская обл.) и реку Москву // Зоологический журнал. 2004. Т. 83. № 6. С. 766–768.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биол. внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60. С. 25–28.
- Макрушин А.В. Биологический анализ качества вод. Л.: ЗИН АН СССР. 1974. 60 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М. 1998. 318 с.
- Остапеня А.П. Дезэвтрофирование или бентификация? // Материалы III Международной научной конференции “Озерные экосистемы: биологические процессы. антропогенная трансформация. качество воды”. Нарочь, 2007. С. 31–32.
- Перова С.Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазийных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы симпозиума по инвазийным видам, Борок. 2003. С. 188–198.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биол. внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука. 1982. 287 с.
- Пидгайко 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 // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205–228.
- Поддубная Т.Л. О динамике популяций тубифицид (Oligochaeta, Tubificidae) в Рыбинском водохранилище // Тр. ИБВ АН СССР. 1959. № 2(5). С. 102–108.
- Протасов А.А. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярославский печатный двор. 2008. С. 9–22.
- Пряничникова Е.Г. Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 72–79.
- Пряничникова Е.Г. Таксономический состав макробентоса озера Плещеево // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2019. № 86 (89). С. 57–71.
- Семерной В.П., Комарова И.П. Состав и распределение зообентоса в озере Плещеево в 1989–1990 гг. // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Изд. ЯрГУ, 1992. С. 121–130.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 251 с.
- Щербина Г.Х. Структура и роль хирономид в составе макрозообентоса экспериментальных мезокосмов при различных плотностях дрейссены и молоди рыб // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти–Борок. 1996. С. 166–178.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Гидрометеиздат. 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биол. внутр. вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Щербина Г.Х. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных водоемов вод: сб. науч. работ, посвященный 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. Махачкала. 2010. С. 426–466.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плесов Куйбышевского водохранилища. Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 188 с.
- MacIsaac H.J., Johannsson O.E., Ye J. et al. Filtering impacts of an introduced Bivalve (*Dreissena polymorpha*) in a shallow lake: application of a hydrodynamic model // Ecosystems. 1999. № 2. P. 338–350.
- Ostapenya A.P. Narochanskiye lakes from the Winberg's time up to now // Book of abstracts International Scientific Conference “Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century”. St.-Petersburg. 2005. P. 69.

- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas und Wasserfach. 1955. Bd. 96 H. 18. 640 p.
- Pryanichnikova E.G., Tsvetkov A.I. The main characteristics of the population of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in Lake Pleshcheyevo // Ecosystem Transformation. 2018. № 2. P. 11–18.
- Sladěček V. System of water quality from the biological point of view // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd. 7. 218 p.
- Sörensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. 1948. Bd. V. № 4. P. 1–34.
- Uzunov J., Kosel V., Sladěček V. Indicator value of Freshwater Oligochaeta // Acta hydrobiol. 1988. Vol. 16. №. 2. P. 173–186.
- Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 p.
- Zhdanova S.M. Veliger larvae of *Dreissena* (Bivalvia, Dreissenidae) in the zooplankton of Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Oblast). Ecosystem Transformation. 2018. 1 (2). P. 19–29.

REFERENCES

- Aristova G.I. Troficheskiye gruppировки donnykh bespozvonochnykh Kurshskogo zaliva [Trophic groups of benthic invertebrates of the Curonian lagoon]. Tr. Kaliningr. tekhn. in-ta rybn. prom. i khoz, 1971, vol. 25, pp. 3–8 (In Russian).
- Arnoldi L.V. Materialy po kolichestvennomu izucheniyu zoobentosa Chernogo morya. II. Karkinit'skiy zaliv [Materials on the quantitative study of the zoobenthos of the Black Sea. Karkinit'sky Bay]. Trudy Sevastopol'skoj boil. Stancii, 1949, vol. 7, pp. 127–192 (In Russian).
- Bakanov A.I. Bentos oz. Pleshcheyevo. [Benthos of the Lake Pleshcheyevo] Funktsionirovaniye ozernykh ekosistem. [Functioning of lake ecosystems]. Rybinsk, Institut biologii vnutrennikh vod AN SSSR, 1983, pp. 70–83 (In Russian).
- Bakanov A.I. Kolichestvennaya otsenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvakh [Quantification of dominance in ecological communities]. Rukopis dep. v VINITI 08.12.1987. 1987, no. 8593-V87. 63 p. (In Russian).
- Bakanov A.I. Antropogennaya suksessiya bentosa ozera Pleshcheyevo [Anthropogenic benthos succession of Lake Pleshcheyevo]. Faktory i protsessy evtrofikatsii ozera Pleshcheyevo. Yaroslavl: Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet. 1992, pp. 105–121 (In Russian).
- Bakanov A.I., Mitropolskiy V.I. Kolichestvennaya kharakteristika bentosa Rybinskogo vodokhranilishcha za 1941–1978 gg. [Quantitative characteristics of the benthos of the Rybinsk reservoir for 1941–1978]. Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod Akademii nauk SSSR, 1982, no. 43, pp. 211–228 (In Russian).
- Bentos Uchinskogo vodokhranilishcha [Benthos of the Ucha reservoir], Moscow: Nauka, 1980, 251 p. (In Russian).
- Decksbach N.K., Grandilevskaya-Decksbach M. Donnoye naseleniye i produktivnost' dna Pereslavskogo ozera [Die bodenbevölkerung und die bodenproduktivität des Pereslawskoje Sees]. Arb. Limnol. Sta. Kosino, 1931, pp. 13–14 (In Russian).
- Dzyuban N.A., Kuznetsova S.P. O gidrobiologicheskoy kontrole kachestva vod po zooplanktonu [On hydrobiological control of water quality by zooplankton]. Nauchnyye osnovy kontrolya kachestva vod po gidrobiologicheskim pokazatelyam: Tr. Vses. konf. Leningrad: Nauka, 1981, pp. 117–136 (In Russian).
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo], Leningrad: Nauka, 1989, 264 p. (In Russian).
- Izvekova E.I. Pitaniye i pishchevyye svyazi lichinok massovykh vidov khironomid Uchinskogo vodokhranilishcha [Nutrition and nutritional relationships of the larvae of mass species of chironomids of the Uchinsky reservoir]. Avtoref. dis... kand. biol. nauk. Moscow, 1975, 23 p. (In Russian).
- Karatayev A.Yu., Lyakhnovich V.P., Afanasyev S.A. et al. Mesto vida v biotsenozakh [Place of the species in biocenoses]. Dreissena: Sistematika, ekologiya, prakticheskoye znacheniye. Moscow: Nauka, 1994, pp. 180–195 (In Russian).
- Kasyanov A.N., Izyumov Yu.G. K izucheniyu rosta i morfologii plotvy *Rutilus rutilus* oz. Pleshcheyevo v svyazi s vveleniyem dreysseny [To study the growth and morphology of roach *Rutilus rutilus* Lake Pleshcheyevo in connection with the introduction of zebra mussel]. Voprosy ikhtiologii, 1995, 35 (4), pp. 546–548 (In Russian).
- Luferov V.P. Nekotoryye dannyye o khishchnom pitanii lichinok Tendipedidae [Some data on the predatory nutrition of Tendipedidae larvae]. DAN SSSR, 1956, vol. 111, no. 2, pp. 466–469 (In Russian).
- Lvova A. A. O proniknovenii *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) v Uchinskoye vodokhranilishche (Moskovskaya obl.) i reku Moskvu [On invasion of *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) in the Ucha reservoir (Moscow oblast) and the Moscow river]. Russian Journal of Zoology, 2004, vol. 83, no. 6, pp. 766–768 (In Russian).
- Lvova-Kachanova A.A., Izvekova E.I. Osazhdeniye dreissenoy vzvesi i ispol'zovaniye yeye lichinkami khironomid [Precipitation of the zebra mussel suspended matter and its use by chironomid larvae]. Kompleksnyye issledovaniya vodokhranilishch. V. 2. Moscow: MGU, 1973, pp. 130–135 (In Russian).
- Lyakhnovich V.P., Karatayev A.Yu., Mitrahovich P.A. Vliyaniye *Dreissena polymorpha* Pallas na ekosistemu yevtrofnogo ozera [Influence of *Dreissena polymorpha* Pallas on the ecosystem of the eutrophic lake]. Biol. vnutrennikh vod: Inform. byul. Leningrad, 1983, no. 60, pp. 25–28 (In Russian).
- MacIsaac H.J., Johannsson O.E., Ye J. et al. Filtering impacts of an introduced Bivalve (*Dreissena polymorpha*) in a shallow lake: application of a hydrodynamic model. Ecosystems, 1999, no. 2, pp. 338–350.
- Makrushin A.V. Biologicheskij analiz kachestva vod [Biological Analysis of Water Quality]. Leningrad: Nauka, 1974, 60 p. (In Russian).

- Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov* [The method of biogeocenose studying of inland waterbodies]. Moscow: Nauka, 1975, 254 p. (In Russian).
- Ostapenya A.P. Narochanskiye lakes from the Winberg's time up to now. *Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century*. St.-Petersburg, 2005, p. 69.
- Ostapenya A.P. Deevtrofirovaniye ili bentifikatsiya? [De-eutrophication or bentification?]. *Ozernyye ekosistemy: biologicheskiye protsessy. antropogennaya transformatsiya, kachestvo vody*. Naroch', 2007, pp. 31–32 (In Russian).
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. *Gas und Wasser-fach*, 1955, Bd. 96, H. 18, 640 p.
- Perova S.N. Sovremennoye sostoyaniye struktury soobshchestv donnykh makrobespozvonochnykh Rybinskogo i Gor'kovskogo vodokhranilishch [The current state of the structure of the communities of bottom macroinvertebrates of the Rybinsk and Gorky reservoirs.]. *Dis. ... kand. biol. nauk*. Borok, 2004, 157 p. (In Russian).
- Perova S.N., Shcherbina G.Kh. Sravnitel'nyy analiz struktury makrozoobentosa Rybinskogo vodokhranilishcha v 1980 i 1990 gg. [Comparative Analysis of the Structure of Macrozoobenthos in the Rybinsk Reservoir in 1980 and 1990]. *Inland Water Biology*, 1998, no. 2, pp. 52–61 (In Russian).
- Perova S.N., Shcherbina G.Kh. Vliyaniye massovykh invazyinykh vidov na produktivnost' makrozoobentosa Gor'kovskogo vodokhranilishcha [The influence of mass invasive species on the macrozoobenthos productivity of the Gorky reservoir]. *Invazii chuzherodnykh vidov v Golarktike* [Invasions of alien species in the Holarctic], Borok, 2003, pp. 188–198 (In Russian).
- Pesenko Yu.A. *Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh* [Principles and Methods of Quantitative Analysis in Faunistic Research]. Moscow: Nauka, 1982, 285 p. (In Russian).
- Pidgayko M.L., Aleksandrov B.M., Ioffe T.I., et al. Kratkaya biologo-produktsionnaya kharakteristika vodoyemov Severo-Zapada SSSR [Brief biological-production characteristic of reservoirs of the northeastern part of Soviet Union]. *Izv. GosNIORKH*, 1968, vol. 67, pp. 205–228 (In Russian).
- Poddubnaya T.L. O dinamike populyatsiy tubifitsid (Oligochaeta, Tubificidae) v Rybinskom vodokhranilishche [On the dynamics of tubifid populations (Oligochaeta, Tubificidae) in the Rybinsk reservoir]. *Tr. IBVV AN SSSR*, 1959, no. 2(5), pp. 102–108 (In Russian).
- Protasov A.A. Iz opyta issledovaniy populyatsiy i soobshchestv dreisseny [From the experience of studies of populations and communities of Dreissena]. *Dreissenidy: evolyutsiya, sistematika, ekologiya* [Dreissenids: Evolution, Systematics, Ecology]. Borok, 2008, pp. 9–22 (In Russian).
- Pryanichnikova E.G. Taksonomicheskiy sostav makrobentosa ozera Pleshcheyevo [Taxonomic composition of macrobenthos of Lake Pleshcheyevo]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2019, no. 86(89), pp. 57–71 (In Russian).
- Pryanichnikova E.G. Makrozoobentos sovmestnykh poseleniy dvukh vidov dreysseiid (Mollusca, Dreissenidae) v Rybinskom vodokhranilishche [Macrozoobenthos of joint communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*, 2015, no. 1, pp. 72–79. (In Russian).
- Pryanichnikova E.G., Tsvetkov A.I. The main characteristics of the population of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) in Lake Pleshcheyevo. *Ecosystem Transformation*, 2018, no. 2, pp. 11–18.
- Semernoy V.P., Komarova I.P. Sostav i raspredeleniye zoobentosa v ozere Pleshcheyevo v 1989–1990 gg. [The composition and distribution of zoobenthos in Lake Pleshcheyevo in 1989–1990]. *Faktory i protsessy evtrofikatsii ozera Pleshcheyevo*. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet, 1992, pp. 121–130 (In Russian).
- Shcherbina G.Kh. Godovaya dinamika makrozoobentosa otkrytogo melkovod'ya Volzhskogo plesa Rybinskogo vodokhranilishcha [Annual dynamics of macrozoobenthos in open shallows of the Volga reaches of the Rybinsk reservoir]. *Zootsenozy vodoyemov basseyna Verkhney Volgi v usloviyakh antropogennogo vozdeystviya*. St. Petersburg: Gidrometeoizdat, 1993, pp. 108–144 (In Russian).
- Shcherbina G.Kh. Struktura i rol khironomid v sostave makrozoobentosa eksperimental'nykh mezokosmov pri razlichnykh plotnostyakh dreyssey i molodi ryb [The structure and role of chironomids in the macrozoobenthos of experimental mesocosms at different densities of zebra mussel and juvenile fish]. *Ekologiya, evolyutsiya i sistematika khironomid* [Ecology, Evolution, and Systematics of Chironomids]. Tolyatti–Borok, 1996, pp. 166–178 (In Russian).
- Shcherbina G.Kh. Struktura biotsenoza *Dreissena polymorpha* (Pallas) i rol' mollyuska v pitanii plotvy *Rutilus rutilus* (Linnaeus) [Structure of *Dreissena polymorpha* (Pallas) Biocenosis and Role of Mollusk in Roach (*Rutilus rutilus* (Linnaeus)) Feeding in Lake Pleshcheyevo]. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2008, no. 4, pp. 72–80 (In Russian).
- Shcherbina G.Kh. Taksonomicheskiy sostav i saprobiologicheskaya znachimost' donnykh makrobezpozvonochnykh razlichnykh presnovodnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii [Taxonomic composition and saprobiological significance of benthic macroinvertebrates of various freshwater ecosystems of the Northwest of Russia]. *Ekologiya i morfologiya bespozvonochnykh kontinental'nykh vodoyemov vod: sb. nauch. rabot, posvyashchenny 100-letiyu so dnya rozhdeniya F. D. Mordukhaya-Boltovskoy*. Makhachkala: Nauka Dagestan. Nauch. Tsentra, 2010, pp. 426–466 (In Russian).
- Shilova A.I. *Khironomidy Rybinskogo vodokhranilishcha* [Chironomids of the Rybinsk Reservoir]. Leningrad: Nauka, 1976, 252 s. (In Russian)
- Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view. *Arch. Hydrobiol*, 1973, Bd. 7, 218 p.
- Sörensen T. *A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content*. Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Krifter, 1948, Bd. V, no. 4, pp. 1–34.

- Stolbunova V.N. *Zooplankton ozera Pleshcheyevo* [Zooplankton of Lake Pleshcheyevo]. Moscow: Nauka, 2006, 152 p. (In Russian).
- Uzunov J., Kosel V., Sladeček V. Indicator value of Freshwater Oligochaeta. *Acta hydrobiol.* 1988, vol. 16, no. 2. pp. 173–186.
- Wegl R. *Index für die Limnosaprobität*. Wien: Wasser und Abwasser, 1983, Bd. 26, 175 p.
- Yakovleva A.V. Fauna i ekologiya invazionnykh vidov v donnykh soobshchestvakh verkhnikh plesov Kuybyshevskogo vodokhranilishcha [Fauna and ecology of invasive species in bottom communities of the upper reaches of the Kuybyshev reservoir]. *Dis. ... cand. biol. sciences*. Kazan, 2010, 188 p. (In Russian)
- Zhdanova S.M. Veliger larvae of *Dreissena* (Bivalvia, Dreissenidae) in the zooplankton of Lake Pleshcheyevo (Yaroslavl Oblast). *Ecosystem Transformation*, 2018, 1 (2), pp. 19–29.
- Zhgareva N.N. Sostav i raspredeleniye fauny zarosley ozera Pleshcheyevo [Composition and distribution of phytophilic fauna of Lake Pleshcheyevo]. *Fakty i protsessy evτροφikatsii oz. Pleshcheyevo*. Yaroslavl': Yaroslavskiy gosudarstvennyy universitet, 1992, pp. 95–105.

TAXONOMIC COMPOSITION OF MACROBENTHOS IN LAKE PLESHCHEYEVO

E. G. Pryanichnikova

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: pryanichnikova_e@mail.ru*

This study was conducted in 2013–2016 to investigate the main characteristics of macrobenthos of *Dreissena polymorpha* Pallas 1771 biocenosis in Lake Pleshcheyevo. The biocenosis of zebra mussel contributes substantially in the formation of bottom fauna in the lake. Here more than 65% of all the taxa below the rank of genus are recorded. Chironomids and oligochaetes are most abundant and species-rich components of benthos in the biocenosis of zebra mussel. Together with zebra mussel they constitute a basis for the food base of benthophagous fish. Benthic species diversity in the biocenosis of zebra mussel in Lake Pleshcheyevo is a little bit higher than in the littoral zone, practically two times higher than in the profundal zone and is comparable to the one in zebra mussel biocenoses in other bodies of water. Phytodetritophag-filterers+collectors contribute considerably to the trophic structure. A comparison with previous studies shows that small mollusks have increased their contribution to macrobenthos biomass in the biocenosis of *Dreissena*. There is also a tendency towards decreasing abundance of bottom macroinvertebrates, excluding megabenthos (large mollusks genus *Dreissena* and *Unio*).

Keywords: biocenoses of zebra mussel, benthos, sublittoral, lake

МОРФО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (*COREGONUS ALBULA*) В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Е. А. Боровикова, М. И. Малин

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: elena.ibiw@gmail.com

Поступила в редакцию: 27.02.2020

За период 2013–2017 гг. проведен анализ морфо-экологических характеристик переславской ряпушки – эндемичной популяции европейской ряпушки, населяющей оз. Плещеево. Проанализированы особенности размерно-возрастной и половой структур популяции, плодовитость и темп роста. Показано, что основными тенденциями в современной популяции переславской ряпушки являются уменьшение размеров рыб, снижение темпа роста и плодовитости самок. Эти изменения вызваны снятием с нее промысловой нагрузки в конце прошлого века, в результате чего произошло увеличение численности переславской ряпушки. Замедление темпов роста и уменьшение линейных размеров являются результатами усилившейся внутривидовой конкуренции, наиболее остро проявляющейся в период формирования в озере летней придонной гипоксии.

В работе обсуждаются результаты сравнения морфологических признаков двух филогенетических линий ряпушки (Е и ALBP2), в настоящее время обитающих в оз. Плещеево совместно, но имеющих разное происхождение. При выраженной генетической дифференциации линий, достигающей межвидового уровня, морфологически популяция однородна. Представители обеих линий принадлежат одному виду – *Coregonus albula*.

Ключевые слова: переславская ряпушка, оз. Плещеево, морфологические признаки, структура популяции, филогенетическая линия.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10013

ВВЕДЕНИЕ

Переславская ряпушка, или переславская “сельдь”, как называли эту рыбу в прошлом – локальная форма европейской ряпушки (*Coregonus albula*, Coregoninae), населяющая оз. Плещеево (Ярославская обл.). Ряд особенностей этой популяции выделяют ее среди ряпушки других водоемов Европейской территории России, делая уникальной. Так, ряпушка оз. Плещеево является крупной формой *C. albula*, которой ихтиологи первой половины XX столетия присваивали отдельный таксономический ранг, подобно кильцу оз. Онежское и рипусу оз. Ладожское. Впервые как отдельная форма *C. albula* L. *natio nova pereslavicus* переславская ряпушка была описана П.Г. Борисовым [Борисов, 1924 (Borisov, 1924)]. Л.С. Берг рассматривал ряпушку оз. Плещеево уже в ранге подвида *C. albula pereslavicus* [Берг, 1948 (Berg, 1948)]. В настоящее время, однако, в отдельную систематическую единицу эта популяция не выносятся [Решетников, 2010 (Reshetnikov, 2010)].

Еще одна особенность переславской ряпушки заключается в том, что это самая южная, периферическая, популяция в пределах первичного ареала вида *C. albula* на Европейской территории России [Решетников, 2003 (Reshetnikov, 2003)]. Периферические популяции, играют значительную роль в формировании специфичного внутривидового разнообразия, микроэволюционных процессах [Ивантер, 2012 (Ivanter, 2012);

Маут, 1963; Lesica, Allendorf, 1995]. Они могут существенно отличаться от популяций центральной части ареала по ряду качественных и количественных показателей морфо-экологического и генетического полиморфизма. Действительно, изучение молекулярно-генетического полиморфизма ряпушки оз. Плещеево выявило значительное внутривидовое разнообразие, что оказалось свидетельством сосуществования в озере двух филогенетических линий, маркируемых митохондриальной ДНК [Боровикова, 2017].

Исторически популяция переславской ряпушки активно эксплуатировалась промыслом. Очевидно, лов ее был хорошо развит еще до XV века, когда были зафиксированы первые летописные упоминания о ее добыче [Стрельников, Пермитин, 1983 (Strelnikov, Permitin, 1983)]. Превышение допустимой промысловой нагрузки минимум дважды приводило к перелову ряпушки и установлению запретов (с 1674 по 1676 гг. [Коврайский, 1893 (Kovrayskiy, 1893)] и с 1943 по 1945 гг. [Борисов, 1953 (Borisov, 1953)]), после которых добыча возобновлялась.

В связи со значительным снижением численности популяции с 1975 г. промысел переславской ряпушки прекращен и в дальнейшем она была занесена в Красную книгу России [2001 (Krasnaya kniga, 2001)], а ее местообитание, оз. Плещеево, находится

в настоящее время на территории национального парка “Плещеево озеро”.

Работы по изучению переславской ряпушки ведутся уже более ста лет. Натуралисты XIX столетия затрагивали в основном вопросы промысла и запасов этой рыбы в озере [Свирилин, 1863 (Svirelin, 1963); Гримм, 1889 (Grimm, 1889); Коврайский, 1893 (Kovrayskiy, 1893)]. Систематическое исследование особенностей ее экологии и морфологии было начато лишь в 20-х годах прошлого столетия [Борисов, 1924 (Borisov, 1924); Веселов, Ласточкин, 1933 (Veslov, Lastochkin, 1933); Борисов, Крыжановский, 1955 (Borisov, Kryzhanovskiy, 1955)]. Со второй половины XX века популяции ряпушки оз. Плещеево регулярно уделяется внимание в рамках комплексных работ по изучению экосистемы озера, проводимых Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) [Функционирование ..., 1983 (Funktsionirovanie..., 1983); Столбун, 2007 (Stolbunov, 2007)]. Описаны некоторые особен-

ности жизнедеятельности переславской ряпушки в неблагоприятный для нее период формирования в озере летней придонной гипоксии, когда жизненное пространство, доступное для популяции, многократно уменьшается, что ведет к усилению внутривидовой конкуренции [Малин и др., 2018 (Malin et al., 2018)].

В настоящей работе приведены данные об особенностях морфологии и биологии ряпушки оз. Плещеево в начале XXI века, полученные в ходе исследований ИБВВ РАН в 2013–2017 гг., дана характеристика динамики отдельных популяционных показателей (размерно-возрастной состав, соотношение полов), проведено сравнение с аналогичными данными исследований предыдущих лет, когда активно велся промысел переславской ряпушки. Прекращение воздействия на популяцию такого мощного фактора, как промысел, несомненно вызвало изменение некоторых ее характеристик, описание которых является целью данной работы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отлов переславской ряпушки проводили в 2013–17 гг. по разрешениям на добычу объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Материал собирали в разные сезоны года: весной (конец апреля–первая половина мая), летом (июль–август) и осенью (вторая половина октября–начало ноября). Рыб ловили набором ставных

сетей высотой 5 м и размером ячеи 18, 20, 22 и 25 мм. Сети ставили на поверхности (облавливаемый горизонт 0–5 м) и на дно, глубина в местах постановок составляла 18 и 24 м (облавливаемые горизонты 13–18 м и 19–24 м соответственно). Добыты и проанализированы 1523 экз. переславской ряпушки (табл. 1).

Таблица 1. Численность выборок переславской ряпушки для разных видов анализа ее популяции

Table 1. The number of samples of the vendace of Lake Pleshcheyevo for different types of population analysis

Вид анализа Analysis	Год исследования Years of investigation				
	2013	2014	2015	2016	2017
Общий биологический анализ Biological	37	571	340	142	433
Морфологический анализ Morphological	37	181	30	–	120
Анализ возрастной структуры популяции Analysis of age structure of population	37	565	339	142	178
Анализ темпа роста Analysis of growth rate	–	209	81	85	65
Оценка плодовитости Analysis of fecundity	–	–	45	19	40
Всего за год Overall of year	37	571	340	142	433

У добытой ряпушки проводили биологический анализ: измеряли общую длину (TL), длину по Смитту (FL), длину до конца чешуйного покрова (SL), вес (Q), после чего анализируемый экземпляр замораживали для дальнейшего морфологического анализа и вскрытия в лаборатории, по окончании которого измеряли вес без внутренностей (q).

Согласно данным молекулярно-генетического анализа известно, что в озере обитают две филогенетические линии ряпушки E и ALBP2 [Borovikova, 2017]. Поскольку численность представителей линии ALBP2 невелика (около 10%), для проведения морфологического анализа в 2015 и 2017 гг. предварительно определяли принадлежность добытой особи

к той или иной линии. Для этого в процессе биологического анализа в 96%-ном этаноле фиксировали пробу ткани для генетического исследования, после чего анализируемый экземпляр этикетировали и замораживали. Затем в условиях генетической лаборатории выполняли ПДРФ (полиморфизм длин рестриктивных фрагментов) анализ с использованием трех ферментов рестрикции (*Dpn* II, *Msp* I и *Rsa* I). Оценивали изменчивость указанных рестриктаз по сайтам узнавания и определяли принадлежность каждой особи к одной из филогенетических линий, в результате чего принимали решение о проведении морфологического исследования данного экземпляра.

Морфологический анализ проводили согласно общепринятой схеме измерений сиговых рыб [Правдин, 1966 (Pravdin, 1966); Smitt, 1886]. Анализ включает оценку меристических (счетных) и пластических признаков (линейные промеры тела). Для корректного сравнения рыб разного возраста и пола использовали индексы – процентные отношения промеров тела, плавников и т.д. к длине по Смитту. В случае промеров, относящихся к голове, длины выражали в процентах длины головы от конца рыла до заднего края жаберной крышки.

При определении стадии созревания половых продуктов пользовались универсальной шкалой [Киселевич, 1923 (Kiselevich, 1923); Никольский, 1963 (Nikolsky, 1963)]. Для характеристики накопления полостного жира использовали пятибалльную шкалу, разработанную М.Л. Прозоровской [1952 (Prozorovskaya, 1952)]. При сборе материала для дальнейшего определения возраста ряпушки принимали во внимание методические рекомендации, приведенные в работах [Чугунова, 1952 (Chugunova, 1952); Дгебуадзе, Чернова, 2009 (Dgebuadze, Chernova, 2009)]. Возраст рыбы определяли по чешуе, руководствуясь методическими рекомендациями И.Ф. Правдина [1966 (Pravdin, 1966)]. Первоначально чешую отмывали от слизи в 4%-ном растворе нашатырного спирта, затем фотографировали камерой TOUPCAM™ под стереомикроскопом Micromed MC-2-ZOOM (var. CR) с увеличением 10х или 20х. Измерения и подсчет годовых колец проводили по цифровым изображениям в программе TourView v. x64 3.7.2774 [TourTek]. Обозначение возрастных групп и возраста рыб проводили согласно схеме, предложенной Н.И. Чугуновой [1952 (Chugunova, 1952)]. При оценке темпов роста пользовались методикой обратных расчислений по чешуе [Lea, 1910, цит. по: Чугунова, 1952 (Chugunova, 1952)]. Расчет удельной скорости

роста и константы роста проводили согласно работе [Чугунова, 1952 (Chugunova, 1952)].

У ряпушки определяли абсолютную (АП) и относительную (ОП) (в пересчете на 1 г веса) плодовитость [Никольский, 1963 (Nikolsky, 1963); Правдин, 1966 (Pravdin, 1966)]. Яичник извлекали в ходе проведения стандартного биологического анализа. После извлечения целый яичник взвешивали с точностью до 0.001 г, затем из его передней, средней и задней частей брались навески, общая масса которых составляла 0.2–0.3 г. Навески помещались в модифицированный раствор Гилсона ($\text{H}_2\text{O} \cdot \text{C}_2\text{H}_5\text{OH} \cdot \text{HCl} \cdot \text{HNO}_3 \cdot \text{CH}_3\text{COOH} \cdot \text{ZnCl}_2$). Образцы икры в растворе периодически встряхивали для облегчения проникания раствора в ткани яичника и лучшего отделения от них икринок. После двух-четырех суток экспозиции в растворе под биноклем подсчитывали количество икринок в навесках. Для вычисления абсолютной плодовитости пересчитывали количество икринок в навеске на общий вес гонады. Относительную плодовитость вычисляли по формуле: $f = F/W$, где f – относительная плодовитость, F – абсолютная плодовитость, W – вес рыбы. Кроме того, с помощью окуляр-микрометра бинокля измеряли диаметр икринок рыб разного возраста и размера. Для того чтобы свести к минимуму изменчивость размеров отдельных икринок, выстраивали в ряд несколько икринок вдоль шкалы окуляр-микрометра, считали их количество и определяли средний диаметр икринки у данной особи.

В ходе анализа морфологических данных вычисляли среднее значение признака (M), стандартное отклонение ($\pm\sigma$), определяли пределы варьирования показателей (lim). Сравнение средних значений счетных признаков проводили с использованием непараметрического критерия значимости – U критерия Манна-Уитни. Полученные ряды показателей для пластических параметров проверяли на соответствие закону нормального распределения. В случае если распределение значений не отклонялось от такового, значимость различий средних для конкретного признака оценивали с помощью t -критерия Стьюдента (t_{st}). Если наблюдалось значимое отклонение от нормального распределения, использовали непараметрический критерий Манна-Уитни (U). Значимость различий частотных данных оценивали с использованием критерия χ^2 .

Кроме того, для оценки дифференциации филогенетических линий по пластическим признакам, а также выявления различий переславской ряпушки с ряпушкой других водоемов Европейской территории России, исполь-

зовали дискриминантный анализ. В анализ брали 24 пластических признака: антедорсальное, постдорсальное, антепектральное, пектровоентральное, вентроанальное, антеанальное расстояния, длины оснований и высоты спинного и анального плавников, длины грудного и брюшного плавников, максимальную и минимальную высоты тела, длину хвостового стебля, длину головы, длину рыла, заглазничное расстояние, высоты головы у затылка и через середину глаза, горизонтальный диаметр глаза, ширину лба, длины верхней и нижней челюсти. Перед проведением анализа первичные

измерения для удаления эффектов аллометрии были преобразованы согласно рекомендациям работы [Bochkarev et al., 2013]. Полученные после преобразования значения были нормализованы путем логарифмирования. Информация о ряпушке водоемов Европейской территории России взята из собственных фондов. Все измерения выполнены одним оператором.

При статистической обработке данных использовали руководство [Ивантер, Коросов, 2003 (Ivanter, Korosov, 2003)]. Все расчеты проводили в программах Excel (Microsoft Office 2007) и STATISTICA 10.0 [StatSoft Inc., 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Размеры и вес. Средние значения размера и веса переславской ряпушки не выходят за пределы, типичные для крупной ее формы. Так, согласно О.И. Потаповой [1978 (Potapova, 1978)] в большинстве популяций европейской ряпушки преобладают особи длиной 150–200 мм и весом 35–75 (100) г, максимальные достигают 250–290 мм и 200–280 г. Размеры переславской ряпушки претерпели изменения за последние более чем 100 лет. В конце XIX в. сообщали о ряпушке длиной до 315 мм и весом до 400 г. [Коврайский, 1893 (Kovrayskiy, 1893)]. П.Г. Борисов по результатам исследований 1917–1920 гг. отмечал, что максимальное значение общей длины (TL) ряпушки оз. Плещеево достигало 340 мм, а массы (Q) – 305 г [Борисов, 1924 (Borisov, 1924)]. В 1952 г. П.Г. Борисов повторно проанализировал размерный состав популяции переславской ряпушки. В начале сентября (конец нагульного периода) среднее

значение длины по Смитту (FL) составляло 260 мм (максимальное – 277 мм), а среднее значение массы тела (Q) – 171 г (максимальное – 225 г) [Борисов, 1953 (Borisov, 1953)]. Оценки размерного состава переславской ряпушки, выполненные непосредственно после запрета ее промысла, проведены ИБВВ АН СССР в 1979–82 гг. Для отлова применялся разноглубинный трал, а не ставные сети, как в более ранних исследованиях. В 1979 г. средняя длина тела (SL) ряпушки составляла 226 мм (максимальная – 265 мм), а средняя масса – 102 г [Стрельников, Пермитин, 1983 (Strelnikov, Permitin, 1983)]. В настоящее время, спустя 35 лет с момента снятия промысловой нагрузки с популяции переславской ряпушки, ее размеры заметно уменьшились: среднее значение общей длины (TL) и массы (Q) составляют 202 мм и 55 г, средняя длина по Смитту (FL) – 185 мм (табл. 2).

Таблица 2. Размерные характеристики ряпушки оз. Плещеево за 2013–2017 гг. (среднее значение (M) ± стандартное отклонение (σ), интервал варьирования признака (lim))

Table 2. Size characteristics of vendace of Lake Pleshcheyevo for 2013–2017 (mean value (M) ± standard deviation (σ), variation range for trait (lim))

Год Year	Пол Sex	Общая длина (TL), мм Total length (TL), mm	Длина по Смитту (FL), мм Fork length (FL), mm	Длина тела (SL), мм Standard length (SL), mm	Вес, г Weight, g
2013	♂	189±21.7	175±20.5	166±19.6	52.8±17.01
		157–221	146–204	137–194	28.9–79.7
	♀	199±21.9	185±21.7	175±21.	65.9±22.56
		164–228	149–213	139–203	33.0–104.5
	♂♀	194±22.0 157–228	179±21.3 146–213	170±20.5 137–203	58.5±20.40 29.0–105.0
2014	♂	196±13.2	178±11.6	169±11.0	54.2±9.67
		165–234	153–224	143–212	30.8–96.8
	♀	207±20.0	186±17.7	177±17.0	65.0±16.29
		167–245	152–228	144–220	31.3–112.7
	♂♀	200±17.4 165–245	182±15.3 152–228	172±14.7 143–220	59.0±14.10 30.8–112.7
2015	♂	198±9.6	183±8.9	174±8.3	49.8±8.06
		175–218	163–218	156–207	35.3–89.0
	♀	203±12.6	187±11.6	178±10.9	56.9±14.98
		177–250	162–237	150–225	36.7–127.0
	♂♀	200±11.5	185±10.6	176±9.9	53.4±12.54

Год Year	Пол Sex	Общая длина (TL), мм Total length (TL), mm	Длина по Смитту (FL), мм Fork length (FL), mm	Длина тела (SL), мм Standard length (SL), mm	Вес, г Weight, g
2016	♂	175–250	162–237	150–225	35.3–127.0
		200±10.0	184±8.3	175±8.0	48.6±6.13
		181–227	165–200	158–192	36.2–66.9
	♀	202±12.1	186±10.4	177±10.0	51.1±7.82
		177–240	163–219	155–209	39.2–82.9
2017	♂♀	201±10.9	185±9.2	176±8.8	49.6±6.93
	♂	177–240	163–219	155–209	36.2–82.9
		203±10.3	188±9.8	178±9.8	50.9±6.59
		173–240	160–223	150–212	28.1–72.4
	♀	208±15.0	191±13.5	182±13.0	56.0±9.28
		176–274	161–232	152–221	28.2–84.7
	♂♀	205±12.8	189±11.7	180±11.4	53.0±8.20
Среднее за 2013– 2017 гг. Mean for 2013– 2017	♂	173–274	160–232	150–221	28.1–84.7
		199±11.9	182±11.3	173±10.9	51.8±8.7
	♀	157–240	146–224	137–212	28.1–96.8
		205±16.2	188±15.0	179±14.5	59.5±14.81
	♂♀	164–274	149–237	139–225	28.2–127
		202±14.4	185±13.4	176±12.9	55.2±12.42
		157–274	146–237	137–225	28.1–127

В качестве косвенного доказательства уменьшения переславской ряпушки следует отметить, что в 1952 г. научный лов ее велся ставными сетями с размером ячеи 28–30 мм [Борисов, 1953 (Borisov, 1953)], в то время как одна из используемых нами сеть с наибольшим размером ячеи (25 мм) за весь период данного исследования (2013–2017 гг.) улова так и не принесла.

Сравнение размеров тела самцов и самок переславской ряпушки внутри возрастных групп показало, что самки, как правило, крупнее сам-

цов. Эти результаты позволяют сделать вывод о втором типе размерно-половых соотношений в рассматриваемой популяции согласно Д.Ф. Замахаяву [1959 (Zamakhaev, 1959)]. Для данного типа соотношения полов характерно увеличение относительного количества самок от нуля (при наименьших размерах) до 100% в группах самых крупных особей. Действительно в осенних уловах, характеризующих преднерестовый период, в группах с максимальными длинами тела (210–240 мм) во все годы исследований преобладают самки (табл. 3).

Таблица 3. Относительное количество (%) самок в различных размерных группах переславской ряпушки в преднерестовый период в разные годы. “0” – в группе присутствовали только самцы; “–” – размерная группа в уловах отсутствовала

Table 3. Number of females (%) in different size groups of the vendace of Lake Pleshcheyevo in the prespawning periods of different years. “0” – only males were present in the group; “–” – the size group in the catches was not presented

Год Years	Размерные группы; длина по Смитту, мм Size groups; fork length, mm									
	150	160	170	180	190	200	210	220	230	240
2013	40	50	0	40	50	41.7	100	–	–	–
2014	0	44.4	21.7	31.9	38.1	47.5	70	87.5	100	100
2015	–	–	0	55.6	59.4	53.8	85.7	66.7	100	100
2016	–	100	40.9	22.2	30.8	25	–	100	–	–
2017	–	60	64.7	45.8	71.4	100	100	–	–	–

Соотношение полов и размерно-возрастная структура популяции. Соотношение полов в популяции переславской ряпушки за весь период исследований значимо отличается от соотношения 1 : 1 – в уловах преобладают самцы ($\chi^2 = 10.455$, $df = 1$, $\alpha < 0.01$). Достоверное увеличение численности самцов зарегистрировано в преднерестовый период в 2014 и 2016 гг. ($\chi^2 = 19.786$ и $\chi^2 = 7.474$, соответственно при $df = 1$, $\alpha < 0.01$) (табл. 4).

Во время нагула отношение числа самок и самцов в уловах не отличается значимо от теоретически ожидаемого 1 : 1. Г.В. Никольский [1965 (Nikolsky, 1965)] связывал соотношение численности самцов и самок с кормностью водоема в нагульный период. Поэтому, с одной стороны, повышение доли самцов можно объяснить ухудшением условий откорма в предшествующие годы (2013–2015 гг.).

Таблица 4. Соотношение численности самцов и самок (%) и возрастной состав переславской ряпушки в нагульный и преднерестовый периоды. М – среднее значение, m – ошибка средней, σ – стандартное отклонение, N – число рыб. *Возрастные группы определены согласно работе [Чугунова, 1952]

Table 4. Males and females ratio (%) and the age composition of the vendace of Lake Pleshcheyevo in the feeding and prespawning periods. M – the mean value, m – the mean's error, σ – standard deviation, N – number of specimens. *Age groups are defined according to [Chugunova, 1952]

Age groups are defined according to [Shtegayeva, 1992]

Год вылова Years	Пол Sex	Возрастные группы* Age groups						Средний возраст Mean age M±m	σ	N
		I	II	III	IV	V	VI			
Нагульный период / Feeding period										
2014	♂	–	2.2	45.5	2.8	0.3	–	3.2±0.03	0.52	317
	♀	–	1.9	35.1	9.1	3.1	–			
2015	♂	2.7	40.3	10.0	0.4	–	–	2.1±0.04	0.58	259
	♀	6.6	28.3	10.9	0.8	–	–			
2016	♂	–	20.8	33.8	1.3	1.3	–	2.6±0.07	0.62	77
	♀	2.6	12.9	27.3	–	–	–			
2017	♂	1.4	13.4	25.4	11.9	1.4	–	3.2±0.07	0.85	142
	♀	1.4	4.3	20.4	17.6	2.8	–			
Среднее за 2014–2017 Mean for 2014–2017		4.1	29.7	52.6	11.2	2.4	–	2.8±0.02	0.79	795
Преднерестовый период / Prespawning period										
2013	♂	11.1	25.0	13.9	5.6	–	–	2.4±0.17	1.02	31
	♀	8.3	16.6	11.1	5.6	2.8	–			
2014	♂	–	1.9	54.8	6.6	0.4	–	3.2±0.04	0.63	259
	♀	–	1.2	22.8	7.7	3.1	1.5			
2015	♂	–	18.2	19.5	–	1.3	–	2.8±0.09	0.82	77
	♀	–	20.7	31.2	5.2	2.6	1.3			
2016	♂	–	49.2	18.6	–	–	–	2.3±0.06	0.49	59
	♀	–	25.4	5.1	1.7	–	–			
2017	♂	–	–	8.1	27.0	6.8	1.4	4.0±0.08	0.70	74
	♀	–	–	14.8	28.4	13.5	–			
Среднее за 2013–2017 Mean for 2013–2017		1.4	17.6	56.5	17.6	5.7	1.2	3.1±0.04	0.86	500

В то же время, ухудшение условий питания можно обоснованно предполагать лишь для ряпушки из уловов 2016 г.: больше половины особей в уловах имели оценку содержания жира “0” согласно шкале М.Л. Прозоровской [1952 (Prozorovskaya, 1952)] (рис. 1).

В летний период 2014 г. рыбы имели высокие показатели содержания жира в полости тела. Об уровне жиронакопления в предшествующие годы для этого поколения мы, к сожалению, данными не располагаем. Нет сведений и о состоянии родительского стада для этого поколения, нерестовавшего двумя-тремя годами ранее, в 2010–2011 гг.

В то же время, сведения о родительском стаде могут быть важны для анализа полученных данных и выяснения причин значительного отклонения в соотношении полов от теоретического ожидаемого. Так, большая часть готовых к нересту особей в 2016 г. – потомки ряпушки, нерестившейся в 2013 г. На рисунке 3 видно, что в осенних уловах 2013 г. многочисленна группа мелких рыб – двухлеток и трехлеток. Вероятно,

эти особи, преимущественно самцы, и составили основную массу нерестящихся рыб в 2016 г., что отразилось на размерно-возрастной и половой структурах нерестового стада этого года.

Очевидно потомки 2013 г. присутствовали и в преднерестовых скоплениях 2017 г. Однако в 2017 г. в большинстве своем это, по-видимому, самки, созревание которых произошло на год позднее самцов. Подобная закономерность была отмечена для малотычинковых сигов-бентофагов из озер Карелии: самки этих сигов становятся половозрелыми позднее самцов на один год [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980)].

Следует отметить, что в разные годы, сезоны года, в разных возрастных и размерных группах доли самцов и самок могут варьировать при сохранении в популяции в целом соотношения, близкого 1 : 1. Так, в 2015 и 2017 гг. перед нерестом в уловах численность самок несколько превышала число самцов, хотя весной и летом ситуация была обратной (отклонения от соотношения 1 : 1 не значимы).

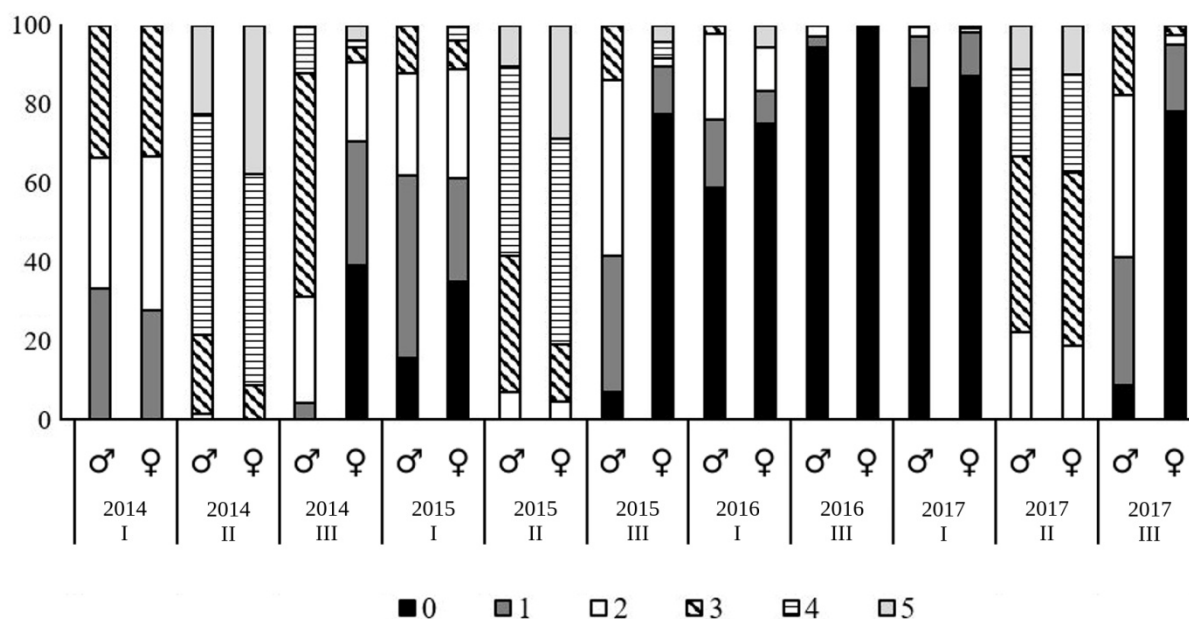


Рис. 1. Изменение содержания полостного жира у ряпушки оз. Плесеево разного пола в разные годы и сезоны года. Цветом и штриховкой обозначены баллы шкалы Прозоровской. Буквенные сокращения у года указывают сезон лова: I – весна; II – лето; III – осень. Шкала по оси ординат приведена в %.

Fig. 1. The dynamics of intracavity fat for vendace of Lake Pleshcheyevo in relation to sex in different years and seasons. The color and hatchwork denote the balls of the fat content scale according to Prozorovskaya. Letter abbreviations indicate the season of fishing: I – spring; II – summer; III – autumn. The scale on the y-axis is given in %.

2014 г. характеризовался значительными колебаниями в соотношении полов в течение всех сезонов (значимые отклонения от соотношения 1 : 1 наблюдались только в преднерестовый период, см. выше). Как и в подавляющем большинстве популяций *C. albula*, число самок переславской ряпушки повышается в старших возрастных группах и в группах с наибольшими размерами тела (табл. 3, 4).

В уловах переславской ряпушки за 2013–2017 гг. отмечено шесть возрастных групп при максимальном возрасте 6+. В начале прошлого столетия согласно данным П.Г. Борисова [1924 (Borisov, 1924)] максимальный возраст ряпушки составлял 8+, что является по-видимому, пределом для крупной ее формы [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2002)].

Соотношение возрастных групп в уловах меняется по годам. Различия в соотношении сводятся к изменению численности трехлеток и четырехлеток, хотя основу уловов все же, как правило, образуют четырехлетки (табл. 4).

Также в уловах подвержена колебаниям численность рыб разных возрастов и по сезонам года – в весенне-летних (нагульный период) и осенних уловах (преднерестовый период). В нагульный период доминирующей группой во все годы, за исключением 2015 г., являлись четырехлетки; в 2015 г. преобладали особи 2+. В преднерестовый период вариации в численности

возрастных групп выражены значительно. Так, рыбы возрастной группы II составляли основу осенних уловов в 2013 и 2016 гг.; в 2014 г. преобладали четырехлетки, а в 2017 г. – доминировала ряпушка в возрасте 4+. В целом за пять лет соотношение особей разного возраста в уловах в нагульный и преднерестовый период отличаются достоверно ($\chi^2 = 60.210$, $df = 5$, $\alpha < 0.01$).

Обращает на себя внимание различие по численности двухлеток (1+), наблюдаемое между весенне-летними и осенними уловами. Эта группа встречалась в преднерестовый период лишь в 2013 г., составляя 19.4% от числа отловленных рыб. В то же время в нагульный период особи 1+ регистрировались в уловах каждый год, за исключением 2014 г. По-видимому, на современном этапе существования переславская ряпушка может приступать к икрометанию уже на втором (1+) году жизни. Однако массовое созревание происходит в возрасте 2+, что отмечал еще П.Г. Борисов [1924, (Borisov, 1924)].

Численность группы 2+ в уловах может значительно изменяться как в нагульный, так и в преднерестовый период. Минимальным было количество этой группы в 2014 г., а в осенних уловах 2017 г. она отсутствовала. В среднем за 2013–2017 гг. в нагульный период численность особей 2+ в уловах составила почти 30%, тогда как в преднерестовый почти в два раза меньше.

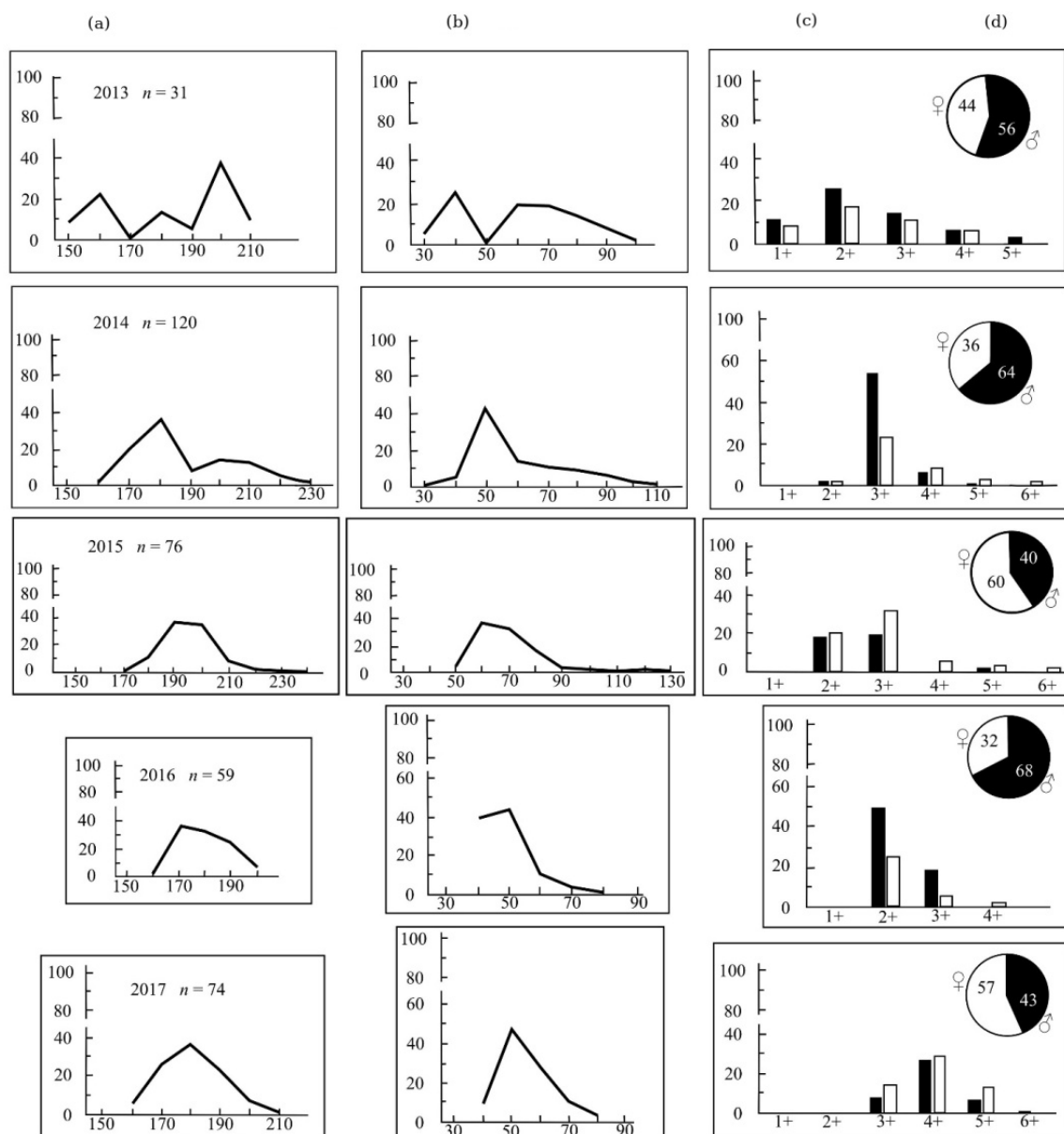


Рис. 2. Структура уловов переславской ряпушки в преднерестовый период 2013–2017 гг. (а) – размерный состав; (б) – весовой состав; (с) – возрастной состав; (д) – соотношение полов, %. По оси ординат – относительное количество рыб, %; по оси абсцисс на (а) – длина по Смитту, мм; на (б) – вес, г; на (с) – возраст, черный цвет – самцы, белый – самки.

Fig. 2. The Pereslavl vendace catches structure during the prespawning period in 2013–2017. (a) – size structure; (b) – weight structure; (c) – age structure; (d) – sex ratio, %. The y-axis is the relative number of fish, %; the x-axis is on (a) – fork length, mm; on (b) – weight, g; on (c) – age, black color denotes males, white – females.

Основу уловов в преднерестовый и нагульный периоды составляют четырехлетки (3+). Пятилетки чаще встречаются в уловах в преднерестовый период; шести и семилетки встречаются очень редко.

Анализ динамики размерно-возрастной структуры и соотношения полов в популяции ряпушки оз. Плещеево в преднерестовый период предполагает цикличность в численности ее поколений (рис. 2). За периодом с достаточным пополнением стада (2013, 2015, 2016 гг.) следует, по крайней мере, один год с минимальными его значениями (2014, 2017 гг.).

Созревание и нерест. Плодовитость переславской ряпушки. Состояние половых продуктов переславской ряпушки закономерно изменяется в течение года. В весенних уловах гонады как самок, так и самцов находятся в стадии зрелости II. Во второй половине лета представители всех возрастных групп характеризуются переходной стадией созревания II–III. Большая часть особей из осенних уловов (октябрь–начало ноября) имеют гонады четвертой стадии зрелости.

В то же время, в осенних уловах могут присутствовать рыбы с незрелыми половыми

продуктами (стадия II). Численность их колеблется от 1.3 (в 2017 г.) до 16.0% (в 2013 г.), в среднем за пять лет исследований – 3.8%. Как правило, группа рыб с незрелыми гонадами представлена самками, лишь в 2013 г. основу ее составили самцы. В семидесяти процентах случаев эти рыбы – трехлетки; 20% – четырехлетки, остальные – в возрасте 1+. Полученные данные свидетельствуют, что не все особи в популяции являются зрелыми уже в возрасте 2+. Присутствие же в осенних уловах четырехлеток с незрелыми гонадами можно объяснить пропуском ими нереста, что отмечается для сиговых [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980)]. Ряпушка с неготовыми к нересту половыми продуктами характеризовалась максимальными для осенних уловов показателями накопления жира в полости тела (4–5 баллов). По-видимому, в разных поколениях скорость созревания отдельных возрастных групп переславской ряпушки может варьировать в зави-

симости от условий нагула, что отмечено и для популяций *C. albula* из других водоемов [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)].

Сравнение плодовитости переславской ряпушки с плодовитостью *C. albula* ряда водоемов Европейской территории России показало, что, несмотря на довольно широкий разброс значений, ряпушка оз. Плещеево более близка по этому признаку крупной ряпушке (табл. 5). Следует отметить, что средняя относительная плодовитость (ОП) переславской ряпушки выше по сравнению с относительной плодовитостью ряпушки других популяций. Плодовитость ряпушки в зависимости от возраста, размера и веса рыбы приведена в таблице 6. За трехлетний период (2015–2017 гг.) средняя абсолютная плодовитость (АП) рассматриваемой популяции изменялась в широких пределах – от 3424 до 21324 икринок, относительная – от 45 до 237 икринок.

Таблица 5. Плодовитость ряпушки оз. Плещеево в сравнении с плодовитостью ряпушки ряда водоемов Европейской территории России. Над чертой – абсолютная плодовитость (в тыс. штук), под чертой – относительная плодовитость; М – среднее значение; N – число проанализированных рыб; И – литературные источники: 1 – наши данные; 2 – Потапова, 1978; 3 – Беляева, Покровский, 1958; 4 – Дятлов, 2002; 5 – Гуляева, Покровский, 1984; 6 – Дворянкин и др., 2007

Table 5. Fecundity of the Lake Pleshcheyevo vendace in comparison with this parameter of the *C. albula* of waterbodies of the European part of Russia. Above the line is absolute fecundity (in thousand), below the line is relative fecundity; M is the mean value; N is the sample size; S is literary sources: 1 – our data; 2 – Potapova, 1978; 3 – Belyaeva, Pokrovskiy, 1958; 4 – Dyatlov, 2002; 5 – Gulyaeva, Pokrovskiy, 1984; 6 – Dvoryankin et al., 2007

Водоем Waterbody		Возраст Age								M	lim	N	И S
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	9+				
крупная форма ряпушки large form of vendace	оз. Плещеево (2015–2017 гг.) Lake Pleshcheyevo (2015–2017)	–	<u>9.5</u> 171	<u>10.7</u> 165	<u>9.7</u> 145	<u>10.4</u> 128	<u>18.1</u> 157	–	–	<u>10.4</u> 160	<u>3.4–21.3</u> 45–237	104	1
	оз. Урос Lake Uros	<u>13.1</u> 127	<u>17.9</u> 123	<u>22.9</u> 120	<u>24.6</u> 116	<u>29.8</u> 127	–	–	–	<u>17.3</u> 119	<u>7.2–29.8</u> 41–277	333	2
	оз. Вендюрское (1964 г.) Lake Vendyurskoe (1964)	<u>10.1</u> 141	<u>11.1</u> 145	<u>12.8</u> 109	<u>12.5</u> 106	–	–	–	–	<u>11.6</u> 137	<u>7.4–24.6</u> 42–249	61	
	Чужмозеро Lake Chuzhmozero	<u>2.2</u> 54	<u>3.3</u> 55	<u>5.1</u> 68	<u>6.9</u> 59	<u>13.1</u> 71	<u>5.0</u> 62	–	–	<u>5.1</u> 62	<u>1.2–17.5</u> 27–90	94	3
	оз. Ладожское (север), рипус Lake Ladoga (northern part), ripus	–	–	<u>8.9</u> 53	<u>16.4</u> 64	<u>33.4</u> 73	<u>34.8</u> 71	<u>38.4</u> 71	<u>83.8</u> 90	<u>36.07</u> 0	<u>6.0–87.0</u> 33–100	85	4
	оз. Ладожское Lake Ladoga	<u>0.7</u> 95	<u>1.0</u> 98	<u>1.3</u> 78	<u>2.2</u> 90	<u>3.4</u> 97	<u>6.2</u> 104	<u>8.0</u> 129	–	<u>3.3</u> 99	<u>0.7–8.0</u> 78–129	130	
	оз. Онежское Lake Onega	<u>1.0</u> 83	<u>1.4</u> 78	<u>2.1</u> 86	<u>3.0</u> 83	–	–	–	–	<u>1.9</u> 83	<u>1.0–3.0</u> 78–86	–	5
	Лекшмозеро Lake Lekshmozero	<u>1.9</u> 106	<u>2.7</u> 96	<u>4.6</u> 74	–	–	–	–	–	<u>2.7</u> 96	<u>1.6–4.8</u> 65–122	50	6

Таблица 6. Зависимость абсолютной (АП) и относительной (ОП) плодовитости переславской ряпушки от возраста и размера особей. N – абсолютное число рыб и в % в скобках; M – среднее значение; *lim* – предел варьирования; *d* – средний диаметр икры

Table 6. Dependence the absolute (AF) and relative (RF) fecundity of the vendace of Lake Pleshcheyevo from age and size of specimens. N is the absolute number of fish and as % in parentheses; M is the mean value; *lim* is the interval of variation; *d* is the average diameter of the eggs

Год Year	Возраст Age	N	Длина по Смитту, мм Fork length, mm	Вес, г Weight, g	АП AF		ОП RF		<i>d</i> , мм mm
					M	<i>lim</i>	M	<i>lim</i>	
2015	2+	15 (33.3)	189	64	11165	6857–17090	175	104–237	1.20
	3+	22 (48.9)	196	73	13853	10470–15921	191	149–227	1.19
	4+	5 (11.2)	211	89	15707	11060–21324	174	132–213	1.23
	5+	2 (4.4)	229	122	19025	17335–20716	156	149–163	1.17
	6+	1 (2.2)	225	116	18131	–	157	–	1.30
2016	2+	15 (78.9)	173	47	7790	6046–10441	166	120–214	1.20
	3+	3 (15.8)	194	69	9551	9331–9941	140	134–146	1.20
	4+	1 (5.3)	219	83	13796	–	166	–	1.19
2017	3+	11 (27.5)	173	52	7399	4822–9096	142	102–175	1.01
	4+	21 (52.5)	181	59	8037	5710–11126	137	99–199	1.00
	5+	8 (20.0)	196	69	8246	3424–11338	121	45–163	1.03

Плодовитость ряпушки в зависимости от возраста, размера и веса рыбы приведена в таблице 6. За трехлетний период (2015–2017 гг.) средняя абсолютная плодовитость (АП) рассматриваемой популяции изменялась в широких пределах – от 3424 до 21324 икринок, относительная – от 45 до 237 икринок. Корреляционный анализ позволяет говорить о высокой положительной связи абсолютной плодовитости с длиной по Смитту ($r = +0.70$, $m = 0.074$) и весом ($r = +0.76$, $m = 0.067$). С возрастом самки корреляции абсолютной плодовитости не обнаружено. В то же время, от возраста рыбы в слабой отрицательной зависимости ($r = -0.38$, $m = 0.096$) находится относительная плодовитость. Вероятно, низкая плодовитость старых крупных самок связана с понижением их способности к воспроизводству.

В литературе имеются указания, что показатели АП и ОП рыб одной популяции могут изменяться по годам в зависимости от размерно-веса и возрастного состава самок в конкретный нерестовый сезон [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980); Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2002)]. Действи-

тельно, показатели абсолютной и относительной плодовитости переславской ряпушки варьируют в разные годы; все значения, кроме АП 2016 и 2017 гг. отличаются значимо. Наименьшее среднее значение АП выявлено в 2016 г., а наибольшее – в 2015 г.: 8384 и 13488 икринок, соответственно. Интересно, что минимальные значения ОП – 135 икринок на 1 г веса рыбы, зарегистрированы не в 2016 г., а в 2017 г.

Из данных таблицы 6 можно предполагать, что показатели плодовитости самок одного возраста в разные годы меняются. Однако оценить достоверность этих различия невозможно в силу недостаточного для получения статистически значимого результата числа рыб в возрастных группах.

Размеры зрелых не оплодотворенных икринок переславской ряпушки варьируют от 0.77 до 1.36 мм при среднем значении 1.12 мм, что несколько меньше средних размеров икры крупной ряпушки из других водоемов. Так, О.В. Потапова [1978 (Potapova, 1978)] указывает следующие пределы варьирования диаметра икры для этой формы – от 1 до 2.4 мм, в среднем 1.3–1.6 мм. Анализ

литературы показал, что по размерам икра современной ряпушки оз. Плещеево более близка икре мелкой формы ряпушки Ладожского озера [Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2001)].

Важно отметить, что ранее икра переславской ряпушки была крупнее: по данным П.Г. Борисова и С.Г. Крыжановского [1955 (Borisov, Kryzhanovskij, 1955)] в первой половине прошлого века размеры неоплодотворенной икры составляли 1.37–1.43 мм. Сравнение диаметра икры за 2015–2017 гг. выявило достоверное его уменьшение в 2017 г. ($p = 0.0000$). Кроме того, оказалось, что у одной самки в гонадах размеры икринок могут варьировать в широких пределах. Так, часто наряду с достаточно крупной икрой диаметром 1.2–1.3 мм в анализируемой пробе обнаруживались икринки размерами 0.7–0.9 мм причем у особей разных возрастных групп. Известно, что величина икринок зависит не только от возраста самок, но и обеспеченности их пищей в период созревания гонад. Особенно влияют на размер икры условия нагула в два первых лета, предшествующих нересту [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Дятлов, 2002 (Dyatlov, 2002)]. Вариабельность размеров икры также увеличивается в неблагоприятные в кормовом отношении годы [Мейен, 1940 (Meijen, 1940); Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. Эти результаты наряду с данными о снижении плодovitости свидетельствуют о неблагоприятной ситуации с воспроизведением популяции переславской ряпушки.

Анализ корреляции диаметра икры с такими параметрами, как длина по Смитту, вес и возраст самки, выявил слабые положительные зависимости в случае длины и веса (коэффициент корреляции равен +0.37 ($m = 0.096$) и +0.34 ($m = 0.098$), соответственно) и слабую отрицательную связь с возрастом ($r = -0.34$, $m = 0.098$).

Рост переславской ряпушки. В разные годы длина и вес одновозрастной ряпушки различаются (табл. 7; рис. 3). Анализ материалов таблицы 7 позволяет сделать вывод, что максимальными показатели линейного и весового роста были в 2015 г, минимальными – в 2017 г.

На рисунке 4 также хорошо видно, что в период 2014–2015 гг. ряпушка росла довольно интенсивно, а далее скорость роста ее снижается. Это справедливо для особей как поколения 2011 года, так и 2012-го. В первом случае повышенной скоростью роста характеризовались рыбы в возрасте 3+, во втором же – 2+. Вероятно, в этот период для ряпушки в озере сложились наиболее благоприятные условия, что и отразилось на ускорении ее ростовых процессов.

Оценить достоверность различий между средними показателями длины и веса рыб раз-

ных поколений, но одного возраста, удалось не во всех случаях, поскольку крайние возрастные группы были малочисленными. Сравнение размерных показателей между поколениями проводили для рыб в возрастах 2+, 3+ и 4+. Оказалось, что первоначально ряпушка 2011 года вывода росла довольно интенсивно, что отразилось в достоверном различии длины и веса рыб 2+ в 2013 и 2014 гг. ($p < 0.0000$). Далее за счет благоприятного периода в 2015 г. особи 3+ 2012 года рождения значительно увеличили свои размеры, что привело к существенному превышению последних ($p < 0.0000$) по сравнению с рыбами 3+ 2011 года выклева. Рыбы 4+ обоих поколений отличаются по длине и весу не значимо.

Таким образом, можно сделать вывод, что ростовые процессы переславской ряпушки довольно лабильны и находятся в тесной связи с условиями обитания в водоеме (обеспеченностью пищей, температурным и кислородным режимом и др. факторами). В литературе есть примеры, когда всего один неблагоприятный нагульный или нерестовый период может поставить под угрозу существование всей популяции [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. В то же время, отметим, что и улучшение условий жизни в водоеме может привести популяцию в стабильное состояние в течение одного поколения.

Вес переславской ряпушки увеличивается по мере роста рыбы более постепенно, чем ее длина. Интересно, что для ряпушки оз. Урос отмечено обратное: линейный рост характеризуется незначительными изменениями в разные годы, в то время как весовой рост варьирует в несколько больших пределах [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)].

Приросты ряпушки в разные годы жизни существенно различаются (табл. 8). Наиболее интенсивно растет ряпушка в первый год после выклева. Затем рост значительно замедляется, так что рыбы старших возрастов увеличиваются в длину за год менее чем на 1 см. По-видимому, замедление роста в старших возрастах следует считать особенностью современной популяции переславской ряпушки, поскольку для других популяций крупной и мелкой формы *S. albula* это не характерно. Судя по данным из литературы, рост ряпушки наиболее интенсивен в первые годы жизни и в дальнейшем замедляется, но до определенного уровня, который с незначительными колебаниями и поддерживается в течение жизни рыбы [Потапова, 1978 (Potapova, 1978); Дятлов, 1983, 2002 (Dyatlov, 1983, 2002)]. У ряпушки же оз. Плещеево тенденция к снижению темпа роста сохраняется на протяжении всей жизни (табл. 8, рис. 4).

Таблица 7. Линейный и весовой рост переславской ряпушки в 2013–2017 гг. (октябрь). FL – длина по Смитту, мм; Q – вес, г; приведены пределы варьирования показателя и среднее значение \pm стандартное отклонение, в скобках – число особей. Если в группе две особи, то данные о длине и весе даны через точку с запятой

Table 7. Linear and weight growth of the vendace of Lake Pleshcheyevo in 2013–2017 (October). FL – fork length, mm; Q – weight, g; for each parameter the limit of variation and the mean value \pm standard deviation are given; in parentheses – the number of individuals. If there are two individuals in a group, the data on length and weight are given through a semicolon

Год Year	Пол Sex	1+		2+		3+		4+		5+		6+	
		FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q
2013	♂	146–158	128.9–39.8	149–201	30.7–76.9	167–202	46.7–79.7	195; 204	63.4; 73.9	–	–	–	–
		151.5 (4)	33.5 (4)	174 (9)	51.4 (9)	192 (5)	67.3 (5)						
	♀	157–177	37.3–56.7	149–196	33.0–71.3	201–209	83.4–89.0	201 (2)	74.7; 78.1	213	104.5	–	–
		163 (4)	43.5 (4)	171 (6)	52.6 (6)	204 (4)	86.7 (4)						
	♂♀	146–177	28.9–56.7	149–201	30.7–76.9	167–209	46.7–89.0	195–204	63.4–78.1	213	104.5	–	–
2014	♂	157.3 \pm 9.51	38.5 \pm 8.67	173 \pm 16.95	51.8 \pm 15.41	197 \pm 12.18	75.9 \pm 13.67	200 (4)	72.5 (4)				
		(8)	(8)	(15)	(15)	(9)	(9)						
	♀	–	–	153–171	30.8–49.0	161–207	34.9–80.7	196–224	64.1–96.8	204	74.9	–	–
				166 (8)	44.4 (8)	179.5 \pm 9.67	53.9 \pm 9.32	206 \pm 7.91	76.9 \pm 8.39				
	♂♀	–	–	156–170	31.3–50.7	164–217	47.1–99.1	197–217	72.2–99.7	206–225	77.4–100.5	215–228	88.6–112.7
2015	♂	–	–	164 (6)	40.6 (6)	184 \pm 11.76	63.6 \pm 12.77	207 \pm 5.52	86.7 \pm 7.52	213 (8)	91.4 (8)	220 (4)	100.6 (4)
						(63)	(62)	(21)	(22)				
	♀	–	–	153–171	30.8–50.7	161–217	34.9–99.1	196–224	64.1–99.7	204–225	74.9–100.5	215–228	88.6–112.7
				165 \pm 5.75	42.5 \pm 6.53	181 \pm 10.52	56.8 \pm 11.30	207 \pm 6.49	82.9 \pm 9.13	212 \pm 6.60	89.6 \pm 9.50	220 (4)	100.6 (4)
	♂♀	–	–	(14)	(14)	(201)	(203)	(35)	(36)	(9)	(9)		
2016	♂	–	–	174–205	48.2–69.6	188–203	54.7–66.7	–	–	218	89	–	–
				190.5 \pm 8.28	59.4 \pm 6.12	196 \pm 4.90	62.1 \pm 3.73						
	♀	–	–	(14)	(14)	(16)	(16)	209–216	83.2–99.9	222; 237	116; 127	225	115.5
				178–201	50.4–75.4	187–205	64.7–83.6	211 (5)	89.2 (5)				
	♂♀	–	–	189 \pm 5.93	61.7 \pm 6.29	196 \pm 4.81	72.6 \pm 5.29						
				(16)	(16)	(23)	(23)						

Год Year	Пол Sex	1+		2+		3+		4+		5+		6+	
		FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q	FL	Q
2016	♂♀	–	–	174–205 189.5±7.06 (30)	48.2–75.4 60.6±6.22 (30)	187–205 196±4.80 (39)	54.7–83.6 68.3±7.02 (39)	209–216 211 (5)	83.2–99.9 89.2 (5)	218–237 226 (3)	89–127 111 (3)	225	115.5
	♂	–	–	165–197 178±8.39 (29)	36.2–62.6 44.8±6.25 (29)	177–196 187±6.20 (11)	44.0–59.2 51.5±4.68 (11)	–	–	–	–	–	–
	♀	–	–	163–185 173±5.93 (16)	39.2–55.0 46.5±4.56 (16)	192–197 194 (3)	64.3–71.4 68.5 (3)	219	82.9	–	–	–	–
	♂♀	–	–	163–197 176±7.92 (45)	36.2–62.6 45.4±5.72 (45)	177–197 188±6.43 (14)	44.0–71.4 55.2±8.42 (14)	219	82.9	–	–	–	–
2017	♂	–	–	–	–	161–187.5 173 (6)	37.7–57.2 45.7 (6)	165–189 176±6.61 (15)	41.6–64.8 49.1±4.86 (20)	178.5–183 186 (3)	46.5–55.6 46.8 (7)	188	60.3
	♀	–	–	–	–	161–191 172.5±8.64 (12)	38.5–62.4 50.9±6.43 (12)	161–197 181±10.59 (21)	44.5–79.0 9.2±8.78 (21)	188.5–206 196 (7)	58.0–80.4 69.1 (8)	–	–
	♂♀	–	–	–	–	161–191 173±9.41 (18)	37.8–62.4 49.2±6.84 (18)	161–197 179±9.39 (36)	41.6–79.0 54.3±8.72 (41)	178.5–206 192±9.02 (10)	46.5–80.4 61.3±10.36 (15)	188	60.3

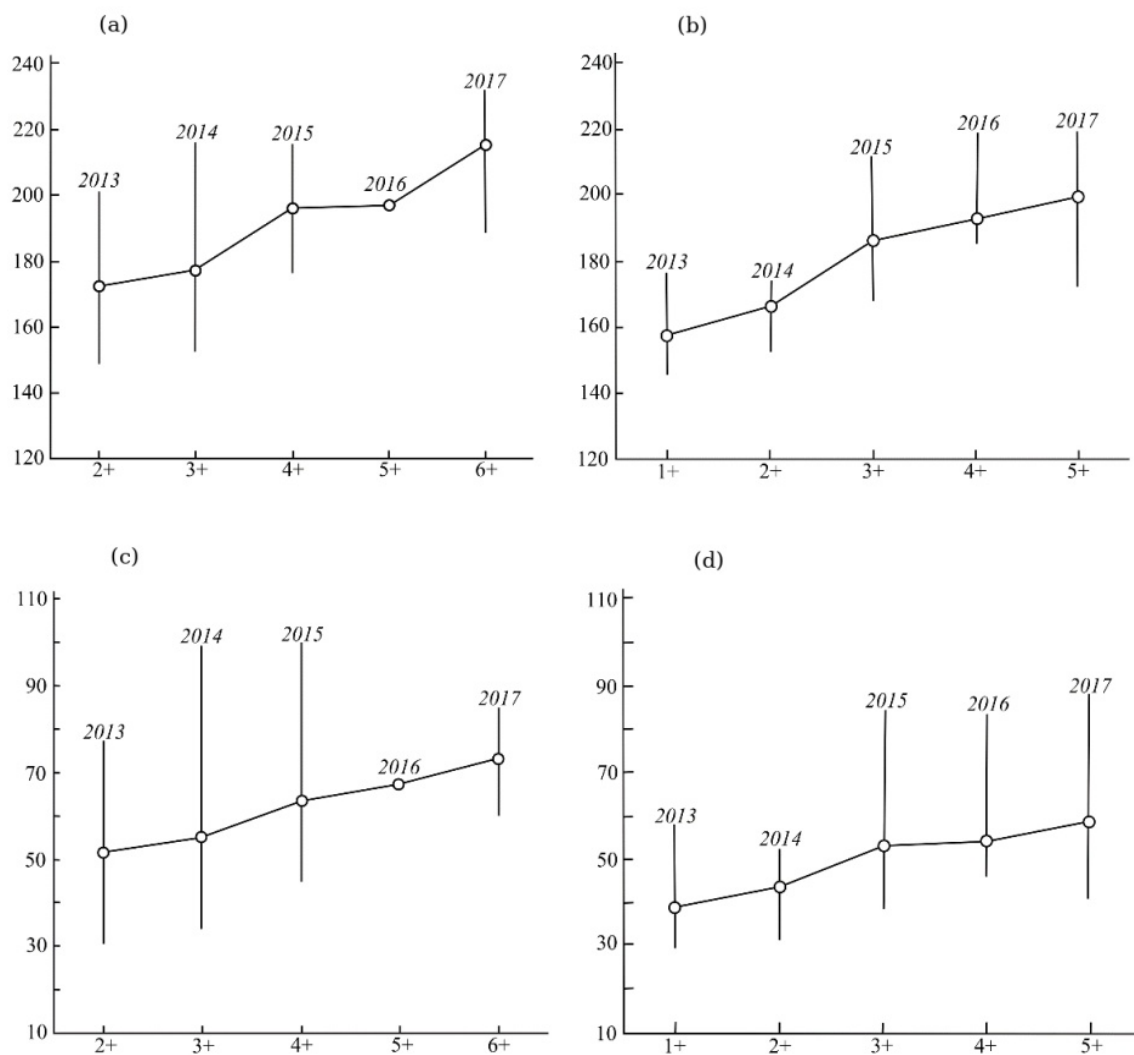


Рис. 3. Линейный (а, б) и весовой (с, д) рост ряпушки оз. Плещеево. (а, с) – поколение 2011 г. рождения, (б, д) – поколение 2012 г. рождения. Вертикальные линии – интервалы варьирования; цифры у линий – годы; кружки на линиях – средние. По оси абсцисс – возраст; по оси ординат на (а, б) – длина по Смитту, мм; на (с, д) – вес, г.

Fig. 3. Linear (a, b) and weight (c, d) growth of the vendace of Lake Pleshcheyevo. (a, c) – the generation of 2011, (b, d) – the generation of 2012. Vertical lines – the intervals of variation; numbers on the lines are years; the circles on the lines are the mean values. On the x-axis is age; on the y-axis for (a, b) – the fork length, mm; for (c, d) – weight, g.

Таблица 8. Приросты переславской ряпушки (мм) по годам жизни, рассчитанные способом обратного расчисления [Lea, 1910]. М – среднее значение; min – минимальное значение; max – максимальное значение. “*” – возрастные группы определены согласно рекомендациям Н.И. Чугуновой [1952]

Table 8. Amount of growth (mm) of the vendace of Lake Pleshcheyevo by the years of life, calculated by the method of growth reconstruction [Lea, 1910]. M is the mean value; min – the minimum value; max – the maximum value. “*” – age groups are defined according to the recommendations of N.I. Chugunova [1952]

Возрастная группа, год Age group*, year	Год жизни Years of life						
	1	2	3	4	5	6	7
II, 2014	84	31	50	–	–	–	–
II, 2015	132	41	17	–	–	–	–
II, 2016	128	33	14	–	–	–	–
III, 2014	87	35	31	25	–	–	–
III, 2015	127	35	27	8	–	–	–
III, 2016	119	31	29	12	–	–	–
III, 2017	83	40	31	18	–	–	–
IV, 2014	100	38	32	19	14	–	–

Возрастная группа, год Age group*, year	Год жизни Years of life						
	1	2	3	4	5	6	7
IV, 2015	136	37	17	11	9	–	–
IV, 2016	122	43	23	16	15	–	–
IV, 2017	81	33	28	25	12	–	–
V, 2014	96	35	35	18	12	15	–
V, 2015	124	41	21	21	14	9	–
V, 2017	74	37	27	22	17	11	–
VI, 2015	112	31	23	15	13	9	9
VI, 2017	73	42	24	15	17	10	7
M	105	36	27	17	14	11	8
min	73	31	14	8	9	9	7
max	136	43	50	25	17	15	9

Специфичность роста ряпушки оз. Плещеево отражена на рисунке 5, где для сравнения приведены кривые роста крупной и мелкой ряпушки ряда водоемов Европейской территории России. Современная популяция ряпушки оз. Плещеево по ростовым характеристикам отличается от типичной крупной ряпушки, занимая промежуточное положение между нею и мелкой формой *C. albula*. Следует отметить, что в начале прошлого столетия интенсивность роста переславской ряпушки была значительно выше, превосходя даже темп роста кильца Онежского озера и рипуса оз. Ладожское.

Специфичность роста ряпушки оз. Плещеево отражена на рисунке 5, где для сравнения приведены кривые роста крупной и мелкой ряпушки ряда водоемов Европейской территории России. Современная популяция ряпушки оз. Плещеево по ростовым характеристикам отличается от типичной крупной ряпушки, занимая промежуточное положение между нею и мелкой формой *C. albula*. Следует отметить, что в начале прошлого столетия интенсивность роста переславской ряпушки была значительно выше, превосходя даже темп роста кильца Онежского озера и рипуса оз. Ладожское.

В разные годы величина прироста рыб варьирует (табл. 9). Максимальным был рост ряпушки первого года жизни в 2011 г., достигая у некоторых особей 136 мм. Также значительными – более 100 мм, были приросты рыбы и в 2012–2014 гг. Самые низкие значения этого параметра (менее 10 мм), оказались в 2015 г. у рыб возраста 3+ и старше. В целом начиная с 2015 г. по 2017 г. приросты ряпушки не превышают 45 мм, что, однако, может быть связано отсутствием двухлеток и трехлеток в уловах 2017 г.

Сравнение линейного и весового роста одновозрастных самцов и самок в каждый

из годов исследования показало, что в младших возрастах (2+) особи разного пола не значимо различаются друг от друга по длине и весу тела. Средние показатели этих характеристик очень близки по своим значениям (табл. 7). Различия между полами впервые появляются у четырехлеток, увеличиваясь с возрастом: самки становятся крупнее самцов. Выявлены различия между самцами и самками и по темпу роста: самки растут интенсивнее самцов (табл. 9, рис. 4).

Таким образом, на современном этапе существования популяции переславской ряпушки можно отметить тенденцию к снижению интенсивности роста, что обуславливает уменьшение средних размеров тела, измельчание рыбы. Наблюдаемое может быть связано с несколькими причинами. С одной стороны, это может быть снижение кормности водоема в нагульный период. Однако известно, что в менее кормных глубоких водоемах продолжительность жизни ряпушки больше и она крупнее [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)].

Еще одной причиной снижения темпа роста, и как следствие, уменьшения размеров рыбы могут быть гидрологические особенности водоема, в частности стратификация вод озера, устанавливающаяся в летний период [Malin et al., 2014; Малин и др., 2018 (Malin et al., 2018)]. Так, в среднеглубоких хорошо прогреваемых озерах Латвии после первого нереста темп роста ряпушки резко снижается, что ведет к уменьшению ее средних размеров [Никаноров, 1960 (Nikanorov, 1960)]. Для эвтрофных хорошо прогреваемых озер Белоруссии показано, что летом, когда вода нагревается, несмотря на благоприятные кормовые условия, ряпушка прекращает питаться [Штейнфельд, 1964 (Shtejnfel'd, 1964); Жуков, 1965 (Zhukov, 1965); цит. по: Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. Учитывая вышесказанное, крупная ряпушка пре-

имущественно будет обитать в мезотрофных водоемах, хотя и в эвтрофных, но глубоких озерах она также должна характеризоваться высоким темпом роста, а значит и большими размерами [Потапова, 1978 (Potapova, 1978)]. Прогревание водной толщи сверху и одновременное снижение концентрации кислорода в придонных глубоких участках озера, которые предпочитает ряпушка, по-видимому создает для нее неблагоприятные условия, что ведет к снижению интенсивности питания, замедлению роста, ухудшению условий для созревания и снижению плодовитости.

Однако, наиболее вероятная причина изменений, наблюдаемых в популяции переславской ряпушки, это значительное увеличение ее численности, которое произошло после установленного в конце XX века запрета на промысел.

По результатам современных оценок гидроакустическим методом в озере насчитывается

3–4 млн. экз. ряпушки, в то время как непосредственно после прекращения промысла численность этой популяции была на порядок ниже и составляла 220–300 тыс. экз. [Малинин, Линник, 1983 (Malinin, Linnik, 1983)]. Известно, что европейская ряпушка способна быстро наращивать численность при возникновении благоприятных условий для ее существования, к примеру, в результате вселения в новые водоемы. В результате возрастания плотности популяции наблюдаются снижение темпа роста, плодовитости и размеров впервые созревающих особей [Bøhn et al., 2004]. Указанные признаки в настоящий момент характерны и для переславской ряпушки, однако возрастание плотности ее популяции произошло не в результате освоения новых ресурсов, а за счет увеличения численности в замкнутом водоеме по причине прекращения вылова.

Таблица 9. Приросты (мм) ряпушки оз. Плещеево рассчитанные методом обратного расчисления [Lea, 1910] для периода 2009–2017 гг. N – число особей

Table 9. Amount of growth (mm) of the vendace of Lake Pleshcheyevo by the years of feeding 2009–2017, calculated by the method of growth reconstruction [Lea, 1910]. N – the number of specimens

Возрастная группа Age group	Год отлова Year of sample	Пол, зрелость Sex, maturity	Год нагула Year of feeding									N
			2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	
II	2014	♂ IV	—	—	—	83	31	50	—	—	—	9
		♀ IV	—	—	—	85	30	50	—	—	—	8
	2015	♂ IV	—	—	—	—	131	43	17	—	—	15
		♀ II	—	—	—	—	131	37	20	—	—	3
	2016	♀ IV	—	—	—	—	132	42	15	—	—	15
		♂ IV	—	—	—	—	—	127	32	13	—	30
	2016	♀ IV	—	—	—	—	—	128	35	15	—	14
		2014	♂ IV	—	—	87	35	30	23	—	—	—
	2015		♀ IV	—	—	87	35	31	27	—	—	—
		2016	♂ IV	—	—	—	128	34	25	8	—	—
III	2015		♀ IV	—	—	—	125	36	28	7	—	—
		♂ IV	—	—	—	—	117	28	30	12	—	11
	2016	♀ IV	—	—	—	—	121	34	27	12	—	3
		2017	♂ IV	—	—	—	—	—	83	40	31	19
	2017		♀ IV	—	—	—	—	—	83	41	32	17
		2014	♂ IV	—	100	38	30	16	13	—	—	—
	2015		♀ IV	—	100	37	33	21	14	—	—	—
		2016	♂ IV	—	—	136	37	17	11	9	—	—
	2017		♀ IV	—	—	—	122	43	23	16	15	—
		IV	2017	♂ IV	—	—	—	—	79	33	26	25
♀ IV	—			—	—	—	83	33	30	25	11	21
2014	♂ IV		92	33	37	18	11	12	—	—	—	2
	♀ IV		99	37	32	18	13	17	—	—	—	11
2015	♂ IV		—	124	41	21	21	14	9	—	—	2
	2017		♀ IV	—	—	—	71	33	29	22	16	11
2017			♂ IV	—	—	—	77	41	26	23	19	10
	2015		♀ IV	108	31	21	15	13	10	9	—	—
2017			♂ IV	115	31	25	14	12	8	8	—	—
	2017		♀ IV	—	—	73	42	24	15	17	10	7

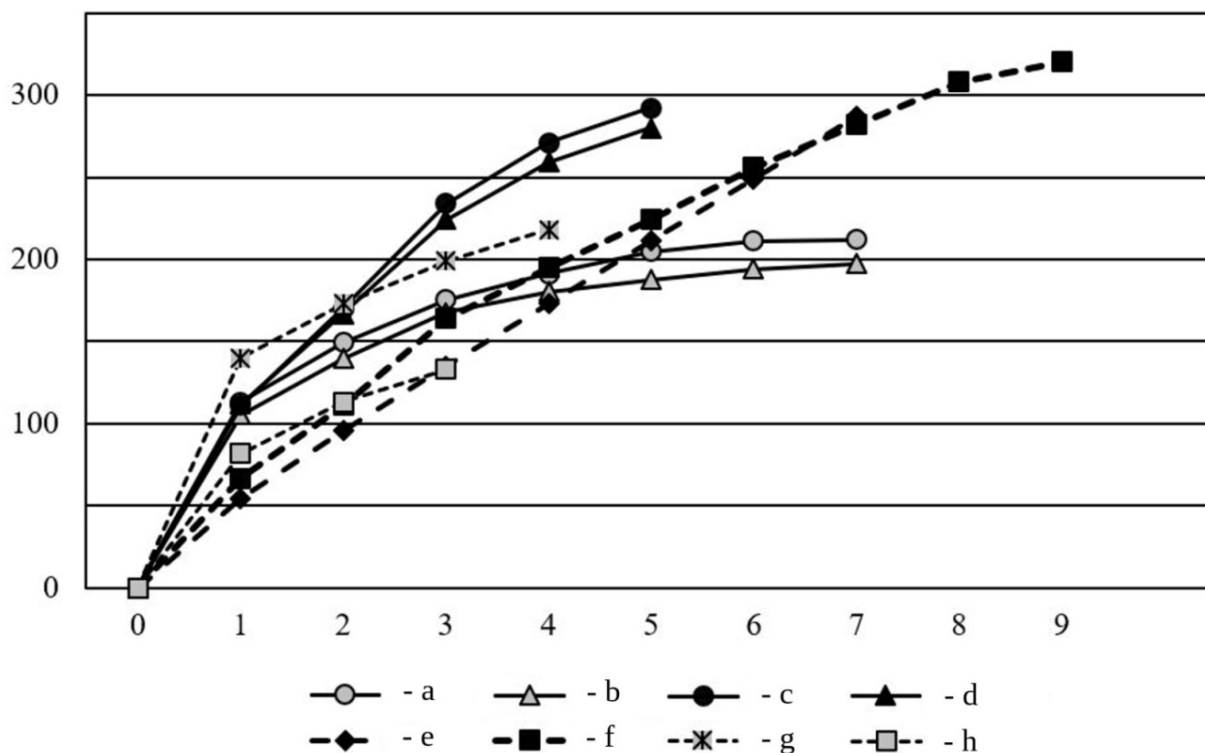


Рис. 4. Линейный рост переславской ряпушки в сравнении с ростом *C. albula* других водоемов Европейской территории России (по результатам обратного расчисления). По оси ординат длина по Смитту, мм; по оси абсцисс – годы жизни. а – самки 2014–2017 гг. (наши данные); б – самцы 2014–2015 гг. (наши данные); с – самки 1918–1919 гг. (по: Борисов, 1924); д – самцы 1918–1919 гг. (по: Борисов, 1924); е – килец (по: Стерлигова, 1972); ф – рипус (по: Стерлигова, 1972); г – крупная ряпушка, оз. Насоновское (по: Стерлигова, 1972); h – мелкая ряпушка, оз. Онежское (по: Стерлигова, 1972).

Fig. 4. Linear growth of the vendace of Lake Pleshcheyevo in comparison with *C. albula* of other waterbodies of the European territory of Russia (according to the method of growth reconstruction [Lea, 1910]). On the y-axis is the fork length, mm; on the x-axis – years of life. a – females 2014–2017 (our data); b – males 2014–2015. (our data); c – females 1918–1919. (source: Borisov, 1924); d – males 1918–1919 (source: Borisov, 1924); e – kiletz (source: Sterligova, 1972); f – ripus (source: Sterligova, 1972); g – large form of vendace, Lake Nasonovskoe (source: Sterligova, 1972); h – small form of vendace, Lake Onega (source: Sterligova, 1972).

Возросшая численность привела к усилению внутривидовой конкуренции переславской ряпушки прежде всего за кормовые ресурсы (о чем свидетельствуют выявленные приспособления к питанию более мелкими объектами, о которых сказано ниже), и по всей видимости эта конкуренция усиливается в период формирования летней придонной гипоксии, наблюдаемой ежегодно [Малин и др., 2018 (Malin et al., 2018)].

Внутрипопуляционный полиморфизм морфологических признаков ряпушки оз. Плещеево. При рассмотрении полиморфизма популяции переславской ряпушки внимание уделялось сравнению морфологических признаков у самцов и самок с целью получить представление о степени дифференциации полов, наличии полового диморфизма.

Сравнение самок и самцов переславской ряпушки проводили, объединив выборки из уловов в нагульный период 2014–2017 гг.

отдельно от выборок, полученных в преднерестовый период 2013–2017 гг. Для морфологического анализа использовали 37 морфологических признаков, восемь из которых – счетные и 29 – пластические. По счетным признакам достоверных различий между самцами и самками выявлено не было.

Среди пластических признаков отмечено три параметра, средние значения которых достоверно различались у самцов и самок в нагульный период. Так, у самок оказались большими значения антедорсального и антеанального расстояний в % от длины по Смитту, в то время как самцы характеризовались более длинным рылом. У самок и самцов в преднерестовый период значимыми оказались различия по 12 пластическим характеристикам. Самки обладают большими, чем самцы значениями пектровентрального и вентроанального расстояний, более высокой головой у затылка, высоким телом, что ожидаемо в связи с большими

размерами их зрелых гонад. Самцы же отличаются более крупными плавниками: длины оснований и высоты спинного, анального, брюшного и грудного плавников несколько превосходят таковые самок, так же, как и среднее значение антепектрального расстояния.

Следует отметить, однако, что все вышеперечисленные различия заключаются в десятых долях процента и могут быть выявлены лишь при работе со статистически значимыми выборками. Таким образом, различия между полами переславской ряпушки по средним значениям используемых в анализе признаков выражены очень слабо, несколько усиливаясь лишь в преднерестовый период. В целом же считается, что у ряпушки *C. albula* половой диморфизм не выражен [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980)].

Вторым направлением в исследовании внутривидового полиморфизма ряпушки оз. Плещеево является работа по анализу морфологических особенностей представителей двух филогенетических линий митохондриальной ДНК (мтДНК), различающихся происхождением и временем (возрастом) существования: линия ALBP2 отличается значительной древностью [Borovikova, 2017]. Эта задача является актуальной, поскольку уровень генетической дифференциации между линиями ряпушки оз. Плещеево значителен: превышает показатели типичной внутри- и межпопуляционной изменчивости *C. albula*, приближаясь к значениям, характерным для видового уровня.

Информация о счетных (меристических) признаках двух линий ряпушки оз. Плещеево в сравнении с таковыми ряпушки других популяций Европейской территории России, а также данными для популяции переславской ряпушки начала прошлого столетия, приведена в таблице 10. Представители линии ALBP2 имеют большее число неветвящихся лучей в спинном плавнике и число жаберных тычинок. Интересно, что различие в последнем показателе, по всей вероятности, не связано с различиями в питании представителей линий E и ALBP2: проведенный изотопный анализ значимой дифференциации в величинах C/N, а также $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ для них не выявил.

Следует отметить, что число жаберных тычинок – признак, по которому отличается современная популяция переславской ряпушки от обитавшей в озере в начале прошлого столетия: за более чем полвека произошло увеличение этого показателя, что может свидетельствовать о приспособлении к питанию более мелкими объектами (табл. 10). Кроме того, изменилось

число позвонков, число ветвящихся лучей в анальном плавнике и неветвящихся лучей в спинном.

Анализ пластических признаков показал, что, хотя две линии ряпушки имеют некоторые отличия (табл. 11), степень их дифференциации не выходит за пределы внутривидового полиморфизма. Сравнение средних показателей морфологических признаков двух линий выявило существенную дифференциацию между ними по девяти из 34 параметров. Значимы отличия следующих параметров: длина туловища и вес тела, длина основания спинного плавника, наименьшая и наибольшая высоты тела, постдорсальное и антепектральное расстояния, ширина лба, вентроанальное расстояние в % антедорсального. Ряпушка линии ALBP2 имеет сдвинутые назад спинной и грудной плавники, высокое тело и низкий хвостовой стебель, близко посаженные глаза. Сдвиг плавников назад и высокое тело характеризует линию ALBP2 как худшего пловца. Плавники, сдвинутые вперед, и обтекаемая форма тела типична для рыб, совершающих миграции [Алеев, 1957 (Aleyev, 1957); Покровский, 1967 (Pokrovskiy, 1967); Никулина и др., 2018 (Nikulina et al., 2018)]. Уменьшение же ширины лба ведет к сдвигу глаз вверх, что отражается на способности к ориентации рыбы в пространстве.

Следует отметить, однако, что, как и в случае результатов сравнения пластических признаков самцов и самок, достоверными для двух линий являются различия в долях процента, поэтому становятся они заметны лишь при анализе статистически значимых выборок.

При сравнении морфологических параметров современной ряпушки оз. Плещеево с данными о ее морфологии начала прошлого столетия оказалось, что различия лишь двух показателей (диаметр глаза и высота спинного плавника) из 26 были недостоверны. Кроме того, дифференциация между сравниваемыми группами оказалась выражена более значительно, достигая 10% (например, в случае признака “длина нижней челюсти в % длины головы”).

Результаты, полученные при сравнении средних показателей, подтверждаются и данными дискриминантного анализа (рис. 5). На рисунке хорошо видно, что облака распределения представителей двух линий почти полностью перекрываются. Признаками, дискриминирующими линии, являются максимальная высота тела и длина хвостового стебля. Особи, данные о которых взяты из работы П.Г. Борисова [1924 (Borisov, 1924)], образуют отдельное облако распределения в пространстве координат дискриминирующих функций.

Таблица 10. Счетные (меристические) признаки ряпушки оз. Плещеево в сравнении с признаками ряпушки (*C. albula*) других популяций Европейской территории России. *sp.br.* – число жаберных тычинок на первой жаберной дуге слева; *vert.* – число позвонков; *D, A* – число неветвящихся лучей в спинном и анальном плавниках, соответственно; *Db, Ab, Pb, Vb* – число ветвящихся лучей в спинном, анальном, грудном и брюшном плавниках. Для каждого признака указано значение медианы и пределы варьирования

Table 10. Meristic traits of the vendace of Lake Pleshcheyevo in comparison with the traits of *C. albula* of other populations of the European part of Russia. *sp.br.* – the number of gill rakers on the first gill arch on the left; *vert.* – number of vertebrae; *D, A* is the number of unbranched rays in the dorsal and anal fins, respectively; *Db, Ab, Pb, Vb* – the number of branched rays in the dorsal, anal, pectoral and ventral fins. For each feature, the median value and the intervals of variation are indicated

Признак Feature	оз. Плещеево Lake Pleshcheyevo			оз. Горелое Lake Goreloye	оз. Белое Lake Be- loye	Рыбинское водохран. Rybinsk reservoir	оз. Виштынец- кое Lake Vištytis	Водлозеро Lake Vod- lozero
	Борисов, 1924 Borisov, 1924	линия E lineage E	линия ALBP2 lineage ALBP2					
<i>sp.br.</i>	48 42–54	49 43–55	52 46–56	–	–	–	–	–
<i>vert.</i>	55 52–58	56 51–58	56 53–58	57 56–59	55 53–57	56 53–58	56 53–59	55 52–56
<i>D</i>	4 3–4	4 2–5	3 2–4	3 3–4	3 3–4	3 2–4	4 3–5	3 1–4
<i>Db</i>	9 7–10	9 7–11	9 7–10	9 9–10	10 9–11	10 8–14	9 8–11	9 8–11
<i>A</i>	3 3–4	4 2–4	3 2–4	4 3–4	4 3–4	4 3–5	4 3–5	3 1–4
<i>Ab</i>	11 10–13	12 9–14	12 10–15	12 11–14	13 12–14	14 11–15	12 10–15	13 11–15
<i>Pb</i>	–	14 11–16	14 12–15	14 13–14	13 12–15	14 10–15	14 12–15	13 10–17
<i>Vb</i>	–	10 9–12	10 9–11	10 9–10	10 9–10	10 9–11	10 9–10	10 7–11

Таблица 11. Пластические признаки двух филогенетических линий ряпушки оз. Плещеево. N – число рыб, для которых данных признак проанализирован; $M \pm \sigma$ – среднее значение и стандартное отклонение; lim – пределы варьирования признака

Table 11. Plastic traits of two phylogenetic lineages of the vendace of Lake. Pleshcheyevo. N is the number of fish for which the characteristic was analyzed; $M \pm \sigma$ – mean value and standard deviation; lim – interval of variation of the trait

Признаки Features	Борисов, 1924 Borisov, 1924		Линия E Lineage E		Линия ALBP2 Lineage ALBP2	
	N	$M \pm \sigma$ lim	N	$M \pm \sigma$ lim	N	$M \pm \sigma$ lim
Длина тела, мм Total length, mm	33	236±15.1 214–271	177	201±19.8 157–250	25	194±16.9 170–233
Длина по Смитту, мм Fork length, mm	33	205±14.8 180–235	278	185±16.5 146–230	52	181±14.0 157–215
Длина до конца чешуйного покрова, мм Standard length, mm	–	–	278	176±15.7 137–218	52	172±13.2 149–204
Длина туловища, мм Trunk length, mm	–	–	278	140±12.6 108–191	52	136±10.9 117–161
Вес тела, г Weight, g	33	108±24.5 69–167	243	60±15.4 29–127	30	51±12.9 37–84
Вентроанальное расстояние в % антедорсального Ventroanal distance as the % of the antedorsal distance	33	56.1±3.14 46.9–61.2	278	52.9±3.32 41.3–62.9	52	51.9±2.66 47.2–57.3
Расстояния в % длины по Смитту Distances as % of the fork length						
Антедорсальное Antedorsal	33	46.5±1.26 44.1–49.0	278	44.6±1.38 39.4–50.0	52	44.8±1.01 43.1–47.8
Антевентральное Anteventral	33	50.2±1.31 48.0–54.2	278	47.7±1.47 43.5–52.1	52	47.8±1.51 44.3–52.0

Признаки Features	Борисов, 1924 Borisov, 1924		Линия E Lineage E		Линия ALBP2 Lineage ALBP2	
	N	M±σ lim	N	M±σ lim	N	M±σ lim
Антеанальное Anteanal	33	74.6±1.40 72.4–78.5	278	69.9±1.33 65.4–73.9	52	69.8±1.36 67.4–73.1
Пектровентральное Pectroventral	33	31.4±3.93 27.9–44.9	278	27.9±1.53 23.4–33.2	52	27.7±1.54 23.4–31.6
Вентроанальное Ventroanal	33	26.0±1.22 22.1–27.9	278	23.6±1.18 19.9–26.9	52	23.3±1.08 21.1–25.7
Постдорсальное Postdorsal	33	44.2±1.41 41.5–48.9	278	41.9±1.37 38.3–46.7	52	41.5±1.31 38.9–44.5
Антепектральное Antepectral	–	–	278	20.6±0.86 17.4–23.0	52	20.9±0.85 19.1–22.8
Высота спинного плавника Dorsal fin depth	32	15.7±2.11 11.0–19.3	278	15.9±0.79 13.3–18.1	52	15.9±0.98 14.0–17.8
Длина основания спинного плавника Dorsal fin base length	33	10.9±0.94 9.1–13.5	278	10.2±1.26 7.6–13.8	51	11.4±1.46 8.4–13.9
Высота анального плавника Anal fin depth	30	10.5±1.34 6.8–13.0	278	10.8±0.71 8.6–14.0	52	10.9±0.76 9.2–12.4
Длина основания анального плавника Anal fin base length	33	13.2±1.11 11.4–16.7	278	12.2±0.98 9.3–15.6	52	12.1±0.91 10.5–13.9
Длина грудного плавника Pectoral fin length	33	16.4±1.25 13.5–18.3	278	15.5±0.89 12.3–18.5	52	15.6±0.92 13.3–18.1
Основание грудного плавника Pectoral fin base length	–	–	278	3.3±0.34 2.5–4.4	51	3.3±0.34 2.7–4.1
Длина брюшного плавника Pelvic fin length	32	15.7±0.87 14.1–17.0	278	14.4±0.84 11.2–16.6	52	14.6±0.74 12.9–16.1
Основание брюшного плавника Pelvic fin base length	–	–	278	3.5±0.35 2.6–4.6	52	3.5±0.32 2.9–4.2
Наибольшая высота тела Maximal body depth	33	21.5±0.98 19.9–24.2	278	19.7±1.75 13.6–24.6	50	18.6±1.64 15.4–23.1
Наименьшая высота тела Minimal body depth	33	7.2±0.41 6.5–8.33	278	6.1±0.46 4.7–8.3	52	5.9±0.42 5.1–6.9
Длина хвостового стебля Caudal peduncle length	33	10.0±0.93 8.4–11.7	278	14.3±1.03 11.7–18.8	52	14.4±1.01 11.7–16.1
Длина головы Head length	33	20.8±0.62 19.6–22.0	278	21.2±0.77 17.7–23.7	52	21.3±0.92 17.9–23.3
В % длины головы As % of the head length						
Длина рыла Snout length	33	20.9±2.01 16.5–29.2	278	25.7±1.76 20.8–31.4	52	25.9±1.80 21.6–31.8
Горизонтальный диаметр глаза Horizontal diameter of eye	33	25.9±1.78 22.6–30.9	278	25.6±1.38 22.2–30.2	52	25.7±1.19 22.9–27.7
Заглазничное расстояние Postorbital distance	–	–	278	51.4±2.19 44.7–68.3	52	51.3±2.07 45.9–55.6
Высота головы у затылка Head depth (at nape)	–	–	278	63.1±4.2 51.3–81.0	52	63.1±4.07 54.5–75.8
Высота головы через середину глаза Head depth through the eye	–	–	278	45.4±2.83 34.1–58.3	52	45.5±4.72 39.8–71.1
Ширина лба Interorbital width	33	27.5±1.66 24.6–32.7	278	22.1±1.70 17.6–26.7	52	21.1±1.76 17.5–27.3
Длина верхней челюсти Upper jaw (maxilla) length	33	30.9±1.47 27.9–33.6	278	33.5±1.74 28.8–41.3	52	33.8±1.92 28.8–38.2
Длина нижней челюсти Lower jaw (mandible) length	33	35.3±1.93 30.6–40.0	278	45.6±2.83 34.1–58.3	52	45.6±1.91 42.9–51.5
Ширина верхней челюсти Upper jaw (maxilla) width	33	10.9±0.95 9.4–13.4	278	10.4±1.11 6.4–14.3	52	10.0±0.99 7.9–12.1

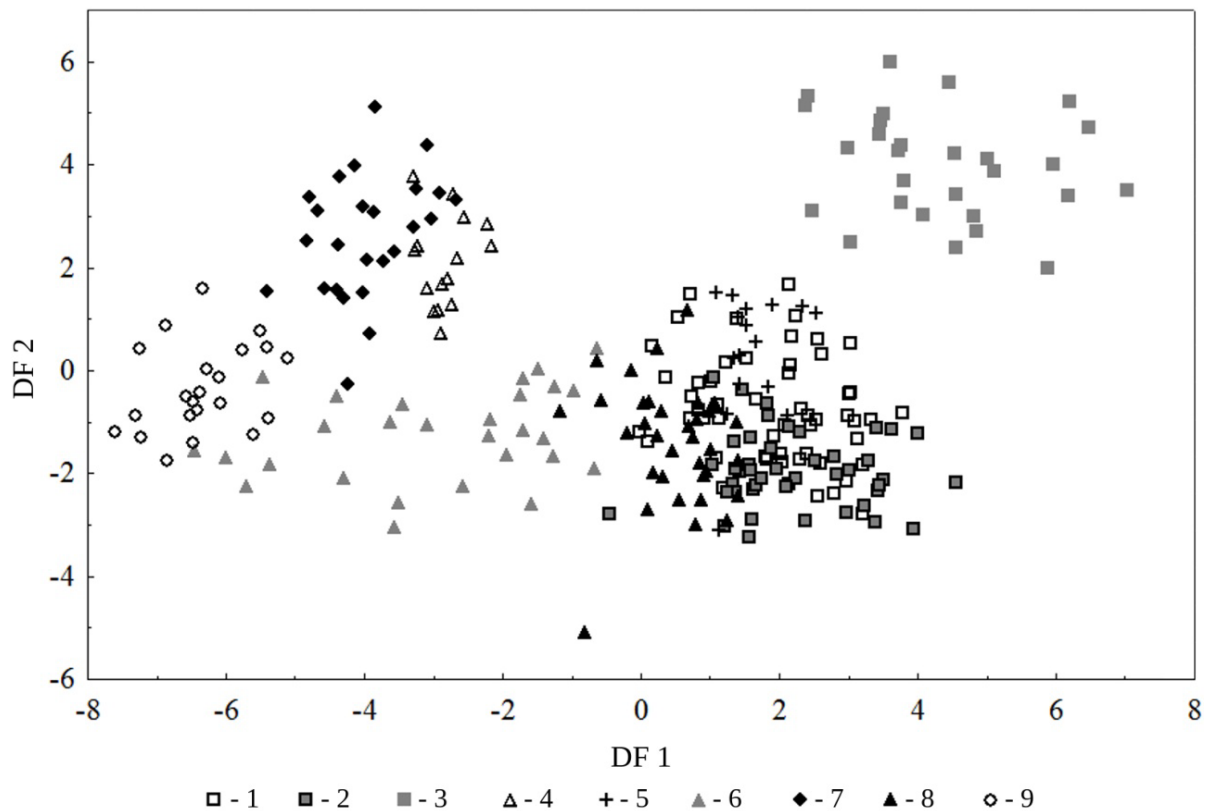


Рис. 5. Результаты дискриминантного анализа для ряпушки оз. Плещеево и других водоемов Европейской территории России. Лямбда Уилкса 0.00504; $F_{(48,1253)} = 50.419$; $p < 0.00000$. 1 – оз. Плещеево, линия E; 2 – оз. Плещеево, линия ALBP2; 3 – оз. Плещеево, по: Борисов, 1924; 4 – оз. Белое; 5 – оз. Горелое; 6 – оз. Большое Красное; 7 – Рыбинское водохранилище.

Fig. 5. The results of discriminant analysis for vendace of Lake Pleshcheyevo and *C. albula* from other waterbodies of the European part of Russia. Wilks's lambda 0.00504; $F_{(48,1253)} = 50.419$; $p < 0.00000$. 1 – Lake Pleshcheyevo, lineage E; 2 – Lake Pleshcheyevo, lineage ALBP2; 3 – Lake Pleshcheyevo, source: Borisov, 1924; 4 – Lake Beloe; 5 – Lake Goreloe; 6 – Lake Bolshoye Krasnoe; 7 – Rybinsk reservoir.

Параметром, обусловившим дифференциацию выборок, собранных в разное время, является длина нижней челюсти. Средние показатели признака свидетельствуют, что с течением времени нижняя челюсть у ряпушки стала длиннее. Эти изменения привели к более верхнему положению рта, что может быть связано с появлением в рационе новых объектов питания.

С другой стороны, нельзя оставить без внимания тот факт, что полученная значительная дифференциация выборок разных лет может быть результатом выполнения морфологического анализа разными операторами. В работе [Mina et al., 2005] показано, что необходимо с осторожностью относиться к сравнению результатов морфометрического анализа, полученных разными авторами. Так, даже при условии согласования схемы измерений различия между средними, полученными на одном и том же материале разными операторами, сравнимы по величинам с приводными в литературе межпопуляционными различиями.

Морфологические признаки переславской ряпушки в сравнении с признаками *C. albula* водоемов Европейской территории России. Сравнение счетных показателей ряпушки разных популяций Европейской территории России свидетельствует о том, что значения этих признаков переславской ряпушки лежат в пределах, характерных для вида *C. albula* (табл. 10).

Если говорить о популяциях *C. albula*, которым ряпушка оз. Плещеево наиболее близка по внешним морфологическим признакам, то ими оказались популяции озер Соловецкого Архипелага (озера Горелое и Большое Красное) (рис. 5). Данный факт интересен тем, что оз. Плещеево и озера Соловецких островов располагаются на противоположных границах ареала *C. albula* (южной и северной). Однако, несмотря на это они, по-видимому, испытывают такое действие экологических факторов, которое ведет к наибольшему сходству их морфологических характеристик.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Популяция ряпушки оз. Плещеево обладает рядом своеобразных морфо-экологических черт. Однако по-настоящему уникальной ее делает совместное существование в пределах одного водоема двух филогенетических линий разного происхождения, одна из которых характеризуется значительной древностью. При выраженной генетической дифференциации линий, достигающей межвидового уровня, морфологически популяция однородна. Представители обеих линий принадлежат одному виду – *Coregonus albula*.

Следует отметить, что с течением времени во внешней морфологии, размерно-возрастной структуре, характеристиках роста, плодовитости переславской ряпушки происходят изменения. Многолетний период исследований (2013–2017 гг.) позволил выявить ряд тенденций. Так, уменьшаются размеры и вес рыб, замедляется темп роста, что особенно заметно в старших возрастных группах;

с уменьшением размерных характеристик уменьшается плодовитость самок. На современном этапе существования переславская ряпушка может приступать к икрометанию уже на втором (1+) году жизни. Наиболее вероятно, что причиной наблюдаемых изменений является возрастание плотности популяции за счет увеличения численности в следствие прекращения вылова. Возросшая численность привела к усилению внутривидовой конкуренции переславской ряпушки прежде всего за кормовые ресурсы, о чем свидетельствуют выявленные приспособления к питанию более мелкими объектами. Эта конкуренция усиливается в период формирования летней придонной гипоксии, наблюдаемой ежегодно.

Приведенные выше данные подтверждают необходимость дальнейшего мониторинга популяции переславской ряпушки и условий ее существования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках с государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Современное состояние популяции переславской ряпушки”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Характеристика и топография функций плавников рыб // Вопросы ихтиологии. 1957. Вып. 8. С. 55–76.
- Беляева К.И., Покровский В.В. Крупная ряпушка озер Карелии как объект искусственного разведения // Рыбное хозяйство Карелии. 1958, Вып. 7. С. 25–67.
- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Часть 1. 466 с.
- Борисов П.Г. Ряпушка озера Переславского // Труды научного института рыбного хозяйства. 1924. Т. 1. С. 53–127.
- Борисов П.Г. О рыболовстве и состоянии рыбных запасов в Переславском озере // Рыбное хозяйство, 1953. № 7. С. 36–38.
- Борисов П.Г., Крыжановский С.Г. Развитие икры и личинок переславской ряпушки // Труды Моск. рыбвтуз. 1955. Вып. 7. С. 25–35.
- Веселов Е.А., Ласточкин Д.А. Переяславское (Плещеево) озеро // Рыбное хозяйство ИПО и его перспективы. ОГИЗ: Москва–Иваново, 1933. С. 7–9.
- Гримм О.А. Улов ряпушки в Переяславльском озере // Вестник рыбопромышленности. 1889. № 3. С. 121.
- Гуляева А.М., Покровский В.В. Современный состав ихтиофауны и промысловых уловов рыбы в Онежском озере // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. 1984. Л.: Промрыбвод. С.4-11.
- Дворянкин Г.А., Козьмин А.К., Кулида С.В. Биология и промысел ряпушки Лекшмозеро // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Материалы X Межд. конф., 18–20 сентября 2007 г., Архангельск. Архангельск: Изд-во СГМУ, 2007. С. 113–116.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2009. 315 с.
- Дятлов М.А. Ряпушка *Coregonus albula* (L.) Вахьярви // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Петрозаводск. 1983. С. 117–126.
- Дятлов М.А. Рыбы Ладожского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Жуков П.И. Рыбы Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1965. 416 с.
- Замахеев Д.Ф. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Труды Моск. техн. ин-та рыбн. промышленности и хозяйства. 1959. Вып. 2. С. 183–209.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003. 304 с.
- Ивантер Э.В. Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 72–76. doi:10.15393/j1.art.2012.861
- Киселевич К.А. Инструкция для биологических наблюдений на наблюдательных пунктах Астраханской ихтиологической лаборатории // Известия АН СССР. Серия биологическая. 1923. № 3. С. 34.
- Коврайский Ф.Ф. Переславское озеро // Вестник Владимирского губернского земства. 1893. № 15. С. 865–869.
- Малин М.И., Борисенко Э.С., Герасимов Ю.В., Цветков А.И. Проблема придонной гипоксии озера Плещеево и

- вертикальное распределение ряпушки в этот период // Особо охраняемые природные территории: состояние, проблемы и перспективы развития. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 124–128.
- Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51 (54). Рыбинск, 1983. С. 125–159.
- Мейен В.А. О причинах колебания размеров икринок костистых рыб // Доклады АН. 1940. Т. 28, № 7. С. 654–659.
- Никаноров Ю.И. Внутривидовая неоднородность локальных стад европейской ряпушки (*Coregonus albula* L.) в озерах Латвийской ССР. Автореф. канд. дисс. Л., 1960.
- Никольский Г.В. Экология рыб. М.: Высшая школа, 1963. 368 с.
- Никулина Ю.С., Боровикова Е.А., Будин Ю.В. Морфологическая дифференциация речных и озерных популяций ряпушек (р. *Coregonus*) бассейнов морей Карского и Лаптевых // Ученые записки РГГМУ. 2018. № 51. С. 162–175.
- Покровский В.В. О морфологических особенностях, происхождении и географическом распространении беломорской ряпушки *Coregonus sardinella maris-albi* Berg // Известия ГосНИОРХ. 1967. Т. 62. С. 100–114.
- Потапова О.И. Крупная ряпушка *Coregonus albula* L. Л.: Наука, 1978. 133 с.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. 4-е издание. Под ред. проф. П.А. Дрягина и канд. биол. наук В.В. Покровского. М.: Пищевая промышленность, 1966. 376 с.
- Прозоровская М.Л. К методике определения жирности воблы по количеству жира на кишечнике // Доклады ВНИРО. 1952. Вып. 1. С. 75–78.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю.С. *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) – европейская ряпушка // Атлас пресноводных рыб России. Под ред. Решетникова Ю.С. В 2-х томах. Т. 1. М.: Наука, 2003. 379 с.
- Решетников Ю.С. *Coregonus albula* // Рыбы в заповедниках России. В 2 томах / Под ред. Решетникова Ю.С. Т. 1. Пресноводные рыбы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 628 с.
- Свирелин А. (свящ.) Переславское озеро, Рыбная слобода и рыбная ловля на озере // Архив исторических и практических сведений относящихся до России издаваемый Н. Качаловым. Книга 5. СПб: Типография Юлия Андреевича Бокраша, 1863. 37 с.
- Стерлигова О.П. О кильце *Coregonus albula kiletz* Michailowsky Онежского озера // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Петрозаводск: Институт биологии Карельского филиала АН СССР, 1972. С. 70–73.
- Столбунов И.А. Особенности морфологии и роста европейской ряпушки верхневолжских водоемов // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Материалы международной научной конференции. Саранск, Мордовский государственный университет. 2007. С. 159–162.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е. Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, 1983. Вып. 51 (54). С. 97–112.
- Чугунова Н.И. Методика изучения возраста и роста рыб. М.: Советская наука, 1952. 116 с.
- Штейнфельд А.Л. Запасы ряпушки в озерах БССР и перспективы их увеличения // Тр. X конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Минск, 1964. С. 49–55.
- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A., Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin) // Advanc. Limnol. 2013. Vol. 64. P. 257–277.
- Bøhn T., Sandlund O.T., Amundsen P.A., Primicerio R. Rapidly changing life history during invasion. OIKOS, 2004. № 106. P. 138–150.
- Borovikova E.A. Special traits of the genetic structure and origin of the population of vendace *Coregonus albula* of Pleshcheyevo Lake // Biology Bulletin. 2017. Vol. 44(3). 245–250. doi:10.1134/S1062359017030037
- Lea E. On the method used in the herring investigations // Publications de Circonstance. 1910. № 53. P. 7–174.
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? // Conservation Biology. 1995. Vol. 9(4). P. 753–760. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x
- Malin M.I., Zhdanova S.M., Bazarov M.I., Borisenko E.S., Malina Y.I., Tsvetkov A.I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo. Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014. Irkutsk: Asprint, 2014. P. 48.
- Mayr E. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, 1963. 797 p.
- Mina M.V., Levin B.A., Mironovsky A.N. On the possibility of using character estimated obtained by different operators in morphometric studies of fish // Journal of Ichthyology. 2005. Vol. 45, № 4. P. 284–294.
- Smitt F.A. Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga salmonider. Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handlingar. Stockholm: P.A. Norstedt & Söner, 1886. Band. 21. № 8. P. 1–290.
- STATISTICA (data analysis software system), version 10. StatSoft, Inc. 2011. www.statsoft.com

REFERENCES

- Aleev Yu.G. Harakteristika i topografiya funkciy plavnikov ryb [Characteristics and topography of functions of fish fins]. *Journal of Ichthyology*, 1957, vol. 8, pp. 55–76 (In Russian)
- Belyaeva K.I., Pokrovskiy V.V. Krupnaya ryapushka ozer Karelii kak ob'ekt iskusstvennogo razvedeniya [Large form of vendace of Karelia as the object of fish-rearing]. *Karelian fisheries*, 1958, iss. 7, pp. 25–67. (In Russian)
- Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredelnykh stran* [Freshwater fishes of the U.S.S.R. and adjacent countries]. Moscow-Leningrad: Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, 1948, part 1, 493 p. (In Russian)

- Bochkarev N.A., Zuykova E.I., Abramov S.A., Katokhin A.V., Matveev A.A., Samusenok V.P., Baldina S.N., Gordon N.Y., Politov D.V. Morphological, ecological and mtDNA sequence variation in coregonid fish from the Baunt Lake system (the Vitim River basin). *Advanc. Limnol.*, 2013, vol. 64, pp. 257–277.
- Bohn T., Sandlund O.T., Amundsen P.A., Primicerio R. Rapidly changing life history during invasion. *OIKOS*, 2004, no. 106, pp. 138–150.
- Borisov P.G. Ryapushka ozera Pereslavskogo [Vendace of Lake Pereslavskoye]. *Reports of Scientific Institution of Fisheries*, 1924, vol. 1, pp. 53–127. (In Russian)
- Borisov P.G. O rybolovstve i sostoyanii rybnyh zapasov v Pereslavskom ozere [On fishing and fish stocking of Lake Pereslavskoye]. *Fisheries*, 1953, no. 7, pp. 36–38. (In Russian)
- Borisov P.G., Kryzhanovskij S.G. Razvitie ikry i lichinok pereslavskoj ryapushki [Development of eggs and larvae of Pereslavl vendace]. *Proceedings of the Moscow Technical Institute of Fish Industry and Fisheries (Mosrybvtuz)*. 1955, Iss. 7, pp. 25–35. (In Russian)
- Borovikova E.A. Special traits of the genetic structure and origin of the population of vendace *Coregonus albula* of Pleshcheyevo Lake. *Biology Bulletin*, 2017, vol. 44(3), pp. 245–250. doi:10.1134/S1062359017030037
- Chugunova N.I. *Metodika izucheniya vozrasta i rosta ryb* [Methods of studying the age and growth of fish]. Moscow: Soviet Science, 1952, 116 p. (In Russian)
- Dgebuadze Yu.Yu., Chernova O.F. *Cheshuya kostistyyh ryb kak diagnosticheskaya i registriruyushchaya struktura* [Scales of Teleostei as a diagnostic and recording structure]. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2009, 315 p. (In Russian)
- Dvoryankin G.A., Koz'min A.K., Kulida S.V. Biologiya i promysel ryapushki Lekshmozero [Biology and catch of Lekshmozero Lake vendace]. *Problems of study, rational use and protection of natural resources of the White Sea. Materials of X International conference, 18–20 September 2007, Arkhangelsk*. Arkhangelsk: Publishing house of Northern State Medical University. 2007, pp. 113–116. (In Russian)
- Dyatlov M.A. Ryapushka *Coregonus albula* (L.) Vahvayarvi [Vendace *Coregonus albula* (L.) of Lake Vakhvayarvi]. *Salmonid fish (Salmonidae) of Karelia*. Petrozavodsk, 1983, P. 117–126. (In Russian)
- Dyatlov M.A. *Ryby Ladozhskogo ozera* [Fish of Lake Ladoga]. Petrozavodsk: KarRC RAS, 2002, 281 p. (In Russian)
- Grimm O.A. Ulov ryapushki v Pereyaslav'skom ozere [The catches of vendace in Lake Pereyaslav'skoye]. *Proceedings of Fish Industry*, 1889, no. 3, p. 121. (In Russian)
- Gulyaeva A.M., Pokrovskiy V.V. Sovremennyy sostav ihtiofauny i promyslovyyh ulovov ryby v Onezhskom ozere [The current structure of ichthyofauna and industry catches of fish of Lake Onega]. *Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*. Leningrad: Promrybvod, 1984, pp. 4–11. (In Russian)
- Ivanter E.V., Korosov A.V. *Vvedenie v kolichestvennyuyu biologiyu* [Introduction to quantitative biology]. Petrozavodsk: PetrSU, 2003, 304 p. (In Russian)
- Ivanter E.V. Perifericheskie populyacii politipicheskogo vida i ih rol' v evolyucionnom processe [Peripheral populations of polytypic species and its role in the evolutionary process]. *Principy ekologii*, 2012, no. 2, pp. 72–76. doi:10.15393/j1.art.2012.861 (In Russian)
- Kiselevich K.A. Instrukciya dlya biologicheskikh nablyudenij na nablyudatel'nykh punktakh Astrahanskoj ihtologicheskoy laboratorii [Instructions for biological observations at observing stations of the Astrakhan Ichthyological Laboratory]. *Bulletin of the USSR Academy of Sciences. Biological series*, 1923, no. 3, p. 34. (In Russian)
- Kovraskiy F.F. Pereslav'skoe ozero. *Vestnik Vladimirskogo gubernskogo zemstva*, 1893, no. 15, pp. 865–869. (In Russian)
- Lea E. On the method used in the herring investigations // *Publications de Circonstance*, 1910, no. 53, pp. 7–174.
- Lesica P., Allendorf F.W. When are peripheral populations valuable for conservation? *Conservation Biology*, 1995, vol. 9(4), pp. 753–760. doi:10.1046/j.1523-1739.1995.09040753.x
- Malin M.I., Borisenko E.S., Gerasimov Yu.V., Tsvetkov A.I. Problema pridonnoy gipoksii ozera Pleshcheyevo i vertikalnoe raspredelenie ryapushki v etot period [The problem of bottom hypoxia in Lake Pleshcheyevo and vertical distribution of vendace during this period]. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii sostoyanie problemy i perspektivy razvitiya. Materialy Vserossiyskoy nauchno prakticheskoy konferentsii*. Yaroslavl: Filigran, 2018, pp. 124–128 (In Russian)
- Malin M.I., Zhdanova S.M., Bazarov M.I., Borisenko E.S., Malina Y.I., Tsvetkov A.I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo. *Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014*. Irkutsk: Asprint, 2014, p. 48.
- Malinin L.K., Linnik V.D. Plotnost i prostranstvennoe raspredelenie massovykh vidov ryb v oz. Pleshcheyevo / Funktsionirovanie ozernykh ekosistem [Density and spatial distribution of common fish species in Lake Pleshcheyevo]. *Trudy IBVV AN SSSR*, 1983, vol. 51 (54), pp. 125–159. (In Russian)
- Mayr E. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, 1963, 797 p.
- Mejen V.A. O prichinah kolebaniya razmerov ikrinok kostistyyh ryb [On the causes of fluctuations in the size of eggs of Teleostei]. *Reports of Academy of Sciences*. 1940, vol. 28, no. 7, pp. 654–659. (In Russian)
- Mina M.V., Levin B.A., Mironovsky A.N. On the possibility of using character estimated obtained by different operators in morphometric studies of fish. *Journal of Ichthyology*, 2005, vol. 45, no. 4, pp. 284–294.
- Nikanorov Yu.I. 1960. Vnutrividovaya biologicheskaya neodnorodnost' lokal'nyh stad evropejskoj ryapushki (*Coregonus albula* L.) v ozerah Latvijskoj SSR [Intraspecific biological heterogeneity of local stocks of vendace (*Coregonus albula* L.) in the lakes of the Latvian SSR]. PhD thesis. Leningrad. 25 p. (In Russian)
- Nikol'skij G.V. *Ekologiya ryb* [Fish ecology]. Moscow: High School, 1963, 368 p. (In Russian)
- Nikulina Yu.S., Borovikova E.A., Budin Yu.V. Morfoloicheskaya differenciatsiya rechnyyh i ozernyyh populyacij ryapushek (r. *Coregonus*) bassejnov morej Karskogo i Laptevyyh [Morphological differentiation of river and lake popu-

- lations of cisco (*Coregonus* sp.) from the basins of the Kara and Laptev seas]. *Proceedings of the Russian State Hydrometeorological University. A theoretical research journal*, 2018, no. 51, pp. 162–175. (In Russian)
- Pokrovskiy V.V. O morfoloicheskikh osobennostyakh, proiskhozhdenii i geograficheskom rasprostranении belomorskoj ryapushki *Coregonus sardinella maris-albi* Berg [On the morphological features, origin, and geographical distribution of vendace of the White Sea *Coregonus sardinella maris-albi* Berg]. *Proceedings of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*, 1967, vol. 62, pp. 100–114. (In Russian)
- Potapova O.I. *Krupnaya ryapushka Coregonus albula* L. [Large form of vendace *Coregonus albula* L.]. Leningrad: Nauka, 1978, 133 p. (In Russian)
- Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* [Manual to study of fish]. Moscow: Food Industry, 1966, 376 p. (In Russian)
- Prozorovskaya M.L. K metodike opredeleniya zhirnosti vobly po kolichestvu zhira na kishechnike [On the methodology for determining of fattiness of Caspian roach by the amount of visceral fat of the intestines]. *Reports of All-Union Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO)*, 1952, Iss. 1, pp. 75–78. (In Russian)
- Reshetnikov Yu.S. *Ekologiya i sistematika sigovykh ryb* [Ecology and systematics of coregonid fish]. Moscow: Nauka, 1980, 300 p. (In Russian)
- Reshetnikov Yu.S. *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) – evropejskaya ryapushka [Vendace *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758)]. *Atlas of Russian freshwater fishes. Vol. 1*. Moscow: Nauka, 2003, 379 p. (In Russian)
- Reshetnikov Yu.S. *Coregonus albula* [*Coregonus albula*]. *Fish in the reserves of Russia. Vol 1. Freshwater fish*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2010, 628 p. (In Russian)
- Shteynfeld A.L. Zapasy ryapushki v ozerakh BSSR i perspektivy ikh uvelicheniya [Vendace stock in Belarussian lakes and perspectives of its increasing]. *Tr. 10 konferentsii po izucheniyu vnutrennikh vodoemov Pribaltiki*. Minsk, 1964, pp. 49–55.
- Smitt F.A. *Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga salmonider. Kongl. Sv. Vet. Akademiens Handlingar*. Stockholm: P.A. Norstedt & Söner. Band. 21, 1886, no. 8, pp. 1–290.
- STATISTICA (data analysis software system), version 10. StatSoft, Inc. 2011. www.statsoft.com
- Sterligova O.P. O kil'tse *Coregonus albula* kiletz Michailowsky Onezhskogo ozera [About kiletz *Coregonus albula* kiletz Michailowsky of Lake Onega]. *Salmonid fish (Salmonidae) of Karelia. Iss. 1*. Petrozavodsk: Institute of Biology, Karelian Branch of the USSR Academy of Sciences, 1972, pp. 70–73. (In Russian)
- Stolbunov I.A. Osobennosti morfologii i rosta evropejskoj ryapushki verhnevolzhskikh vodoemov [Features of morphology and growth of vendace of Upper Volga water bodies]. *Ichthyological studies of inland water bodies. Materials of International scientific conference*. Saransk: Mordovian State University, 2007, P. 159–162. (In Russian)
- Strelnikov A.S., Permitin I.E. Ikhtiofauna oz. Pleshcheevo i sostoyanie rybolovstva [Ikhtiofauna and state of fisheries in Lake Pleshcheyevo] *Funktsionirovanie ozernykh ekosistem. Trudy IBVV AN SSSR*, 1983, vol. 51 (54), pp. 97–112. (In Russian)
- Svirelin A. Pereslavskoe ozero, Rybnaya sloboda i rybnaya lovlya na ozere [Lake Pereslavskoye, Rybnaya Sloboda and fish catching on the lake]. *Archive of historical and practical data about Russia, which is publishing by N. Kachalov. Book 5*. St. Petersburg: Julius Andreyevich Bokrash Publishers, 1863, 37 p. (In Russian)
- Veselov E.A., Lastochkin D.A. Pereyaslavskoe (Pleshcheevo) ozero [Lake Pereyaslavskoye (Pleshcheyevo)]. *Fisheries of Ivanovo industrial region and its prospects*. Ivanovo branch of the All-Union Research Institute of Lake and River Fisheries. Moscow–Ivanovo: Association of State Book and Magazine Publishers. 1933, pp. 7–9. (In Russian)
- Zamahaev D.F. O tipah razmerno-polovykh sootnosheniy u ryb [On the types of ratios of body size and sex in fish]. *Proceedings of the Moscow Technical Institute of Fish Industry and Fisheries (Mosrybvtuz)*, 1959, Iss. 2, pp. 183–209. (In Russian)
- Zhukov P.I. *Ryby Belorussii* [Fish of Belorussia]. Minsk: Science and technology, 1965, 416 p. (In Russian)

MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL FEATURES OF PERESLAVL VENDACE (*COREGONUS ALBULA*) POPULATION AT THE BEGINNING OF XXI CENTURY

E. A. Borovikova, M. I. Malin

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: elena.ibiw@gmail.com*

The morphological and ecological features of the Pereslavl vendace – an endemic population of *Coregonus albula*, that inhabits Lake Pleshcheyevo, were studied. Characteristics of growth rate of fish and fecundity of females as well as of size, age and sexual structures of the population were analysed for the period 2013–2017. It was shown that the decreasing of size and growth rate and fecundity is the main trend for the contemporary population of vendace of this lake. We suppose these changes are the result of increasing of number of population after the Pereslavl vendace fishing was forbidden at the end of last century. The rise of intraspecific competition especially during summer bottom hypoxia leads to decreasing of growth rate and size of vendace in Lake Pleshcheyevo.

In addition, the results of comparing of morphological parameters of two sympatric phylogenetical lineages of vendace of Lake Pleshcheyevo (E and ALBP2) are discussed. It is important that in spite of high genetic differentiation and different origin of these lineages, morphological diversification of their representatives is very small, and all specimens belong to the same species *Coregonus albula*.

Keywords: Pereslavl vendace, Lake Pleshcheyevo, morphological features, population structure, phylogenetic line

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НЕКОТОРЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (*COREGONUS ALBULA*)

Е. А. Заботкина^{1,2}, В. Е. Середняков²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: zabel@ibiw.ru

²Ярославский государственный университет им. П.Г. Демидова,
150003 г. Ярославль, Советская ул., 14

Поступила в редакцию: 26.02.2020

Исследована сезонная динамика гематологических показателей европейской ряпушки *Coregonus albula*, обитающей в оз. Плещеево. Методом световой микроскопии исследованы эритрограмма и лейкограмма на мазках периферической крови, подсчитаны объем эритроцита, его ядра, ядерно-цитоплазматическое отношение, индекс формы клетки. Показано, что в целом сезонная динамика изученных показателей подобна таковой других сиговых рыб. Вместе с тем, обнаружены отличия от показателей ряпушки, выловленной в Рыбинском водохранилище. У ряпушки из оз. Плещеево в периферической крови доля бластных клеток как красной, так и белой крови составляет от 0.8 до 1%, незрелых эритроцитов 2–3%, зрелые эритроциты составляют 96–97%. Доля патологических эритроцитов незначительна и не превышает 0.1–0.2%. Следует отметить, что эритроциты у рыб из оз. Плещеево крупнее, чем у рыб из Рыбинского водохранилища. Среди лейкоцитов основную массу клеток составляют лимфоциты. Доля моноцитов достигает 4%. Выявленные отличия могут быть связаны с изменением температурного и кислородного режима водоема и эвтрофикацией.

Ключевые слова: оз. Плещеево, ряпушка, периферическая кровь, эритроциты, лейкоциты.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10014

ВВЕДЕНИЕ

В оз. Плещеево обитает эндемичная популяция европейской ряпушки *Coregonus albula*. Длительное время, из-за размеров (крупная форма) и ряда других показателей ее выделяли в отдельный самостоятельный подвид [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Однако позднее генетические исследования не подтвердили этого статуса [Решетников, 1980 (Reshetnikov, 1980); Боровикова, 2009 (Borovikova, 2009)]. В XV–XIX веках ряпушка была ценным промысловым видом и добывалась в больших количествах. С 30-х годов ее вылов падает, в настоящее время введено ограничение на ее вылов. Занесена в Красную книгу Российской Федерации и Ярославской области [Красная книга РФ, 2001 (Krasnaya kniga RF, 2001)].

Ряпушка в оз. Плещеево становится половозрелой в возрасте 2–3 лет, нерестится в осенне-зимний период, при температуре воды около 0.5°C. Питается она в основном зоопланктоном, видовой состав которого имеет сезонный характер [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Герасимов и др., 2019 (Gerasimov et al., 2019); Khalko et al., 2019]. Известно,

что ряпушка относится к холодолюбивым видам, требовательным к насыщению воды кислородом, и плохо переносит его недостаток, либо повышение температуры воды [Голованов, 2013 (Golovanov, 2013)]. По многим биологическим признакам, таким как темп роста, возраст вылавливаемых рыб, популяция ряпушки находится в угнетенном состоянии. Возраст рыб снизился с 9 до 7 лет, а темп их роста уменьшился за последние 100 лет более чем на 40% [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)].

Вместе с тем, не удалось найти сведений о физиологических, в том числе гематологических характеристиках ряпушки оз. Плещеево. Гематологические исследования очень важны при биологических исследованиях, так как позволяют судить как о состоянии здоровья отдельных особей, популяции в целом, а также, косвенно, качестве среды обитания.

Цель работы – исследовать морфометрические характеристики, состав и сезонную динамику клеток красной и белой крови переславской ряпушки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Половозрелые особи ряпушки обоих полов в возрасте 3+ средней длиной 176±12 мм и массой 53±5 г были выловлены ставными сетями летом–осенью 2016–2017 года в оз. Плещеево. Всего было исследовано 40 особей.

У рыб отрезали хвост, для анализа гематологических показателей на предметные стекла готовили мазки периферической крови [Иванова, 1983 (Ivanova, 1983)]. Приготовленные мазки высушивали на воздухе при комнатной температуре, фиксировали

96%-ным этиловым спиртом в течение 15 мин, снова высушивали и затем окрашивали краской Романовского-Гимза по стандартной методике [Иванова, 1983 (Ivanova, 1983)].

Исследования проводили под микроскопом Keyence VHX-1000, с использованием окуляров Z-500 R.

На мазках периферической крови подсчитывали соотношение эритробласты : незрелые эритроциты : зрелые эритроциты, доли амитозов, микроядер, соотношение различных форм лейкоцитов [Житенева и др., 2004 (Zhiteneva i dr., 2004)]. Измеряли размеры эритроцитов, их ядер, рассчитывали индекс формы, площадь клеток и ядер, ядерно-цитоплазматическое отношение.

Соотношение эритробластов, незрелых и зрелых эритроцитов рассчитывали после подсчета не менее 500 кл. на мазке, результаты выражали в %. В качестве аномальных форм эритроцитов рассматривали присутствие микроядер, амитозов, микроцитов и безъядерных клеток. Амитозы и микроядра рассчитывали также на 500 кл. и выражали амитозы – в %, микроядра – в ‰.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования клеток красной и белой крови показали, что в крови переславской ряпушки, так же, как и других сиговых, присутствуют эритроциты разных стадий зрелости, тромбоциты и лейкоциты.

Соотношение лейкоцитов рассчитывали после подсчета не менее 200 лейкоцитов по всему мазку. Идентифицировали гемоцитобласты, лимфоциты, моноциты, миелоциты, метамиелоциты, палочкоядерные нейтрофилы, сегментоядерные нейтрофилы. Результаты подсчета выражали в %. Относительно лейкоцитов подсчитывали количество тромбоцитов, которое также выражали в %.

Для расчета морфометрических характеристик эритроцитов измеряли максимальную длину (l) и ширину (h) клетки и ядра. Индекс формы рассчитывали как отношение ширины клетки к ее длине: $I_f = h/l$. Площадь клетки и ядра рассчитывали по формуле эллипса: $S = \pi hl/2$, мкм^2 . Ядерно-цитоплазматическое отношение рассчитывали по формуле: $N/C = S_n/(S_c - S_n)$, где S_n – площадь ядра, S_c – площадь клетки.

Результаты исследования выражали в виде среднего \pm ошибка среднего, степень достоверности результатов оценивали с помощью Т-теста Стьюдента при уровне достоверности отличий результатов $p \leq 0.05$.

В крови ряпушки обнаружены главным образом зрелые эритроциты. Их относительное количество достигало 96–97%, доля эритробластов колебалась в пределах 0.8–1.0%, незрелых эритроцитов – 2–3% (рис. 1, табл. 1).

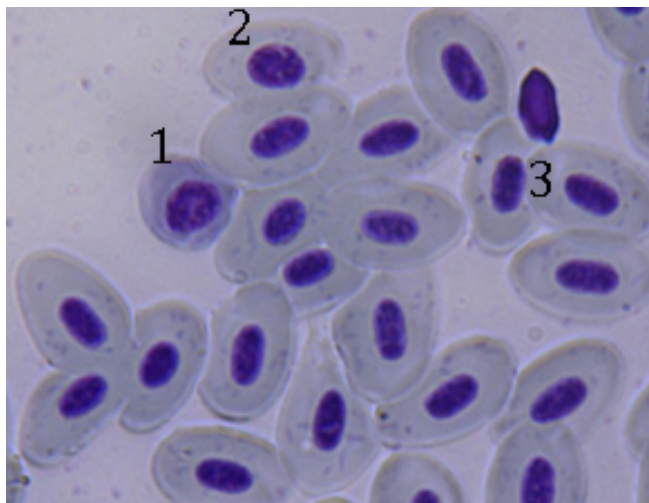


Рис. 1. Клетки периферической крови ряпушки. 1 – эритробласт, 2 – незрелый эритроцит, 3 – зрелый эритроцит

Fig. 1. Cells of peripheral blood of vendace. 1 – erythroblast, 2 – immature erythrocyte, 3 – mature erythrocyte.

В нагульный период эритрограммы самцов и самок не различались, тогда как перед началом нереста количество незрелых клеток в крови самок становилось несколько больше, чем у самцов. При этом разброс внутри группы был в ряде слу-

чаев выше, чем между особями разного пола. Патологические формы эритроцитов встречались случайным образом, не более 1–2 на несколько полей зрения, в основном были представлены микроцитами и клетками с микроядрами.

Таблица 1. Сезонная динамика эритроцитов периферической крови переславской ряпушки в 2016–2017 гг.**Table 1.** Seasonal dynamics of red blood cells of peripheral blood of Pereslavl vendace in 2016–2017

Показатель Parameter	Сроки отбора проб / Sampling dates			
	Июнь 2016 June 2016	Ноябрь 2016 November 2016	Август 2017 August 2017	Октябрь 2017 October 2017
Эритробласт, % Erythroblast, %	0.8±0.4	1.0±0.6	0.7±0.3	0.9±0.5
Незрелый эритроцит, % Immature erythrocyte, %	2.0±1.2	2.6±2.2	2.3±1.4	2.5±2.4
Зрелый эритроцит, % Mature erythrocyte, %	97.2±1.6	96.4±1.8	97.0±1.2	96.6±1.8
Микроциты, % Microcyte, %	<0.05	<0.05	<0.05	<0.05
Микроядра, ‰ Micronucleus, ‰	<1	<1	<1	<1

Незначительное количество патологий клеток красной крови и низкие доли бластных клеток и незрелых эритроцитов в целом свидетельствуют о низкой интенсивности гемопоэза в период нагула, отсутствии в воде факторов, обладающих генотоксичностью. Согласно литературным данным, у ряпушки, выловленной в условно фоновых участках оз. Белого в конце осени, наблюдаются сходные показатели эритрограммы [Кейстер, 2009 (Keyster, 2009)].

У сига обыкновенного *Coregonus lavaretus*, выловленного в озерах Кольского п-ва,

подвергающихся загрязнению отходами апатит-нефелинового и медно-никелевого производств, доля незрелых клеток в периферической крови может достигать 6.8–10.1% [Королева, 2016 (Koroleva, 2016)].

Анализ морфометрических параметров клеток красной крови, таких как длина и ширина клетки и ядра, площадь клетки и ядра, индекс формы клетки и ядерно-цитоплазматическое отношение (ЯЦО) (табл. 2), позволяет выявить адаптации клеток к кислородному и температурному режимам среды.

Таблица 2. Сезонная динамика морфометрических показателей эритроцитов ряпушки в 2016–2017 гг.**Table 2.** Seasonal dynamics of morphometric indicators of vendace erythrocytes in 2016–2017

Показатель Parameter	Сроки отбора проб / Sampling dates			
	Июнь 2016 June 2016	Ноябрь 2016 November 2016	Август 2017 August 2017	Октябрь 2017 October 2017
Клетка, мкм Cell, μm				
Длина Length	17.11±0.04	16.42±0.05*	16.94±0.03	16.54±0.06*
Ширина Width	11.09±0.02	10.63±0.01*	10.95±0.04	10.56±0.08*
Ядро, мкм Nuclea, μm				
Длина Length	5.96±0.01	5.89±0.02	6.02±0.03	5.93±0.01
Ширина Width	3.99±0.01	3.89±0.01	3.98±0.02	3.86±0.02
Площадь клетки, мкм ² Cell area, μm^2	293.59±22.24	276.32±23.16	284.72±20.18	268.94±28.94
Площадь ядра, мкм ² Nuclea area, μm^2	37.68±3.67	43.96±4.93	38.56±3.94	45.84±4.42
Ядерно-цитоплазматическое отношение Nuclear cytoplasmic ratio	0.15±0.001	0.19±0.001*	0.16±0.001	0.21±0.002*
Индекс формы клетки Cell shape index	0.648±0.001	0.647±0.001	0.646±0.001	0.638±0.001*

Примечание. “*” – различия показателей в строке статистически значимы, $p \leq 0.05$.

Note. “*” – differences of indicators in the line are statistically significant, $p \leq 0.05$.

Сезонная динамика данных показателей у ряпушки, выловленной в оз. Плещеево, показала, что в целом, в зависимости от температуры среды обитания, они изменяются сходным образом с таковыми других видов рыб: повышение температуры среды вызывает увеличение размеров эритроцитов, ЯЦО, индекса формы клеток. Вероятно, это также связано с тем фактом, что повышение температуры воды коррелирует с уменьшением концентрации растворенного в ней кислорода, что вызывает опосредованную гипоксию в организме рыб. Увеличение объема цитоплазмы эритроцитов, являющихся основными переносчиками кислорода в организме – один из механизмов адаптации к гипоксии среды обитания [Заботкина и др., 2015 (Zabotkina et al., 2015)]. Полученные нами результаты согласуются с данными о возникновении летне-осенней придонной гипоксии в гиполимнионе оз. Плещеево, где в основном и обитает ряпушка [Герасимов и др., 2019 (Gerasimov et al., 2019)]. Авторы сообщают о существенном сужении ареала ее обитания до 1–2 м по высоте

между эпи- и гиполимнионом и в 2–5 раз по площади водоема, что приводит к быстрому истощению кормовых запасов в зоне обитания вида и существенно ухудшает условия существования. В результате ряпушка вынуждена совершать вертикальные миграции в зоны с высокой температурой воды, что усложняет ее пищевые цепочки.

К существенному ухудшению кислородного режима водоема может приводить и наметившаяся антропогенная эвтрофикация озера [Розумная, 2011 (Rozumnaya, 2011)].

Анализ лейкоцитов на мазках периферической крови ряпушки позволил идентифицировать следующие типы клеток: лимфоциты, моноциты, нейтрофильные гранулоциты разных стадий зрелости (миелоциты, палочкоядерные и сегментоядерные нейтрофилы) и тромбоциты (рис. 2, табл. 3). Отсутствие эозинофильных гранулоцитов, ранее указываемых у ряпушки другими авторами [Кейстер, 2009 (Keyster, 2009)], может быть связано с возможным низким уровнем паразитарной инфекции у рыб [Yakhnenko, Klimentov, 2009].

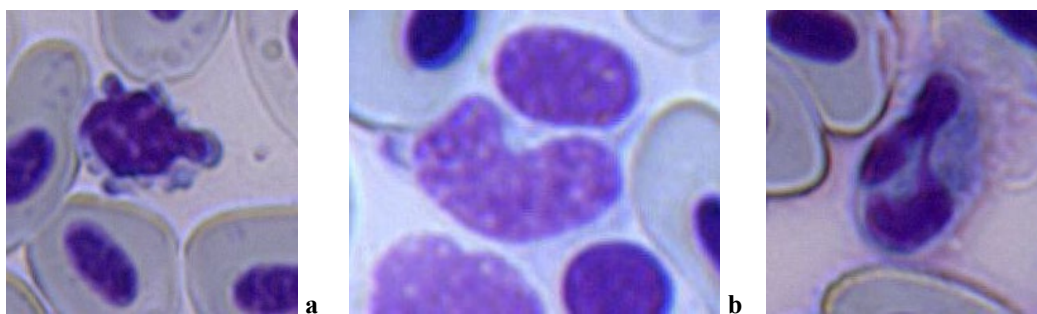


Рис. 2. Лейкоциты периферической крови ряпушки. а – лимфоцит, б – моноцит, с – сегментоядерный нейтрофил.

Fig. 2. White blood cells of vendace. a – lymphocyte, b – monocyte, c – segmented neutrophil.

Таблица 3. Сезонные изменения лейкограммы периферической крови ряпушки в 2016–2017 гг.

Table 3. Seasonal changes in the leukogram of peripheral blood of vendace in 2016–2017

Показатель Parameter	Сроки отбора проб / Sampling dates			
	Июнь 2016 June 2016	Ноябрь 2016 November 2016	Август 2017 August 2017	Октябрь 2017 October 2017
Лимфоцит, % Lymphocyte, %	83.5±6.5	80.2±7.8	85.3±4.5	75.4±8.6
Моноцит, % Monocyte, %	2.0±0.6 ^a	4.5±1.5 ^a	1.8±1.2	3.5±1.5
Миелоцит, % Myelocyte, %	6.5±1.0	8.0±1.6	7.9±0.7	9.6±0.8
Палочкоядерный нейтрофил, % Stab neutrophil, %	3.5±0.5	4.8±0.8	2.5±0.5 ^b	5.0±1.6 ^b
Сегментоядерный нейтрофил, % Segmented neutrophil, %	1.5±0.5	0.5±0.5	2.5±0.3	3.5±0.3
Тромбоцит, % Thrombocyte, %	45.9±9.4	48.7±10.8	39.5±7.5	44.9±8.8

Примечание. Одинаковыми буквами обозначены достоверно отличающиеся значения, $p \leq 0.05$.

Note. Authentic letters denote significantly different values, $p \leq 0.05$.

В целом, соотношение лейкоцитов в периферической крови ряпушки указывает на относительно благополучное состояние здоровья рыб в течение как нагульного, так и преднерестового и нерестового сезонов. Невысокие суммарные доли моноцитов и гранулоцитов (не выше 16%) свидетельствуют об отсутствии воспалительных процессов у выловленных особей. В то же время у ряпушки в оз. Белое доля нейтрофильных гранулоцитов колебалась от 6% на фоновых до 42% на загрязненных участках водоема,

тогда как доля моноцитов изменялась в пределах 2–8%. [Кейстер, 2009 (Keyster, 2009)]. У ряпушки из Рыбинского водохранилища доля нейтрофильных гранулоцитов составляла около 33%, а моноциты не были отмечены [Заботкина, Лапирова, 2018 (Zabotkina, Lapirova, 2018)].

Обнаруженный уровень тромбоцитов в целом не очень высок и сходен с таковым у сиговых из других водоемов [Заботкина, Лапирова, 2018 (Zabotkina, Lapirova, 2018)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведенное исследование некоторых показателей клеток красной и белой крови переславской ряпушки позволило выявить особенности изменения соотношения эритроцитов и лейкоцитов в нагульный, преднерестовый и нерестовый периоды. Отмечено, что в основном он сходен с таковым осенне нерестующих сиговых рыб. Вместе с тем, отмечены более крупные

размеры эритроцитов по сравнению с размерами этих клеток у ряпушки из других водоемов, и некоторые отличия в соотношении лейкоцитов. Выявленные различия, вероятно, связаны с особенностями кислородного и температурного режима оз. Плещеево, а также процессами эвтрофирования.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность за помощь и собранный материал научному сотруднику лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН Малину М.И. Работа выполнена в рамках государственного задания (темы № АААА-А18-118012690123-4) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Современное состояние популяции переславской ряпушки”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боровикова Е.А. Филогеография ряпушек *Coregonus albula* (L.) и *C. sardinella* Valenciennes Европейского Севера России. Автореф. Дисс. ... к.б.н. Москва, 2009. 25с.
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Борисенко Э.С. и др. Пищевое поведение и питание ряпушки (*Coregonus albula*) в озере Плещеево в период температурной стратификации // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы II Международной конференции. Казань: Академия наук Республики Татарстан, 2019. С. 234–239.
- Голованов В.К. Температурные критерии жизнедеятельности пресноводных рыб. Москва: Издательство Полиграф-Плюс, 2013. 300 с.
- Заботкина Е.А., Лапирова Т.Б., Середняков В.Е., Нестерова Т.А. Экологическая пластичность гематологических показателей пресноводных костистых рыб // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. 2015. № 72 (75). С. 16–29.
- Иванова Н.Т. Атлас клеток крови рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1983. 184 с.
- Кейстер И.А. Морфологический состав крови ряпушки и ее изменения как биоиндикационные показатели условий обитания в белом озере (Вологодская область) // Современные проблемы науки и образования. 2009. № 3. С. 117–125.
- Королева И.М. Гематологические показатели сига обыкновенного *Coregonus lavaretus* в водоёмах Кольского Севера // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 36–45.
- Красная книга Российской Федерации (животные) / М.: АСТ: Астрель, 2001. 862 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Розумная Л.А. Антропогенная эвтрофикация пресноводных озер средней полосы России // Достижения науки и техники АПК, №02-2011. С. 78–80.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 260 с.
- Khalko N.A., Tereshchenko L.I., Malina Yu.I. et al. Seasonal and Interannual Changes in the Feeding Spectrum of Vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo // Inland Water Biology. 2019. Vol. 12, Suppl. 1. P. 98–102.
- Yakhnenko V.M., Klimenlov I.V. Specific features of blood cell composition and structure in fishes from the pelagial and coastal zones of Lake Baikal // Biology Bulletin. 2009. T. 3, № 1. С. 37–44.

REFERENCES

- Borovikova E.A. *Filogeografiya ryapushek Coregonus albula* (L.) i *C. sardinella* Valenciennes Evropejskogo Severa Rossii [Phylogeography of vendace *Coregonus albula* (L.) and *C. sardinella* Valenciennes European North of Russia]. Avtoref. Diss. ... k.b.n. Moscow, 2009, 25 p. (In Russian)
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo* [Ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. L: Nauka, 1989, 260 p. (In Russian)
- Gerasimov Yu.V., Malin M.I., Borisenko E.S. i dr. Pishchevoe povedenie i pitanie ryapushki (*Coregonus albula*) v ozere Pleshcheyevo v period temperaturnoj stratifikacii [Feeding behavior and food spectrum of vendace (*Coregonus*

- albula) in Lake Plescheyevo during the period of temperature stratification]. *Ozera Evrazii: problemy i puti ih resheniya. Materialy II Mezhdunarodnoj konferencii*. Kazan': Akademiya nauk Respubliki Tatarstan, 2019, pp. 234–239 (In Russian)
- Golovanov V.K. *Temperaturnye kriterii zhiznedejatel'nosti presnovodnyh ryb* [Temperature criteria of the life activity of freshwater fish]. Moscow: Izdatel'stvo Poligraf-Plyus, 2013, 300 p. (In Russian)
- Ivanova N.T. *Atlas kletok krovi ryb* [Atlas of fish blood cells]. M.: Legkaya i pishchevaya promyshlennost', 1983. 184 s.
- Kejster I.A. Morfologicheskij sostav krovi ryapushki i ee izmeneniya kak bioindikacionnye pokazateli uslovij obitaniya v belom ozere (Vologodskaya oblast') [Morphological structure of blood Coregonus albula l. and its changes as bioindicators of Beloe Lake (The Vologda Area)]. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya*, 2009, no. 3, pp. 117–125.
- Khalko N.A., Tereshchenko L.I., Malina Yu.I. et al. Seasonal and Interannual Changes in the Feeding Spectrum of Vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Plescheyevo. *Inland Water Biology*, 2019, vol. 12, suppl. 1, pp. 98–102.
- Koroleva I.M. Gematologicheskie pokazateli siga obyknovennogo Coregonus lavaretus v vodoyomah Kol'skogo Severa [Hematological indices of whitefish Coregonus Lavaretus in the waters of the Kola North]. *Trudy VNIRO*, 2016, vol. 162, pp. 36–45.
- Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (zhivotnye) [Red Book of the Russian Federation (animals)]. M.: AST: Astrel', 2001, 862 p.
- Reshetnikov Yu.S. *Ekologiya i sistematika sigovyh ryb* [Ecology and taxonomy of whitefish]. M.: Nauka, 1980, 300 p.
- Rozumnaya L.A. Antropogennaya evtrofikaciya presnovodnyh ozer srednej polosy Rossii [Anthropogenic eutrophication of the fresh-water lakes in central Russia]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2011, no. 02, pp. 78–80 (In Russian).
- Yakhnenko V.M., Klimenlov I.V. Specific features of blood cell composition and structure in fishes from the pelagial and coastal zones of Lake Baikal. *Biology Bulletin*, 2009, vol. 3, no. 1, pp. 37–44.
- Zabotkina E.A., Lapirova T.B., Serednyakov V.E., Nesterova T.A. Ekologicheskaya plastichnost' gematologicheskikh pokazatelej presnovodnyh kostistyh ryb [Ecological plasticity of hematological parameters of freshwater bony fish]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2015, no 72 (75), pp. 16–29 (In Russian).

SEASONAL DYNAMICS OF SOME INDICATORS OF BLOOD OF PERESLAVL VENDACE (*COREGONUS ALBULA*)

E. A. Zabotkina^{1,2}, V. E. Serednyakov²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: zabel@ibiw.ru

²Yaroslavl State University, 150003 Yaroslavl, Sovetskaya st., 14

The seasonal dynamics of the hematological parameters of the European vendace *Coregonus albula*, living in Lake Plescheyevo, were investigated. The method of light microscopy was used to study of the erythrogram and leukogram on peripheral blood smears, the volume of the erythrocyte, its nucleus, nuclear cytoplasmic ratio, and cell shape index were calculated. It was shown that, in general, the seasonal dynamics of the studied parameters is similar to that of other whitefish. At the same time, differences were found from the performance of vendace caught in the Rybinsk Reservoir. At vendace from Lake Plescheyevo in peripheral blood, the proportion of blast cells of both red and white blood ranges from 0.8 to 1%, immature red blood cells 2–3%, mature red blood cells account for 96–97%. The proportion of pathological red blood cells is insignificant and does not exceed 0.1–0.2%. It should be noted that red blood cells in fish from Lake Plescheyevo is larger than that of fish from the Rybinsk reservoir. Among the white blood cells, lymphocytes made up the majority of cells. The proportion of monocytes reaches 4%. The revealed differences can be associated with a change in the temperature and oxygen regime of the reservoir and eutrophication.

Keywords: Lake Plescheyevo, vendace, peripheral blood, red blood cells, white blood cells

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПАРАЗИТОФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ РЯПУШКИ *COREGONUS ALBULA* В УСЛОВИЯХ ОЗЕРА ПЛЕЩЕЕВО

А. В. Тютин, Е. Н. Медянцева

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

Поступила в редакцию: 25.02.2020

Изучена фауна паразитов европейской ряпушки *Coregonus albula* в условиях оз. Плещеево. Для водоема характерно существенное нарушение кислородного режима в глубоководной части озера, которое, при прогреве верхних слоев воды, существенно уменьшает комфортную для ряпушки зону обитания в нагульный период. Проведен сравнительный анализ изменений паразитофауны ряпушки за многолетний период. Установлено, что изменения в паразитофауне переславской ряпушки проявляются в снижении видового богатства типичных для сиговых рыб видов паразитов. В настоящее время ряпушка оз. Плещеево может рассматриваться в качестве примера эндемичной популяции вида *Coregonus albula*, существующей на южной границе первичного ареала. В качестве подтверждения краевого статуса популяции можно рассматривать отсутствие в списке специфичной для лососевых и сиговых рыб моногеней – *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842). В нагульный период переславская ряпушка может служить примером облигатного пелагического планктофага. Высокая встречаемость специфичной цестоды *Proteocephalus longicollis* (до 100%) в данном случае – показатель высокой плотности популяции, существующей в относительно благоприятных экологических условиях. Большинство из 11 характерных для ряпушки оз. Плещеево видов паразитов не проявляют узкой специфичности к хозяину: *Dermocystidium percae* Reichenbach-Klinke, 1950; *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800); *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819); *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832); *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825); *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809); *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845); *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776); *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761); *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832; *Argulus foliaceus* (Linnaeus, 1758).

Ключевые слова: *Coregonus albula*, Плещеево озеро, переславская ряпушка, паразитофауна.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10015

ВВЕДЕНИЕ

Ареал европейской ряпушки *Coregonus albula* L. охватывает водоемы бассейна Северного, Балтийского, Баренцева и Белого морей. Наиболее многочисленные популяции этого вида сформировались в озерах Карелии и Кольского полуострова. За пределами южной границы основного ареала европейская ряпушка встречается в отдельных озерах верховьев Волги и, расселяясь по Волге, достигла Саратовского водохранилища [Барская и др., 2008 (Barskaya et al., 2008)]. В некоторых озерах европейской части России обитают мелкая и крупная формы европейской ряпушки, взрослые особи которой наряду с питанием планктоном могут хищничать.

Озеро Плещеево – ледникового происхождения, имеет площадь >50 км² и наибольшую глубину до 25 м. Водоем отличается выраженной летней и зимней стратификацией водной массы, сменяемой периодами весенней и осенней гомотермии [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Относительно небольшие размеры водоема делают его экосистему особенно уязвимой при усилении антропогенного влияния и воздействии климатических факторов. Относительно недавно сезонная динамика планктона пелагиали оз. Плещеево характеризовалась двумя выраженными пиками

численности и биомассы – весенне-летним и летне-осенним [Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. В литорали также отмечали 1–2 пика количественных показателей планктона [Медянцева, Семерной, 1997 (Medyantseva, Semernoy, 1997)]. В период исследования состояния экосистемы озера в 2012–2016 гг. регистрировали одновершинную кривую изменения численности и биомассы планктонных животных, а основные качественные отличия были связаны с большим числом регистрируемых видов веслоногих рачков [Жданова и др., 2019 (Zhdanova et al., 2019)].

Систематическое положение ряпушки из оз. Плещеево (часто называемой переславской ряпушкой) достаточно долго было дискуссионным. В начале прошлого столетия переславская ряпушка достигала длины 300 мм и массы 300 г, что позволяло исследователям придавать этой крупной форме самостоятельный статус *C. albula* L. natio nova pereslavicus [Борисов, 1924 (Borisov, 1924)]. В настоящее время ряпушка оз. Плещеево может рассматриваться в качестве примера эндемичной популяции вида *C. albula*, существующей на южной границе первичного ареала. Особенности развития этой популяции контролируются в рамках федеральных и региональных про-

грамм изучения экосистемы озера [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Герасимов и др., 2019 (Gerasimov et al., 2019)]. Следует отметить, что паразитологические исследования в водоеме выполнялись эпизодически и основное внимание при их проведении уделяли обитающим в прибрежной зоне водоема массовым видам окуневых и карповых рыб [Бауер, 1947 (Bauer, 1947); Жарикова и др., 2002 (Zharikova et al., 2002); Донец и др., 2002 (Donets et al., 2002)]. Видимо, при этом часто использовался метод неполных вскрытий, т.к. имеющиеся в литературе данные по видовому составу и численности паразитов ряпушки достаточно противоречивы. Возможно, это отражает частые нарушения условий ее обитания, но для проверки этого предположения необходимы более регулярные исследования и анализ полученных ранее результатов. В частности, не исключено, что изменение видового разнообразия паразитов у ряпушки в отдельные годы может быть связано с сезонным ухудшением условий обитания при устойчивой летне-осенней стратификации водной массы. Особи этого холодолюбивого вида в период летнего прогрева эпилимниона должны концентрироваться в гипolimнионе [Герасимов и др., 2019 (Gerasimov et al., 2019)]. Однако при развитии

явления придонной гипоксии ряпушка вынуждена находиться в металимнионе с диапазоном вертикального распределения менее 2 м в высоту, что существенно сокращает используемую этим видом кормовую базу и может привести к голоданию.

В водоеме обитают не менее 16 видов рыб, среди которых преобладают представители семейства карповых. В нагульный период ряпушка может служить примером облигатного пелагического планктофага, но и в поверхностном слое воды пелагической зоны максимальные плотности нередко формируют ее пищевые конкуренты: уклейка и мелкий окунь-планктофаг [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)]. Изменение частоты контактов ряпушки с имеющими близкий спектр питания рыбами должно менять вероятность перехода на нее широкоспецифичных видов эктопаразитов. Кроме того, некоторые эндогельминты могут быть использованы в качестве индикаторов, отражающих миграцию рыб в разные литоральные биотопы.

Учитывая изложенное, основная цель настоящей работы – оценка степени изученности паразитофауны ряпушки и анализ ее изменений за многолетний период.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вылов ряпушки проводили с 25 на 26 июня 2019 г. в соответствии с разрешением на добычу объектов животного мира, принадлежащих к видам, занесенным в Красную книгу Российской Федерации. Для лова применяли ставную сеть, которая состоит из двух панелей с размером ячеи 18 и 25 мм; длина каждой из панелей 75 м, высота сети – 5 м. Орудие лова устанавливали в центре оз. Плещеево и облавливали горизонт от поверхности до глубины 5 м. Улов составили 126 экз. ряпушки и 45 экз. уклейки. Для паразитологического исследования отобраны 10 экз. ряпушки примерно одной размерно-возрастной группы. Вскрытия рыб проведены стандартными методами [Быховская-Павловская, 1985 (Bykhovskaya-Pavlovskaya, 1985)].

Для выявления типа питания просмотрено содержание желудков. При работе использованы микроскопы МБС-9 и МБИ-3. Математическая обработка данных по зараженности рыб

проведена с использованием обычных методов [Sokal, Rohlf, 1995; Bush et al., 1997]. При количественной характеристике зараженности рыб использовали стандартные параметры. Для оценки экстенсивности инвазии для каждого вида паразитов рассчитывали показатель встречаемости в выборке рыб (% зараженных особей с расчетом стандартной статистической ошибки доли). Для оценки средней интенсивности инвазии – среднее число паразитов на одну исследованную рыбу (индекс обилия). Учитывали разброс значений интенсивности инвазии (минимальное и максимальное число паразитов у зараженных особей в выборке). Обработку данных проводили в программных пакетах STATISTICA 6.0 и Microsoft Excel. В работе учтены результаты исследований паразитофауны рыб оз. Плещеево, выполненных ранее [Бауер, 1947 (Bauer, 1947); Жарикова и др., 2002 (Zharikova et al., 2002); Донец и др., 2002 (Donets et al., 2002)].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

С учетом литературных данных можно констатировать, что для ряпушки оз. Плещеево характерны не менее 11 видов паразитов: *Dermocystidium percae* Reichenbach-Klinke, 1950; *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800); *Diplos-*

tomum spathaceum (Rudolphi, 1819); *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832); *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825); *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809); *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845); *Camallanus lacustris* (Zoega,

1776); *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761); *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832; *Argulus foliaceus* (Linnaeus, 1758). В качестве подтверждения краевого статуса популяции можно рассматривать отсутствие в списке специфичной для лососевых и сиговых рыб моногении – *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842). В отдельные годы у ряпушки регистрируется только часть из перечисленных видов.

Вскрытые в летний период 2019 г. особи представлены половозрелыми самцами (4 экз.) и самками (6 экз.). Средний размер рыб (длина до конца чешуйного покрова) составил 142 ± 2 мм (138–160 мм), при массе 31 ± 1 г (28–40 г). При исследовании выявлены три вида эндогельминтов и один вид эктопаразитических ракообразных. Все они относятся к числу потенциально опасных для рыб паразитов. Низкие значения встречаемости ($20.0 \pm 12.6\%$), интенсивности инвазии (1–2 экз.) и индекса обилия (0.3 ± 0.2 экз.) обитающих на жабрах рыб рачков *Ergasilus sieboldi* могут быть связаны со сроками вылова и размерной группой рыб. Узкоспецифичные для сиговых рыб паразитические простейшие не найдены, что может быть связано с небольшим объемом выборки. В питании всех особей ряпушки преобладали мелкие ветвистоусые рачки рода *Bosmina* (0.5–0.7 мм), доля представителей *Copepoda*, служащих промежуточными хозяевами *Cestoda*, в пищевом комке была незначительной. Тем не менее, планктофагия ряпушки проявляется в высокой зараженности цестодой *Proteocephalus longicollis*. Этот голарктический вид, для которого дефинитивными хозяевами служат различные лососевидные рыбы, входит в число наиболее распространенных представителей арктического пресноводного фаунистического комплекса. Встречаемость не крупных (10–20 мм) особей *Proteocephalus longicollis* в кишечниках рыб составила 100% при индексе обилия 6.9 ± 1.7 экз. и большом разбросе интенсивности инвазии (2–17 экз.). Соотношение дисперсии и среднего числа цестод (4.2) указывает на агрегированный характер их распределения в популяции хозяина. Реже в области сердца, преимущественно у самок, встречались метацеркарии трематоды *Ichthyocotylurus erraticus*: встречаемость – $50.0 \pm 15.8\%$, индекс обилия – 0.7 ± 0.3 экз. при небольшой вариабельности интенсивности инвазии (1–3 экз.). У одной из исследованных ряпушек в среднем отделе кишечника обнаружен неполовозрелый экземпляр нематоды *Camallanus lacustris* (10.0%, индекс обилия – 0.1 экз.), что можно рассматривать как отра-

жение слабых контактов ряпушки и окуневых рыб, основных хозяев данного гельминта.

Следует особо отметить значительные межгодовые различия не только в видовом составе, но и численности паразитов переславской ряпушки [Баер, 1947 (Bauer, 1947); Жарикова и др., 2002 (Zharikova et al., 2002); Донец и др., 2002 (Donets et al., 2002)]. Первые данные были получены в начале прошлого века, при проведении исследования, имеющего целью выявление патогенных для этой крупной формы *C. albula* паразитов [Борисов, 1924 (Borisov, 1924)]. Была отмечена слабая общая зараженность ряпушки по сравнению с другими обитающими в озере видами рыб. Методом неполных вскрытий была исследована большая выборка взрослых особей ($n=170$), но описано только присутствие у нее *Proteocephalus longicollis* ($15.9 \pm 2.8\%$) и единичных особей широкоспецифичного вида ракообразных *Argulus foliaceus* ($0.6 \pm 0.6\%$). Более углубленное паразитологическое исследование переславской ряпушки было проведено в 1939 г. и совпало по времени с периодом снижения численности ее популяции [Баер, 1947 (Bauer, 1947)]. Относительную бедность ее паразитофауны рассматривали как характерную для водоемов, в которых отсутствуют другие представители лососевидных рыб. В период с июля по ноябрь при вскрытии 70 экз. взрослых рыб (с длиной тела 218–275 мм) было обнаружено только 6 видов паразитов. Достаточно высока была зараженность цестодой *Proteocephalus longicollis* – до $77.0 \pm 5.1\%$, при максимальной интенсивности инвазии 80 экз. и среднем значении 52 экз. Из других эндогельминтов были зарегистрированы паразитирующие в глазах метацеркарии трематод *Diplostomum spathaceum* ($40.0 \pm 5.9\%$, с интенсивностью инвазии 1–4 экз.) и *Tylodelphys clavata* ($7.1 \pm 3.1\%$, с интенсивностью инвазии 1–2 экз.). Метацеркарии, обнаруженные в стенках сердца и сердечной луковиче у $43.0 \pm 5.9\%$ рыб (с интенсивностью 1–14 экз.), вероятно принадлежали к виду *Ichthyocotylurus variegatus*. На внутренней поверхности жаберных лепестков практически у всех особей был зарегистрирован *Ergasilus sieboldi* ($93.0 \pm 3.1\%$, при максимальной интенсивности инвазии 205 экз. и среднем значении 52 экз.). Единственный экземпляр *Argulus foliaceus* был обнаружен на внутренней стенке жаберной крышки ($1.4 \pm 1.4\%$).

Вероятно, оксифильный *Ergasilus sieboldi* в данном случае – показатель высокой плотности популяции, существующей в относительно благоприятных экологических условиях. Следует отметить, что для водоема уже

в последней четверти XX века было характерно существенное нарушение кислородного режима в глубоководной части озера, которое, при прогреве верхних слоев воды, существенно уменьшает комфортную для ряпушки зону обитания в нагульный период [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Столбунова, 2006 (Stolbunova, 2006)]. При этом должны сокращаться ее контакты с другими видами рыб. Возможно поэтому исследованные в апреле 1996 г. 16 экз. ряпушки (с длиной тела 165—246 мм) оказались почти свободными от эктопаразитов [Жарикова и др., 2002 (Zharikova et al., 2002)]. На жабрах *C. albula* найдены только метацеркарии *Rhipidocotyle campanula* (25.0±10.8%, с индексом обилия 1.0±0.8 экз.). Полное отсутствие *Ergasilus sieboldi* у ряпушки и ряда других видов рыб авторы связывали с усилением эвтрофирования озера. Высокая встречаемость как *Ergasilus sieboldi*, так и *Argulus foliaceus* была отмечена только в выборках язя *Leuciscus idus* (L.) из разных участков озера: 80.0–91.7% и 47.2–70.0%, соответственно.

Проведенные в 1995–2001 гг. сотрудниками Ярославского государственного университета дополнительные исследования ряпушки (суммарно 30 экз.) выявили рост встречаемости *Ergasilus sieboldi* (до 66.7±8.61%) [Донец и др., 2002 (Donets et al., 2002)]. Из других эктопаразитов были обнаружены *Dermocystidium percae* и пиявка *Piscicola geometra*. Кроме того, была подтверждена высокая зараженность особей в возрасте от 1+ до 3+ цестодой *Proteocephalus longicollis* (до 16 экз. на одну исследованную рыбу), а также присутствие в паразитофауне метацеркарий двух видов трематод (*Diplostomum spathaceum*, *Ichthyocotylurus erraticus*) и нематоды *Camallanus lacustris*. Для сравнения – у плотвы *Rutilus rutilus* (L.) в этот период было отмечено 38 видов паразитов, в том числе 6 видов трематод, использующих в качестве первых промежуточных хозяев обитающих в прибрежье моллюсков. Для ряпушки, как холодолюбивого вида с осенним нерестом, возможность заражения такими видами ограничена. Кроме того, открытая литораль озера составляет только 21.2% общей площади озера и характеризуется низкими количественными показателями зоопланктона по сравнению с более глубокими участками (>4 м) [Жданова и др., 2019 (Zhdanova et al., 2019)]. Общая обедненность паразитофауны ряпушки в оз. Плещеево и значительные колебания показателей зараженности паразитами отчасти могут быть объяснены небольшими размерами водоема и относи-

тельно невысокой плотностью ее популяции, наблюдаемой большую часть года. Препятствием для адаптации к постоянному паразитированию у ряпушки широкоспецифичных видов паразитических простейших или трематод, присутствующих у рыб на стадии метацеркарии, является и возрастная структура ее популяции. Если в 1920-х гг. доля 5–6-леток в популяции составляла около половины, то к концу века она уже не превышала 6.0% [Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989)].

В территориально близком Рыбинском водохранилище сходное число таксонов паразитов (9 видов) было выявлено при исследовании ряпушки в 2000–2001 гг. (48 экз., 80–165 мм) [Тютин, 2003 (Tyutin, 2003)]. Для водохранилища обычны ряд не характерных для озера видов: инфузория *Capriniana piscium* (Butschli, 1889) Jankowski, 1973; плероцеркоиды *Triaenophorus crassus* Forel, 1868; метацеркарии *Ichthyocotylurus pileatus* (Rudolphi, 1802); нематода *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814); глохидии *Unio* sp. Для цестоды *Proteocephalus longicollis* в условиях водохранилища отмечены низкие значения встречаемости и интенсивности заражения (6.2±3.5%, 1–2 экз. в рыбе). Также редко встречались единичные экземпляры *Camallanus lacustris* (2.1±2.1%) и *Diplostomum spathaceum* (6.2±3.5%). Зараженность рыб *Ergasilus sieboldi* не превышала 14 экз. на одной особи и отличалась межгодовой вариабельностью: от 7.1±4.9% до 65.0±3.5%. В более крупных озерах северо-запада России, таких как Онежское и Ладожское, видовой состав как узкоспецифичных для лососевидных, так и широкоспецифичных паразитов у *Coregonus albula* сходен и значительно более богат, по сравнению с бассейном р. Волги [Мамонтова, 2017 (Mamontova, 2017)]. В настоящее время в Онежском озере зарегистрировано 28 видов, в Ладожском – 26 видов паразитов. Можно отметить, что эти водоемы близки по показателям встречаемости у ряпушки *Ergasilus sieboldi* (около 20.0%), *Triaenophorus crassus* (около 27.0%), *Proteocephalus longicollis* (67.0% и 80.0%). По-видимому, численность моногеней *Discocotyle sagittata* в Онежском и Ладожском озерах в большей степени зависит от состояния популяций других видов лососевидных рыб (7.0% и 40.0%, соответственно). Более высокая встречаемость *Discocotyle sagittata* у ряпушки в Ладожском озере (до 100%) отмечалась при проведении исследований в этих озерах в первой половине XX века, хотя списки паразитов были ограничены 13 и 10 видами, соответственно [Бауер, 1947 (Bauer, 1947)].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период исследования паразитофауны европейской ряпушки в оз. Плещеево выявлено 11 видов паразитов. Изменения в паразитофауне ряпушки характерны для популяций, существующих на границе своего ареала, и проявляются в снижении видового богатства типичных для сиговых рыб видов паразитов. Наиболее постоянный компонент – цестода *Proteocephalus longicollis*. В показателях чис-

ленности всех зарегистрированных видов паразитов наблюдаются существенные межгодовые различия. Возможно, отчасти это связано с небольшими объемами исследованных выборки рыб. Учитывая, что озеро имеет большое число притоков и связано с р. Волга через р. Векса и р. Нерль нельзя исключить возможность появления у ряпушки новых видов широкоспецифичных паразитов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания (темы № АААА-А18-118012690100-5, № АААА-А18-118012690106-7) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Современное состояние популяции переславской ряпушки”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барская Ю.Ю., Иешко Е.П., Лебедева Д.И. Паразиты лососевидных рыб Фенноскандии: учебное пособие. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 168 с.
- Бауер О.Н. Паразитофауна ряпушки из различных водоемов СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1947. Т. 69, вып. 4. С. 7—21.
- Борисов П.Г. Ряпушка озера Переславского // Труды научного института рыбного хозяйства. М., 1924. Т. 1. С. 51—127.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 124 с.
- Герасимов Ю.В., Малин М.И., Борисенко Э.С., Жданова С.М., Цветков А.И., Смирнов А.К. Пищевое поведение и питание ряпушки (*Coregonus albula*) в озере Плещеево в период температурной стратификации // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Материалы II Международной конференции. Казань: Академия наук республики Татарстан, 2019. С. 234—239.
- Донец З.С., Тирахов А.Д., Гаврилова Е.А. Паразитофауна ряпушки, щуки и плотвы озера Плещеево // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Материалы Второй науч.-практич. конференции. Т. 1. Ярославль: ВВО РЭА, 2002. С. 147—151.
- Жарикова Т.И., Степанова М.А., Жохов А.Е. О зараженности эктопаразитами ряда видов рыб оз. Плещеево // Паразитология. 2002. Т. 36, вып. 2. С. 140—145.
- Жданова С.М., Сабитова Р.З., Цветкова М.В. Состав и структура зоопланктона озера Плещеево // Труды ИБВВ РАН. 2019. Вып. 86(89). С. 34—56. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10010
- Мамонтова О.В. Особенности паразитофауны ряпушки европейской *Coregonus albula* Ладожского озера // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2017. № 6 (167). С. 78—81.
- Медянцева Е.Н., Семерной В.П. Сезонная динамика показателей зоопланктона по литорали озера Плещеево в 1991—1994 гг. // Биологические исследования в Ярославском государственном университете: Юбилейный сборник тезисов конференции. 29 ноября 1996 г. Ярославль: Ярославский государственный университет, 1997. С. 108—110.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.
- Тютин А.В. Сравнительный анализ паразитофауны двух видов пелагических рыб-вселенцев в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2003. № 2. С. 86—91.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revised // Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. P. 575—583.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. N.Y.: W.H. Freeman and Co, 1995. 887 p.

REFERENCES

- Barskaya Yu.Yu., Ieshko E.P., Lebedeva D.I. *Parazity lososevidnykh ryb Fennoskandii: Uchebnoe posobie* [Parasites of Salmonidae fish of Fennoscandia]. Petrozavodsk: Karelskiy nauchnyy tsentr RAN Publ., 2008, 168 p. (In Russian).
- Bauer O.N. Parazitofauna ryapushki iz razlichnyh vodoemov SSSR [Parasites of *Coregonus albula* in different aquatories of the USSR]. *Tr. Leningr. o-va estestvoispyt*, 1947, vol. 69, no. 4, pp. 7—21 (In Russian).
- Borisov P.G. Ryapushka ozera Pereslavskogo [Ryapushka of the Lake Pereslavsky]. *Trudy nauchnogo instituta rybnogo khozyaystva*, 1924, vol. 1, pp. 51—127 (In Russian).
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revised. *Journal of Parasitology*. 1997, vol. 83, pp. 575—583.
- Bykhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Parazity ryb: Rukovodstvo po izucheniyu* [Fish parasite studies handbook]. Leningrad: Nauka. 124 p. (In Russian).

- Donets Z.S., Tirakhov A.D., Gavrilova E.A. Parazitofauna ryapushki, shchuki i plotvy ozera Pleshcheyevo [Parasite fauna of vendace, pike and roach of Lake Pleshcheyevo]. *Aktualnye problemy jecologii Yaroslavskoj oblasti: Materialy vtoroj nauch.-practich. Konferencii*. Yaroslavl: VVO REA, 2002, pp. 147–152 (In Russian).
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo*. [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. Leningrad: Nauka, 1989, 264 p. (In Russian).
- Gerasimov Yu.V., Malin M.I., Borisenko E.S., Zhdanova S.M., Tsvetkov A.I., Smirnov A.K. Pischevoe povedenie i pitanie ryapushki (*Coregonus albula*) v ozere Pleshcheyevo v period temperaturnoj stratifikatsii [Feeding behavior and food spectrum of vendace (*Coregonus albula*) in Lake Pleshcheyevo during the period of temperature stratification]. *Ozera Evrazii: problem i puti ih resheniya. Materialy II Mezhdunarodnoj konferencii*. Kazan: Akademija nauk respubliki Tatarstan, 2019, pp. 234–239 (In Russian).
- Mamontova O.V. Osobennosti parazitofauny ryapushki evropeiskoj Ladozhskogo ozera [Parasitofauna features of the Ladoga Lake vendace *Coregonus albula*]. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta*, 2017, no. 6 (167), pp. 78–81 (In Russian).
- Medyantseva E.N., Semernoy V.P. Sezonnaya dinamika pokazateley zooplanktona po litorali ozera Pleshcheyevo v 1991–1994 gg. [Seasonal dynamics of zooplankton indices in the littoral zone of Lake Pleshcheyevo in 1991–1994]. *Biologicheskije issledovanija v Yaroslavskom gosudarstvennom universitete: Yubileynyj sbornik tezisov konferentsii. 29 noyabrya 1996 g.* Yaroslavl: Yaroslavskiy gosudarstvennyj universitet, 1997, pp. 108–110 (In Russian).
- Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. N.Y.: W.H. Freeman and Co, 1995, 887 p.
- Stolbunova V.N. *Zooplankton ozera Pleshcheyevo* [Zooplankton of the Lake Pleshcheyevo]. Moscow: Nauka, 2006, 152 p. (In Russian).
- Tyutin A.V. Sravnitelnyj analiz parazitofauny dvuh vidov pelagicheskikh ryb-vselentsev v Rybinskom vodohranilische [Comparative analysis of parasite fauna for two pelagic fish invaders in the Rybinsk reservoir]. *Inland Water Biology*, 2003, no 2, pp. 86–91 (In Russian).
- Zharikova T.I., Stepanova M.A., Zhokhov A.E. O zarazhennosti ectoparazitami ryada vidov ryb oz. Pleshcheyevo [On ectoparasite infection in some fish species of Lake Pleshcheyevo]. *Parazitologiya*, 2002, vol. 36, no. 2, pp. 140–145 (In Russian).
- Zhdanova S.M., Sabitova R.Z., Tsvetkova M.V. Sostav i struktura zooplanktona ozera Pleshcheyevo [Composition and structure of the zooplankton community in Lake Pleshcheyevo]. *Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*, 2019, no. 86(89), pp. 34–56. doi: 10.24411/0320-3557-2019-10010 (In Russian).

SOME FEATURES OF THE PARASITE FAUNA OF VENDACE *COREGONUS ALBULA* UNDER CONDITIONS OF LAKE PLESHCHEYEVO

A. V. Tyutin, E. N. Medyantseva

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: tyutin@ibiv.ru*

This study investigates the parasite fauna of vendace *Coregonus albula* from Lake Pleshcheyevo. Significant disturbances of oxygen regime in the deep part of the lake at high water temperatures of the upper layers, which substantially reduces the comfort zone of the fish during its feeding period, is typical for this waterbody. A comparative analysis of changes in the parasite fauna of Pereslavl vendace over a long-term period has been made. It has also been found that these changes occur in a reduction in species richness of parasites typical for the coregonid fish (Coregonidae). At present, vendace from Lake Pleshcheyevo can be considered as an example of an endemic population of the species *Coregonus albula* at the southern limit of its initial range. The absence of monogenea, *Discocotyle sagittata* (Leuckart, 1842) – a specific parasite typical for the salmonid and coregonid fish – can be considered as evidence of the population marginal status. During the feeding period vendace from Lake Pleshcheyevo can serve as an example of an obligatory pelagic planktophagous fish. In this case, frequent occurrence of a specific cestode, *Proteocephalus longicollis*, (up to 100%) indicates a high density of the population under relatively favorable ecological conditions. Most of the 11 parasite species typical for vendace from Lake Pleshcheyevo don't exhibit rigid specificity to the host: *Dermocystidium percae* Reichenbach-Klinke, 1950; *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800); *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819); *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832); *Ichthyocotylurus variegatus* (Creplin, 1825); *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809); *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845); *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776); *Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761); *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832; *Argulus foliaceus* (Linnaeus, 1758).

Keywords: *Coregonus albula*, Lake Pleshcheyevo, Pereslavl vendace, parasite fauna

К ВОПРОСУ ИЗУЧЕНИЯ СУТОЧНОГО РИТМА ПИТАНИЯ ПЕРЕСЛАВСКОЙ РЯПУШКИ (*COREGONUS ALBULA*)

М. И. Малин, И. П. Малина, И. В. Шляпкин

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

152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, e-mail: mishuk@ibiw.ru

Поступила в редакцию: 20.02.2020

Проведен анализ суточной динамики наполнения пищеварительных трактов переславской ряпушки, эндемичной популяции европейской ряпушки (*Coregonus albula*), населяющей оз. Плещеево. Отлов материала проводили ставными жаберными сетями весной, летом и осенью 2015–2016 гг. Облавливали поверхностный (0–5 м) и придонный (13–18 м) слои воды, интервал между проверками сетей не превышал 3–4 ч. В результате 80 сетепостановок отловили 901 экз. переславской ряпушки, у 522 особей определили индекс наполнения пищеварительного тракта. В период летней термической стратификации ряпушка может совершать подъем в верхние наиболее прогретые слои эпилимниона только в те годы, когда биомасса зоопланктона в мета- и гиполимнионе не достаточна. Осенью условия существования переславской ряпушки сходны с таковыми в весенний период, однако динамика ее уловов, а также особенности суточного ритма питания указывают на различные стратегии управления затратами энергии в эти сезоны. Весной ряпушка активно двигается, питаясь многочисленными мелкими объектами, затрачивая на это энергию. Осенью ее двигательная активность снижена, благодаря чему удастся экономить энергию перед нерестом.

Ключевые слова: переславская ряпушка, *Coregonus albula*, озеро Плещеево, сезонная динамика, суточный ритм питания.

DOI: 10.24411/0320-3557-2020-10016

ВВЕДЕНИЕ

Состав пищевых объектов европейской ряпушки (*Coregonus albula*) и его сезонные изменения исследованы достаточно хорошо: это типичный визуальный планктофаг, рацион которого в определенных условиях может быть дополнен бентосными ракообразными, личинками насекомых и другими компонентами [Кияшко, Половкова, 1983 (Kiyashko, Polovkova, 1983); Czarkowski et al., 2007; Kakareko et al., 2008; Szymańska, 2011]. Известно, что в стратифицируемых водоемах большую часть нагульного периода ряпушка находится в условиях гидрофизической гетерогенности среды, имея возможность перемещаться между эпи-, мета и гиполимнионами. Суточная динамика вертикального распределения ряпушки в оз. Плещеево и влияние на нее некоторых факторов детально описаны в ряде работ [Малинин, Линник, 1983 (Malinin, Linnik, 1983); Экосистема..., 1989 (Ekosistema..., 1989); Малин и др., 2014, 2018 (Malin et al., 2014, 2018)], однако несмотря на сформулированные предположения, истинные причины ее вертикаль-

ных перемещений остаются не обоснованы. Несомненно, что вертикальные перемещения ряпушки происходят вследствие действия комплекса факторов и они связаны с повышением энергетической эффективности метаболизма (за счет увеличения количества и улучшения качества потребляемой пищи, а также снижения энергозатрат) и, возможно, с избеганием хищников. Однако, в настоящее время не определен вклад кормовых объектов эпи-, мета- и гиполимниона в рацион ряпушки, а суточный ритм питания исследован только для ее личинок из финского озера Лентуа [Huusko, Sutela, 1998]. В данной работе изложены результаты двухлетнего изучения суточного ритма питания ряпушки оз. Плещеево, цель которого – установить в какое время суток и на каком горизонте питается переславская ряпушка в разные сезоны года. Ответ на эти вопросы позволит приблизиться к пониманию причин суточной динамики пространственного распределения европейской ряпушки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Озеро Плещеево (56°46' с.ш., 38°46' в.д.) расположено в центральной России на юге Ярославской области, в 130 км к северо-востоку от Москвы. Озеро овальной формы, максимальная глубина 25 м, площадь водного зеркала 50 км², островов не имеет. Принято считать, что озеро имеет ледниковое происхождение. Ежегодно водная толща водоема вер-

тикально стратифицируется: сначала формируется ярко выраженный термоклин, а во второй половине августа развивается придонная гипоксия. К концу сентября в результате ветрового перемешивания и прекращения нагрева стратификация нарушается. С декабря по апрель озеро покрыто льдом. Состав ихтиофауны включает 16 видов и отличается от ближайших

водоемов Волжского бассейна отсутствием ряда представителей понто-каспийского фаунистического комплекса: судака (*Sander lucioperca*), чехони (*Pelecus cultratus*), синца (*Ballerus ballerus*) и некоторых других. Озеро населяет переславская ряпушка – эндемичная популяция европейской ряпушки (*Coregonus albula*), занесенная в Красную книгу РФ.

Отлов переславской ряпушки проводили весной (май), летом (июль) и осенью (октябрь–ноябрь) 2015 и 2016 гг. по разрешениям на добычу объектов животного мира, занесенных в Красную книгу Российской Федерации. Рыб ловили ставными жаберными сетями длиной 50 м, высотой 5 м с размером ячеи 18 мм. Сетепостановки выполняли в расположенной на расстоянии около 1 км от северо-восточного побережья глубоководной котловине озера (глубина 18 м), в которой переславская ряпушка устойчиво обнаруживается с ранней весны до поздней осени. Одновременно использовали два одинаковых орудия лова: облавливали поверхностный (от поверхности до 5 м) и придонный (от 13 м до дна) горизонты. Весной

2015 г. в силу технических причин облавливали только придонный горизонт. Лов вели на протяжении 1 сут, время экспозиции орудий лова между проверками, как правило, составляло около трех-четырех часов, что обусловило лучшую сохранность содержимого пищеварительных трактов объектов исследования. За время исследований выполнили 80 сетепостановок, в результате которых добыли 901 экз. переславской ряпушки. В уловах также присутствовали другие виды: речной окунь (*Perca fluviatilis*), уклейка (*Alburnus alburnus*), плотва (*Rutilus rutilus*), густера (*Blicca bjoerkna*), налим (*Lota lota*) (табл. 1).

В процессе проведения биоанализа у ряпушки извлекали и замораживали пищеварительный тракт, анализ его содержимого и определение индекса наполнения (ИН) проводили в условиях лаборатории по стандартной методике [Методическое..., 1974 (Metodicheskoe..., 1974)]. Проанализировали содержимое пищеварительных трактов 522 особей переславской ряпушки.

Таблица 1. Состав уловов жаберной сети в поверхностном и придонном горизонтах оз. Плещеево

Table 1. Gillnet catch composition in surface and bottom water layers in Lake Pleshcheyevo

Вид Species	Поверхностный горизонт, экз. Surface water layer, ind.						Придонный горизонт, экз. Bottom water layer, ind.					
	Весна Spring		Лето Summer		Осень Autumn		Весна Spring		Лето Summer		Осень Autumn	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
Ряпушка Vendace	–	3	23	0	64	22	188	434	49	78	2	38
Окунь Perch	–	8	596	1310	0	0	59	11	177	1	159	305
Уклейка Bleak	–	68	23	7	0	3	2	0	1	0	0	5
Плотва Roach	–	0	0	0	1	0	0	0	0	0	46	13
Густера White bream	–	0	0	0	0	0	1	19	0	0	38	3
Налим Burbot	–	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В мае 2015 г. интенсивность питания ряпушки в придонном горизонте возрастала в светлое время суток (с 10 до 22 ч), а ИН достигал среднего значения 7.8 ‰ (табл. 2). В то же время в 2016 г. среднее значение ИН днем был ниже, а максимум наполнения приходился на вечерне-ночное время и достигал у некоторых особей 16.4–31.6 ‰. Поимка ряпушки в поверхностном горизонте с довольно высоким

ИН (10.4 ‰) свидетельствует в пользу того, что ночью отдельные особи мигрируют в верхние слои воды. Известно, что в это время года основу питания переславской ряпушки составляют мелкие представители отр. Cyclopoida [Кияшко, Половкова, 1983 (Kiyashko, Polovkova, 1983)]. Несмотря на то, что эти ракообразные встречаются в содержимом пищеварительных трактов в значительных количествах, до 6–7 тыс. экз.,

максимальные значения ИН в весенний период остаются низкими и не превышают 17.6 ‰. Очевидно, что ряпушка в это время года вынуждена проводить большую часть суток, непрерывно питаясь. Сравнительно высокие уловы ее свидетельствуют о повышенной двигательной активности в это время года (табл. 1).

Анализ суточных изменений ИН переславской ряпушки в июле 2015 г. показывает, что она способна питаться в верхнем наиболее прогретом слое эпилимниона (0–5 м), что

не было описано ранее [Малинин, Линник, 1983 (Malinin, Linnik, 1983)]. В июле 2016 г. такого явления не отмечалось – рыба в поверхностном горизонте не была поймана (табл. 2). Следовательно, в светлое время суток ряпушка не поднималась в верхние горизонты воды и интенсивно питалась в нижних, при этом максимальные ИН у отдельных особей были вдвое выше соответствующих значений 2015 г. и составляли 103–134 ‰ (табл. 2).

Таблица 2. Суточный ритм питания переславской ряпушки весной, летом и осенью 2015–2016 гг.

Table 2. Diel feeding periodicity of Pereslavl vendace during the spring, summer and fall of 2015–2016

Местное время Local time	Поверхностный горизонт Surface water layer								Придонный горизонт Bottom water layer							
	Объем выборки Sample number		Индекс наполнения, ‰ Fullness index, ‰						Объем выборки Sample number		Индекс наполнения, ‰ Fullness index, ‰					
			Среднее Average		Мин. знач. Minimum		Макс. знач. Maximum				Среднее Average		Мин. знач. Minimum		Макс. знач. Maximum	
	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016	2015	2016
Весна / Spring																
02:00	–	0	–		–		–		5	4	1.6	15.7	0	9.8	2.9	31.6
04:30	–	0	–		–		–		13	0	2.0		0.7		8.1	
06:30	–	0	–		–		–		12	64	1.4	4.6	0.5	0	6.3	21.2
10:30	–	0	–		–		–		30	0	6.0		0.7		14.6	
14:30	–	0	–		–		–		29	51	6.5	4.3	0.4	0.2	17.6	28.3
18:30	–	0	–		–		–		0	0						
20:00	–	0	–		–		–		8	18	6.6	10.8	1.6	5.7	13.7	16.1
22:00	–	3	–	10.4	–	8.1	–	12.7	8	1	7.8	16.4	2.8		13.1	
Лето / Summer																
01:00	2	0	20.0		20.0		20.0		4	3	6.1	3.6	0	0	16.5	6.1
04:00	1	0	0						6	0	16.4		4.8		43.1	
07:00	0	0							1	37	6.4	4.1		0.4		23.5
11:00	15	0	18.4		2.1		51.5		1	0	9.0					
13:00	0	0							0	24		57.1		3.9		134
17:00	7	0	19.8		9.1		51.3		0	8		27.0		1.2		68.6
20:00	0	0							31	6	25.3	47.4	22.3	11.8	62.0	103
22:30	0	0							4	0	24.9		11.6		33.2	
Осень / Autumn																
00:30	15	0	15.3		4.2		42.1		1	0	0					
06:00	22	6	10.5	4.8	4.2	0.1	42.1	10.3	0	6		1.3		0.4		2.0
09:00	21	0	7.1		0.5		18.1		0	0						
12:00	1	12	5.6	5.4		1.4		11.3	0	28		1.8		0.3		7.3
16:00	0	2		9.4		8.4		10.4	1	3	5.7	20.9		0.4		36.4
19:00	5	2	27.4	9.3	10.6	7.2	49.0	11.4	0	1		6.0				

Результаты наших гидроакустических исследований показывают, что в это время суток ряпушка образует шарообразные стаи из нескольких десятков особей, активно перемещающиеся в водной толще, преимущественно в мета- и гипolimнионе. Наиболее вероятно, что подъем стаи в поверхностные богатые зоопланктоном слои эпилимниона для питания происходит на короткое время, в течение которого этот холодолюбивый вид может находиться при более высокой температуре среды. Максимальные средние значения ИН (57.1 ‰) наблюдались в полдень и оставались высокими вплоть до ночного времени (57.1, 27.0, 47.4 ‰), на протяжении этого времени переславская ряпушка интенсивно питается. Далее наблюдалось снижение ИН до 3.6–4.1 ‰ вследствие переваривания и снижения интенсивности питания в темное время суток, о чем сообщалось ранее [Кияшко, Половкова, 1983 (Kiyashko, Polovkova, 1983)].

В октябре 2015 г. уловы ряпушки в придонном горизонте крайне низки (0.08 экз./ч постановки сети) и представлены особями с низкими ИН, значения которых не превышают 5.7 ‰. Уловы ряпушки в поверхностном горизонте значительно выше (2.67 экз./ч постановки сети), что, в совокупности с высокими ИН (до 49.0 ‰ у отдельных особей) свидетельствует об ее питании исключительно

в верхних слоях воды в это время года (табл. 2). Однако, осенью максимальные значения ИН наблюдаются не в светлое время суток, как летом, а после заката. Среднее значение ИН на закате (в 19 ч) составляет 27.4 ‰ и постепенно снижается на протяжении ночи, достигая своих наименьших значений после рассвета (9 ч) и к полудню. Обращают на себя внимание отдельные особи с высоким ИН (до 42.1 ‰), встречающиеся в это время года на протяжении всего темного времени суток.

В ноябре 2016 г. уловы ряпушки в придонном горизонте низки (1.6 экз./ч постановки сети) и представлены особями, средние значения ИН которых не превышают 6.0 ‰. Уловы в поверхностном горизонте еще ниже (0.9 экз./ч постановки сети), но средние ИН немного выше (4.8–9.4 ‰, до 11.4 ‰ у отдельных рыб) по сравнению с ИН особей, отловленных в придонном слое (1.3–6.0 ‰, до 36.4 ‰ у рыб в дневное время, рис. 9.9). Обращают на себя внимание высокие средние ИН у особей в дневное время (в 16 ч). Осенью 2016 г. максимальная накормленность ряпушки наблюдается в светлое время суток. Ночью среднее значение ИН в придонном слое составляет 1.3–1.8 ‰ и постепенно нарастает, достигая максимальных значений (2.1–6.0 ‰, до 36.4 ‰ у отдельных особей) днем (в 16 ч).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Суточный ритм питания переславской ряпушки невозможно описать некой простой закономерностью, которой бы подчинялись все особи популяции: степень наполнения пищеварительного тракта отдельных рыб заметно отличается от средней величины, характерной популяции в конкретный момент. По всей видимости, это признак наличия кратковременных вертикальных пищевых миграций, совершаемых не ежесуточно, а с более длительным интервалом.

В период летней термической стратификации оз. Плещеево ряпушка может совершать подъем в верхние наиболее прогретые слои эпилимниона только в те годы, когда биомасса зоопланктона в мета- и гипolimнионе не достаточна. Вероятно, энергетически оправданы лишь кратковременные выходы в теплые воды, т. к. энергозатраты при повышении температуры организма также возрастают.

Осенью условия существования переславской ряпушки сходны с таковыми в весен-

ний период: в результате дестратификации водоема от поверхности до дна устанавливается низкая температура и высокое содержание кислорода, также происходит снижение биомассы зоопланктона. Однако динамика уловов ряпушки, а также особенности суточного ритма питания указывают на различные стратегии управления затратами энергии в эти сезоны. Весной ряпушка активно двигается, питаясь многочисленными мелкими объектами, затрачивая на это энергию. Осенью ее двигательная активность снижена, благодаря чему удается экономить энергию перед нерестом.

Дальнейшие исследования закономерностей суточных вертикальных перемещений ряпушки потребуют анализа картины стратификации водной среды по температуре и растворенному кислороду, привлечения данных о вертикальном распределении зоопланктона, наблюдений суточной динамики вертикального распределения рыб гидроакустическим методом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову, Д.П. Карабанову, М.И. Базарову за помощь в отлове, Е.А. Боровиковой за проведение вскрытий и измерения материала и Н.А. Халько за обработ-

ку проб питания рыб. Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690102-9) при финансовой поддержке Национального парка “Плещеево озеро” (тема НИР “Современное состояние популяции переславской ряпушки”).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кияшко В. И., Половкова С. Н. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51 (54). Рыбинск, 1983. С. 112–125.
- Малин М. И., Борисенко Э. С., Герасимов Ю. В., Цветков А. И. Проблема придонной гипоксии озера Плещеево и вертикальное распределение ряпушки в этот период / Особо охраняемые природные территории: состояние, проблемы и перспективы развития. Материалы Всероссийской научно-практической конференции. Ярославль: Филигрань, 2018. С. 124–128.
- Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Функционирование озерных экосистем. Труды ИБВВ АН СССР, вып. 51 (54). Рыбинск, 1983. С. 125–159.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Czarkowski T.K., Martyniak A., Kapusta A., Wójcik A., Bowszys M., Wziątek B., Szamańska U., Kozłowski J. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland) // Archives of Polish Fisheries, 2007. Vol. 15. Fasc. 2. P. 117–128.
- Huusko A., Sutela T. Diel feeding periodicity in larvae of the vendace (*Coregonus albula* L.) and influence of food availability and environmental factors on food intake // Ecology of Freshwater Fish, 1998. № 7. P. 69–77.
- Kakareko T., Napiórkowski P., Kozłowski J. Diet composition and prey selection of vendace *Coregonus albula* in the mesotrophic, temperate Lake Ostrowite (Northern Poland) // Oceanological and Hydrobiological Studies, 2008. Vol. 37. № 1. P. 57–68. doi: <https://doi.org/10.2478/v10009-007-0036-z>
- Malin M. I., Zhdanova S. M., Bazarov M. I., Borisenko E. S., Malina Y. I., Tsvetkov A. I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo / Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014. Irkutsk: Asprint, 2014. P. 48.
- Szymańska U. Seasonal changes of food of vendace from the Maróz lake against a background of the food resources // Zeszyty Naukowe - Uniwersytet Szczeciński Acta Biologica, 2011. № 18. P. 17–35.

REFERENCES

- Czarkowski T. K., Martyniak A., Kapusta A., Wójcik A., Bowszys M., Wziątek B., Szamańska U., Kozłowski J. Feeding ecology of vendace, *Coregonus albula* (L.), in Lake Wigry (Northeastern Poland). *Archives of Polish Fisheries*, 2007, vol. 15, no. 2, pp. 117–128.
- Ekosistema ozera Pleshcheyevo* [The ecosystem of Lake Pleshcheyevo]. Leningrad: Nauka, 1989, 264 p. (In Russian).
- Huusko A., Sutela T. Diel feeding periodicity in larvae of the vendace (*Coregonus albula* L.) and influence of food availability and environmental factors on food intake. *Ecology of Freshwater Fish*, 1998, no. 7, pp. 69–77.
- Kakareko T., Napiórkowski P., Kozłowski J. Diet composition and prey selection of vendace *Coregonus albula* in the mesotrophic, temperate Lake Ostrowite (Northern Poland). *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2008, vol. 37, no. 1, pp. 57–68.
- Kiyashko V. I., Polovkova S. N. Питание и пищевые взаимоотношения рыб оз. Плещеево [Food and feeding relationships of fishes in Lake Pleshcheyevo]. *Funkcionirovanie ozyornyykh ekosistem: Tr. IBVV AN SSSR*, 1983, vyp. 51 (54), pp. 112–125 (In Russian).
- Malin M. I., Zhdanova S. M., Bazarov M. I., Borisenko E. S., Malina Y. I., Tsvetkov A. I. Vertical distribution and migration of vendace (*Coregonus albula* L.) in Lake Pleshcheyevo. *Abstracts 12th International symposium on the biology and management of coregonid fishes 25–30 August, 2014. Irkutsk: Asprint*, 2014, p. 48.
- Malin M. I., Borisenko E. S., Gerasimov Yu. V., Tsvetkov A. I. Problema pridonnoy gipoksii ozera Pleshcheyevo i vertikalnoe raspredelenie ryapushki v etot period [The problem of bottom hypoxia in Lake Pleshcheyevo and vertical distribution of vendace during this period]. *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii sostoyaniye problemy i perspektivy razvitiya. Materialy Vserossiyskoy nauchno prakticheskoy konferentsii. Yaroslavl: Filigran*, 2018, pp. 124–128 (In Russian).
- Malinin L. K., Linnik V. D. Plotnost i prostranstvennoe raspredelenie massovykh vidov ryb oz. Pleshcheyevo [Density and spatial distribution of mass fish species in Lake Pleshcheyevo]. *Funkcionirovanie ozyornyykh ekosistem: Tr. IBVV AN SSSR*, 1983, vyp. 51 (54), pp. 125–159 (In Russian).
- Metodicheskoe posobie po izucheniiu pitaniia i pishchevykh otnoshenii ryb v estestvennykh usloviakh* [Methodological guidelines for the studying fish feeding and trophical relationships in natural conditions]. M.: Nauka, 1974. 254 p.
- Szymańska U. Seasonal changes of food of vendace from the Marózlake against a background of the food resources. *Zeszyty Naukowe - Uniwersytet Szczeciński Acta Biologica*, 2011, no. 18, pp. 17–35.

STUDY ON THE PROBLEM OF PERESLAVL VENDACE (*COREGONUS ALBULA*) DIEL FEEDING PERIODICITY

M. I. Malin, I. P. Malina, I. V. Shlyapkin

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzski raion, Yaroslavl oblast, 152742, Russia, e-mail: mishuk@ibiw.ru*

Diel dynamics of stomach fullness of Pereslavl vendace, an endemic population of vendace (*Coregonus albula*) inhabits Lake Pleshcheyevo, is analyzed. Fish sampling is performed with gill nets in spring, summer and fall during 2015–2016. Gill netting was conducted in both surface (0–5 m) and bottom water layers. Time interval between net checks not exceed 3–4 hours. Total catch of 80 gillnetting efforts is 901 ind. of Pereslavl vendace, for 522 of them the fullness stomach index is determined. In some years when zooplankton biomass in meta- and hypolimnion is not enough for feeding, Pereslavl vendace is able to migrate in the upper and most warmer water layer during the period of summer thermal stratification of the lake. Pereslavl vendace living conditions during the spring and fall are similar but different values of catch per unit effort and diel dynamics of stomach fullness index in these periods are pointing to different strategies of energy use. During the spring vendace is spending energy on movements due to necessity to feed on numerous small objects. During the fall vendace movements are minimal for saving the energy before coming spawning.

Keywords: Pereslavl vendace, *Coregonus albula*, Lake Pleshcheyevo, seasonal dynamics, diel feeding periodicity

Научное издание

**Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
вып. 90(93), 2020 г.**

Рекомендуемый вариант цитирования статей:

... // Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. 2020, Вып. 90(93). С. ...

Recommended option for citing articles:

... // Transactions of Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, 2020. Is. 90(93). P. ...

Подписано в печать 23.06.2020. Формат 60×90 1/8.

Усл. печ. л. 13,63. Заказ № 20115. Тираж 150 экз.

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии ООО «Филигрань»
150049, г. Ярославль, ул. Свободы, 91, pechataet@bk.ru