

ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД





Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской (1910–1978)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН**



ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД

**СБОРНИК НАУЧНЫХ РАБОТ, ПОСВЯЩЕННЫЙ
100-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
ФИЛАРЕТА ДМИТРИЕВИЧА МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОГО**



Учреждение Российской Академии наук
Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН

БИБЛИОТЕКА

№ 63052

УДК 59
ББК 28.691

Редакционная коллегия:

доктор биологических наук *А.В. Крылов* (отв. редактор)
доктор биологических наук *И.К. Ривьер*
доктор биологических наук *Г.Х. Щербина*

Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Сборник научных работ, посвященный 100-летию со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. — Махачкала: Издательство «Наука ДНЦ», 2010. — 476 с.

В сборнике научных трудов, посвященном 100-летию со дня рождения выдающегося ученого Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского, представлены воспоминания о нем, анализ его работ, а также результаты современных исследований биоразнообразия, экологии и морфологии водных беспозвоночных континентальных вод, продолжающие традиции, заложенные одним из крупнейших гидробиологов страны. Сборник рассчитан на гидробиологов, ихтиологов и экологов широкого профиля

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

*Издание сборника осуществлено при поддержке
Программы фундаментальных исследований Президиума РАН
«Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие»*

ISBN 978-5-944341-54-9



© Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, макет, оформление, верстка, 2010
© Коллектив авторов, текст, 2010
© Издательство «Наука ДНЦ», 2010

Предисловие

Лучший пророк для будущего — прошлое.
Д. Байрон

Ни одной научной сессии, ни одного обсуждения научной работы, да и просто чаепитий сотрудников лаборатории Экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН не проходит без упоминания о Филарете Дмитриевиче Мордухай-Болтовском. И это не просто упоминания, это — планка, по которой оценивается честность, трудолюбие, творческий подход, оригинальность, знакомство с литературой, а зачастую и чисто человеческие взаимоотношения в коллективе. Всегда возникают вопросы: а как бы это оценил Филарет Дмитриевич? Заинтересовала бы его эта идея? Насколько она нова? Отвечает ли на основной вопрос: почему? Грамотные ли методы использованы?

Седьмого июля 2010 года исполнилось сто лет со дня рождения Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского. Эта весомая дата и чувство безмерной благодарности этому человеку и ученому, основателю лаборатории Зоопланктона и зообентоса, из которой выросло два научных подразделения ИБВВ РАН — лаборатория Биологии и систематики водных животных и лаборатория Экологии водных беспозвоночных — стали основным мотивом подготовки настоящего сборника.

В наше время оценка статей, опубликованных в сборниках научных работ, весьма занижена, по вполне понятным и объективным причинам приоритет отдан журнальным публикациям в рецензируемых и, что очень важно, переводных изданиях. Это позволяет познакомить с результатами исследований широкий круг ведущих специалистов мира. Но журнальная публикация должна быть квинтэссенцией долговременных наблюдений, подробно описанных в других изданиях, среди которых особую роль занимали и занимают сборники. Кроме этого, журнальные публикации имеют ряд существенных недостатков. Во-первых, их ограниченный объем не позволяет опубликовать списки видов, а также более подробный первичный материал, что выполняет важнейшую для следующих поколений исследователей функцию в понимании процессов, происходящих в водных экосистемах с течением времени. Во-вторых, как правило, автор журнальной публикации весьма ограничен в широте и глубине обсуждения и высказывании теоретических предположений о причинах тех или иных наблюдаемых процессов.

Статьи Филарета Дмитриевича, опубликованные в Трудах биологической станции «Борок», Института биологии водохранилищ, Института биологии внутренних вод, а также в других изданиях, — прекрасный пример грамотного описания полученных результатов, их глубокого обсуждения, а также уникального качества исследователя — составления долговременных прогнозов развития экосистем. Эти статьи, как и большая часть результатов всех его работ — ценнейшее наследие современных гидробиологов. Вот что специально для предисловия к настояще-

му сборнику написал доктор биологических наук, профессор Аграрного университета (г. Санкт-Петербург) *Валентин Борисович Сапунов*: «Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской — ведущий советский гидробиолог, один из создателей экологии водных экосистем. Его работы во многом определили развитие, как фундаментальных вопросов экологии водоемов, так и проблем, связанных с их рациональным использованием. Направление его исследований — систематика низших ракообразных, роль мейо- и макрозообентоса в трофических цепях, общие принципы организации биогидроценозов, процессы интродукции беспозвоночных из Балтийского и Каспийского регионов, экологические последствия эксплуатации атомных и тепловых электростанций для водоемов, поведение водных беспозвоночных <...>. Им сконструирован дночерпатель, позволяющий собирать пробы в литоральной зоне водоемов <...>. В 70-е годы прошлого столетия он составил прогностический список каспийских видов, которые могут в конце XX-го века попасть в Финский залив. Этот прогноз подтвердился <...>. Таким образом, фундаментальные идеи и методы полевой и экспериментальной работы, предложенные Ф.Д. Мордухай-Болтовским 30–40 лет назад, имеет еще не до конца реализованный научный и прикладной ресурс».

Открывают сборник очень теплые воспоминания дочери — Татьяны Филаретовны, благодаря которым у нас есть возможность познакомиться с историей семьи Мордухай-Болтовских и судьбой Филарета Дмитриевича. Кроме этого, и сотрудники лаборатории, а также коллеги из других научных учреждений РАН, кому посчастливилось работать и общаться с Филаретом Дмитриевичем, в полной мере использовать его богатое научное наследие, постарались поделиться воспоминаниями о нем. Это продолжает серию, начатую в книге «Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные» (Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. 416 с.), посвященной 95-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Читатели имеют возможность познакомиться с искренними и сердечными воспоминаниями, полными восторга и почтения к Учителю его учеников и коллег — *Галины Михайловны Пятаковой, Ирины Константиновны Ривьер, Николая Николаевича Смирнова, Ираиды Александровны Скальской, Валентины Никитичны Столбуновой, Нины Николаевны Жгаревой*. Богатейшее наследие Ф.Д. Мордухай-Болтовского, как фауниста, систематика и зоогеографа представлено в анализе его научных работ, который подготовил *Николай Михайлович Коровчинский*.

Большая часть современных изысканий сотрудников лабораторий ИБВВ РАН, связанных с изучением биологии, систематики и экологии водных беспозвоночных — это продолжение исследований Ф.Д. Мордухай-Болтовского, воплощение его идей, или направления, истоки которых легко угадываются в его работах. Нужно сказать, что сотрудники лабораторий всегда разделяли и разделяют слова Филарета Дмитриевича о гидробиологии: «Основное содержание гидробиологии, в сущности, заключается в раскрытии и изучении приспособлений организмов к условиям их существования. Эти приспособления, мудрые, часто удивительные и прекрасные проявляются в строении организмов, их жизненных циклах, физиологии, поведении. Изучая влияние любых

факторов среды на организм, мы исследуем его реакции и приспособления к этим факторам, и понимание их позволяет нам делать важные выводы и решать различные практические задачи» (Мордухай-Болтовской Ф.Д. Трофология водных животных. Итоги и задачи // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6 (83). С. 1136).

В работе И.К. Ривьер описано распределение, развитие, популяционная структура и изменчивость босмин Рыбинского водохранилища. Показано, что биология вида и антропогенное воздействие способствуют формированию популяций с разной структурой.

В глубокой и обширной статье Г.Х. Щербины представлены важнейшие для гидробиологов данные о таксономическом составе и сапробиологической значимости донных макробеспозвоночных пресноводных экосистем Северо-Запада России, собранные и тщательно проанализированные автором на протяжении 30 лет.

Две работы И.А. Скальской посвящены описанию зооперифитона. В первой статье на основе ряда параметров проведена его типизация для водохранилищ, озер и малых рек, во второй представлены данные об олигохетах в составе обрастаний в этих водных объектах.

Л.А. Семенова описала жизненный цикл, структуру популяции и многолетнюю динамику планктонной остракоды *Notodromas monacha* (O.F. Müller) (Crustacea, Ostracoda) Рыбинского водохранилища.

Н.Р. Архипова рассмотрела некоторые стороны экологии малощетинковых червей, обитающих в донных биоценозах Рыбинского водохранилища.

Вопросы о методах сбора проб водных беспозвоночных, которым так много внимания уделял Филарет Дмитриевич, освещены в работе В.И. Лазаревой, где приведены результаты сравнительного анализа орудий сбора зоопланктона.

Е.А. Соколова представила итоги изучения современного состава, структуры и динамики зоопланктона Рыбинского водохранилища, полученные на стандартных станциях в 2006–2008 гг.

С.М. Жданова рассмотрела структуру пищевой сети зоопланктона высокотрофного оз. Неро (Ярославская обл.), а А.Э. Добрынин — сезонную динамику вертикального распределения ветвистоусых ракообразных карстовых озер (Владимирская обл.).

Весьма примечательна работа В.И. Лазаревой, В.А. Гусакова, Т.Д. Зинченко и Л.В. Головатюк об уникальной системе Призльтона, где представлен подробный анализ видового состава мезофауны водотоков с различным уровнем минерализации вод.

Продолжает тему изучения рек три статьи. Работа С.Н. Перовой посвящена описанию таксономического состава и структуры макрозообентоса различающихся по гидрологическому режиму, степени антропогенного и зоогенного воздействия участков малой реки. Для этого же водотока Е.М. Коргиной представлен таксономический состав и распределение по продольному профилю плоских червей (Turbellaria). В работе А.В. Крылова, А.А. Прокина, Н.Ю. Хлызовой, С.Э. Болотова и Ю.К. Петрухина одно из центральных мест занимает вопрос изучения маргиналь-

ных участков в зонах смешения вод притоков и незарегулированных приемников.

Филарет Дмитриевич особое внимание уделял изучению строения водных животных. Это направление исследований представлено в работах *А.Г. Кирдяшевой* и *О.Д. Жаворонок*. Первым автором проанализированы морфологические и морфометрические характеристики *Daphnia curvirostris* Eulmann во временных водоемах бассейна Рыбинского водохранилища. Во второй статье рассматривается строение оральных слюнных желез водяных клещей, обеспечивающих внекишечное переваривание у представителей этой группы хелицеровых.

В нашем институте именно Филарет Дмитриевич начал комплексное изучение крайне сложной, важной и столь же интересной литоральной зоны водоемов, весьма образно определяя ее, как «государство в государстве» (Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Ч. 3. Труды ДГЗ. Вып. 12. Вологда, 1974. С. 158–195). Исследованиям мелководий посвящено несколько статей. *В.Н. Столбунова*, много лет с благословения Филарета Дмитриевича изучающая зоопланктон побережья разнотипных водных экосистем, рассмотрела структуру сообществ мелководий Иваньковского водохранилища, в результате чего определены наиболее информативные показатели для мониторинга зарослевых биотопов. *Н.Н. Жгарева*, также начавшая свои исследования под руководством Филарета Дмитриевича, на основе собственных данных проанализировала видовое богатство значимых таксономических групп макробеспозвоночных, обитающих в зарослях макрофитов разнотипных пресноводных экосистем бассейна Верхней Волги. В статье *А.В. Крылова, Д.В. Кулакова, И.В. Чаловой* и *О.Л. Цельмович* рассматриваются результаты экспериментальной работы с зоопланктоном в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц, которые способны оказывать существенное воздействие на сообщества гидробионтов локальных участков литоральной зоны озер и водохранилищ.

В сборник вошел печатный вариант базы данных инвазивных видов беспозвоночных, созданной безвременно ушедшим *А.И. Бакановым*. К сожалению, тот ресурс, на который ссылался Александр Иванович в краткой заметке, опубликованной в журнале «Биология внутренних вод», к настоящему времени оказался недоступен, и только наличие случайно распечатанного варианта у *И.А. Скальской* и ее труд по его набору, позволяет нам ознакомиться с базой «Freshwater invasion».

Авторы надеются, что сборник послужит сохранению памяти о прекрасном ученом, талантливом педагоге, самоотверженном и одновременно тонком человеке — Филарете Дмитриевиче Мордухай-Болтовском, а научные статьи будут интересны и полезны ученым, чья деятельность связана с изучением экологии водных экосистем.

А. Крылов

ЕЩЕ РАЗ ОБ ОТЦЕ...

© 2010 г. Т.Ф. Мордухай-Болтовская

Москва

Писать об отце немыслимо, не упомянув о его происхождении. Он очень дорожил своей родословной и свято берег все документы по истории нашего рода. Хотя в те времена это было небезопасно.

Когда я была подростком, он иногда усаживал меня рядом с собою и с торжественным, значительным видом доставал старый, невероятно потертый кожаный портфель. Он показывал мне дагерротипы, старинные пожелтевшие письма и фотографии, какие-то грамоты на вощенной бумаге. Но меня тогда интересовали только шляпки и красивые платья моих прабабушек, я слушала его невнимательно, и отец с досадой убирал портфель, огорченно качая головою. Поэтому драгоценный портфель он завещал моей сестре, с напутствием: «Хватать его и бежать в первую очередь в случае наводнения, пожара и прочих катаклизмов».

Что моя сестра и делала. Портфель путешествовал с нею повсюду, хранился в тайниках и почитался превыше всех вещей. В редкие свободные часы сестра еще умудрялась раскопать и разузнать что-то новое по истории нашего рода.

Существуют две версии происхождения нашей редкой фамилии. Согласно первой, в 16 веке был какой-то знатный татарин Мордук-хан по прозвищу Болт, который, очарованный своей новой родиной, остался на службе у русского царя и вскоре получил дворянское звание и имение в Могилевской губернии. Отец иногда шутил, что стоит посмотреть на меня, чтобы убедиться, что в роду были татары.

По другой версии, наши предки, получившие дворянское звание в 16 веке и записанные в 6 книгу русского дворянства, имели поместья в Могилевской губернии, которые путем удачной женитьбы объединили и стали называться Мордаховичи-Болотовичи (по названиям деревень). В дальнейшем, под влиянием польской шляхты, фамилия превратилась в Мордухай-Болтовские.

Более 300 лет наши предки селились в болотистых местах и разливах рек Могилевской губернии, поросших осотом, таволгой и мятой.

— Знаешь, — как-то сказала мне сестра, — когда я слышу запах таволги, мне всегда кажется, что я сейчас что-то вспомню. Что-то очень важное...

В роду Мордухай-Болтовских всегда рождалось много мальчиков. С невестами в уезде был, как сейчас говорят, «напряг» и молодые барчуки отправлялись за ними в близлежащий город Вильно. Там, на балах в дворянском собрании, они знакомились в основном с молодыми польками. (Сестра проследила это по фамилиям жен в нашей родословной). Юные шляхтянки грузили кареты с приданым, брали с собою своих нянек, кухарок и, распрощавшись с родителями, братьями и сестрами, плача, отправлялись замуж в дальние (по тем временам) края...

Вот почему в нашем роду было так много польских обычаев, например, рождественское меню, которое мы соблюдаем до сих пор.

Отец любил рассказывать историю про какую-то лихую шляхтянку Елену, которая подговорила своего мужа и его братьев отхватить у соседнего монастыря земли, принадлежавшие якобы Мордухай-Болтовским. Не знаю, насколько это правдиво, но отец красочно расписывал, как бой-баба Елена неслась на коне впереди захватывать монастырь со свитой своих свирепых родственников, а монахи, завидев их, разбежались врассыпную, подобрав рясы. Тут отец начинал особенно хихикать. Действительно, где-то в то время к деревням Мордухай-Болтовских была приписана деревня Бабенки, принадлежавшая ранее монастырю.

От тех времен мало что осталось — какие-то хозяйственные записи об оброках, сентиментальные письма, которые почти невозможно разобрать. Сестра раскопала какую-то легенду о молодом барчуке, утонувшем в пруду недалеко от господского дома и письмо умирающего помещика с назиданиями своим детям.

Мать моего прадеда, Дмитрия Петровича Мордухай-Болтовского Глафира Петровна Зыкова, родом из очень богатых в прошлом, но обедневших дворян Зыковых, жила на положении бедной родственницы у своих родственников Сухово-Кобылиных (ее бабушка была Сухово-Кобылина), где с ней через гусара Сухово-Кобылина познакомился Петр Мордухай-Болтовской, который очень любил ее всю жизнь.

Где-то в конце 17-го века Мордухай-Болтовские переезжают в Петербург. Наверное, чтобы молодые люди не прозябали в глуши,

а получали достойное образование и вращались в достойном обществе. Где жили наши предки первые петербургские годы, неизвестно, но родовым гнездом Мордухай-Болтовских считается старинный красивый дом с кариатидами по Эртелевому переулку, 3 (ныне ул. Чехова).

Семья росла, сыновья выросли, женились, некоторые уезжали из родового гнезда. Мой прадед, дед моего отца Дмитрий Петрович Мордухай-Болтовской, вскоре после женитьбы на Марии Ивановне Власовой, снял большую квартиру на ул. Рыночной (ныне Гангутской) и жил там до самой своей смерти, а его потомки, в частности и я, до конца 70-х прошлого века.



Фото 1. Ул. Гангутская — дом № 10 в центре.

Действительный статский советник Дмитрий Петрович Мордухай-Болтовской был полноватым мужчиной с добрым широким лицом, бородкой и густыми русыми волосами и больше походил на купца, чем на чистокровного дворянина. Его жена Мария Ивановна была маленького роста, изящная, с крупноватыми для такой хрупкой женщины чертами лица. Большие, живые черные глаза и вьющиеся черные волосы делали ее некрасивое лицо привлекательным. Она была необыкновенной женщиной — талантливой, щедрой, умной. Дочь лекаря и обедневшей дворянки, она, на самом деле была

незаконной дочерью знатного петербургского вельможи. Родной отец позаботился о хорошем образовании дочери, нашел ей прекрасного жениха и дал хорошее приданое.



Фото 2. Мария Ивановна, бабушка Филарета Дмитриевича.

Отец хорошо помнил свою бабушку. Иногда он говорил, что я чем-то похожа на нее. К сожалению, я мало что помню из его рассказов о ней — пожалуй, только то, что она была необыкновенно привязана к своему мужу и горячо любила его. Но после его смерти, тем не менее, не потеряла интерес к жизни и продолжала писать свои рассказы, подписывая их псевдонимом «Митина» по имени мужа.

У Марии Ивановны и Дмитрия Петровича Мордухай-Болтовских первой родилась девочка Антонина, которая умерла в младенчестве. Затем, один за другим, родились 6 мальчиков. На лето вся семья отправлялась в родовое имение Тетьково в Тверской губернии на реке Медведице. Мария Ивановна, как могла, помогала



Фото 3. Тетьково. Господский дом.

крестьянам. Заботилась о сельской школе, привозила из Петербурга книги. Каждый день с 9 до 12 она принимала больных во флигеле — кому лекарство даст, кого в больницу направит, а кого просто выслушает и даст кулек с чаем, сахаром да баранками.

На фото 4 крайний слева — Дмитрий Дмитриевич, отец Филарета Дмитриевича. В селе Верхняя Троица она присмотрела казачка для мальчиков — 14 летнего Мишу Калинина из бедной много-

детной семьи и увезла его в Петербург. Миша, будущий Всесоюзный староста, был ровесником моего деда Дмитрия Дмитриевича, отца Филарета Дмитриевича. Эксплуататор и эксплуатируемый дружили — даже после революции. В нашей семье хорошо помнят, как Михаил Иванович Калинин прислал значительную сумму денег моему деду, когда узнал, что тот тяжело ранен. Это было в 1942 году в Пятигорске. Дмитрий Дмитриевич шел на лекцию в пединститут, когда началась бомбежка...



Фото 4. Семья Мордухай-Болтовских. 1897 год.

В дальнейшем Дмитрий Дмитриевич и Михаил Иванович Калинин иногда встречались и подолгу беседовали. А когда какой-то особо рьяный биограф Калинина написал, что хозяйка была подростка Мишу по лицу, Калинин не побоялся дать опровержение в газету. Хотя заступаться за эксплуататоров тогда было для него небезопасно — у самого сидела жена...

После революции в квартиру на Рыночной стали подселять рабочие семьи, но потомки Мордухай-Болтовских продолжали жить там в двух больших комнатах. Так получилось, что я жила в квартире моих предков в 1970-е годы, когда училась в институте, и позже, когда в военной академии учился мой муж.



Моя тетя, Елена Сергеевна Мордухая-Болтовская, у которой я жила, была ровесницей отца и женою его двоюродного брата Саши.

Она выходила замуж в 1930-е годы еще на Эртелев переулок. В блокаду умерли все ее близкие и, когда после эвакуации она вернулась в Ленинград, ее квартира была занята совсем другими людьми. Оставшиеся в живых после войны родственники на Рыночной выхлопотали для нее комнату (бывшую людскую) в коммунальной квартире, которая раньше принадлежала Дмитрию Петровичу Мордухай-Болтовскому, деду Филарета Дмитриевича.

Густонаселенная квартира жила по всем правилам советской коммуналки — топали, как слоны, соседи, катался по коридору на велосипеде чей-то ребенок, скворчали, шипели и булькали сковородки и кастрюли на 5 плитах в кухне, выстраивалась очередь в туалет, звонили разноголосые звонки. Порою соседи ругались и скандалили, даже дрались, а потом собирались у кого-нибудь и, как ни в чем ни бывало, пели песни и щедро угощали друг друга со своих сковородок. Отец в то время тоже жил в Ленинграде и иногда приходил к нам в гости. Они подолгу разговаривали с Еленой Сергеевной, вспоминая 30-е годы, ушедших родственников и друзей.

— Ну что, — спрашивал отец, — бродят тут у вас тени предков?

— Не только бродят, но и прячут нужные мне вещи, — жаловалась не утратившая чувство юмора Елена Сергеевна. — Правда, потом всегда возвращают, если попросить. Родные, все-таки...

— Сегодня ночью опять кто-то скрипел половицами у зеркала, — охотно включалась в разговор я. — Наверное, красавица Лидия Анатольевна (свекровь моей тети) поправляла свою высокую прическу у зеркала.

Портрет Лидии Анатольевны висел у нас в 14 метровой комнате между зеркалом и древним шкафом. Иногда я просыпалась от напряженного, пристального взгляда моей прабабушки Марии Ивановны. Ее портрет стоял прямо перед моим диванчиком.

Сейчас, когда я приезжаю в Петербург, всегда иду к дому моих предков. Наших скандальных соседей давно расселили в спальные районы. На старинном балконе, где когда-то стояли старые коляски, санки и сушилось белье, вьются цветы и стоят нарядные белые стулья. Во двор-колодец теперь не войти — он забит иномарками и закрыт железными воротами. Вход в подъезд сторожит свирепый секьюрити. Я стою и смотрю на красивый белый дом № 10 на Гангутской улице. Там, в его хорошо отремонтированных стенах, среди дорогой мебели прячутся души моих предков — скрипят половицами по ночам, плачут о былом...

Я часто представляла себе жизнь моих предков в этой квартире. Мария Ивановна, должно быть, писала свои рассказы поздними осенними вечерами, когда все уже спали. Гулким эхом раздавался дождь и редкие шаги во дворе-колодце, а она поскрипывала перышком, облокотившись о свое бюро. Где-то в этом дворе был зеленый абажур, давший название одному ее рассказу... По утрам, наверное, громко топал сапогами истопник, швырял дрова возле печки. Кухарка гоняла туда-сюда казачка Мишу и его быстрые шаги раздавались по длинному коридору то к двери, то от двери. Начинала гудеть жарко истопленная печь, вкусный запах обеда распространялся по квартире. Мария Ивановна накидывала на плечи шаль, выходила на балкон и смотрела, как из гимназии по Соляному переулку бежали ее светлоглазые, румяные сыновья в высоких гимназических фуражках, дрались ранцами, кидались снежками. Вся большая семья садилась за стол. Мальчики с аппетитом уписывали свежие щи, рассказывали о новостях в гимназии. Весело звенели ложки, и Мария Ивановна с любовью смотрела на сыновей: «Кем-то вы станете, мальчики мои, что-то с вами будет?»

Судьба сыновей сложилась по-разному. Петр умер рано, Владимир был репрессирован за дворянское происхождение, сидел в лагерях, после реабилитации доживал век в Москве со своей любимой женою, бывшей шансонеткой. Брак молодого дворянина с «танцоркой» был в те времена мезальянсом, но умная Мария Ивановна не мешала счастью сына и дружила с его женою больше, чем с другими снохами.

Иван и Александр умерли в блокаду и покоятся на Пискаревском кладбище вместе с другими жертвами блокады. Константин, самый младший, был единственным, кто эмигрировал во Францию после революции, где вскоре умер от чахотки. Дмитрий, отец моего

отца, был выдающимся философом и математиком. Книга о нем вышла в 90-е годы прошлого века в серии «Философы 20 века». Он перевел Евклида, его перу принадлежат выдающиеся труды по философии, такие как «Средние века» и «Сон и сновидения».

Со своей женою, Людмилой Филаретовной Ганжулевич, матерью моего отца, Дмитрий Дмитриевич познакомился, когда преподавал математику в Варшавском университете. Отец Людмилы Филаретовны, Филарет Серапионович, был мировым судьёю, человеком исключительно справедливым и добрым. Его жена умерла, не дожив до 40 лет, и все заботы о семье и хозяйстве взяла на себя 18 летняя Людмила, моя бабушка. В семье были еще сестры Ксения, Вера и Татьяна, в честь которой назвали меня (она была детским хирургом и спасла пенициллином мою маму от родильной горячки), а также младший брат Всеволод.



Фото 5. Семья Людмилы Филаретовны Ганжулевич — матери Филарета Дмитриевича. Крайняя слева в нижнем ряду — Людмила Филаретовна.

В своих воспоминаниях бабушка писала, что когда к ней впервые должен был прийти знакомиться молодой приват-доцент Дмитрий Дмитриевич Мордухай-Болтовской, она представляла его почему-то черным, мрачным большим мужчиной с бородою (вроде Миклухо-Маклая) и была приятно удивлена, когда появился худенький, светловолосый и светлоглазый, невысокий молодой человек. Молодые люди понравились друг другу, и хотя пылкой любви между ними не было, их супружеская жизнь сложилась исключительно удачно.



Фото 6. Людмила Филаретовна и Дмитрий Дмитриевич — жених и невеста. 1906 год.

Как полагалось в те годы, новобрачные сразу же поехали в свадебное путешествие по Европе, но молодая жена так скучала по отцу, сестрам и по пропахшей цветами и клубникой даче под Варшавой, что запросилась домой и не захотела ехать дальше. О чем потом жалела всю жизнь...

Отец появился на свет, когда в семье уже был старший сын Дима, а через некоторое время родился любимец семьи пухленький, улыбочивый Степан (Стива, как его называли в семье). На фотографии 1916 года моя бабушка, в приталенном пальто, в шляпе с невероятным пером уже с тремя сыновьями: мрачноватый, с крупными чертами лица Дима, круглолицый, улыбающийся Стивочка и Филарет в матросском костюмчике — не по-детски серьезные глаза, упрямая складка губ, высокий лоб. Отец всегда отличался от своих братьев серьезным выражением лица и напряженным, упрямым взглядом.



Фото 7. Людмила Филаретовна с сыновьями, крайний слева — Филарет.

Отец мало что помнил о революции — взволнованные разговоры, испуг на лицах родителей, причитания прислуги, толпы и беготня на улицах, бесконечные сборы, затем переезд в Ростов-на-

Дону. Школьные годы отца — это бесконечная череда каких-то нелепых экспериментов, например, групповое обучение, когда за успеваемость группы отвечал только староста. История России была запрещена вообще — она начиналась с 1917 года. Я всегда удивлялась, откуда отец имел такие обширные знания по истории при таком обучении — вероятно, благодаря родителям, книгам, и, конечно, своему огромному интересу к этому предмету.

На подростковых фотографиях отец всегда чем-то занят — то смотрит в микроскоп, то читает, то занимается гербарием. Интересов у него было множество, но интерес к естественным наукам, конечно, превалировал уже тогда.

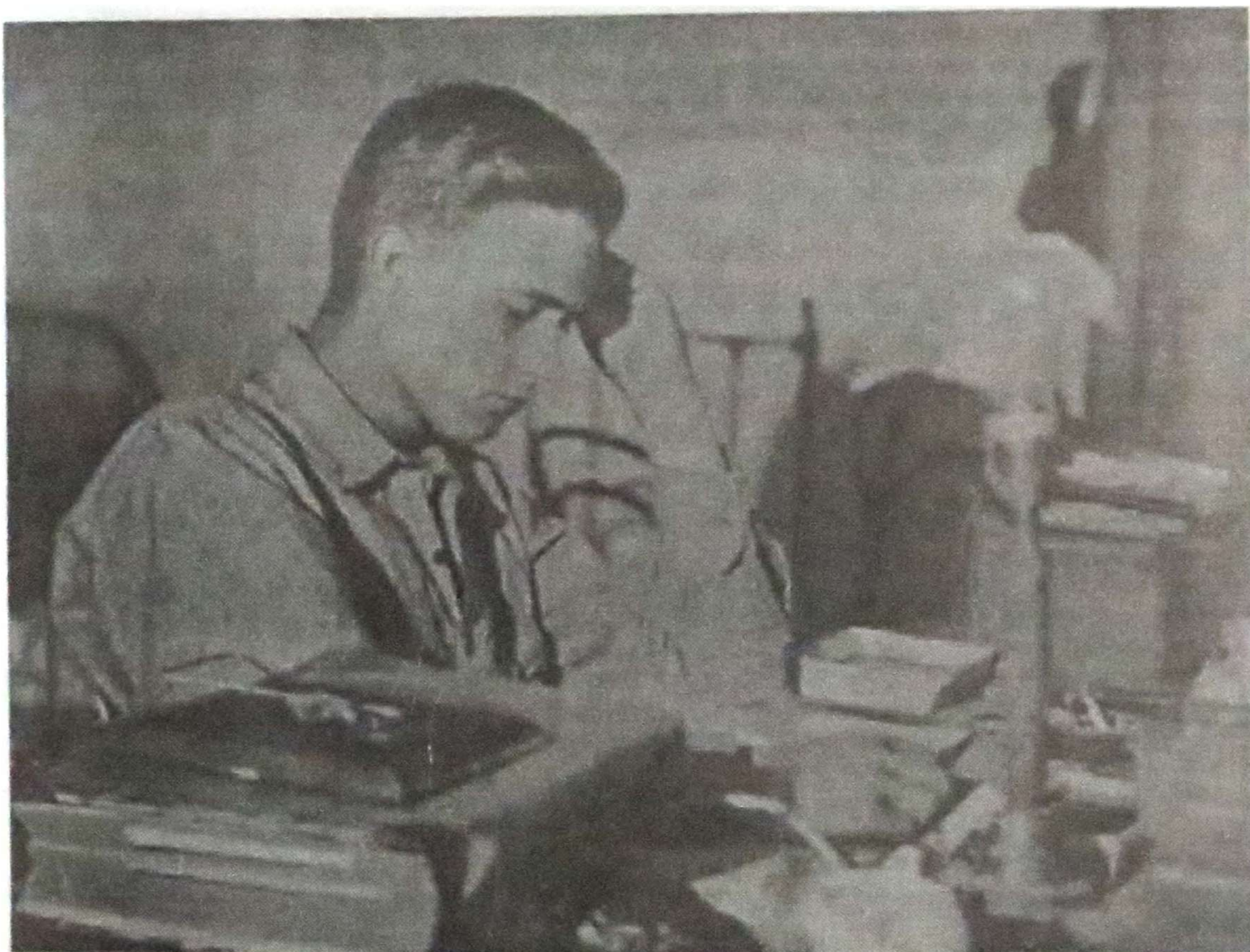


Фото 8. 14-летний Филарет за рабочим столом.

После окончания школы отец поступает в Ленинградский университет на факультет естественных наук. Он живет в семье своего дяди Ивана Дмитриевича на Эртелевом переулке, в комнате со своим младшим двоюродным братом Колей. Отец жадно впитывает в себя город своих предков. Бродит по его улицам, подолгу стоит на набережной Невы, посещает знаменитые места, ходит по музеям и паркам...

Учреждение Российской академии
наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН
БИБЛИОТЕКА
ИНВ. № 63052

— «И нету покоя, плененным тобою, вдали от тебя, Петербург!..», — любил повторять отец стихи Блока.

Вскоре неожиданно, от ангины, умирает двоюродный брат отца 24 летний Коля, красивый, черноглазый любимчик матери — Лидии Анатольевны. Отец тяжело переживает смерть молодого человека. Его старший двоюродный брат Саша женится и приводит в дом Елену Сергеевну, которую я упоминала ранее. Во время блокады, в 1942 году от голода умирают все: Иван Дмитриевич, Лидия Анатольевна, Саша, его маленькая дочь Марианна... Чудом выжила только Елена Сергеевна — с тяжелой дистрофией она была эвакуирована в Чирчик, откуда вернулась в 1945 году.



Фото 9. 1930-е годы. Филарет с братьями, крайний слева — двоюродный брат Саша.

Возможно, такая же участь ждала и моего отца, если бы он остался в Ленинграде...

Сохранилась переписка отца с его родителями тех лет. Его отец, Дмитрий Дмитриевич, советует ему посетить своих старых коллег-профессоров, присылает список книг, которые надо бы почитать, горюет о смерти племянника Коли, рассуждает о жизни и смерти вообще. Письма Людмилы Филаретовны совсем иные: хорошо ли питается Фоня (так называли моего отца в семье), не истратил ли попусту деньги, присланные ему на новый костюм. Возмущается, что Фоня не носит теплое пальто, купленное специально для Ленинграда и сетует, что Фоня «... должно быть, ходит совсем раздетый по ленинградским лужам...».

Вскоре отца отчисляют из университета. Кто-то выкрал его письмо с описанием «буржуазной» вечеринки и комсомольская ячейка вынесла свой суровый вердикт. Я думаю, что мой отец, красивый, обаятельный, хорошо воспитанный, с его высоким интеллектом, способностями, неординарным мышлением, просто был объектом зависти для многих. Плюс дворянское происхождение...

Отчисление не стало трагедией для отца. Он занимается самообразованием, ездит в Москву сдавать экстернатом экзамены и получает высшее образование. В конце 30-х годов он уже преподает в Ростовском университете. Там он знакомится с моей мамой (она была его студенткой) и женится на ней в 1941 году.

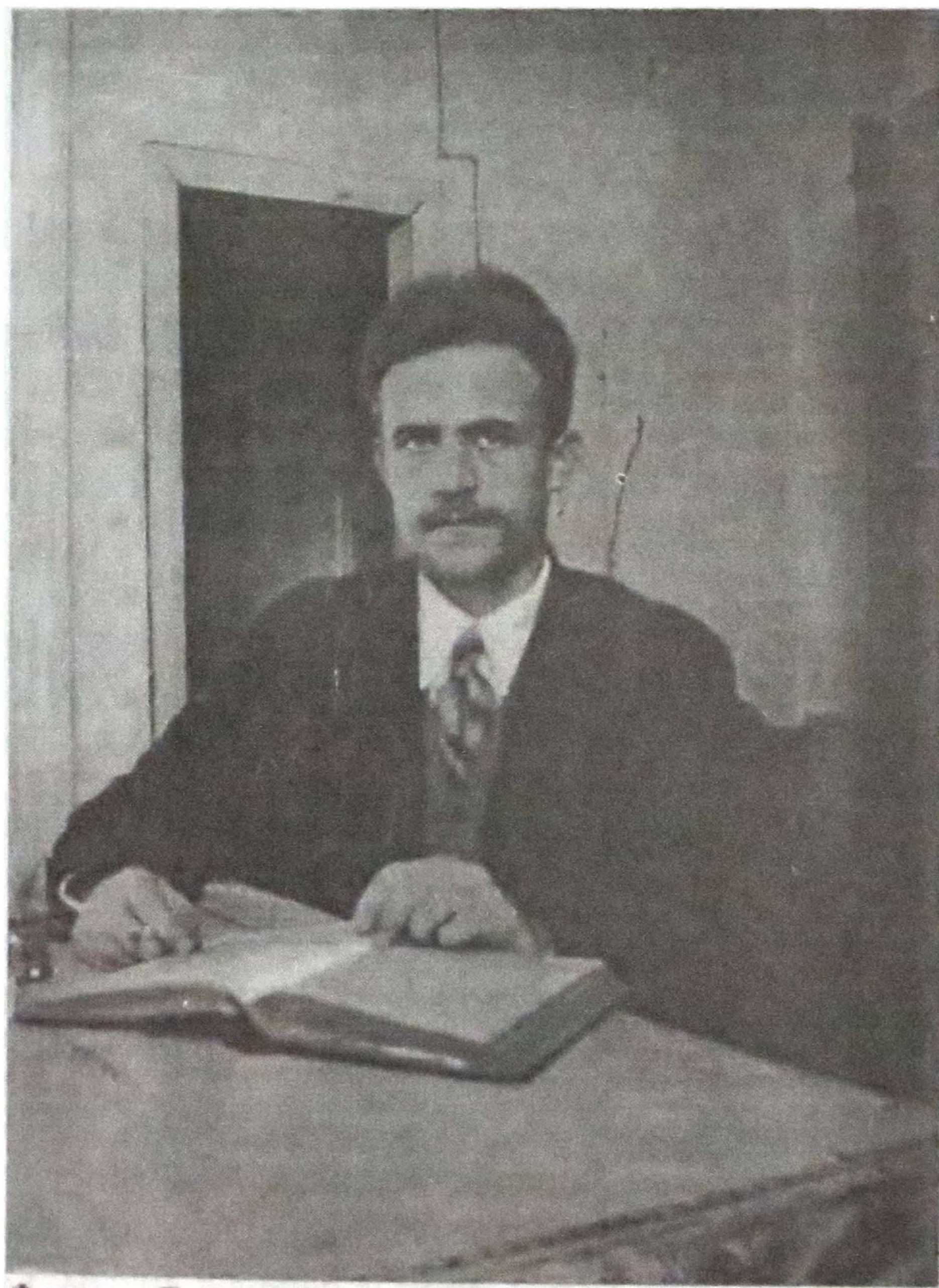


Фото 10. Филарет Дмитриевич — преподаватель Ростовского университета.



Фото 11. Филарет Дмитриевич и Эмилия Дмитриевна Мордухай-Болтовские вскоре после свадьбы. 1941 год.

Я не ставлю себе задачу написать о профессиональной деятельности отца и о его становлении, как ученого. Я уже писала о своем отце, как об отце и думала, что когда-то смогу написать о нем, как о человеке. С годами мне стало многое понятно в его поведении, и те его поступки, которые вызывали мое осуждение и неприятие, стали объяснимы и даже закономерны. Но я не берусь дать ему психологическую характеристику, как личности. Он был слишком противоречивым, слишком, как сейчас говорят, неадекватным, разноликим, неуловимым...

Он был добрым и великодушным, но мог быть и злым и скупым. Он был общительным, веселым, коммуникабельным, но у него бывали периоды черной меланхолии, когда он становился неконтактным и угрюмым. Он был терпеливым и методичным, но иногда «рвал и метал» и был подвержен вспышкам ярости. Он был невероятно доверчивым, буквально обожествлял одних людей и, в то же время, ни с того ни с сего, люто ненавидел других. Он тонко чувствовал природу, поэзию, искусство, был духовным человеком,

но охотно смеялся над пошлыми шуточками. Он был по-детски открытым и незащищенным, но, в то же время, иногда становился подозрительным и злопамятным. Он был разным. Он был неоднозначным. Он был уникальным.

Но каким бы ни был мой отец, он никогда не был хитрым, расчетливым, подлым, жестоким и мстительным. За все свои ошибки он расплачивался собою, своей жизнью, своим благополучием, никому не причиняя зла. Он не только внес свой вклад в науку, он зажигал искры духовности и добра вокруг себя. Наверное, поэтому его помнят до сих пор...



Фото 12. Филарет Дмитриевич с автором, Татьяной Филаретовной.

КАК Я ПОМНЮ...

© 2010 г. Н.Н. Жгарева

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

Прошло уже много лет после кончины Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского, но я до сих пор помню саднящее чувство утраты и досады, что мне так мало довелось общаться с таким замечательным человеком. В тот день — 20 августа — мы вернулись из рейса и тут такая скорбная весть! Я тогда подумала: «Вот всё и кончилось...».

Накануне рейса Филарет Дмитриевич попросил меня начертить графики для какой-то статьи. Он иногда давал задания что-нибудь нарисовать, например, для монографии по Волге или графики для статей. Это было общелабораторное дело, поэтому кто мог, тот и делал. Сам он себя неважно чувствовал и был дома. Я принесла выполненную работу, он посмотрел, поблагодарил, заметив, что, оказывается, я хорошо черчу. Потом, как бы оправдываясь, сказал, что вот сейчас в больницу кладут подлечиться, а когда я вернусь из рейса, а он выйдет из больницы, мы посидим и посмотрим мои материалы. Я очень обрадовалась, так как последнее время Филарет Дмитриевич был все время занят, много работал, аспиранты, сотрудники... Мы все знали, что он серьёзно болен, вероятно, уставал. И не для всех времени хватало.

Первая моя встреча с Филаретом Дмитриевичем произошла, когда я училась на втором курсе Ленинградского университета. У нас еще не было распределения по кафедрам, но мы для выбора специализации и ознакомления ходили на некоторые из них. В то время исполняющим обязанности заведующего кафедрой ихтиологии и гидробиологии (как оказалось, совсем недолго — всего один год) был Ф.Д. Мордухай-Болтовской. К нам Филарет Дмитриевич отнесся с большим вниманием и пригласил на свою лекцию о происхождении латинских названий водных животных. Лекция была такая необычная и интересная, что впечатление от нее осталось у меня на всю жизнь. Было только очень жаль, что конспект лекции у меня получился куцый, а публикации ее не было. Да и техники та-

кой, к сожалению, не было, чтобы можно было бы записать ее на видео. Передать его эмоции невозможно, это надо видеть!

В другой раз при нашем посещении кафедры (уже более заинтересованном!) Филарет Дмитриевич рассказывал нам о проблемах гидробиологии, и, в частности, предлагал заняться дафниями. Оказывается не все так просто с ними, какие-то морфофункциональные особенности... Говорил он очень увлеченно и интересно, но из нашей группы никто не заинтересовался этой мелкой водяной блохой, которую на малом практикуме в микроскоп рассматривали все. Мы с нашим юношеским максимализмом мечтали о морях-океанах, коралловых рифах, акулах. Какая там дафния! Мелкота! Вот промысловые морские беспозвоночные — это да! Но и теперь, оказывается, с дафниями не все ясно! Прав был Филарет Дмитриевич! И вообще, как показало время, он во многом был прав.

По окончании обучения мы с подругой собрались ехать на Сахалин, подписали распределение на работу в СахТИНРО. Ждали, когда придут подъёмные деньги, но что-то «сломалось» там наверху, и нам пришел отказ. В поисках работы наши руководители писали и звонили в разные организации, пытались найти возможные варианты. Везде отвечали, что молодых специалистов уже набрали по распределению, а вакансий никаких нет. Аспирант Филарета Дмитриевича В. Сергеев (кстати, он изучал механизм питания макротрицид, увлёк его, все-таки, руководитель морфофункциональными особенностями!) позвонил и в Борок. Ответ был не утешительный: есть ставка младшего научного сотрудника, но Филарет Дмитриевич не хочет менять ее на старшего лаборанта. Время шло, а я прочно «висела в воздухе».

Но все-таки я попала на Рыбинское море! Сначала в лабораторию ихтиологии на временную ставку, а через два месяца пришла к Филарету Дмитриевичу. После испытательной беседы, когда я пыталась сказать, что хотела бы заниматься циклопами, он предложил мне исследовать или фауну зарастающей литоральной зоны, или... ничего! Оказывается, эта тема Филарета Дмитриевича очень интересовала, а с зоопланктоном в лаборатории было все в порядке. Я же в восторге не была! Дело в том, что и курсовую и дипломную работы я выполняла именно по фауне зарослей макрофитов на Японском и Баренцевом морях, и отлично представляла, какое разнообразие видов меня ждет. Да еще и пресноводную фауну я знала

только в объеме большого практикума. Но выбора не было! Боялась только, что не оправдаю надежд Филарета Дмитриевича.

Вот так я стала работать под руководством замечательного человека, крупного ученого, о чем даже и не мечтала! К сожалению, всего только пять лет.

Когда Филарет Дмитриевич набросал мне программу исследований фитофильных сообществ беспозвоночных, я про себя подумала, что всему коллективу Института биологии внутренних вод работы хватило бы на много лет! Там было все: видовой состав, структура, сезонная динамика (следовало проследить за судьбой биоценоза и зимой, в период отсутствия зарослей); внутри- и межбиоценотические связи (выявить их на основе знаний по биологии компонентов ценоза); суточные миграции организмов, их поведение (движение, способ питания, размножение); трофические связи (в том числе с рыбами и птицами!).

Поскольку фитофильные сообщества наиболее богатые и разнообразные, в первую очередь следовало подумать над методами их сборов. Для количественного учета желательно было усовершенствование специальных орудий отбора проб, имея в виду отсутствие универсальных приборов для макро- и мезофауны, для разных макрофитов. Естественно, что требовался и учет факторов среды. Из абиотических факторов важны уровень, глубина, температура, свет, содержание кислорода (особенно летними ночами), количество взвеси. Для учета условий питания могли понадобиться сведения о микроорганизмах. Постановка наблюдений на моделях, имитирующих макрофиты, могла бы дать возможность выяснения некоторых вопросов, связанных с передвижениями, миграциями, откладкой яиц и т.д. В прикладном аспекте важно было найти характерные признаки реакции на воздействие антропогенных факторов — влияния уровня режима, искусственного подогрева, эвтрофирования, загрязнения.

Вот такая программа мне была предложена на четыре года. При этом Филарет Дмитриевич сказал, что его не очень интересует, когда я ее буду выполнять, а от общелабораторных дел я не должна уклоняться! То есть проведение конференций, подготовка к публикации сборников статей, монографий, сбор материала в стандартных рейсах — это общее дело. Сам Филарет Дмитриевич свое время не делил на рабочее и свободное, кажется, что наблюдение за

природой просто было образом его жизни, а заодно и работой, которую он очень любил.

Начало моих исследований было нелегким. Я долго набирала материал, придумывала, как адекватно учесть количество беспозвоночных, маялась с определением видового состава. Филарет Дмитриевич меня поторапливал, желая быстрее получить результаты. Когда он вызывал на «ковер», я шла в кабинет с трепетом: вдруг будет меня журить за какие-нибудь промахи (такое ведь тоже было), а огорчать его очень не хотелось. Он иногда мог вспылить, но никогда не мог унижить человека. В свое время ему самому досталось много недостойного и несправедливого отношения со стороны людей завистливых и даже подлых. По-моему, это было противно его натуре. Чаще все заканчивалось конструктивной беседой, и чувство собственного достоинства не страдало.

Он очень искренне радовался и гордился успехами своих учеников. Не знаю, как других, но меня хвалил не часто (собственно не за что было), но всегда поступал очень тактично. Был такой случай. Как-то во время отсутствия Филарета Дмитриевича в Борке, я, обрабатывая пробы из Иваньковского водохранилища, вдруг нашла рачка корофиума! Конечно, очень удивилась, побежала с препаратом к сотрудникам, так как по моим понятиям этот вид в наших краях не встречался. Но меня с ходу осадили, сказали, что это не открытие, а давно известный факт. Я еще раз удивилась, но подумала, что еще недостаточно знаю здешнюю фауну, вдруг может быть, хотя быть этого не может! Приехал Филарет Дмитриевич и, как всегда, стал интересоваться, что мы тут натворили в его отсутствие. Просматривая мои карточки, тут же обратил внимание на злосчастного корофиума.

— Это что?

— Да вот, нашла.

— Не может быть! Покажите.

А я этот препарат не сохранила, затерялся где-то. Филарет Дмитриевич очень интересовался каспийскими вселенцами, вопрос принципиальный, а я доказать не могу.

— Может Вы его спутали с водяным осликом?

— Да нет, как же их можно спутать, я сама была удивлена, я его показывала..., мне сказали...

— Кому показывала? Пошли....

Но свидетель отказался подтвердить (не помню, не показывала, не знаю...). Тогда Филарет Дмитриевич говорит мне:

— Или Вы сознайтесь, что спутали с осликом, или докажите... не может быть, чтобы корофиум был в одном экземпляре.

Целую неделю я просматривала пробы из того района, но ничего не нашла. В полном отчаянии, потому что потратила столько времени без результата, что такая растяпа и не могу ничего доказать, прихожу к шефу, опустив повинную голову. И он меня спасает, предполагая, что, может быть, банка под пробу была плохо вымыта. Я тут же пересмотрела эту пробу и нашла остатки от засохших амфипод (антенны, эпиплевры, гнатоподы).

— Филарет Дмитриевич, — говорю, — Вы были правы, банка была грязная!

Он просмотрел мои трофеи, улыбнулся и сказал, что теперь верит, что я не могла перепутать водяного ослика и корофиума. Я была просто счастлива, ведь Филарет Дмитриевич таким образом меня похвалил, признавая мою квалификацию! Конечно, для себя из этой истории я извлекла очень полезные выводы.

И еще один раз я помню, как руководитель меня похвалил. Мне надо было написать статью по влиянию подогретых вод на фитофильную фауну. Материал был большой, и мысли вроде были, как его представить, но написать кратко не получалось. Филарет Дмитриевич, глядя на мои мучения, предложил свою помощь. Я ему показала текст, графики, рассказала свои соображения. Он сказал, что я уже больше него разбираюсь в этом биоценозе, и взял домой на вечер все материалы. На следующий день мы еще поговорили, и я увидела, насколько логично и кратко можно все изложить. Дальше осталось немного доработать, и статья была готова. Филарет Дмитриевич предложил мне написать ее в соавторстве: все-таки он повозился с моим материалом, да и напечатают ее быстрее. Статья вышла уже после его кончины, но я всегда гордилась и горжусь тем, что наши фамилии стоят рядом.

Когда я ехала в Борок, мне рассказывали, какие крупные ученые «киты» там работают. Вспоминаю свое первое выступление на лабораторной отчетной сессии. Полный актовый зал. У меня не было никакого опыта выступления перед большой аудиторией, материал новый и еще не совсем я сама в нем разбираюсь. Оробела катастрофически и не помню себя от страха! (Можно себе представить мой доклад, если Людмила Григорьевна Буторина потом ска-

зала, что я была похожа на ту Унтер-Пришибеевскую вдову, которая сама себя высекла.) Изложила я свой материал и стою, ни жива, ни мертва. Вдруг встает Михаил Михайлович Камшилов, ученый с мировым именем, и задает вопрос по теме доклада. Я пытаюсь сформулировать в ответ свои мысли, но мой лепет был, вероятно, не убедителен, потому что поднимается Филарет Дмитриевич и начинает за меня отвечать. Между двумя крупными учеными завязывается интересная дискуссия. Я вдруг понимаю, насколько оказывается значимы мои результаты, которые сама я не оценила. Кстати, Михаил Михайлович и Филарет Дмитриевич ровесники, в этом году им обоим 100 лет со дня рождения.

А однажды я была начальником у своего шефа. Как-то в начале лета Филарет Дмитриевич, вероятно, захотел отдохнуть и пойти в стандартный рейс на Рыбинское водохранилище. Еще он пригласил Сергея Ивановича Кузнецова — крупнейшего микробиолога, член-корреспондента Академии наук. А я — старший лаборант — начальник рейса! Погода была чудесная, тепло, солнечно, водохранилище спокойное. Два профессора сидят на скамеечке на носу судна и неспешно ведут очень интересные беседы об истории государства Российского, истории религии, мифологии. Я отбираю пробы зоопланктона и с удовольствием слушаю речи эрудитов. Кроме того, Филарет Дмитриевич много фотографировал и что-то записывал в тетрадке. Иногда он пристально наблюдал, как я пишу этикетки к пробам, изучал, что пишу в рейсовый журнал. А к концу рейса выдал мне листок в клеточку, где было 24 пункта «Собственного недовольства»! Вот это был сюрприз! Там были и мелкие замечания, и довольно существенные. Например, ему не понравились узкие горлышки у пузырьков, в которых фиксировались пробы. Действительно, было неудобно в них сливать пробу из сачка. У планктобатомера его не устроила конструкция сливного крана, который потом в мастерской переделали. В самом деле, когда учли все его замечания, оказалось, что работать стало намного удобнее. Удивительно, какой же он наблюдательный и когда успел все это заметить. Казалось, что человек просто безмятежно отдыхает.

А еще Филарет Дмитриевич любил почудить. Все об этом вспоминают. Со мной было так. У меня родилась дочка, а у Филарета Дмитриевича появился внук. Он был очень этому рад, всем про него рассказывал, только сговаривался, что называли его Дмитрием, а не Филаретом. При встрече он меня спрашивает.

— А Ваша дочка улыбается?

— Улыбается!

— И мой внук улыбается! А Вы знаете, что маленькие дети все видят в перевернутом виде? Им, наверное, всё так смешно!

Или еще такой вопрос:

— Маленькие детки требуют много внимания, как Вы справляетесь? Наверно, никуда не ходите в природу?

— Да хожу иногда. Посадила Настю в рюкзачок с дырочками для ножек и ходила недавно в поле, где мелиорацию провели, там еще островки остались с голубикой, брусникой, нашла княженику!

— Ой, как же Вы не боитесь туда ходить, там же раньше болото было, и клюква росла, пока его не испортили этим осушением. Теравоськой называлось.

— А чего же бояться?

— Так там же еще Кикиморы живут! — при этом так хитренько улыбается.

В последние годы Филарету Дмитриевичу, наверное, было нелегко, но это не всем было заметно, может быть только самым близким. Он своими проблемами никого не нагружал, работал до конца, старался не поддаваться унынию. На рабочем столе у него лежал листок, на котором витиеватыми буквами была нарисована фраза: «Эко дело, солнце село! Завтра вновь оно взойдет!».

Еще столько планов было!

Только жизнь короткая такая...

Прошло много лет, но теперь я думаю, что нет, — ничего не кончилось! Наша память жива! Остались ученики, книги, идеи. В его лабораторию приходят новые люди, не знавшие лично Филарета Дмитриевича, но уже и они поддерживают традиции, заложенные нашим учителем, выдающимся учёным и замечательным человеком.

А день его рождения мы отмечаем каждый год.

ВСПОМИНАЯ ФИЛАРЕТА ДМИТРИЕВИЧА

© 2010 г. Г.М. Пятакова

В конце 1962 г. я заканчивала диссертацию по амфиподам Каспийского моря. Моим научным руководителем был академик Александр Николаевич Державин. Но в последний год он тяжело болел, да и было ему уже 84 года и было уже не до амфипод. Он обратился с просьбой к Филарету Дмитриевичу помочь мне «причесать» мою недоконченную диссертацию. Филарет Дмитриевич тут же откликнулся и велел приезжать в любое время. Я отправилась в Борок, очень волнуясь, как я встречу с таким известным ученым?! Но с первого же момента, когда я вошла в кабинет Филарета Дмитриевича, поднявшегося мне навстречу с улыбкой, все мои страхи мгновенно улетучились и через 5 минут мне казалось, что мы знакомы очень давно. Он предоставил мне свои коллекции каспийских амфипод, литературу, место в лаборатории, и я начала работать. А в выходной он предложил мне показать Борок и рассказать историю его возникновения. В парке я была очарована сказочной красотой елей под шапками искрящегося бриллиантами снега и звенящей тишиной морозного воздуха. Я — южанка и в Баку мы почти не видели снега, а здесь сугробы по колено и восторгу моему, — несмотря на двадцатиградусный мороз, не было предела. Но, в результате, я заболела и на несколько дней выбыла из строя. Филарет Дмитриевич пришел в гостиницу, удивленный моим отсутствием на рабочем месте, предлагал лекарства.

Я приехала в Борок в феврале 1963 г., а через несколько дней было 8 марта. Хочу отметить, что в то время коллектив в Институте был очень дружным, сплоченным и энергичным. Ныне маститые ученые, а тогда молодые ребята. Одним из организаторов торжества был Володя Лукьяненко (ныне заслуженный деятель науки). При его руководящей деятельности были написаны куплеты, ребята пели их под аплодисменты, накрыли прекрасный стол, а в те времена это было очень непросто; у всех лежали карточки, где кому сидеть (меня посадили с Ф.Д., т.к. я тогда еще никого не знала), и у каждой дамы на карточке лежало по подснежнику, что было особенно трогательно — ведь стояли морозы $-20-25^{\circ}$. Прошло 46 лет, а это в памяти очень свежо и приятно.

Позже я познакомилась с семьями Фортунатовых, Поддубных, Смирновых, которые очень приветливо меня принимали дома. Еще позже, в 1964 г. в экспедиции на Каспии я познакомилась с еще одним замечательным человеком — Ириной Константиновной Ривьер, которая тогда была просто Ирой, и с ней мы стали близкими подругами и по сей день, поддерживаем регулярную связь.

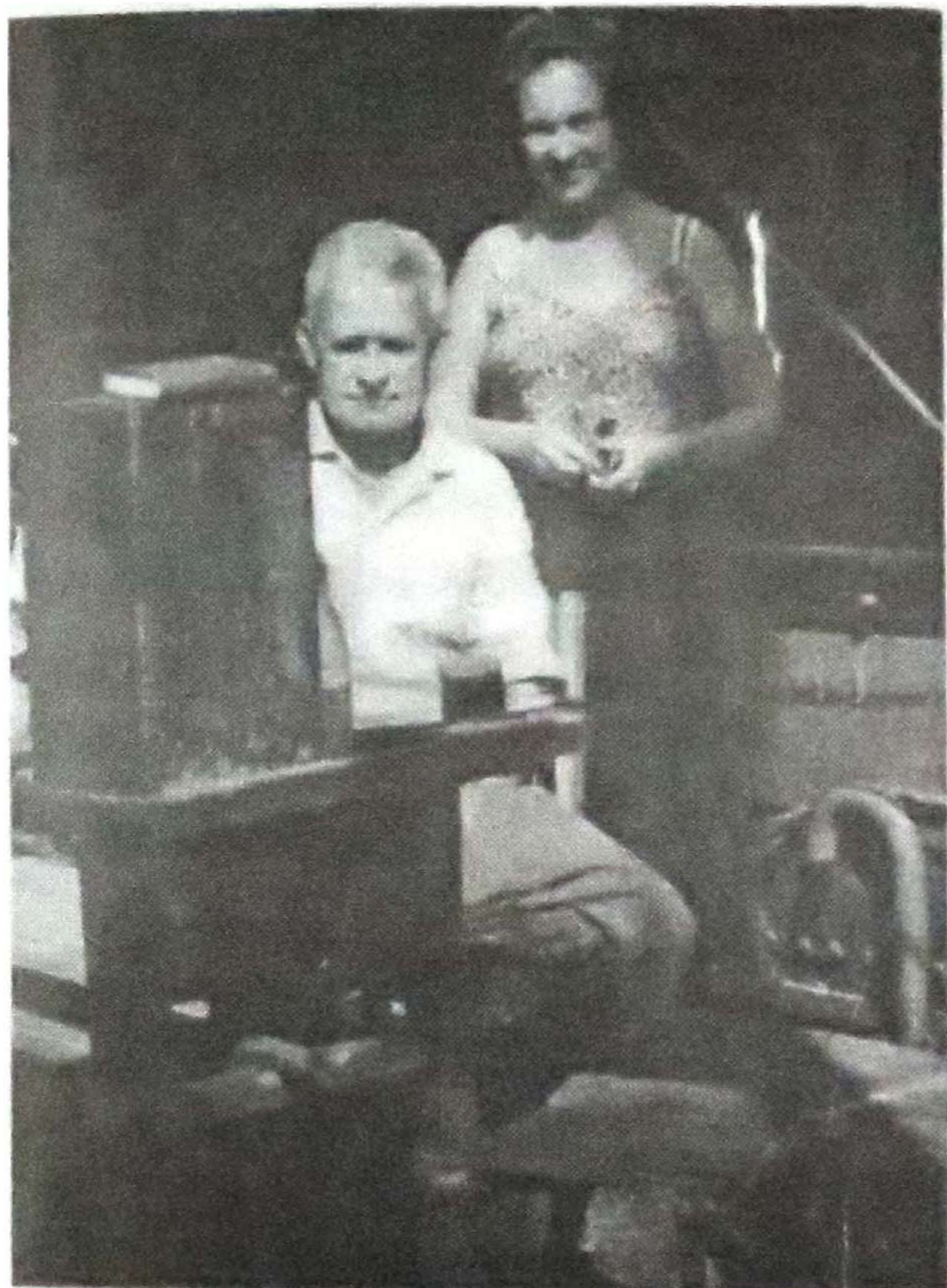
Филарет Дмитриевич остался доволен моей работой, о чем написал Александру Николаевичу и дал согласие быть моим оппонентом. Подарил мне свою монографию с надписью: «На память о бесконечной зиме в Борке в 1963 г.». В феврале 1965 г. был назначен день моей защиты. Вдова А.Н. Державина пригласила Филарета Дмитриевича остановиться у нас дома, предоставив ему кабинет Александра Николаевича, которого уже не было. Он согласился и, уезжая, сказал, что этот «люкс» был лучше любого гостиничного номера.

Я пригласила Филарета Дмитриевича показать город Баку, который очень своеобразен. Говорят, что он расположен, как Неаполь — амфитеатром на берегу подковообразной бухты. Экзотикой же являлся, конечно, старый город-крепость постройки XIV–XV веков с Ханским дворцом, Девичьей башней и прочими достопримечательностями. Погода была не из лучших — сильный ветер (Баку — от арабского *Баркубэ* — город ветров), вечером у меня поднялась температура 39 °, а на другой день — 12 февраля — должна была состояться защита. У меня же температура была уже около 40 °. Что делать? Не отменять же защиту. Я плохо помню, что и как было. Только вместо того, чтобы я заботилась о своем оппоненте, — он нес рулон с моими таблицами и поддерживал меня, т.к. я находилась в каком-то сомнамбулическом состоянии. Все было как в тумане. Ничего не помню. Помню, что кто-то меня вытолкнул к кафедре, и что я говорила — не помню. Но без всяких бумажек, благо я весь материал знала прекрасно. Позже мне говорили, что я доложила все очень хорошо, и, кто не знал, тот и не понял, в каком я была состоянии. Защита прошла единогласно. После окончания коллеги хотели разойтись по домам, учитывая мое состояние. Но я настояла, чтобы поехали к нам, ведь мама приготовила плов, который, как сказали азербайджанцы, знающие толк в этом деле, был отменным! Все гости пошли к столу, а я — в кровать, температура уже была больше 40 °! И я только спрашивала маму: «А я не умру?». Это уже было совсем обидно после стольких трудов! Но

обошлось. И, слава богу, никто — ни мама, ни Филарет Дмитриевич — не заболели. Провожать его пришел кто-то из моих коллег, кто даже не помню...

Это была моя вторая встреча с Филаретом Дмитриевичем.

Третья встреча состоялась в августе 1965 г. Мы в составе каспийской экспедиции на борту э/с «Бакуви» зашли в г. Махачкалу, скрываясь от сильно шторма. А там — у причала стояло э/с «Профессор Солдатов», на котором в составе экспедиции от ЦНИОРХа находился и Филарет Дмитриевич.



Мы пришвартовались к борту «Проф. Солдатова», и на палубе за микроскопом я увидела Филарета Дмитриевича в окружении гидробиологов и ихтиологов из Дагестанского отд. ЦНИОРХ — в том числе Лидии Павловны Лазаревой и Махача Гусейнова. Мы простояли в порту 2 дня и ходили в гости с судна на судно.

Это была наша последняя встреча, но переписывались мы еще многие годы.

Еще А.Н.Державин в 1914–1915 гг. нашел в Каспии несколько новых видов амфипод, зарисовал их, но не успел опубликовать. Через много лет — в 1961–1964 гг. — во время наших экспедиций я тоже нашла эти виды, и мы вместе опубликовали 2 статьи с их описанием. Один из видов рода *Niphargoides* получил название *N. derzhavini*, другой назван в честь Филарета Дмитриевича — *N. boltovskoyi*. Я рада, что память об этих двух замечательных людях и ученых осталась увековеченной в названиях любимых обоими каспийских гаммарид. Образы этих двух ученых и прекрасных людей с лучшими человеческими качествами навсегда остались в моей памяти.

К.б.н. Пятакова Галина Михайловна
(бывший с.н.с. Ин-та зоологии АН Азерб. ССР, Баку)

АРАЛ

© 2010 г. И.К. Ривьер

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

*Посвящается светлой
памяти моего учителя
Филарета Дмитриевича
Мордухай-Болтовского*

7 сентября 1971 г. поездом Москва–Андижан мы с Филаретом Дмитриевичем выехали из Москвы до Аральска. Весь следующий день — кругом пески, поселки, какие-то лачуги, закрытые заборами, занесенные песками. Как прекрасные миражи выплывают другие города — мертвых с мавзолеями, миниатюрными белоголубыми дворцами. Вдоль железнодорожного полотна у поселков бродят длинноухие козы — собирают арбузные и дынные корки, огрызки, окурки, бумагу, — это их основная пища; кое-какие кустарники уже не живы — осень.

Филарет Дмитриевич собирался, как всегда, в последний момент: какие-то рукописи в папках, из чемодана — аромат яблок из своего сада, там ими пересыпаны рубашки. Едим яблоки и пирожки — я напекла в дорогу, пьем чай.

В Аральске на следующий день идем на городской пляж. Морс за лето сильно ушло, берег вроде солончака, идти до воды 50–100 м, а потом еще долгое мелководье, дно твердое илистое. По берегам на сочно-зеленом ковре прибрежных зарослей пасутся верблюды. На обнаженном дне Филарет Дмитриевич показывает мне норки нереиса; массы куликов его выклеивают. В зарослях зоостеры множество креветок и мальков бычков. Вода ушла от ветра, кругом — кардиум, сидит в норках, выставив свои сифоны. Нашли гидробию и каспийского эндемика моллюска *Theodoxus*.

По берегу бродить гораздо интереснее и приятнее... Поселок Аральск — несколько десятков белых построек самой разноликой «архитектуры». Большое строение местной власти: трудно понять, сколько в нем этажей: окна разного размера размещены причудливо по стене. Крыльцо и низ здания защиты заборами. Из всего, из

Его только можно, из самых разных отходов, за забором делают — производят что-то вроде почвы; сажают цветы, помидоры, дыни. Забор — защита от движуще-ползущих песков. Барханы бродят по пустыне и поселкам.

Экспедиция задержалась. Судно «Лев Берг» стояло в ремонте, мы изучали окрестности.

Дорога из крупных камней вдруг превратилась в неглубокую насыпь песка, потом нога стала утопать по щиколотки, появились кучки костей. С ужасом увидели мы человеческие черепа и глазницы, и верхние крепкие белые зубы. Глянули на бархан вдоль дороги. Его и «выветривало», а в нем — пласт человеческих костных остатков. Трудом всепроникающих, подвижно-живых песчинок косточки очищены, складированы в перетрясенной подвижной среде. Тут же опомнились — где мы? Почему, откуда, от какой героической битвы эти братские «захоронения»?.. Вспомнились рассказы Михаила Алексеевича Фортунатова ... Одновременно с Филаретом Дмитриевичем вспомнили Михаила Леонидовича Пятакова, его дочь — нашего близкого человека, гидробиолога-марцинолога Галину Михайловну Пятакову. Фортунатов и Пятаков не погибли здесь, они выжили, занимались наукой, публиковались под чужими фамилиями, вернулись... Но эти — их сотоварищи, остались здесь, и нас провожает трагический мрак их черных глазниц среди ослепительного блеска безжизненного песка...

На судно погрузились 11 сентября. Судно — под стать поселковым постройкам, казахи-моряки под стать казахам-строителям. Ручка у двери в рубку сломалась, прибили, загнув гвозди, ручку от домово́й двери. Выгнила часть палубной доски — расплющили консервную банку, прибили гвоздями.

Нас было 5 научных сотрудников. Нина Николаевна Романова лаборанткой собирали гаммарид. Ими же и вообще всей фауной донных беспозвоночных интересовался Филарет Дмитриевич. Людмила Алексеевна Кутикова изучала аральских коловраток; плоских червей собирал Ю.М. Мамкаев; я старалась наловить побольше каспийских полифемоидей и зарисовать с натуры живых животных для цветных вкладышей будущего «Атласа-определителя беспозвоночных Аральского моря».

Обстановка на судне вполне соответствовала его внешнему виду, почему так было обидно за его славное имя. В каких-то дырявых мешках в кандейке зеленела под все прожигающим солнцем

мелкая картошка. На 9 человек на обед варили суп — ведро воды с этой зеленой картошкой, серой разваривающейся в клейстер вермишелью и 1 банкой тушенки. На ужин — каша, на завтрак — чай с черствым хлебом. В Аральске всё было в связи с его совсем недавней историей.

В каютах тоже было убого. Мы поселились в двухместном сером шкафчике с койками одна над другой. Я обратила внимание, что верхняя койка укреплена на одном конце на ремне к потолку, а кронштейна на другом конце нет — он выломан. Притащила в каюту боцмана — он мне объяснил: «Всё — порядок, так и надо, не бойсь». Залезла аккуратно, примостилась, а ночью, видимо, повернулась, койка оборвалась, повисла к стене, но не изувечила, слава богу, Людмилу Алексеевну. Я же пролетела над ней, ударившись шеей об металлическую крепежную стойку посреди каюты. Голова не отвалилась, но случилось сотрясение мозга, которое мешало мне и любоваться морем, и красотой берегов, и жить полной жизнью. Голова переставала болеть лишь после таблеток анальгина и аспирина на час-два. В это время я ловила рачков, рисовала, смотрела эмбриогенез на живых особях. Есть похлебку я не могла, а голод беспокоил. Съем быстро и к корме, чувство голода исчезало, т.к. вместе с похлебкой уходили за борт пищеварительные соки. А Филарет Дмитриевич мог есть это варево, подшучивал надо мной — избалованной привередой; сидел загорелый, жизнеутверждающий на носу судна и однажды замечательно надо мной подшутил: «Куда пропадают две наши московские дамы: Нина Николаевна и ее подружка? Они, говорят, не переносят здешнего солнца? А вот, Ирочка, поищите их в каюте, спросите, будут ли они «драгить» на следующей станции?». Я спустилась к ним в каюту и попала на пир, о котором вспоминала весь оставшийся рейс. Однако все дальнейшие приглашения уже отвергала, объясняя Филарету Дмитриевичу, что он меня разыграл и поставил в неудобное положение, хотя и спас от голодной смерти. Добрые женщины меня бедную с ушибленной головой напоили горячим настоящим чаем, с юбилейным печеньем (которое и тогда было прекрасным) и со сгущенным молоком. Это поддержало меня до острова Барса-Кельмес. Филарет Дмитриевич, оказывается, весело и лукаво осведомился у дам при погрузке: «Что это такие замечательно пахнущие коробки они припасли для проб бентоса?».

Вечерами судно вставало на якорь, где-то за мыском, спускали шлюпку и ехали к берегу. От земли исходило благоухание — пахли травы пустыни. На мокром песке кругом была масса следов от лапок, от волочащихся хвостов, и следов от прыжков, и птичьих следов, и меток от крыльев при взлете. Несколько раз мы плавали к берегу ранним утром, в 6–7 часов, ловили живность в куртинках зоостеры, хары, урути.

На берегу после ночи на сухом песке — мириады следов ящериц, жуков, змей, птиц — все переплетается. И вся эта художественная панорама — до первого утреннего бриза — он все сотрет сухой ладонью. Лишь кусты тамариска с изящными крохотными цветками то тут, то там оказываются обдутыми ветром, освобождены от песка и цветут радостно и трогательно...

С удовольствием рисовала подонид и церкопагов, их было много, окрашены они были довольно ярко, по сравнению с каспийскими; оказались более толстыми их раковинки. Может быть, это было связано с иным составом солей Арала? Часть этих рисунков — на цветных таблицах в «Атласе беспозвоночных Аральского моря».

Эта экспедиция АН СССР была предпринята с целью изучения современного состояния Арала при начавшемся интенсивном его усыхании в 1971 г. и осолонении.

Арал расположен в Туранской низменности — углублении у восточного края Усть-юрта. Это озеро в пустыне было чудесным явлением природы. Невысокая соленость, особое соотношение солей, сходное с водами материкового стока, создавала в Арале возможность существования пресноводных рыб: леща, сазана, судака. Арал не отличался особым разнообразием фауны, но несколько видов образовывали высокую численность, особенно донные животные. Вокруг Арала создавался особый увлажненный климат, население занималось рыбным промыслом.

Особая заслуга в изучении фауны Арала принадлежит Льву Семеновичу Бергу. Во главе Туркестанского отделения Русского Географического общества в 1900–1902 гг. были организованы экспедиции по комплексному изучению Арала.

Л.С. Бергу принадлежит классическая монография «Аральское море» (1908), где обобщены все имеющиеся сведения, произведен их анализ и изложен весь богатейший материал, собранный экспедицией. Филарет Дмитриевич рассказывал мне об открытиях

Л.С. Берга, я же к тому времени была знакома только с «Системой рыб» (1940).

В 1950—1960 гг. Аральское море стало объектом вселения новых видов водных беспозвоночных. В море попало много различных гидробионтов. В связи с повышением солености они развились в массовом количестве, а местные виды сокращали свои ареалы, перемещаясь в менее осолоненные участки.

Интенсивное ирригационное строительство, ведущееся в бассейнах Сырдарьи и Амударьи, для орошения хлопковых полей, уже в 1971 г. с очевидностью показало, что уменьшение стока этих рек вызовет падение уровня моря, его осолонение и гибель основной части фауны. Уже возникали проекты переброски северных вод в Арал, а они требовали современных научных сведений о фауне моря. Фауна Арала сильно трансформировалась под прессом новых вселенцев.

Исследовались все своеобразные заливы и акватории Арала, все разнообразие биотопов. Сбор материала производился всеми возможными орудиями лова: вертикальными и горизонтальными планктонными сетями, дночерпателями, салазочным тралом, сачками, зарослечерпателем.

Прозрачность моря еще более возросла, его пелагиаль обеднела, многие виды удалось добыть лишь в единичных экземплярах. Но тогда еще при виде этого сине-сиреневого водного простора, неописуемых красот мыса Актум-сык, где вымывались и все более выступали из моря мощные, разноцветные причудливые — города-призраки — порождения меловых отложений, размываемого Устьюрта.

Ни о чем, что потом стало трагедией Арала, не думалось тогда, не приходило в голову.

По заданию сотрудников зоологического института Людмила Алексеевна должна была поймать ящерицу круглоголовку и собрать живых скорпионов. Задания были не из простых, среди барханов легко было заблудиться. Филарет Дмитриевич неизменно сопровождал Людмилу Алексеевну. Они часто возвращались с «уловом» — удивительно красивыми, напоминающими древних страшилищ — скорпионами... А вот круглоголовку даже увидеть им не удавалось... Однажды на берегу Актум-сыка, они отправились на поиски круглоголовки, а я осталась ловить планктон у берега. Мне подозрительным показался один выступ скалы, похожий

на гнездо орла. Я полезла туда; песок сыпался, но везде выступали известковые глыбы, и лезть вверх было нетрудно. На выступе — каменной площадке, гнезда не оказалось, но было много отбеленных солнцем скелетов ящериц, рыб, змей, птичьего помета. Это было удобное место орлана: видно вокруг далеко и добычу, и соперника, спокойно можно терзать жертву. Обратное спускаться оказалось сложнее; просто села и катилась между глыбами вместе с песком. Когда же докатилась до подножья скалы, то пришла в ужас — вокруг меня в агрессивных позах бегали десятки скорпионов. Видимо, они прятались в тени камней и ссыпались с массой песка. Я быстро наловила их с десятков, чтобы подарить Людмиле Алексеевне. Когда же судовые узнали о большом количестве этих «страшных тварей» на судне, пришли строем и потребовали «выпустить» их за борт. Пришлось несчастных уморить спиртом. А хотелось Людмиле Алексеевне довести их до института живыми!

Съестные припасы на судне совсем истощались, на пути нашего маршрута лежал заповедный остров Барса-Кельмес. Как только мы сошли с лодки, нас встретил кулан — чудесный, привыкший к людям ослик. Он приготовился что-то выпрашивать у вновь прибывших, но нас об этом не предупредили. На следующий день я прихватила с собой горбушку хлеба. Он был совсем ручной, не пугливый, жил около домиков сотрудников заповедника. Я давала ему хлеб маленькими кусочками, и он брал, переступая изящными ножками, я чувствовала на ладони его мягкие, поросшие шерсткой губки. Огромные, прекрасные, внимательные глаза тревожно наблюдали за мной.

Нас по «царски» угостили. В темной степи пылал костер, в казане сварили что-то вроде плова: сайгачатина с рисом и перцем. Это была настоящая человеческая еда...

Ранними утрами и вечерами, еще на якоре, я пыталась рисовать живых рачков и моллюсков. Филарет Дмитриевич вставал рано, всегда бодрый, тогда еще, в 61 год, молодой и здоровый, рассказывал мне о работах Берга, Фортунатова, об эндемичной фауне Арала, шутил о дамах из Москвы, потихоньку называл их «дамы в панамах, которые стучат дночерпателями». Он был большой озорник, я часто слышала, как они хохотали с Севой Митропольским, рассказывая скабрзные анекдоты, но со мной он был бережен и внимателен, обзывая меня иногда и поощряя «Ривьерша, а Вы не наговорили глупостей...».

С морем было жалко расставаться. Пошли искупаться последний раз, времени было мало, пошли напрямик, шли, шли по воде, а она все не доходила до колена. Стало чуть-чуть пониже, проплыли и пошли берегом по воде к поселку. Какой-то беленый забор уходил в воду, обогнули его. Недалеко друг от друга стояли бараки, тоже беленые, кое-где за заборами что-то зеленело. Ни одной живой души нам не встретилось, не заметно было и присутствия какой-то жизни. Прошли через открытые ворота: над нами крупными буквами было написано «Лепрозорий». Еще одна разновидность узников обитала на этих берегах. Печаль, серая грусть не оставляла меня, вспомнился Джек Лондон...

Из Аральска маленьким самолетиком мы быстро долетели до Актюбинска... Цивилизованный порт, жара, буфет. Отмыли руки... За стеклами буфета — салат из помидор, куски дыни, белый хлеб, а на тарелочках куски прекрасного жареного мяса с луком. Мы взяли весь набор и еще крепкий чай, и дожидались Филарета Дмитриевича. Мы были просто рады, он приятно удивлен. Мясо было свежим, сочным и вкусным. Но его что-то озадачило, что это за мясо? — Говядина, объясняем мы, уплетая кусок за куском. Ему тоже понравилось, но вдруг он вскочил и побежал к официантке. Она спокойно ответила ему: «Жеребятина, не конина, нет, молодая жеребятина...». На нас это не произвело впечатления, а Филарет Дмитриевич, перевалив всю вину на нас, со смехом и озорством, уплетая свою порцию, вещал нам, что теперь мы, пропащие, утратили свою христианскую православную веру и подались в мусульмане, утверждая, что ни один истинный верующий в Аллаха не осквернился бы, уплетая свинью.

В те далекие семидесятые годы трудно было поверить, что вера так естественно войдет в нас через 30 лет, в нас, бывших в церкви в детстве, да и то только при крещении...

Филарет Дмитриевич во всех экспедициях при виде печальных развалин знал их истории, находил нужные слова, которые беспокоили и погружали в воспоминания о чем-то как-будто крепко забытом, которое тут-же рвало сердце. Когда уже в 90-х годах повсюду гудели колокола, мы ходили в крестных ходах, стояли на службах в монастырских храмах в Переславле, в Мышкине, в Ярославле, в Кириллове, в Ферапонтове, в Яковлевском, Ростовском, да еще везде, куда заносила судьба, мысли были со светлой его памятью. Тогда же он подарил мне книгу Любимова «Искусство

древней Руси», а я ему слепила и вырезала «Дивную» церковь — шатровое чудо Углича. Было потом, уже после его ухода из жизни, когда я поняла, что нет нашей русской истории, без истории Руси православной.

А тогда, ожидая самолета на Москву, мы и в шутку, и всерьез рассуждали о мировых религиях. И Филарет Дмитриевич тогда сказал: «Христианство — это вера, хочешь — верь, хочешь — не верь. А вот мусульманство — это закон — жесткий и жестокий. И этот мир — мусульманский и он един, и слит своим законом Аллаха. В нем нет женского — материнского начала. Он сильнее веры Христа, где господствует любовь, всепрощение и красота; наравне с самим Спасителем почитается и восхваляется его мать — Богородица...». Я всегда вспоминаю эти размышления у храма Рождества Богородицы в Ферапонтове, где не только сюжеты, но цвета, краски фресок так сочетаются с настроением, созданным природой великой рукой Дионисия... И теперь я понимаю, что вера у русского человека — всегда была сродни любви к месту собственного узнавания и постижения мира. Как надолго отторгли это от народа, обокрав его и материально, и духовно одновременно...

Через год собранные материалы были обработаны. Филарет Дмитриевич написал в «Гидробиологический журнал» статью «Трагедия Арала». Трагедий в нашем государстве тогда не было, название стало вполне оптимистичным и современным. «Современное состояние фауны Аральского моря» (Гидроб. журн. 1972. № 8).

Еще тогда, когда уровень упал всего на 2 м, в море произошла невидимая простым глазом трагедия. Аборигенные виды заместились вселенцами, богатство фауны сократилось. Количество бентоса сократилось в 3—4 раза, зоопланктона — в 8—12 раз. Практически исчез массовый кормовой аральский эндемик — *Arctodiaptomus salinus*, в бентосе — массовый хирономус. Аральский понтогаммарус резко сократил свою численность, распространились гидробии и нереис — вселенец средиземноморского происхождения. Не было встречено ни одного экземпляра аральского гаммаруса, почти исчезли хирономиды и дрейссена.

Такого резкого изменения фауны за такой короткий срок исследователи не могли предполагать. Наблюдалось также резкое уменьшение бентоса, почти полное отсутствие его в отдельных местах. Филарет Дмитриевич, рассматривая в статье все возможные взаимосвязи животных, потребление аборигенов новыми раз-

С морем было жалко расставаться. Пошли искупаться последний раз, времени было мало, пошли напрямик, шли, шли по воде, а она все не доходила до колена. Стало чуть-чуть пониже, проплыли и пошли берегом по воде к поселку. Какой-то беленый забор уходил в воду, обогнули его. Недалеко друг от друга стояли бараки, тоже беленые, кое-где за заборами что-то зеленело. Ни одной живой души нам не встретилось, не заметно было и присутствия какой-то жизни. Прошли через открытые ворота: над нами крупными буквами было написано «Лепрозорий». Еще одна разновидность узников обитала на этих берегах. Печаль, серая грусть не оставляла меня, вспомнился Джек Лондон...

Из Аральска маленьким самолетиком мы быстро долетели до Актюбинска... Цивилизованный порт, жара, буфет. Отмыли руки... За стеклами буфета — салат из помидор, куски дыни, белый хлеб, а на тарелочках куски прекрасного жареного мяса с луком. Мы взяли весь набор и еще крепкий чай, и дожидались Филарета Дмитриевича. Мы были просто рады, он приятно удивлен. Мясо было свежим, сочным и вкусным. Но его что-то озадачило, что это за мясо? — Говядина, объясняем мы, уплетая кусок за куском. Ему тоже понравилось, но вдруг он вскочил и побежал к официантке. Она спокойно ответила ему: «Жеребятина, не конина, нет, молодая жеребятина...». На нас это не произвело впечатления, а Филарет Дмитриевич, перевалив всю вину на нас, со смехом и озорством, уплетая свою порцию, вещал нам, что теперь мы, пропащие, утратили свою христианскую православную веру и подались в мусульмане, утверждая, что ни один истинный верующий в Аллаха не осквернился бы, уплетая свинью.

В те далекие семидесятые годы трудно было поверить, что вера так естественно войдет в нас через 30 лет, в нас, бывших в церкви в детстве, да и то только при крещении...

Филарет Дмитриевич во всех экспедициях при виде печальных развалин знал их истории, находил нужные слова, которые беспокоили и погружали в воспоминания о чем-то как-будто крепко забытом, которое тут-же рвало сердце. Когда уже в 90-х годах повсюду гудели колокола, мы ходили в крестных ходах, стояли на службах в монастырских храмах в Переславле, в Мышкине, в Ярославле, в Кириллове, в Ферапонтове, в Яковлевском, Ростовском, да еще везде, куда заносила судьба, мысли были со светлой его памятью. Тогда же он подарил мне книгу Любимова «Искусство

древней Руси», а я ему слепила и вырезала «Дивную» церковь — патровое чудо Углича. Было потом, уже после его ухода из жизни, когда я поняла, что нет нашей русской истории, без истории Руси православной.

А тогда, ожидая самолета на Москву, мы и в шутку, и всерьез рассуждали о мировых религиях. И Филарет Дмитриевич тогда сказал: «Христианство — это вера, хочешь — верь, хочешь — не верь. А вот мусульманство — это закон — жесткий и жестокий. И этот мир — мусульманский и он един, и слит своим законом Аллаха. В нем нет женского — материнского начала. Он сильнее веры в Христа, где господствует любовь, всепрощение и красота; наравне с самим Спасителем почитается и восхваляется его мать — Богородица...». Я всегда вспоминаю эти размышления у храма Рождества Богородицы в Ферапонтове, где не только сюжеты, но цвета, краски фресок так сочетаются с настроением, созданным природой и великой рукой Дионисия... И теперь я понимаю, что вера у русского человека — всегда была сродни любви к месту собственного узнавания и постижения мира. Как надолго отторгли это от народа, обокрав его и материально, и духовно одновременно...

Через год собранные материалы были обработаны. Филарет Дмитриевич написал в «Гидробиологический журнал» статью «Трагедия Арала». Трагедий в нашем государстве тогда не было, название стало вполне оптимистичным и современным. «Современное состояние фауны Аральского моря» (Гидроб. журн. 1972. № 8).

Еще тогда, когда уровень упал всего на 2 м, в море произошла невидимая простым глазом трагедия. Аборигенные виды заместились вселенцами, богатство фауны сократилось. Количество бентоса сократилось в 3—4 раза, зоопланктона — в 8—12 раз. Практически исчез массовый кормовой аральский эндемик — *Arctodiaptomus salinus*, в бентосе — массовый хирономус. Аральский понтогаммарус резко сократил свою численность, распространились гидробии и нереис — вселенец средиземноморского происхождения. Не было встречено ни одного экземпляра аральского гаммаруса, почти исчезли хирономиды и дрейссена.

Такого резкого изменения фауны за такой короткий срок исследователи не могли предполагать. Наблюдалось также резкое уменьшение бентоса, почти полное отсутствие его в отдельных местах. Филарет Дмитриевич, рассматривая в статье все возможные взаимосвязи животных, потребление аборигенов новыми раз-

вивающимися вселенцами, все же не мог согласиться со столь сильным влиянием только вселенцев.

Незначительное в то время падения уровня всего на 2 м и повышение солености на 1.5‰ в первую очередь повлияло на мелководья Восточного Арала, обнажились и осолонились огромные площади, где формировался фито- и бактериопланктон, зарослевая фауна. При уменьшении стока пресной речной воды, несущей биогены и фитопланктон, пищевые ресурсы моря резко упали. В периоды экспедиции фитопланктона в открытой части практически не было. Даже в устьевых участках Сырдарьи и Амударьи не наблюдалось обычного осеннего «цветения» синезелеными водорослями. Основной причиной снижения количества беспозвоночных Ф.Д. Мордухай-Болтовской посчитал резкое уменьшение их кормовой базы. Он назвал Арал «морем», находящимся в состоянии острого голода. «Это — голодающее море». Основная причина этого — резкое сокращение стока питающих рек, что приведет к обострению голода и дальнейшему обеднению жизни Арала задолго до того, как он превратится в горько-соленые высыхающие озера».

Трагедия Арала и горькая действительность, превратившая неповторимо-прекрасный водоем в горько-соленые озера, произошла на наших глазах, в конце XX-го века.

Ценность же этого, расположенного в пустынях водоема состояла не только в его рыбном богатстве (300–400 тыс. ц ценной рыбы), не только в смягчении сурового засушливого климата, но и в удивительном сине-сиреневом цвете глубоко прозрачной воды, прекрасных пляжах, редчайших по фантастической красоте западных берегах. Гибель Арала — утрата природного объекта, где могли решаться глубокие вопросы биогеографии, появления новых видов, путей расселения фаун, генезиса зоогеографических комплексов. К сожалению, эта рукотворная экологическая катастрофа — преступление, еще одно свидетельство безграмотного отношения технически вооруженного современного человека к среде своего же обитания.

Сюжет из документального фильма начала XXI-го века: бывший берег у пос. Муйнак — песчаный берег, кладбище завалившихся, проржавевших рыбацких сейнеров, и в их тени спокойный величавый верблюд — корабль пустыни, спокойно и методично жующий свою вечную жвачку...

О МОЕМ РУКОВОДИТЕЛЕ, С БЛАГОДАРНОСТЬЮ И ВОСХИЩЕНИЕМ

© 2010 г. И.А. Скальская

**Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
1525742, п. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н.
skalskaya@ibiw.yaroslavl.ru*

Прошло 40 лет с того момента, как я познакомилась с доктором биологических наук, профессором Филаретом Дмитриевичем Мордухай-Болтовским, но до сего времени в памяти сохраняется образ этого замечательного человека, превосходного гидробиолога с широкой эрудицией и знанием большого количества европейских языков. Он был великолепным организатором науки, окруженным молодыми специалистами, соискателями, аспирантами и уже состоявшимися учеными, независимо от возраста и узкой специализации. Он всегда был заряжен творческой энергией, бесчисленными идеями. С ним можно было беседовать на любую тему. Кроме гидробиологии, ему были интересны многие области знаний, особенно история. Мне хорошо запомнилась его фраза, что если бы не гидробиология, то он стал бы историком. Он любил полевые цветы и в день рождения в знак уважения, преклонения и любви сотрудники возглавляемой им лаборатории приносили в его кабинет самые разные букеты. В наше сложное время особенно ощущаешь ностальгию по тем замечательным, давно ушедшим людям, восхищаешься их порядочностью, образованностью, высокой культурой. Именно этих благородных человеческих качеств нам сейчас не хватает.

Вернемся в те далекие 70-е гг. XX-го века. К сожалению, это были последние годы жизни Филарета Дмитриевича. В стране строились многочисленные тепловые электростанции, в том числе и одна из крупнейших на Волге Костромская ГРЭС. Ее проектирование осуществляло Горьковское отделение института «Теплоэлектропроект», в котором в то время я работала инженером-гидробиологом. Для выяснения последствий и опасности сброса подогретых вод электростанции для гидробионтов в октябре 1969 г. был заключен договор о научном содружестве между Горьковским отделением Института «Теплоэлектропроект» и Институтом биологии внутренних вод АН СССР. При институте-проектировщике была создана рабочая группа, в которую входили

специалисты по гидрологии, гидрохимии и гидробиологии. Методическое и научное руководство рабочей группой возглавил Филарет Дмитриевич. Им была составлена программа исследований на 1970–1972 гг. Я приведу ее полностью, так как она в какой-то мере отражает широту творческой мысли Филарета Дмитриевича.

Задачи исследований

1. Выяснение влияния сброса подогретых вод и промышленных стоков Костромской ГРЭС в Горьковское водохранилище на его термический, химический и биологический режим с последующей оценкой возникающих изменений с точки зрения санитарного состояния водоема, качества воды, продуктивности кормовой базы и развития обрастания гидротехнических сооружений микроорганизмами.
2. Задача является комплексной и в решении ее принимают участие специалисты по гидрологии, гидрохимии, микробиологии, фитопланктону, зоопланктону и зообентосу

Характер исследований

I. Гидрологические работы. Выявление изменений в ледово-термическом и динамическом режиме Горьковского водохранилища. Изучение процессов поступления подогретых вод, их распространения и смешения с водами водохранилища с учетом гидрометеорологических условий

II. Гидрохимические работы. Изучение химического состава сбрасываемых вод (подогретые воды и промышленные сточные воды), газового и солевого режима водохранилища в районе ГРЭС, а также биогенных элементов, органических веществ и их динамики.

III. Микробиологические работы. Изучение общей численности бактерий численности сапрофитов и их распределения в районе ГРЭС. Оценка качества воды и санитарного состояния водоемов по бактериальной флоре.

IV Гидробиологические работы.

1. Изучение фитопланктона. Определение видового состава, численности и биомассы фитопланктона в районе ГРЭС. Изучение влияния повышенной температуры и загрязнения на развитие фитопланктона и его массовых форм. Оценка санитарного состояния водоема и качества его воды по показательным видам водорослей.
2. Изучение зоопланктона и зообентоса.. определение видового состава, численности и биомассы зоопланктона и зообентоса, их горизонтального и вертикального распределения и динамики в районе ГРЭС. Изучение влияния повышенной температуры и загрязнения на развитие массовых форм беспозвоночных.

V. Исследования обрастаний гидротехнических сооружений. Изучение обрастаний гидротехнических сооружений Костромской ГРЭС, образуе

х микроорганизмами. Выявление распределения и интенсивности разгрия дрейссены и других организмов, с привлечением, в случае необходимости, специалистов из других институтов.

ьем исследований

я выяснения сезонных особенностей и динамики гидрологического, гидрохимического и биологического режима Горьковского водохранили-

в районе ГРЭС, все работы выполняются в течение круглого года. ор материалов производится не реже чем два-три раза, а по бентосу н раз в месяц, на 20–25 точках (станциях). В связи с колебаниями вод- сти отдельных лет и запроектированным изменением мощности элек- станции, исследования продолжаются не менее чем 3 года.

Доктор биологических наук

Профессор Ф.Д. Мордухай-Болтовской

19 сентября 1969 г

В ходе выполнения программы гидробиологи института «Теп- электропроект» ежегодно приезжали в Институт биологии внут- нних вод для консультаций и отчетов, которые заслушивались на едании лаборатории Экологии водных беспозвоночных, руково- мой Филаретом Дмитриевичем. В этот период коллектив лабора- ии занимался проблемами влияния искусственного подогрева ды, сбрасываемой Конаковской ГРЭС, на экологическое состоя- е Иваньковского водохранилища. По результатам исследований оводились симпозиумы, конференции, подготавливались к печа- статьи сотрудников в сборниках и журналах.

После завершения программы исследований я попросила со- сия Филарета Дмитриевича на обучение в аспирантуре под его ководством, и он одобрил мое решение. После успешной сдачи упительных экзаменов я была принята в аспирантуру на период 72–1975 гг. При выборе темы исследований Филарет Дмитрие- н предложил мне несколько вариантов. Я выбрала программу, изанную с изучением влияния подогретых вод на совершенно не ученное сообщество обрастателей и продолжала работать на рьковском водохранилище.

Годы аспирантуры были насыщены длительными летними спедициями, а зимой обработкой материалов и подготовкой их к бликации. В то время компьютеров не было и статьи печатались пишущих машинках, причем в 3–4 экземплярах и если допуска- сь ошибки, то исправлять их было сложно. Кроме того, латин- ие названия беспозвоночных впечатывались на другой машинке с тинским шрифтом. Вот где тратилась масса времени на техоб-

служивание публикаций! У меня был давний опыт работы на пишущей машинке, и поэтому я помогала Филарету Дмитриевичу печатать его многочисленные статьи и, кроме того, он готовил к публикации в русском и английском вариантах монографию «Волга и ее жизнь». Однажды он предложил мне деньги за напечатанные для него материалы, но я отказалась, так как считала своим долгом помогать своему руководителю и, кроме того, мне было интересно содержание статей. Через некоторое время Филарет Дмитриевич подарил мне огромную коробку конфет с фигурным шоколадом, привезенную из Ленинграда. Он не хотел быть должником, и мне пришлось принять ее.

Во время моих экспедиций изредка мы переписывались с Филаретом Дмитриевичем. Он очень заботился об успешном выполнении намеченной программы исследований, проводимых мною. Тем более что эта работа была методически трудоемкой, а сообщество обрастателей — зооперифитон очень богатое и сложное. Я с удовольствием привожу полностью три его письма, так как они интересны уже тем, что отражают общую обстановку в Институте того времени, а также творческую активность и полнейшую занятость Филарета Дмитриевича.

Дорогая Ираида,

Ваше письмо я получил сегодня, вернувшись в Борок. Я был в рейсе на Иваньковском водохранилище, а из Калинина съездил дня на три в Ленинград

Очень рад, что работа с искусственными субстратами проходит неплохо. Хороший показатель, что эта работа Вас увлекла и поглотила почти все Ваши мысли (как Вы пишете).

Мне очень хотелось бы побывать на Костромской ГРЭС и посмотреть Ваши установки и появляющуюся на них фауну. Но не знаю, как мне это удастся. В начале июля здесь будет совещание (с моим докладом по теплым водам) До 10–15 июля я не смогу уехать из Борка, т.к. после совещания ко мне придут жена со своей мамой, которых я должен встретить. После этого я мог бы на несколько дней вырваться на Костромскую ГРЭС, но с 1 августа намечен рейс на Ладожское и Онежское озера! Боюсь, что одно из них (Кострому или Ладогу) придется отменить.

Из всего этого ясно, что приезд группы Горьковского ТЭПа с отчетами в ближайшие месяцы нецелесообразен. Пожалуй, Вы правы, что им лучше отчитываться сразу за два года. Но нам нужно как-то урегулировать отношения с ТЭПом. Ведь срок договора истек и нужно его продлить.

Очень хорошо, что ТЭП оплачивает Ваше проживание в гостинице и берется оказывать помощь в работе. В общем, они как бы включили Вас

в свою группу? Значит Вам не нужно нанимать работника и об этом я могу не беспокоиться?

Собираетесь ли Вы приехать в Борок в течение июля?

Должен признаться, что я осерчал на Вас за то, что Вы заперли взятые у меня книги в своем столе. Пришлось его вскрывать! Другое, что Вам инкриминируется — это увоз окуляра $\times 8$ с микрометром от бинокля МБС-1, принадлежавшего мне, но находившегося в пользовании Жени Величко. Этот окуляр Женя не мог найти. Я не помню, был ли разговор с Вами об этом или, может быть, Вы случайно захватили этот окуляр вместе с МБС, с которым работали. Вам он, очевидно очень нужен, но Величко тоже нужен (о себе я уж не говорю, хотя все же питаю надежду, что временами смогу тоже заниматься микроскопированием). Важно установить, действительно ли этот окуляр у Вас?

На все мои вопросы, пожалуйста, ответьте.

С наилучшими пожеланиями Ваш (подпись)

1973, VI, 21. 23 ч. 20 м.

P.S. Достаточен ли адрес, по которому я посылаю письмо, и не нужно ли прибавить индекс?

Дорогая Ираида,

отвечаю на Ваше второе письмо (без даты, как многие дамские письма) с некоторой задержкой. Тут за это время прошло совещание секции водохранилищ какого-то Научного Совета при Госкомитете по Науке и Технике. Мне пришлось делать большой доклад по подогретым водам и писать резолюцию. Добраться до Буторина со всеми делами удалось только вчера. Он (после уговоров) согласился на то, чтобы Вы взяли временного рабочего в помощь, о чем я Вам сегодня же телеграфировал. Посылаю форму для заключения Труд. соглашения. Буторин сказал, что заключить его следует сначала на 1 месяц; если нужно потом можно продлить.

С 22 по 27 июля здесь опять будет совещание. Приедет чуть ли не 40 иностранцев, и опять мне придется докладывать о подогретых водах! (видимо по-английски).

Мне очень было бы интересно сбежать на Костромскую ГРЭС. Но я могу это сделать только до 24 июля (тогда будет мой доклад перед иностранцами) Рейс на «Гидробиологе» намечен на 20-30 июля. Но Буторин не возражает, если мы передвинем рейс на более раннее время. Если мне удастся, я постараюсь вырваться в этот рейс числа 18-го, чтобы вернуться в Борок не позже 23-го июля. К сожалению, я не могу это еще точно утверждать, но постараюсь.

В общем, приезжайте числа 15-16-го с расчетом выйти в рейс через 2-3 дня. Возможно, примет участие и Г. Марголина и еще кто-нибудь.

Сегодня (только что) получил письмо от Метелкина. Отвечу ему на днях.

Насчет линейки в бинокляре я что-то не понял. У Жени нет окуляра с линейкой. Захватите этот окуляр, когда поедете в Борок.

Искренне Ваш (подпись)

1973 VII, 10

Дорогая Ираида,
присланное Вами трудовое соглашение с Г.Л. Баукиной (почему Вы
кстати не подписали?) подписано директором; бухгалтер рассчитал вычеты и
составил платежную ведомость, которую я и посылаю Вам. Если у Вас
хватит подотчетных денег, оплатите Баукину из них, если не хватит,
пошлите ей бухгалтеру письмо, вернее заявление: «Прошу выслать по
такому-то адресу под отчет такую-то сумму». Можно даже послать
это заявление телеграммой.

Я никак не могу вырваться к Вам! Эти дни прошли в дикой суете из-за
отправки экспедиции на Онегу-Ладогу (сегодня вечером наконец вытал-
киваем их)

Мог бы вырваться к Вам завтра-послезавтра; но как на грех «Гидро-
биолог» занят другим рейсом, да к тому же 10 августа приедут акаде-
мики с Папаниным и меня Буторин заставляет быть в Борке. Может
быть, удастся вырваться после их отъезда. Хотелось бы знать сроки
(дни), в которые Вы проверяете Ваши установки. Срок очередных сборов
у Г-б группы ТЭПа, кажется 13 августа?

Сообщите мне о сроках Ваших проверок. Галя Биочино рассказала
мне, что многие Ваши установки пропадали. Удастся ли Вам как-то бо-
роться с этим?

Итак, жду от Вас сведений о сроках проверок и подтверждения того,
что Вы будете весь август в Волгореченске (или будете отсутствовать
какое-то время). Об этом позвоните или телеграфируйте.

Ваш адрес «до востребования», или есть другой, более точный?

Ваш (подпись)

1973, VIII.3.

В августе Филарет Дмитриевич побывал на Горьковском во-
дохранилище, мы вместе сделали выезд на лодке, проверили уста-
новки, я собрала пробы, и он остался доволен моей работой. Через
год после окончания аспирантуры в МГУ я защитила кандидат-
скую диссертацию на тему: «Влияние подогрева воды Костромской
ГРЭС на зооперифитон искусственных субстратов». Я сразу же со-
общила Филарету Дмитриевичу об успешной защите. Когда он
пришел в лабораторию, то сказал сотрудникам: «Поздравьте меня,
Ираида защитилась». Вернувшись в Борок, я извинилась перед Фи-
ларетом Дмитриевичем за единственный «черняк». Он ответил:
«Не расстраивайтесь, это скорее мой «черняк», а для Вас это как
родинка на Вашем миловидном лице». Вот такое прекрасное уте-
шение!

В последующий период несколько лет совместно с В.Г. Девят-
киным мы занимались изучением фито- и зооперифитона мелко-
водной зоны Рыбинского водохранилища. Работать в лаборатории
Филарета Дмитриевича было увлекательно, интересно, на все во-
просы можно было получить у него высокопрофессиональный, ис-

черпывающий ответ, а также можно было и дискутировать. Однажды я принесла в лабораторию колонии живых мшанок и под биноклем можно было наблюдать этих удивительных животных с многочисленными зооидами, у которых на лофофоре располагались щупальца. Филарет Дмитриевич предложил всем сотрудникам посмотреть на них и одновременно рассказывал о биологии и экологии этих животных, т.е. благодаря такой широкой его эрудиции никто не замыкался на своих узких объектах исследований. Он интересовался работой каждого сотрудника, а ежегодные отчеты с участием всех членов лаборатории, благодаря его комментариям, превращались в небольшие симпозиумы.

Коллектив лаборатории постоянно пополнялся молодыми специалистами, выпускниками МГУ, Ленинградского, Горьковского, Воронежского, Ростовского, Днепропетровского университетов. Поэтому не менее интересны были и праздники, которые проходили живо, весело, с выдумкой, в виде капустников. Запомнилось четверостишие, которое посвятила Филарету Дмитриевичу одна дама во время застолья после окончания одной из конференций:

*Мордухая я не хаю,
Мордухая я люблю,
С Мордухаем сижусь рядом
И за водоросли пью.*

Филарет Дмитриевич до последних дней работал в лаборатории. Он не сдавался болезням. Я как-то зашла к нему в кабинет и спросила: «Как Вы себя чувствуете, Филарет Дмитриевич?». Он ответил: «По-стариковски» и никаких жалоб.

За давностью лет многие подробности общения стираются, но остается память о замечательном человеке, выдающемся гидробиологе и благодарность за те немногие годы совместной работы в лаборатории Экологии водных беспозвоночных, которую создал и возглавлял доктор биологических наук, профессор Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской.

ФИЛАРЕТ ДМИТРИЕВИЧ МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ **(1910–1978)**

© 2010 г. Н.Н. Смирнов

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский проспект 33, 119071 Москва, nik.smi@g23.relcom.ru*

Со временем, представления о крупном научном значении исследований Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского всё укрепляются.

В научной деятельности Филарета Дмитриевича можно различить несколько основных направлений. Из них, прежде всего — биоценологическое. В рамках исследований фауны крупных водных объектов (Азовского моря, Таганрогского залива, Каспийского моря, волжских водохранилищ, Азово-Черноморского бассейна) Филарет Дмитриевич мог получить обширные первичные данные и обобщения о составе и распределении фауны и о среде.

Направление исторической зоогеографии развивалось им на примере Понто-каспийского бассейна с его сложной геологической историей. Специальное внимание он уделил изучению и интерпретации реликтовых видов.

Третье направление — исследования морфологии и систематики ракообразных внутренних вод.

Полевые исследования занимали в работе Филарета Дмитриевича очень большое место. Он в высокой мере был наделён даром обобщения в стройную картину полученных им многочисленных переменных, характеризующих беспозвоночных и среду их обитания.

Работал Филарет Дмитриевича поначалу в Ростове на Дону, куда семья Болтовских переехала при эвакуации Варшавского университета в период первой мировой войны. Здесь он преподавал в Ростовском университете и вёл полевые исследования. Там же преподавал и его отец — выдающийся математик Дмитрий Дмитриевич Мордухай-Болтовской.

Способность к комплексной интерпретации полевых данных в полной мере сказалась уже в исследовании фауны Таганрогского залива Азовского моря, выполненного Филарет Дмитриевичем в 1937 году. Он получил данные по составу, количественному распределению зообентоса Таганрогского залива, зависимости его от

солёности и характера грунта, дал оценку продуктивности зообентоса, а также выяснил явление несмешиваемости реликтовой и средиземноморской фаун. Раздел об Азовском море в капитальной сводке Л.А. Зенкевича «Фауна и биологическая продуктивность моря» в немалой мере основан на этих данных. Филарет Дмитриевич выяснил распределение кормовой фауны леща в Таганрогском заливе, составил карту его кормовых площадей, что оказалось важным в рыбопромысловом отношении. Л.А. Зенкевич (1947) отмечал, что это была первая карта подобного рода.

После ряда лет преподавания зоологии в Университете Ростова-на-Дону Филарет Дмитриевич перешел в качестве заведующего лабораторией зоопланктона и зообентоса во вновь организованный Институт биологии водохранилищ АН СССР, где работал в период 1952–1978 гг.

Создание этого института на базе скромной биостанции в Борке (в бывшем имении почётного академика Морозова) было большим событием в отечественной и международной лимнологии. С самого начала лабораториями этого института руководили крупные специалисты. Лабораторией зоологии заведовал Б.С. Кузин, который вскоре был назначен заместителем директора по науке. Б.С. Кузин был зоологом (энтомологом), высылка из Московского университета в Казахстан в 1935 г. нанесла ему такой удар, что собственных исследований в институте он уже не вёл, а выполнял организационные обязанности заместителя директора и заведующего лабораторией, руководил аспирантами, редактировал «Труды» института. Будучи биологом широкого профиля Б.С. Кузин постепенно стал интересоваться проблемами гидробиологии.

Центральной темой Института биологии водохранилищ (затем переименованного в Институт биологии внутренних вод) стала проблема формирования населения водохранилищ, то есть водоёмов с нарушенным режимом, выработанная в значительной мере Филаретом Дмитриевичем. Для сбора материала по теме он организовал многочисленные экспедиции по Волге и на Каспийское море. Штат лаборатория включал около 20 научных сотрудников. Первоначально работа шла на Рыбинском и Горьковском водохранилищах, была принята сетка станций и сроков, которые неукоснительно выполнялись. На участке будущего Горьковского водохранилища было важно учесть фауну до его заполнения, что и было

начато ранее, под руководством Я.А. Бирштейна, работавшего в тот период в Ярославском пединституте.

В ходе дальнейших экспедиций иногда приходилось долго разыскивать точное место ранее установленных станции. Конечно, выполнение таких исследований было возможно только с помощью флота и других благоприятных условий, созданных Иваном Дмитриевичем Папаниным. Были организованы экспедиции на Череповецкое водохранилище и по всей Волге.

Итоги исследований формирования фауны водохранилищ привели Филарет Дмитриевича к крупным выводам в этой области, о конкретном течении событий при формировании фауны вновь создаваемых водохранилищ и не подтверждали представлений о возрастании со временем кормовой базы в них. Была обнаружена первоначальная количественная вспышка развития фауны, большинство видов которой сменилось в дальнейшем «обычными» видами. Результаты были в кратком виде доложены (заочно) на Международном конгрессе лимнологов в Австрии (1959). Эти выводы, в частности, подтверждали теоретические выводы Л.А. Зенкевича о постепенном затухании колебаний характеристик вновь образованного ценоза и снижении при этом его биомассы.

Отдельным сюжетом в рамках названной темы было исследование фауны затопленных лесов. При заполнении Рыбинского, а потом и Череповецкого водохранилищ, сведения лесов и какой-либо подготовки ложа будущих водохранилищ выполнено не было. Позже, обширные площади мёртвых, выбеленных солнцем деревьев, составляли настоящее «кошечье царство», а в плане исследований это был неизвестный зооценоз и кормовые площади рыб.

Филарет Дмитриевич обращал внимание на необходимость получения достаточно детальных первичных данных, в том числе многолетних. В этом отношении он поддерживал выполнение «стандартных рейсов» на Рыбинском водохранилище. Целью этих рейсов было получение данных о составе и количестве зоопланктона на нескольких станциях несколько раз в сезон. Эта работа распределялась между всеми сотрудниками лаборатории и была ощутимой научной «нагрузкой» наряду с собственной темой каждого. Выполнять стандартные рейсы доставалось всем и во всякую погоду.

В период работы в Борке Филарет Дмитриевич также завершил и опубликовал капитальное исследование «Каспийская фауна Азово-Черноморском бассейне» (1960). Это бесспорноopus

magnum, подводящий итог ряду его частных исследований и почти трём десяткам его частных публикаций.

С тех же позиций Филарет Дмитриевич рассмотрел «тепловое загрязнение» водоёмов.

При исследовании фауны водохранилищ было необходимо точное определение видовой принадлежности, что бывало связано с рядом трудностей и побуждало к разработке систематики разных групп беспозвоночных. Трудным в тот период было, например, определение внешне очень сходных кладоцер *Alona affinis* и *A. quadrangularis*.

Филарет Дмитриевич уделял большое внимание ведущей роли биологии видов в выявлении и интерпретации процессах, происходящих в водоёмах. Исследования биологии различных видов выполнялись полевыми и экспериментальными методами. Относительно беспозвоночных Филарет Дмитриевич говорил, желая подчеркнуть это, что они вовсе не пассивные частицы, что они имеют нервную систему и органы чувств, они волнуются, интересуются друг другом. Такой подход сказывался и в темах, которые он давал диссертантам.

В этой связи научная программа, развиваемая Филаретом Дмитриевичем, включала всестороннее изучение биологии и систематики видов, их морфологии и функциональной морфологии, а впоследствии и поведения. Появившиеся в те годы публикации Фрайера по «адаптивной радиации» кладоцер (Fryer, 1963, 1968) привлекли пристальное внимание Филарета Дмитриевича как образец и исходная база для дальнейших исследований, желательных в этом направлении, что он и рекомендовал сотрудникам лаборатории.

По инициативе Филарета Дмитриевича в Борке были проведены всесоюзные конференции по поведению водных беспозвоночных.

Филарет Дмитриевич считал необходимым полный учёт фауны изучаемого бассейна, для анализа состава и происхождения фауны, выделял вселенцев и ставил вопрос о причинах изменения ареалов, что в дальнейшем теперь составило предмет изучения в рамках проблем инвазий и видового разнообразия.

В области карцинологии прежде всего он был увлечён полифемоидеями, кладоцерами замечательного строения и образа жизни, тогда мало изученными. В круге его научных интересов были также филлоподы, амфиподы и мизиды.

Внимание Филарета Дмитриевича как систематика было устремлено в основном на полифемоидей. После исследований Г.О. Сарса для каспийских полифемоидей оставалось много неясного в области их морфологии, видового состава и системы этой группы, жизненных циклов, распространения, оставались неизвестными самцы многих видов. Их самцы настолько редки, что возникало предположение об их полном отсутствии у некоторых видов. Насколько позволяли текущие исследования и другие обязанности, Филарет Дмитриевич периодически возвращался к полифемоидеям, опубликовал ряд статей о них, в том числе, например, обработку морских подонид Австралии (Mordukhai-Boltovskoi, 1983). Исследование и описание полифемоидей Филарет Дмитриевич определённо считал одной из важнейших своих задач. К участию в этой тематике была привлечена Ирина Константиновна Ривьер, которой пришлось выполнять сборы на Каспийском море. А итоговый труд о полифемоидеях Филарет Дмитриевич «вынашивал» среди прочих дел. На вопросы, когда же он напишет это, он отвечал «вот сяду и напишу». Написать он успел часть вводного раздела будущей книги. Готовить текст книги в целом и рисунки пришлось уже И.К. Ривьер (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Она же позже составила переработанное издание (Rivier, 1998).

Поскольку исследования требовали и качественного и количественного учёта, Филарет Дмитриевич уделял большое внимание методической стороне работы: орудиям лова и их уловистости, то есть степени отражения ими истинных количеств и распределения организмов. Лаборатория располагала целым арсеналом полевых приборов для выполнения поставленных целей. Ряд орудий лова изобретён Филаретом Дмитриевичем (пневматический дночерпатель был разработан ещё в Ростове на Дону для учёта мезобентоса (Мордухай-Болтовской, 1958)) или с его участием (ряд планктоночерпателей). К пневматическому дночерпателю полагалась ещё скалка для выталкивания извлечённого керна снизу. Она именовалась «палка Гаршина», по имени лаборанта, который её изготовил в Ростове и впоследствии со слезами провожал Филарета Дмитриевича.

А для изготовления и ремонта приборов в Борке действовала прекрасно оснащённая мастерская. Под руководством Филарета Дмитриевича были изготовлены и действовали «торпеда» для количественного сбора крупного зоопланктона и салазочный планктонный трал для учёта придонного зоопланктона, давшие замеча-

тельные результаты. Методические основы исследований были отражены в «Методике изучения биогеоценозов внутренних водоёмов» (1975), составленных по инициативе Филарета Дмитриевича с участием сотрудников ряда лабораторий Института биологии внутренних вод, под его редакцией и с его большим участием.

В предисловии к «Методике ...» (с. 3) Филарет Дмитриевич указывал «... успех исследования часто зависит прежде всего от применённого способа сбора и орудия лова водных организмов» и отмечал необходимость дальнейшей разработки и совершенствования методик. Опубликованный критический обзор данной методики (Смирнов, 1977, с. 150) отмечал, что она «... принадлежит к числу руководств, объективно суммирующих генеральный путь развития большинства школ отечественной гидробиологии, отражающих её исторические корни и биологические основы».

В методическом плане также необходимым оказалось определение среднего веса беспозвоночных по их размеру. Эта трудоёмкая работа Филарета Дмитриевича была опубликована в 1964 г.

В Борке возможности для работы были самые широкие. Стоило захотеть, и была организована экспедиция по Волге от Борка до Астрахани для сборов прибрежной фауны. Экспедиция продолжалась два месяца в 1961 г., до зоны ниже Астрахани, где тростники с протоками уже превращались в отдельные тростниковые острова. Тучи комаров не давали уснуть во время стоянки на ночь, и пришлось спешно повернуть обратно. На следующий год была выполнена экспедиция от Борка до Калинина (Твери) и немного дальше, сколько позволяло оснащение (мачты) корабля. Затем был проведен ряд рейсов на Череповецкое водохранилище, в которых были исследованы гидрохимия, бактериопланктон, фитопланктон, зоопланктон, зарослевая фауна.

В ходе этих экспедиций была заложена основа коллекции кладоцер, которая теперь стала обширной и даёт возможность сравнительного изучения видов.

Вообще, Филарет Дмитриевич рекомендовал сохранять те пробы из полевых сборов, в которых какой-либо вид был хорошо представлен, тем самым закладывая основу коллекции «эталонов», полезных для будущих сотрудников как документальные свидетельства, что собой представляли изученные объекты, что особенно важно при дальнейших изменениях систематики.

Внимание Филарета Дмитриевича как систематика было устремлено в основном на полифемоидей. После исследований Г.О. Сарса для каспийских полифемоидей оставалось много неясного в области их морфологии, видового состава и системы этой группы, жизненных циклов, распространения, оставались неизвестными самцы многих видов. Их самцы настолько редки, что возникало предположение об их полном отсутствии у некоторых видов. Насколько позволяли текущие исследования и другие обязанности, Филарет Дмитриевич периодически возвращался к полифемоидеям, опубликовал ряд статей о них, в том числе, например, обработку морских подонид Австралии (Mordukhai-Boltovskoi, 1983). Исследование и описание полифемоидей Филарет Дмитриевич определённо считал одной из важнейших своих задач. К участию в этой тематике была привлечена Ирина Константиновна Ривьер, которой пришлось выполнять сборы на Каспийском море. А итоговый труд о полифемоидеях Филарет Дмитриевич «вынашивал» среди прочих дел. На вопросы, когда же он напишет это, он отвечал «вот сяду и напишу». Написать он успел часть вводного раздела будущей книги. Готовить текст книги в целом и рисунки пришлось уже И.К. Ривьер (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Она же позже составила переработанное издание (Rivier, 1998).

Поскольку исследования требовали и качественного и количественного учёта, Филарет Дмитриевич уделял большое внимание методической стороне работы: орудиям лова и их уловистости, то есть степени отражения ими истинных количеств и распределения организмов. Лаборатория располагала целым арсеналом полевых приборов для выполнения поставленных целей. Ряд орудий лова изобретён Филаретом Дмитриевичем (пневматический дночерпатель был разработан ещё в Ростове на Дону для учёта мезобентоса (Мордухай-Болтовской, 1958)) или с его участием (ряд планктоночерпателей). К пневматическому дночерпателю полагалась ещё скалка для выталкивания извлечённого керна снизу. Она именовалась «палка Гаршина», по имени лаборанта, который её изготовил в Ростове и впоследствии со слезами провожал Филарета Дмитриевича.

А для изготовления и ремонта приборов в Борке действовала прекрасно оснащённая мастерская. Под руководством Филарета Дмитриевича были изготовлены и действовали «торпеда» для количественного сбора крупного зоопланктона и салазочный планктонный трал для учёта придонного зоопланктона, давшие замеча-

тельные результаты. Методические основы исследований были отражены в «Методике изучения биогеоценозов внутренних водоёмов» (1975), составленных по инициативе Филарета Дмитриевича с участием сотрудников ряда лабораторий Института биологии внутренних вод, под его редакцией и с его большим участием.

В предисловии к «Методике ...» (с. 3) Филарет Дмитриевич указывал «... успех исследования часто зависит прежде всего от применённого способа сбора и орудия лова водных организмов» и отмечал необходимость дальнейшей разработки и совершенствования методик. Опубликованный критический обзор данной методики (Смирнов, 1977, с. 150) отмечал, что она «... принадлежит к числу руководств, объективно суммирующих генеральный путь развития большинства школ отечественной гидробиологии, отражающих её исторические корни и биологические основы».

В методическом плане также необходимым оказалось определение среднего веса беспозвоночных по их размеру. Эта трудоёмкая работа Филарета Дмитриевича была опубликована в 1964 г.

В Борке возможности для работы были самые широкие. Стоило захотеть, и была организована экспедиция по Волге от Борка до Астрахани для сборов прибрежной фауны. Экспедиция продолжалась два месяца в 1961 г., до зоны ниже Астрахани, где тростники с протоками уже превращались в отдельные тростниковые острова. Тучи комаров не давали уснуть во время стоянки на ночь, и пришлось спешно повернуть обратно. На следующий год была выполнена экспедиция от Борка до Калинина (Твери) и немного дальше, сколько позволяло оснащение (мачты) корабля. Затем был проведен ряд рейсов на Череповецкое водохранилище, в которых были исследованы гидрохимия, бактериопланктон, фитопланктон, зоопланктон, зарослевая фауна.

В ходе этих экспедиций была заложена основа коллекции кладоцер, которая теперь стала обширной и даёт возможность сравнительного изучения видов.

Вообще, Филарет Дмитриевич рекомендовал сохранять те пробы из полевых сборов, в которых какой-либо вид был хорошо представлен, тем самым закладывая основу коллекции «эталонов», полезных для будущих сотрудников как документальные свидетельства, что собой представляли изученные объекты, что особенно важно при дальнейших изменениях систематики.

В целом, программа исследований лаборатории, да и института в значительной мере, формировалась в значительной степени под влиянием того, что Филарет Дмитриевич был выдающимся биоценологом и зоогеографом.

Как зоолог, Филарет Дмитриевич учился у В.А. Догеля. Он глубоко читал его, как и В.Н. Беклемишева и А.В. Иванова, с которыми был знаком и дружен. Круг близких ему по духу специалистов включал Ю.М. Марковского, А.Н. Державина, И.И. Пузанова, Е.В. Боруцкого, С.Г. Лепнёву, Е.Ф. Гурьянову, Л.А. Шкорбатова (старшего) и многих других. Как величайший образец карцинолога, работавшего в одной области всю жизнь и получившего монументальные результаты, он указывал Г.О. Сарса.

Руководству исследованиями Филарет Дмитриевич уделял громадное внимание и время, как и руководству аспирантами и соискателями. Каждый сотрудник получал специализацию по избранной им тематике. Вновь приходящие сотрудники проходили проверку на знание фауны пресных вод. Диссертационная тематика и специализация отдельных сотрудников — теоретические позиции Филарета Дмитриевича, в том числе относительно фундаментального значения биологии видов. Часто такая специализация оставалась на многие годы. Такими темами были: диаптомусы (Л. Миловицкая), копеподы (А.В. Монаков), лептодора (Э.Д. Мордухай-Болтовская), полифемус (Л.Г. Буторина), илиокриптусы (З.Н. Чиркова), полифемоидеи, зоопланктон (И.К. Ривьер), олигохеты (Т.Л. Поддубная, В.П. Семерной), питание гастропод (Е.А. Цихон-Луканина), двустворчатые моллюски (В.И. Митропольский), хищные хирономиды, фауна затопленных лесов (В.П. Луферов), уловистость планктоночерпателей и планктонных сетей (И.П. Дьяченко), уловистость дночерпателя (В.С. Луканин), формирование зоопланктона (Л.А. Смирнова, руководство совместно с Я.А. Бирштейном), остракоды (Л.А. Смирнова, а затем Л.М. Семёнова).

Такая тематика исследований получила и дальнейшее развитие: наряду с продолжением работ по Рыбинскому водохранилищу, включая воздействие загрязнения, были выполнены принципиально новые исследования, которые составляют важнейшую часть современных работ сотрудников созданной Филаретом Дмитриевичем лаборатории.

Филарет Дмитриевич мог научить разбирать пробы и препараты, не имевших никакой биологической подготовки, но при нём выполнявших часть трудоёмкой обработки.

Заметив мой интерес к зарослевым кладоцерам, Филарет Дмитриевич передал мне коробку с несколькими десятками пробирок с хидоридами, собранными К. Коссвигом (Гамбургский институт зоологии) в западной Турции, где он укрывался от геноцида в период гитлеризма, и обратил при этом моё внимание на традиционные правила описания новых для науки видов. Как раз в тот период Фрай (1959) опубликовал своё исследование по морфологии головных щитов хидорид. В последующие годы я уже занимался исследованиями хидорид и макротрицид.

Руководство Филарета Дмитриевича было не навязчивым или жестким, но глубоким и требовательным по-существу и поставленные задачи (в том числе, например, сетка станций) обязательно выполнялись. К разнообразным начинаниям сотрудников Филарет Дмитриевич относился внимательно, бережно и давал возможность осуществить задуманное. В пределах темы Филарет Дмитриевич допускал любое творчество и применение любых методов, но требования и критика были также строгими и объективными. Конечно, подразумевалась осведомлённость о литературе на разных языках. Выпуск некоторых соискателей едва ли состоялся бы при другом руководителе.

Филарет Дмитриевич сопереживал все эти исследования. Например, как он радовался, когда В.П. Луферов получил данные, что хищные хирономиды в Рыбинском водохранилище выедают не менее пищи, чем рыбы! Филарет Дмитриевич читал и правил все статьи и диссертации сотрудников. Конечно, это отодвигало его собственные работы. Чаще всего, он писал свои статьи вернувшись домой, до поздней ночи.

Широкий стеллаж в рабочей комнате дома Филарета Дмитриевича был заполнен оттисками, на столе были разные мелкие раритеты, а на стене — большой кокосовый орех в его первоначальной оболочке, подаренный Л.А. Зенкевичем. Другая стена была вся закрыта стеллажом с книгами. К сожалению, коллекция оттисков с авторскими надписями, составившаяся у Филарета Дмитриевича, не была сохранена в её целом виде.

Филарет Дмитриевич придавал большое значение литературной форме своих научных публикаций и сообщений, иллюстраци-

ям, будь то на конгрессе или на лабораторном семинаре, и ждал того от других. Его научные статьи — хороший образец научной литературы, причём в них он не исключал применения литературных приёмов и эпитетов.

Например, он писал об «... удивительных и загадочных адаптациях», а когда редакторы, привыкшие к тогдашнему сухому стилю, это вычеркивали, Филарет Дмитриевич приезжал в редакцию и отстаивал свой текст, задавая вопросы: «Почему, на каком основании вы это сделали?!»

Точно также, свои сообщения, как на конференциях, так и на лабораторных семинарах, он готовил и иллюстрировал тщательно и требовал это от сотрудников. Свои доклады Филарет Дмитриевич произносил ровным негромким голосом, но суть сообщения производила большое впечатление.

Коллоквиумы лаборатории проводились регулярно, всегда вели протокол с датой и номером очередного семинара. Докладывали текущие или итоговые результаты, рефераты значительных открытий в зоологии (например, об открытии неопилин или погонофор), очерки чьей-либо деятельности на юбилейные даты.

Одно из лабораторных заседаний было связано с таким эпизодом. тогдашняя дама-учёный секретарь встретила в парке соседствующим с институтом сотрудника В.Л. в шортах. Возмущившись этим нарушением обычной тогда формы одежды, она потребовала от Филарета Дмитриевича «принять меры». Филарет Дмитриевич созвал заседание лаборатории, с совершенно серьёзным видом изложил суть события и заключил: «Учёный секретарь пожаловалась, что В.Л. соблазнил её ... но не совсем».

Работа перемежалась экскурсиями в природу, и Филарет Дмитриевич вёл к местам, где весной зацветали первые хохлатки или же росли самые крупные ландыши. Некоторые растения он пересаживал на участок у своего дома. Там же им были установлены солнечные часы. Он был крайне расстроен, когда соседний совхоз распахал (как оказалось, без всякой полезной цели) клин земли у леса, где росло множество ночных фиалок (платантер). Садовые растения интересовали Филарета Дмитриевича меньше, и он называл их «биологическими уродами». Рождественскую ёлку Филарет Дмитриевич и его дочь Таня выбирали ещё летом, когда она не была закрыта снегом и была видна вся, её отмечали и ходили за ней уже зимой.

За пределами биологии, интересы Филарета Дмитриевича простирались, прежде всего, в область истории. Он любил и хорошо знал русскую историю, интересовался историей окрестностей Борка. От него мы узнавали, что татары не пошли дальше на север от реки Сутка (невдалеке к югу от Борка), что ещё раньше приходящие в эту местность русские мирно селились вместе с местным племенем меря, о которых память сохраняется, например, в названии села Мерятино или в облике некоторых местных жителей. С волнением Филарет Дмитриевич узнал о находках кумранских свитков.

Филологические интересы привели Филарета Дмитриевича к составлению и опубликованию статьи о происхождении латинских названий кладоцер (1964 2005). Часть названий была мотивирована мифологией, часть была дана в связи с особенностью формы кладоцер, происхождение некоторых названий было неясным. Потребовалась большая работа по выяснению латинских и греческих корней, родственных отношений мифологических персонажей и длительная переписка. При этом оказалось невозможным выяснить, например, мотивировку обычных названий *Alona* и *Chydorus*. Такая публикация в отечественной литературе чуть ли не единственная.

Филарет Дмитриевич иногда упоминал о старинных корнях своего дворянского рода, к котором, по его словам, насколько помню, Мордухаи были ещё древнее, чем Болтовские. Филарет Дмитриевич показывал подлинный судебный документ примерно от 1640 года, написанный тогдашним почерком и гласивший, что какой-то из тогдашних Мордухаев побил соседа. Эта грамота теперь перешла, скорее всего, Тане или Люше (одной из дочерей Филарета Дмитриевича). Из Борка Филарет Дмитриевич однажды ездил в Белоруссию, где когда-то жили предки, и где по соседству обнаружился Болтовский, совершенно окрестьянившийся и у которых покупали молоко.

Филарет Дмитриевич приложил немалые усилия, чтобы опубликовать рукопись своего отца об инквизиции. С помощью своего брата, Степана Дмитриевича, специалиста по морским радиоляриям, эмигрировавшего в Аргентину, эта рукопись была опубликована по-русски в трудах какого-то аргентинского общества. В этой работе Д.Д. Мордухай-Болтовской обосновывал точку зрения, что инквизиторы были благонамеренными, добросовестными деятеля-

ми, оберегавшими человечество от занятий, роковых для его судьбы

Один из первых Филарет Дмитриевич получил копию «Доктора Живаго» (тогда запрещённого) с замечательными стихами. Не чужд он был и куртуазной поэзии («Во тьме сверкнули плечи мадам Де Шавиньом»). А иногда всерьёзах произносил что-нибудь из «неприличного» варианта «Горя от ума».

Филарет Дмитриевич носил с собой записную книжку и когда слышал что-нибудь нестандартное — записывал («бровеносец в потемках», «раз взглянув на этих дев каждый должен стать кастратом, навсегда охолодев», «anus novus venit, anus alter peregnit», «богатый хвалится золотой казной, глупый хвалится молодой женой, умный хвалится старым батюшкой»). Такие речения он никогда не пропускал, переспрашивал — как и откуда это. Когда записная книжка кончалась, он начинал новую. Книжки эти, очевидно, остались у И. Покровской в Санкт-Петербурге, его жены в последнем браке, поддерживавшей Филарета Дмитриевича в его последние годы и дни, и похоронившей его.

Филарет Дмитриевич также сохранял книжки юношеских рисунков другого своего брата (впоследствии гидрохимика) с ярко раскрашенными носатыми уродцами («харечками»), ущемляющими клещами носы друг у друга. Судьба этих книжек, возможно, та же.

Конечно, Филарет Дмитриевич был независим в своих суждениях. При моём (Н.С.) переходе в Борок в 1957 г. Н.С. Гаевская рекомендовала Ф.Д. Мордухай-Болтовского как выдающегося гидробиолога и человека, «который держит слово». «Общественной работы», которую в те времена навязывали всем, и которая была чаще всего бессодержательной, Филарет Дмитриевич чуждался. По его рассказам, в Ростовском университете ему ставили в вину, что у него нет общественной работы, на что он отвечал, что он «всегда был под угрозой нагрузок». Филарет Дмитриевич умел сохранить свою независимость в советское время. Впрочем, в Борке, как и все, он участвовал в субботниках, при этом те, кто был рядом с ним, слышали немало интересного.

Мой (Н.С.) пиетет к С.А. Зернову (а я выходец с основанной им кафедры) Филарет Дмитриевич однажды осадил, сказав, что тот испортил структуру Зоологического института, а вообще ничего существенного не сделал, кроме изобретения ругательства из вось-

ми согласных с одной гласной («взбзднуть»). По научным вопросам, с Б.С. Кузиным, бывшим у руководства Институтом, Филарет Дмитриевич не всегда соглашался, при этом споры шли на высоком научном уровне.

В рецензии на книгу «Трофология ...» (Мордухай-Болтовской, 1973) он отметил по поводу «энергетического направления», что лучше бы таких исследований было поменьше, хотя в целом приветствовал выход книги, обнаружив в ней «... много интересных новых материалов по питанию и трофическим отношениям...» (с. 1139).

Во взаимоотношениях Филарета Дмитриевича с сотрудниками и аспирантами существовало определённое расстояние. Оно преодолевалось со временем и, очевидно, когда накапливалось впечатление о научных и общих интересах коллег. При этом, Филарет Дмитриевич мог и умел общаться с людьми широкого круга профессий и судеб, входя в их интересы, а со своей стороны сообщая много разных и неожиданных сведений.

В Борок приезжали многочисленные коллеги из других научных учреждений и из-за рубежа (Германия, Вьетнам, США). Часто они подолгу задерживались в кабинете Филарета Дмитриевича. В их числе был (в 1962 г.) и Давид Фрай (США), начинавший тогда свои исследования хидорид.

Приезжал также вьетнамец Донг Нгок Тхань, бывший тогда аспирантом у Е.В. Боруцкого и Я.А. Бирштейна. Тхань привёз с собой часть проб вьетнамских кладоцер, и мы рассматривали вместе тропические виды.

Многие начинания, возникшие в Борке, впоследствии продолжились. Когда мне в 1971 г. довелось принять обязанности научного руководителя Гидробиологической станции «Глубокое озеро», Филарет Дмитриевич осуществил своё давнее намерение побывать на Глубоком, известном как «колыбель русской гидробиологии». Мы прошли вместе пять километров по лесу от остановки автобуса в с. Андреевском, заночевали на биостанции. Надо было видеть большое удовольствие Филарета Дмитриевича! Это было просто видимое его ощущение истории, исторического значения станции! Он измерил шагами расстояние от двери лаборатории до берега и сказал при этом: вот так и должны располагаться биостанции — в непосредственной близости от объекта.

В анкете Филарета Дмитриевича был, по тогдашним меркам, недостаток, кажется, пребывание на ничейной полосе при переходе Ростова на Дону из рук в руки в период Отечественной войны, да ещё беспартийность, да ещё брат в Аргентине, да ещё исключение из Ленинградского университета как классово чуждого элемента. Поэтому власти Филарету Дмитриевичу не разрешали его командирование за рубеж, а когда его пригласили войти в состав редколлегии журнала Крустацсана Филарет Дмитриевич не смог ответить (ведь тогда надо было на это получать решение таинственных высших властей, именовавшихся «инстанциями»). И в период Международного конгресса лимнологов в Ленинграде руководитель карцинологического общества и редактор этого журнала д-р Сток не мог получить от Филарета Дмитриевича чёткого ответа и, наконец, вдруг спросил его по-русски «Ты жид?» (очевидно, имея в виду первую часть древне-русской фамилии Мордухай-Болтовского). Пришлось как-то объяснять положение. Так Филарет Дмитриевич и не смог принять предложение, сделанное ему по достоинству.

Личные воспоминания всем этим далеко не исчерпываются. Общение с Филаретом Дмитриевичем у каждого оставляло глубокий след. Многие отмечено другими авторами в книге «Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные» (2005).

Полный список публикаций Ф.Д. Мордухай-Болтовского опубликован Н.Н. Смирновым, М.А. Фортунатовым и Дэвидом Фраем в *Internationale Revue*, причём последний автор немало потрудился для того, чтобы список был полным, а жизнеописание приняло окончательную форму.

Список литературы

- Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск, 2005. 414 с.
- Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Советская наука, 1947. 588 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН АН СССР 1954. Т. 2 С XXX-XXX.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Некоторые данные о темпах видообразования водной фауны // Бюлл. МОИП, отд. биол. 1959. Т. 64, № 4. С. 141-144.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1958. Усовершенствованная система трубчатого дночерпателя // Информ. Бюлл. ИБВВ АН СССР. 1958, № 1.

- Мордухай-Балтовской Ф.Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мордухай-Балтовской Ф.Д.* Трофология водных животных. Итоги и задачи // Вопросы ихтиологии. 1973. Т. 13, вып. 6(83). С. 1136–1139.
- Мордухай-Балтовской Ф.Д.* О происхождении латинских названий пресноводных ракообразных // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск, 2005. С. 6–19.
- Смирнов Н.Н.* Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов // Журн. общей биологии. 1977. Т. 38, № 1. С. 148–150.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* On the origin of Latin names of freshwater crustaceans // Polskie archiwum hydrobiologii. 1964. XII (XXV), 3. P. 409–419.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* In: Smirnov N.N. and Timms B.V. Podonidae. A revision of the Australian Cladocera. Records of the Australian Museum. Sydney. 1983. P. 13–17.

ИЗ ВОСПОМИНАНИЙ О МОЕМ УЧИТЕЛЕ — ИЗВЕСТНОМ КРУПНОМ УЧЕНОМ Ф.Д. МОРДУХАЙ- БОЛТОВСКОМ

© 2010 г. В.Н. Столбунова

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru*

В жизни бывают непредвиденные повороты и открываются совершенно новые возможности. Так, в середине 1971 г. я приехала в Институт биологии внутренних вод АН СССР (п. Борок Ярославской области). Мне посчастливилось работать под руководством выдающегося ученого-гидробиолога Ф.Д. Мордухай-Болтовского в лаборатории экологии водных беспозвоночных, которую Филарет Дмитриевич непосредственно создал. В то время лаборатория представляла собой молодой коллектив и научная работа была учебной. У каждого из нас были свои задачи, своя тема. Филарет Дмитриевич предложил мне заниматься зоопланктоном мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги, как чрезвычайно важной и мало изученной. При горячей поддержке руководителя было безудержное желание работать, энергия, как говорится, лилась через край...

В 1970 г. возник вопрос о значении прибрежных мелководий для продуктивности водохранилищ, а в сентябре 1971 г. в Киеве была созвана конференция, обсудившая ряд вопросов их режима и использования. В связи с этим в план исследований Института биологии внутренних вод была включена тема «Гидробиологический режим прибрежных мелководий волжских водохранилищ». Имеющиеся к этому времени сведения о прибрежной зоне были неполными, к тому же характер мелководий подвергался изменениям. Так, в Рыбинском водохранилище наблюдалось выравнивание береговой линии, и многие участки защищенного от прибоя побережья превратились в открытые. Обратный процесс отмечался в Иваньковском водохранилище, где увеличивалась площадь зарастания, местами встречалось даже заболачивание.

Зоопланктон мелководий в Рыбинском водохранилище исследовался ранее (в 1953–1954 гг.) Ф.Д. Мордухай-Болтовским,

Э.Д. Мордухай-Болтовской и Г.Я. Яновской, в Ивановском и Угличском водохранилищах — Э.Д. Мордухай-Болтовской в 1955–1956 гг. В 1971–1975 гг. на этих водохранилищах были организованы регулярные наблюдения за зоопланктоном прибрежной зоны в течение всего вегетационного периода. Я сразу же включилась в работу и экспедиции. Ф.Д. Мордухай-Болтовской регулярно обсуждал со мной ход исследований, советовал, помогал организационно.

Начальным этапом в моей работе было освоение методики количественного сбора зоопланктона на мелководьях. В то время учет зоопланктеров прибрежной зоны отличался большим разнообразием методов. Филарет Дмитриевич обращал наше внимание на то, что применявшиеся сети и планкточерпатели типа Богорова и Вовка, как количественное орудие лова, заслуживают самой серьезной критики. Более уловистым оказался планктобаторметр И.П. Дьяченко, модернизированный А.П. Кожевниковым. Он нашел широкое применение для количественного учета зоопланктона в нашем Институте биологии внутренних вод. Однако в виду большого веса (12 кг) применение планктобаторметра ДК для работы с лодки в мелководной зоне было затруднено. Поэтому в начале 1970-х гг. нами была сконструирована видоизмененная модель планктобаторметра ДК, сохранившая основное преимущество первоначальной (вертикально поставленные крышки), но значительно облегченная (вес 6 кг). Прибор хорошо зарекомендовал себя в работе и был одобрен Филаретом Дмитриевичем. Он вполне был пригоден и для работы за пределами прибрежной зоны на больших глубинах.

Ф.Д. Мордухай-Болтовской учил, что многие исследователи не принимают во внимание агрегированность зоопланктона и для оценки обилия населения водоемов используют небольшое число проб. Под руководством Филарета Дмитриевича в 1975–1977 гг. были проведены специальные сборы зоопланктона на участках с однородными экологическими условиями в пелагиали и литорали Ивановского и Рыбинского водохранилищ. Полученные результаты показали чрезвычайную неравномерность распределения зоопланктона, особенно в прибрежной зоне. По мере уменьшения глубины агрегированность организмов возрастала, что особенно отчетливо проявлялось у кладоцер. Многочисленные скопления в прибрежье состояли в основном из особей одного вида. Было установлено, что для характеристики зоопланктона в литорали всегда

требуется большее число проб, чем для суждения с той же точностью о зоопланктоне пелагиали.

В одной из экспедиций 1970-х гг. были проведены специальные наблюдения по выяснению уловистости различных орудий лова зоопланктона. Неравномерность распределения при отборе проб сетью Джудая, планктособирателем «Торпеда», планктобатором системы ДК и насосом оказалась различной. Лучший результат показал планктобатор. Мне очень памятна эта экспедиция, потому что с нами был Филарет Дмитриевич.

Филарет Дмитриевич впервые пояснил, что мелководную прибрежную зону крайне важно рассматривать в горизонтальном (в связи с защищенностью ее от волнения и зарастанием макрофитами) и вертикальном (верхний горизонт — с глубинами 0–1.5 и нижний — 1.5–3 м) направлениях. Он предложил схему вертикального расчленения Рыбинского водохранилища с участком расчлененного побережья (1974), по которой можно изучать мелководную прибрежную зону и других водохранилищ.

Филарет Дмитриевич постоянно подчеркивал важную роль мелководий для продуктивности и качества воды волжских водохранилищ. Он говорил, что «продуктивность водоема и качество воды в большинстве случаев находятся в некотором противоречии. При высокой продуктивности нередко наблюдается ухудшение качества воды. Сохранение высокого качества воды оказывается не менее, а часто и более важной задачей и трудность заключается в том, чтобы при этом водоем сохранял и достаточно высокую биологическую продуктивность. Сильное развитие зарастающей прибрежной зоны с точки зрения сохранения высокого качества воды нежелательно».

В ходе регулярных и обстоятельных исследований зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ, выполненных в 1970-е гг. и связанных с оценкой продуктивности и изменениями, произошедшими с 50-х гг., был выяснен характер зоопланктона прибрежной зоны Иваньковского, Угличского и Рыбинского водохранилищ в связи с их морфометрией, режимом и гидрологическими условиями. Эти многочисленные материалы вошли в отчеты и доклады Института, были использованы для оценки продуктивности прибрежной зоны верхневолжских водохранилищ, включены в монографию «Волга и ее жизнь» (1978).

Филарет Дмитриевич внимательно и очень доброжелательно редактировал рукописи моих статей, вносил ряд советов и рекомендаций. Собранный мною обширный материал послужил основой для многочисленных работ по зоопланктону прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги.

Вглядываясь сквозь многолетие, в дни давно минувшие, память четко прорисовывает образ моего замечательного учителя. Филарет Дмитриевич наделен был особенным педагогическим талантом, умел развить в нас наши наклонности, пробудить интерес к исследовательской работе. Он был всегда доступен, тактичен, обладал большой внутренней культурой и редким даром — внимательно выслушивать собеседника. Филарет Дмитриевич интуитивно понимал каждого, была в нем какая-то великая простота. Он постоянно интересовался, как идет работа. И как жизнь идет, тоже. Его интересовали люди, идущие с ним вместе. Может ему хотелось знать, кто продолжит дело его жизни, что за люди, какие они. Может быть так, не знаю... Когда его ученики уезжали, связи не рвались, переписывались. Филарет Дмитриевич всегда помогал своим питомцам. Ни к кому он не относился свысока и это самая большая похвала для человека и ученого.

Филарет Дмитриевич никогда не был старым. Его тянуло к молодежи, он постоянно кого-то консультировал, всем был нужен, удивительно подвижный, весь какой-то заметный... Он был счастливым, потому что всегда занимался любимым делом и всегда оставался верным своим убеждениям.

Филарет Дмитриевич обладал свойством притягивать слушателей, овладевал аудиторией, был блестящим рассказчиком, эрудитом-оратором. Он работал всю жизнь и не представлял себе состояния, которое мы в быту называем отдыхом и покоем. Единственное развлечение, которое Филарет Дмитриевич позволял себе, состояло в том, что в промежутках он «ходил в природу», чтобы увидеть первоцветы, а понравившиеся растения приносил и высаживал у себя в саду. Больше всего Филарет Дмитриевич восторгался орхидеями.

Обаяние образа Филарета Дмитриевича продолжает жить в нашей памяти. Он автор всемирно признанных работ. Имя Ф.Д. Мордухай-Болтовского навечно вписано в историю науки.

ФИЛАРЕТ ДМИТРИЕВИЧ МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ КАК ФАУНИСТ, СИСТЕМАТИК И ЗООГЕОГРАФ

© 2010 г. Н.М. Коровчинский

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский проспект 33, 119071 Москва, ntkor@yandex.ru*

Во время учебы в Ленинградском университете во второй половине 1920-х годов Ф.Д. Мордухай-Болтовской специализировался на кафедре зоологии беспозвоночных у известного зоолога профессора В.А. Догеля. Очевидно, выбор был сделан не случайно — зоология оказалась истинным призванием Филарета Дмитриевича, что отчетливо прослеживается во всех его будущих исследованиях, какой бы характер они не носили.

Из более чем 160 опубликованных им работ (за вычетом тезисов и небольших популярных статей) (их список см. Fortunatov et al., 1979) 60 (37%) посвящены исключительно исследованиям фаун, видам-вселенцам, систематике гидробионтов и их географическому распространению. Еще около 30 работ, в которых также в большой доле присутствовала фаунистика, касались изучения разнообразных бентосных, литоральных и планктонных сообществ. В результате мы видим, что более 50% публикаций Филарета Дмитриевича было посвящено в заметной степени зоологической тематике.

Дебютировал в науке он сразу большой обстоятельной статьей по составу и распределению бентоса в Таганрогском заливе Азовского моря (Мордухай-Болтовской, 1937). Сбор и обработка материала для нее проводились в течение четырех лет с 1933 по 1936 г. По существу работа касалась рыбохозяйственной тематики, как того требовал характер учреждения, где работал тогда молодой специалист (Доно-Кубанская научная рыбохозяйственная станция), но была лишена возможного в данной ситуации прикладного характера. Уже в ней проявились особенности и интересы, характерные для последующих исследований Филарета Дмитриевича: подробное описание исследуемой акватории, тщательное отношение к методике работ и определению материала, проработке литературных источников, широта интересов и кругозора. Давая общую ха-

рактеристику донной фауны залива, он выделяет в ней три основных типа — реликтовую (северокаспийскую), пресноводную и морскую (средиземноморскую), а также ряд комплексов и подкомплексов. Был сделан вывод, что определяющими развитие фауны Таганрогского залива, а, следовательно, и биомассы бентоса в разных его участках, является чрезвычайная неоднородность среды и фактор палеогеографический: «История Азовского моря и всего Черноморо-Азовского бассейна рельефнее всего выступает в Таганрогском заливе, где мы видим, особенно в восточной половине, богато представленную фауну Каспийского моря в комбинациях с космополитными солоноватоводными и эвригалинными средиземноморскими пришельцами. Реликтовая фауна накладывает своеобразный отпечаток на все биоценозы Таганрогского залива, делая их совершенно непохожими на биоценозы опресненных участков других морей — например, Финского и Ботнического заливов Балтийского моря» (с. 57). Полученные во время этой первой работы данные оказались настолько оригинальны и фундаментальны, что попали затем в известные монографии Л.А. Зенкевича (1956, 1963). Итак, интерес к составу и структуре фауны, ее генезису и биоценотической проблематике — вот те направления, которые, проявившись сразу, будут разрабатываться Ф.Д. Мордухай-Болтовским в течение всей его последующей творческой деятельности.

Через год появилась специальная статья о реликтовой фауне низовьев Дона (Мордухай-Болтовской, 1939), в составе которой указывалось 36 видов, причем большинство из них относилось к ракообразным отряда Amphipoda, еще 9 других видов было найдено в Таганрогском заливе. Основное место локализации реликтов было приурочено к твердым и песчаным грунтам мелководий дельты и предустьевых участков Таганрогского залива, в Азовском же море их наблюдалось относительно мало (6–7 видов). Предполагалось, что по происхождению это остатки фаун обширных солоноватоводных водоемов Сарматского или Понтического морей, существовавших в миоцене-плиоцене. Три из этих видов, *Corophium curvispinum* Sars, *Dreissena polymorpha* (Pall.), *Cordylophora caspia* Pall., к тому времени уже широко расселились по рекам Европы. В этой статье заметно проявился особый интерес автора к наиболее показательной части фауны — обширной группе ракообразных (Crustacea), который также останется с ним на все долгие последующие годы.

Следующие публикации Филарета Дмитриевича появляются лишь во второй половине 1940-х годов. В них излагаются данные по каспийским ракообразным в реках северного побережья Азовского моря (Мордухай-Болтовской, 1946 а), фауне беспозвоночных Миусского лимана и дельты Днепра (Мордухай-Болтовской, 1948 а, б), подробно обсуждается вопрос о происхождении каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне (Мордухай-Болтовской, 1946 б). В частности, отмечалась определённая «агрессивность» каспийских вселенцев, проникающих в реки, когда, например, морские бокоплавы не живут совместно с пресноводными, вытесняя их. Было показано, что около половины каспийских видов представлены здесь высшими ракообразными (Malacostraca) (57 видов), из них только два вида не встречены в самом Каспии, а выраженные понто-азовские подвиды редки, что свидетельствует о сравнительно недавнем разделении каспийской и понто-азовской фаун.

Важно сказать также, что автор стремился отметить морфологические отличия представителей понто-азовских популяций некоторых видов от «типичных» каспийских (см. Мордухай-Болтовской, 1946 а). Тогда же Ф.Д. Мордухай-Болтовским была выполнена работа по классификации исследуемого материала, в которой он уточнил систематическое положение амфиподы *Corophium devium* Wudsch. (Мордухай-Болтовской, 1947). Для этого им был заново проанализирован типовый материал норвежского карцинолога Г. Сарса, хранящийся в Зоологическом институте АН СССР, и показана неадекватность его описания, что не позволяло различать два близких сосуществующих вида — *C. curvispinum* Sars (syn. *C. devium* Wudsch.) и *C. sowinskyi* Martynov, 1924, валидность которых остается признанной (см. Определитель..., 1995).

В 1952 г. Филарет Дмитриевич перешел работать на Биологическую станцию «Борок» АН СССР в Ярославской области (в последующем преобразована в Институт биологии водохранилищ, затем в Институт биологии внутренних вод АН СССР). Во время работы в ИБВВ РАН (1952–1963; 1969–1978) наряду с обширными исследованиями процессов становления фауны и биогидроценозов водохранилищ, влияния подогретых вод ТЭС на экосистему водохранилищ, роли мелководной зоны, прогнозирования состояния экосистем водоемов трассы переброски стока северных рек и т.д., он не оставлял и своей старой излюбленной темы по изучению фауны низовьев и

дельт рек Понто-Азовского бассейна (Мордухай-Болтовской, 1958, 1961) и продолжающегося процесса распространения каспийской фауны (Мордухай-Болтовской, 1952, 1957 а, б, 1960 а). В процессе работы по этой тематике им был составлен каталог фауны свободноживущих беспозвоночных Азовского моря (Мордухай-Болтовской, 1960 б), в котором было указано 325 таксонов, что в 3 раза превышало число таковых, приведенных до этого В.К. Совинским (1904). По-существу это был первый опыт достаточно полной инвентаризации фауны беспозвоночных этого интереснейшего морского водоема. Вместе с тем, автор уточнял, что будущее более тщательное исследование должно выявить здесь не менее 600 видов.

Многочисленные материалы и публикации Ф.Д. Мордухай-Болтовского по фауне Азово-Черноморского бассейна, исследуемой более 25 лет, позволили ему опубликовать фундаментальную сводку «Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне» (Мордухай-Болтовской, 1960 в), которая включала все накопившиеся к тому времени сведения по систематическому составу каспийской фауны в этом бассейне, ее экологии, распространению и происхождению. Каспийская фауна представляет собой специфический комплекс видов, характерный для Каспийского моря и автохтонный для него, долгое время развивавшийся в изоляции и резко отличающийся по своему систематическому положению от обычной морской (океанической) фауны. Эта фауна эндемична для Понтокаспийского бассейна, поскольку изначально не обитала за его пределами (широкое распространение ряда ее видов в последнее время является результатом совсем недавних событий).

Автор представил обобщение по автохтонной фауне Каспийского моря, в которой насчитывалось в то время 323 вида многоклеточных животных (88.3% от всей их фауны этого водоема), среди которых наиболее богато представлены ракообразные (140 видов с доминированием Amphipoda). В целом для этой фауны характерно сильное развитие немногих (7–9) семейств: амфиподгаммарид, бычков-гобинд, моллюсков-пиргулид и кардиид, кумовых ракообразных, мизид и ветвистоусых ракообразных-полифемид, из рыб — сельдевых и осетровых.

Также был значительно уточнен состав каспийской фауны в Понтоазове, к которому принадлежало 140 видов, среди которых опять же доминировали ракообразные (67 видов, из них 42 — Amphipoda). В этом бассейне обитало несколько меньше половины

видов автохтонной каспийской фауны. Среди каспийского комплекса в Понтоазове, по сравнению с автохтонной фауной Каспия, относительно большую долю составляют рыбы (и их паразитофауна) и высшие ракообразные и относительно меньшую моллюски и низшие ракообразные, то есть группы наиболее подвижные, склонные к миграциям и легко приспосабливающиеся к изменениям солености. Также было особо отмечено, что в нем почти совершенно отсутствуют виды, обитающие только в средней и южной части Каспийского моря, т.е. наибольшее фаунистическое сходство наблюдается именно с Северным Каспием и что все группы каспийского комплекса представлены в Понтоазове меньшим числом видов, чем в самом Каспии. Все эти особенности имели важное значение для решения вопроса о происхождении каспийской фауны в Понтоазовском бассейне. Несомненными эндемичными видами в нем можно было считать лишь 5–6 видов, что составляло ничтожную долю (4.3%) от общего числа каспийских форм. Все это позволило сделать вывод об очень слабом видообразовании в каспийском комплексе Понтоазова, имеющего лишь незначительный отпечаток эндемизма и находящегося на самых ранних ступенях морфологической дивергенции. Объяснение этому феномену автор видел в очень недавней, с геологической точки зрения, иммиграции основной массы этой фауны в данный бассейн, что подтверждается, помимо прочего, ее биологическими особенностями. В целом эта фауна отличается относительной стенотопностью, в условиях Понтоазовского бассейна для нее наиболее характерны олигогалинность и оксифильность, определяющие ее географическое и биотопическое распространение.

Распространение каспийской фауны в Понтоазовском бассейне весьма своеобразно, будучи в основном приурочено к сильно опресненным участкам моря, лиманам и низовьям рек, для нее характерна разорванность ареалов. Наиболее богато она представлена в эстуариях пяти крупных рек — Дуная, Днестра, Днепра с Бугом, Дона и Кубани, в каждом из которых она имеет характерные особенности, в том числе отличаясь видовым составом. В каждом из этих эстуариев было зарегистрировано от 50 до 103 каспийских видов, хотя здесь надо, конечно, учитывать и фактор неодинаковой степени изученности. Было рассмотрено также распространение этих видов вдоль отдельных речных систем, которое может быть пассивным и активным. При этом сделано заключение, что наблю-

даемое распространение каспийской фауны в реках и за пределами Понтоазова, так же как и Понтокаспия, представляет собой весьма динамичную картину. Есть немало фактов, подтверждающих продолжающееся расширение ареалов каспийских видов в течение предыдущих десятилетий, в данное время наблюдается лишь некий момент этого процесса. Вместе с тем, имеет место и исчезновение каспийских видов в некоторых реках и эстуариях под влиянием загрязнения или резкого изменения режима. Гидротехническая реконструкция рек влияет на распространение каспийской фауны различно — препятствует или способствует ей в зависимости от биологии и локализации ее представителей.

Распространение каспийских видов за пределы Понтоазовского (автор доказывает правомерность отнесения к нему также Мраморного моря и окружающих его озер и лиманов) и Каспийского бассейнов могло идти как через реки, так и морским путем. В то время насчитывалось 20 таких видов, из которых 6 представляют собой особые таксоны, рассматриваемые как следы более широкого распространения фауны каспийского типа в далеком прошлом (например, *Evadne lacustris* Spandl в восточноанатолийском горном озере Гёльджик). Представители остальных сходны с живущими в Понтокаспии и проникли в новые места самостоятельно через моря, временные соединения речных систем, искусственные каналы. Некоторые виды очень быстро, «на глазах», расширяли свои ареалы, мигрируя в сторону Балтийского моря. Также началось активное перемещение каспийских гидробионтов в конце 1940-х — начале 1950-х годов в результате активных и широкомасштабных акклиматизационных мероприятий.

В связи с вопросом распространения каспийских видов за пределы Понтокаспия, было сделано обобщение по фауне Аральского моря, которое не может быть отнесено, по мнению автора, к Каспийской зоогеографической провинции, хотя и является местом обитания значительной группы каспийских видов (31 вид). Целый ряд из этих видов являются эндемиками, но в целом эндемизм в этом своеобразном водоеме выражен слабо. Это вполне согласуется с предположением об очень недавнем — верхнечетвертичном или даже послеледниковом переселении сюда каспийского комплекса.

Обращаясь более подробно к истории происхождения каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне, Ф.Д. Мордухай-

Болтовской значительно корректирует устоявшийся и упрощенный взгляд на нее как на реликт третичной эпохи, сформировавшейся в древних Сарматском и Понтическом бассейнах. Для этого он детально рассматривает длительную и сложную историю развития и трансформации водосмов Понтокаспия в неогене и плейстоцене. В результате был сделан вывод, что разделение фаун Каспия и Понто-Азова ведет свою историю лишь с верхнечетвертичного времени, отстоящего от современности всего на десятки тысяч лет. Вероятно, каспийский комплекс форм в Азово-Черноморском бассейне мигрировал сюда из Хвалынского бассейна, бывшего на месте нынешнего Каспийского моря, по Манычскому проливу в период перед последним оледенением. Такой же характер имело заселение каспийскими видами Аральского моря по Узбою и Сарыкамышской депрессии. Все это легко объясняло близость фаун и слабую выраженность их эндемизма.

В связи с вопросом происхождения Понтоазовской фауны, Ф.Д. Мордухай-Болтовской обсуждал проблему скорости видообразования водной фауны, поднятую им еще ранее (Мордухай-Болтовской, 1959 а), приходя к выводу, что в разных группах животных, в частности среди ракообразных и рыб, новые подвиды и виды могут образовываться за время, исчисляемое не более чем 5–10 тысячами лет.

Сопоставляя вышеприведенные факты и умозаключения с данными полученными впоследствии следует отметить, что последние не согласуются с гипотезой о недавнем времени формирования каспийской фауны в Понтоазове. Так, в частности, данные по циклопообразным (Crustacea: Copepoda), свидетельствуют о высокой степени их эндемизма в Азово-Черноморском бассейне (Монченко, 2003). Также современные генетические данные подтверждают значительную древность Понтокаспийских клadoцеронихопод (Cristescu, Hebert, 2002), а время дивергенции черноморских и каспийских онихопод и амфипод-гаммарид датируют периодом от позднего миоцена до раннего плейстоцена (приблизительно 7.9–1.0 млн. лет назад) (Cristescu et al., 2003). Впрочем, было также показано, что время молекулярной эволюции у ракообразных-галофилов из континентальных соленых водоемов сильно ускорено по сравнению с таковыми из пресноводных (Hebert et al., 2002) и может быть то же свойственно и морским ракообразным. Все это говорит о достаточной сложности обсуждаемой проблемы.

Касаясь зоогеографической оценки каспийской фауны в Понтоазовском бассейне, Филарет Дмитриевич находил, что к ней более подходит представление не как об «ущелевших остатках», реликтах прошлых эпох, а скорее как о вселенцах, сравнительно недавно в него вторгшихся и, несмотря на ухудшение условий в нем (осолонение), расширяющих свой ареал. Вместе с тем, оценка каспийских видов в дельтах и низовьях рек, благодаря сложности их исторических трансформаций, также сильно усложнена: некоторых из них, скорее всего, следует считать очень молодыми черноморскими реликтами, других псевдореликтами, вернувшимися на прежние местообитания после отступления соленых морских вод, или иммигрантами. В среднем же и верхнем течении рек эти виды, безусловно, должны считаться иммигрантами, особенно те, которые способны расселяться против течения. Те же каспийские формы, которые не способны распространяться вверх по течению, но находимы нередко весьма далеко от устьев рек, явно должны быть отнесены к настоящим реликтам последней морской трансгрессии, местонахождения которых достоверно обозначают ее границы.

Высказываясь относительно места каспийской фауны в системе зоогеографического районирования, Ф.Д. Мордухай-Болтовской считал вполне достойным повысить ее ранг по сравнению со схемами предыдущего районирования, отнеся к особой Каспийской зоогеографической области, подразделяемой на Каспийскую и Понтоазовскую провинции. Мнение о глубоком своеобразии понтокаспийской фауны было поддержано в последующих крупных зоогеографических обобщениях (см. Старобогатов, 1970; Монченко, 2003).

Заканчивая свой большой обобщающий труд (*opus magnum*), Филарет Дмитриевич отмечал, что изучение каспийской автохтонной фауны, которая «... представляет собой несомненно один из наиболее замечательных фаунистических комплексов земного шара», еще далеко не окончено. Прежде всего, недостаточно изучен видовой состав многих групп и необходимо тщательное таксономическое сравнение близких форм из Каспия и Понто-Азова, а также получение полной картины их географического распространения. Также весьма интересной задачей было бы сравнение представителей видов из этих бассейнов и из других речных и озерных мест их распространения. Помимо этого, немало интересных задач следует решить в области изучения биологии видов: их миграций,

поведения, питания, размножения, отношения к разным факторам среды

Достаточно подробное рассмотрение указанной монографии Ф. Д. Мордухай-Болтовского связано с тем, что она занимает центральное положение в его творчестве, как в хронологическом, так и в объективном плане. Завершая и обобщая сделанное в предыдущий период, она, в то же время, обосновывала линию развития многих его будущих исследований. Фауны морских бассейнов и водохранилищ, распространение каспийских вселенцев, генезис фаун, систематика наиболее интересных видов и групп, проблемы зоогеографии — вот направления, которые будут энергично разрабатываться им, в числе прочих, в последующие годы.

В 1950-е годы шло исследование бентоса и литоральной фауны водохранилищ, сначала Рыбинского (например, Мордухай-Болтовской, 1955, 1957 г; Мордухай-Болтовской и др., 1958), затем Горьковского и Куйбышевского (Мордухай-Болтовской, 1959 б). В то время это была совершенно новая научная тема, поскольку водохранилища были образованы недавно, готовились к заполнению или находились в процессе формирования, также как и населяющая их биота. При этом водные системы вместе с окружающим ландшафтом преобразовывались неузнаваемо, заливались и образовывались огромные площади мелководий (до 40% от общей площади водоемов), затопливались большие площади лесов, создавались новые и очень сложные с точки зрения структуры и динамики экосистемы. Для исследования их требовалась разработка адекватных методик и конструирование новых приборов лова, которым Филарет Дмитриевич уделял особое внимание. Уникальность ситуации заключалась в том, что можно было проследить начальные и дальнейшие стадии формирования бентосных, планктонных и фитофильных сообществ водоемов нового типа и затем продолжать их наблюдения, выявляя частные тенденции и общие закономерности, что затрагивало, помимо прочего, ряд вопросов общебиологического характера и имело прогностическое значение.

Исследование формирования фауны водохранилищ требовало точного определения видов, что не всегда бывало легко сделать и вынуждало проводить исследования по систематике отдельных групп беспозвоночных. В то время, например, достаточную трудность представляло различение внешне очень похожих кладоцерхидорид *Alona affinis* Leydig и *Alona quadrangularis* (O.F.M.), раз-

личия между которыми были выяснены в последующем (см. Смирнов, 1971).

Помимо водохранилищ изучались также некоторые крупные озера, в частности, озеро Белое (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959), по биологии которого до этого имелись очень скудные данные, полученные еще в самом начале XX-го века. Была отмечена бедность видового состава бентоса, практическое отсутствие некоторых групп обычных в других водоемах (придонных кладоцер-хидорид и копепод), хотя количественные показатели были выше, чем в Рыбинском водохранилище.

Исследования бентосных и литоральных сообществ озер и водохранилищ еще более интенсивно продолжилось в 1960–70-х годах (см., например, Мордухай-Болтовской, 1972, 1974). Накопление многочисленных данных по разным водоемам бассейна Волги за более чем 20-летний период позволяло делать масштабные сравнения и обоснованные выводы, проследить изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенного воздействия (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). В 1975 г. издательство ЮНК (Нидерланды) обратилось к Филарету Дмитриевичу, как к одному из лучших знатоков фауны и режима Волжского каскада, с предложением возглавить творческий коллектив по созданию монографии «The river Volga and it's life». Книга на английском языке вышла в 1979 г., русский вариант — «Волга и ее жизнь» — в 1978 г. Кроме того, он был автором глав и разделов по зообентосу, фауне прибрежной зоны водохранилищ, биогеографии Волги, а также списков видов, данных в Приложении: кишечнополостных, полихет, щупальцевых, карповых вшей, остракод и пяти групп высших ракообразных (Amphipoda, Isopoda, Mysidacea, Cumacea, Decapoda).

До опубликования названной монографии по биологии Волги имелась только сводка А.Л. Бенинга (Behning, 1928), данные которой сильно устарели. После ее опубликования накопилось достаточное количество данных, позволявших представить состояние донных биоценозов до зарегулирования реки. Сооружение водохранилищ вызвало чрезвычайно сильные изменения в бентосе Волги, причиной которых были значительное падение скоростей течения на месте их образования и последовавшее за этим заиление русла. Псаммо- и литофильные донные биоценозы резко обеднели по видовому составу, потеряв многих реофилов, в частности каспийских ракообразных, широко распространились пелофильные

биоценозы, образовывавшиеся на затопленной суше. Наоборот, видовое разнообразие планктона увеличилось на 6—10 видов за счет акклиматизации северных озерных видов в Средней и Нижней Волге. Фауна открытого побережья водохранилищ оказалась очень бедна из-за отрицательного влияния прибойного волнения, наилучшие условия для нее создавались в защищенных участках, важное влияние оказывали размеры последних, изрезанность береговой линии, возраст водоемов и их положение в общем каскаде.

Волгу и водоемы ее бассейна населяет в основном пресноводная палеарктическая фауна, однако, в ее состав входят также фаунистические элементы соседних регионов — небольшое число северных арктических видов (тюлень, два вида рыб, 10 видов ракообразных) и виды Каспийской зоогеографической области. Все живущие в Волге каспийские виды обитают в Каспийском море и отличаются значительной степенью эвригалинности и оксифильности. Те из них, которые обитают выше низовьев, представляют собой иммигрантов, расселившихся в реке в течение нескольких последних тысячелетий и проникающих иногда вверх по руслу более чем на 3000 км. При образовании водохранилищ и последовавших заиления и загрязнения ареалы каспийских видов сильно сократились, образовалась их разорванность. В то же время, благодаря уменьшению или прекращению течения, некоторые южные виды продвинулись к северу (прежде всего моллюски *Dreissena*, некоторые мизиды, изоподы и амфиподы-гаммариды, рыбы).

После опубликования обобщающей монографии по каспийской фауне в Азово-Черноморском бассейне (Мордухай-Болтовской, 1960 в), продолжалось тщательное слежение за ее состоянием, разнообразием, распространением, миграциями. Весьма богатый комплекс каспийских видов был, например, зарегистрирован в Дунае (Мордухай-Болтовской, 1967 а). В нем насчитывалось до 108 видов, из которых 86 относилось к беспозвоночным, что было сопоставимо с численностью таковых в Днепровско-Бугском лимане (112), но больше, чем в системах Кубани, Дона и Днестра. Как особенно интересный факт было отмечено массовое скопление каспийской фауны в очень глубокой (50 м) яме русла реки в 970 км от устья, которое можно считать реликтовым.

Публиковались также обзоры по каспийской фауне в международных журналах (Mordukhai-Boltovskoi, 1964 а, б), выражающие стремление автора донести свои результаты до широкой научной

аудитории, поскольку ее исследования осуществлялись почти исключительно в СССР и были малоизвестны за его пределами, и также, очевидно, стимулировать более интенсивное изучение этой фауны. В то время 21–22 понтокаспийских вида были известны за пределами бассейна: 9 — в бассейне Балтийского моря, 4 — в арктических морях, 8 — в Средиземном море, причем 15 из них распространились совсем недавно. Два вида, мшанка *Victorella pavid* Kent и гидроид *Cordylophora caspia* Pall., через Средиземное море проникли также в Западное полушарие. Виды, проникшие в Балтийский бассейн, оказались очень жизнеспособны и активно вытесняли местные виды (Мордухай-Болтовской, 1963; Mordukhai-Boltovskoi, 1964 b). С другой стороны, было отмечено вселение кладоцеры *Podon polyphemoides* (Leuckart) в Каспийское море, вероятно, из Черного моря по Волго-Донскому каналу с балластными водами судов (Мордухай-Болтовской, 1962 a).

Будучи одним из ведущих специалистов по биологии пресных и солоноватых вод, длительное время занимавшимся вопросами географического распространения организмов в Понто-Каспийском бассейне, Ф.Д. Мордухай-Болтовской глубоко интересовался также и зоогеографической проблематикой в целом, что позволило ему составить обширный обзор по пресноводной зоогеографии в СССР (Мордухай-Болтовской, 1967 б). В этой работе он считал наиболее правильным следовать схеме зоогеографического районирования, предложенной Л.С. Бергом для рыб. Наиболее разработанными с зоогеографической точки зрения были бассейн северных морей, озеро Байкал и Понто-Каспийский бассейн, другие регионы привлекали меньшее внимание, хотя уже достаточно много было сделано в отношении выявления специфик фаун Кавказа и Закавказья, Средней Азии и, особенно, Дальнего Востока. Основными группами, по которым разрабатывались схемы зоогеографического районирования континентальных водоемов, были рыбы и моллюски. В заключении было отмечено, что «... зоогеографические исследования во внутренних водоемах СССР велись очень интенсивно, в результате чего появилась обширная литература. Однако надо все же признать, что пресноводная зоогеография занимала у нас второстепенное место по сравнению с морской и особенно наземной...».

Начиная с конца 1950-х годов, Ф.Д. Мордухай-Болтовской стал уделять особое внимание систематике и биологии крайне своеобразных ветвистоусых ракообразных семейства *Polyphemidae*

(в настоящее время статус этой группы повышен до ранга отряда Onychopoda), наибольшее разнообразие которых наблюдалось в Каспийском море. До этого, на рубеже XIX–XX веков ими много занимался очень известный норвежский карцинолог Г. Сарс, описавший целый ряд новых родов и видов (Sars, 1897, 1902), а затем А. Л. Бенинг (1938, 1940), не успевший, к сожалению, завершить планировавшуюся им ревизию каспийских полифемид и опубликовавший лишь ее отрывки. Между тем система группы продолжала быть еще явно неразработанной, многие формы оставались неописанными.

Первые, очень краткие, данные по новой ревизии группы появились в начале 1960-х годов (Мордухай-Болтовской, 1962 б), где было объявлено о нахождении 6 новых видов родов *Cercopagis* Sars, *Apagis* Sars, *Corniger* Pengo (= *Cornigerius* Mordukhai-Boltovskoi). Вскоре появились первые описания новых видов — *Apagis beklemishevi* и *Cercopagis longiventris*, хотя и относительно краткие, но, все же, с данными о строении торакальных конечностей первого из указанных видов (Mordukhai-Boltovskoi, 1964 с). Это были первые новые и достаточно полноценные данные по систематике каспийских онихопод после работ Г. Сарса, высокий пиетет к которому Филарет Дмитриевич сохранял в течение всей жизни.

В последующем обзоре группы (Mordukhai-Boltovskoi, 1965) были представлены сведения по ее разнообразию в Понтокаспийском бассейне, описаны пути вероятного эволюционного развития и намечены задачи дальнейшей систематической ревизии. В Каспийском море были отмечено 23 вида, учитывая также новые, еще не описанные, а считая с вариететами — всего около 40 форм; 6 видов обитает в открытых морях и океанах и 2 вида в пресных водах. В эволюционном плане каспийские эндемики относятся к двум группам — пресноводного происхождения (*Polyphemus exiguus* Sars и 14 видов «cercopagids» *Apagis* и *Cercopagis*, близко родственные, соответственно, пресноводным *P. pediculus* (L.) и *Bythotrephes longimanus* Leydig) и морского происхождения (“Podonidae”, являющиеся, вероятно, по мысли автора потомками *Evadne* Loven, населявших третичные моря, предшествовавшие Каспийскому морю). Уже в этой работе явно наметилась идея подразделения бытовавшего тогда семейства Polyphemidae, объединявшего очень разнородных представителей, на три семейства, которые будут описаны несколько позднее.

В конце 1950-х – начале 1960-х годов онихопод стали находить в пресноводных водоемах Азово-Черноморского бассейна, в связи с чем возник закономерный вопрос о более подробном исследовании их в новых местонахождениях в системах Дона, Днепра и Дуная (Мордухай-Болтовской, 1965; Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965). При этом был переисследован таксон *Podonevadne trigona ovum* (Zernov) и представлены достаточно подробные данные, включая рисунки, к обсуждению морфологических особенностей местных представителей двух других видов — *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (вид *C. tenera* Sars признан его синонимом) и *Corniger maeoticus* (Pengo). Нахождение этих видов в пресноводных водоемах подтвердило давно высказанное предположение (Мордухай-Болтовской, 1953), что прежнее отсутствие их там объясняется не тем, что они не выносят пресной воды, а тем, что они, как чисто планктонные формы, не могут проникнуть в реки, двигаясь против течения. Очевидно, они проникли в водохранилища южных рек попутно при акклиматизационных мероприятиях.

Первая большая ревизия онихопод была выполнена на роде *Cornigerius* (Mordukhai-Boltovskoi, 1967 a), имевшем ранее преокупированное название *Corniger*. Этот род в свое время не был признан Г. Сарсом, отнесшим его виды к роду *Evadne* (Sars, 1902), но затем восстановлен Бенингом (1938), который включал в него 5 видов. Ревизия Ф.Д. Мордухай-Болтовского выявила 4 вида: *C. maeoticus*, *C. lacustris* (Spandl), *C. bicornis* (Zernov) и новый вид *C. arvidi* из Каспийского моря. У всех видов, кроме редкого пресноводного *C. lacustris* из горного озера Гельджик в Турции, была исследована морфологическая изменчивость, особенно выраженная у первого из них, и изучены торакальные конечности.

Филарет Дмитриевич вполне осознавал важность описания гамогенетических самок и самцов, редких или неизвестных у большинства видов онихопод, признаки которых могли оказаться весьма полезными для систематики группы. До его исследований такие особи были известны только у двух видов — *Podonevadne trigona* (Sars) и *Cercopagis pengoi*, а затем были найдены и описаны еще у 6 видов (Mordukhai-Boltovskoi, 1967 b) — *Cercopagis socialis* (Grimm), *C. micronyx* Sars, *C. anonyx* Sars, *Evadne anonyx* Sars, *Podonevadne angusta* (Sars), *Cornigerius maeoticus maeoticus* (Pengo) и *C. m. hircus* (Sars). Также, и это делает честь тщательности исследования, гамогенетические формы были более детально переопи-

саны у двух первых из упоминавшихся видов. В последующей работе (Mordukhai-Boltovskoi, Rivier, 1971) такие формы были описаны еще у 3-х видов — *Cercopagis spinicaudata* Mordukhai-Boltovskoi, *C. (A.) ossiani* Mordukhai-Boltovskoi и двух форм *Podonevadne camptonyx* (Sars), которые, возможно, представляют разные виды.

Центральное место в ревизии онихопод занимала статья (Mordukhai-Boltovskoi, 1968), в которой было предложено отнести представителей ранее единого семейства Polyphemidae к трем семействам, два из которых были новые — Cercopagidae с двумя родами *Bythotrephes* и *Cercopagis* и Podonidae с родами *Podon* Lilljeborg, *Evadne*, *Podonevadne*, *Cornigerius*, *Caspievadne* Behning (до этого данные группы предварительно оценивались более неопределенно — как подсемейства или семейства (см. Атлас..., 1968)). В результате объем семейства Polyphemidae s. str. оказался резко суженным, содержащим лишь один род *Polyphemus* с двумя видами. Род *Apagis* был низведен до подродового статуса в составе рода *Cercopagis*. Были также выдвинуты серьезные доводы в пользу валидности рода *Pleopis* Dana, представители которого включались в состав рода *Podon*. В результате этих преобразований система отряда Onychopoda приняла в целом современный вид.

Последняя крупная систематическая ревизия, выполненная Филаретом Дмитриевичем, касалась морских представителей семейства Podonidae (Mordukhai-Boltovskoi, 1978). В ней он предложил восстановить роды *Pleopis* и *Pseudevadne* Claus и сделал подробное описание представителей первого из этих родов (*P. schmackeri* (Porre)), уделив особое внимание торакальным конечностям. В группу морских подонид входит всего 7 сравнительно мало изменчивых видов, относящихся к 4-м родам *Pleopis*, *Pseudevadne*, *Evadne*, *Podon*. Малое разнообразие и наличие монотипических родов предполагало, что это остатки некогда более обширной группы, населявшей преимущественно неритические зоны открытых морей прошлых геологических эпох.

Представители рода *Bythotrephes* издавна интриговали исследователей жизни пресных вод необычностью и большой изменчивостью своего облика. Изучение систематики рода, определение видов вызывали значительные трудности. Разрешению этой проблемы были посвящены исследования сотрудников, возглавляемого Ф.Д. Мордухай-Болтовским коллектива (Мордухай-Болтовская,

1959; Зозуля, Мордухай-Болтовской, 1975). В результате проведения исследований внутри- и межпопуляционной морфологической изменчивости у рачков, собранных массово в природе, и культивировавшихся в лабораторных условиях, а также анализ литературных данных привели к выводу о существовании не двух видов, *B. longimanus* и *B. cedestroemi* Schoedler, а только одного изменчивого вида *B. longimanus*.

Спустя много лет после этих работ проблема видового разнообразия рода *Bythotrephes* не остается еще до конца разрешенной. Исследования недавнего времени показали, что в его состав входит 5 видов (Литвинчук, 2007), но они до сих пор остаются недостаточно описанными.

В начале 1970-х годов при изучении мейобентоса З.Н. Чирковой был обнаружен новый вид донных ветвистоусых ракообразных рода *Ilyocryptus* Sars, которые в то время были еще очень мало изучены. Эти рачки анализировались всесторонне — морфологически, экологически и в аспекте их поведения (Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1973). Описание нового вида этого рода из Рыбинского водохранилища (Mordukhai-Boltovskoi, Chirkova, 1973) отчетливо показало, что видовое разнообразие рода остается недооцененным. Помимо этого, в указанной статье было представлено подробное сравнение нового вида с прочими членами рода, в том числе обитающими на других континентах и дан детальный ключ для определения палеарктических видов. В то время возобновление исследований данной группы выглядело уникальным в мировой практике, поскольку до этого последнее описание нового вида илиокриптусов было сделано еще в 1919 году (см. Смирнов, 1976). В недавнее время выполнена тщательная ревизия рода *Ilyocryptus*, ныне относимого к отдельному семейству *Ilyocryptidae* Smirnov, в объеме мировой фауны (Kotov, Štifter, 2006).

Ф.Д. Мордухай-Болтовской был зоологом с широкими интересами, помимо ветвистоусых ракообразных, систематику которых он изучал особенно подробно, его также интересовали амфиподы (Amphipoda), изоподы (Isopoda) и кумовые раки (Cumacea), среди которых было немало эндемиков Понто-Каспийского бассейна. Внимательно изучая амфипод Волги, он нашел в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах новый вид — *Stenogammarus dzjubani* M-Boltovskoi et Ljakhov, который, вероятно, ранее смешивали с близким видом *S. macrurus* (Sars) (Мордухай-Болтовской,

Ляхов, 1972) (в настоящее время этот новый вид относят к отдельному подроду *Wolgogammarus* Stock (см. Определитель..., 1995)). Один из видов рода *Niphargoides* — *N. boltovskoyi* — был назван в честь Филарета Дмитриевича. А из Каспийского моря был описан новый вид и род кумовых раков *Carinocuma birsteini* М-Boltovskoi et Romanova (Мордухай-Болтовской, Романова, 1973). После этого в Каспийском море стало известно 18 видов этой группы, относящихся к 8 родам, из которых 3 рода и 7 видов являлись эндемичными.

Говоря о работах Ф.Д. Мордухай-Болтовского, посвященных систематике, нельзя не упомянуть его интереса к происхождению латинских названий животных, в частности, названий пресноводных ракообразных, чему он посвятил специальную статью, сначала опубликованную на английском языке (Mordukhai-Boltovskoi, 1964 d), а уже значительно позже на русском (Мордухай-Болтовской, 2005). В этом, конечно, проявилась его высокая квалификация как зоолога-систематика, которому необходимо понимать смысл и правила образования латинских названий животных, с которыми он работает, а также его неординарный общекультурный уровень. Ничего похожего не было опубликовано до этого в отечественной и мировой научной литературе.

Как зоолог-систематик Ф.Д. Мордухай-Болтовской продолжил и успешно развил тематику исследований классификации ветвистоусых ракообразных, группы, занимающей ведущее положение в сообществах континентальных вод, проводимую ранее в Российской Империи и СССР Г.Ю. Верещагиным и А.Л. Бенингом. Последние по разным причинам прервали исследования по данной теме, первый — увлекшись проблемами общей лимнологии, а второй — вынужденно, в результате репрессий и безвременной гибели (Коровчинский, 2007). Исследованием кладоцер в 1940-х – 1960-х годах занималась также Е.Ф. Мануйлова, опубликовавшая в результате общеизвестный определитель по этой группе (Мануйлова, 1964). Однако, как ни странно, до опубликования этой книги ей было сделано очень немного по фаунистике и систематике ветвистоусых, а сама книга носила в основном компилятивный характер. В частности, ее автором, в числе прочего, были использованы материалы, оставшиеся от А.Л. Бенинга, а все данные по кладоцерам-онихоподам были заимствованы у предыдущих исследователей, в основном Г. Сарса и В. Лильсборга.

Таким образом, Ф.Д. Мордухай-Болтовской в те годы был наиболее активным исследователем, длительное время последовательно занимавшимся изучением систематики, фаунистики, зоогеографии и экологии ветвистоусых ракообразных и опубликовавшим целый ряд ревизий и описаний таксонов разного уровня от подвигов до семейств (несколько позднее ему последовал Н.Н. Смирнов, занявшийся биологией и систематикой кладоцер-хидорид). Его данные по ревизии онихопод, начавшие появляться в первой половине 1960-х годов, не успели войти в определитель Е.Ф. Мануйловой. Они публиковались в виде отдельных статей в журналах или разделов в атласах и определителях беспозвоночных Каспийского (Атлас..., 1968), Черного и Азовского (Определитель..., 1969) и Аральского (Атлас..., 1974) морей. Все результаты работы Ф.Д. Мордухай-Болтовского по систематике ракообразных обобщены в таблице 1.

Участие в упомянутых атласах и определителях составляет особый этап творчества Филарета Дмитриевича, когда он фактически подводил итоги значительного периода своих исследований фаун Cladocera Понтокаспия и Арала. Для подготовки этих публикаций им осуществлена большая работа по обобщению собственных и литературных данных по отдельным группам ракообразных, по общим характеристикам фаун, руководству и редактированию. Для всех упомянутых монографий Ф.Д. Мордухай-Болтовским были подготовлены разделы по Cladocera, а в отношении черноморско-азовской фауны он также участвовал в написании раздела по Amphipoda. В разделах представлены определительные таблицы, диагнозы и рисунки видов, многие из которых оригинальны, а также описания двух новых видов — *Cercopagis spinicaudata* и *Apagis ossiani* (Атлас..., 1968) и одного нового подвида *Cercopagis pengoi aralensis* (Атлас..., 1974).

В третьем томе «Определителя фауны Черного и Азовского морей» (Определитель..., 1972) была представлена общая характеристика фаун этих водоемов, согласно которой в Азовском море обитало около 350 видов свободноживущих беспозвоночных, а в Черном море значительно больше — около 1480 видов. В последнем по числу видов в толще воды преобладают копеподы, а на дне из макробентоса — полихеты, моллюски, из мейобентоса — нематоды, остракоды, копеподы, турбеллярии.

Таблица 1. Результаты исследований Ф. Д. Мордухай-Болтовского по систематике ракообразных

Исследуемая группа	Таксоны				Тип исследования	Источник
	Семейство	Род	Вид	Подвид		
Cladocera			<i>Aragis beklemishevi</i> sp. n.		Описание нового вида	Mordukhai-Boltovskoi, 1964 c
			<i>Cercopagis longiventris</i> sp. n.		Описание нового вида	Mordukhai-Boltovskoi, 1964 c
			<i>Cercopagis pengoi</i> , <i>Corniger maeoticus</i> , <i>Evadne anonyx</i> , <i>Podonevadne trigona</i>	<i>Podonevadne trigona ovum</i> ssp. n.	Замечания по морфологии видов с рисунками, описание нового подвида	Мордухай-Болтовской, 1965; Mordukhai-Boltovskoi, Negrea, 1965
		<i>Cornigerius</i> nom. n.	<i>Cornigerius maeoticus</i>		Новое название для рода, краткое переописание вида	Mordukhai-Boltovskoi, 1967 a
			<i>Cornigerius arvidi</i> sp. n.		Описание нового вида	Mordukhai-Boltovskoi, 1967 a
			<i>Cornigerius bicornis</i>		Краткое переописание вида	Mordukhai-Boltovskoi, 1967 a
			<i>Cercopagis socialis</i> , <i>C. micronyx</i> , <i>C. anonyx</i> , <i>C. pengoi</i> , <i>Evadne anonyx</i> , <i>E. trigona</i> ,	<i>Cornigerius maeoticus maeoticus</i> , <i>C. m. hircus</i>	Описание гамогенетических самок и самцов	Mordukhai-Boltovskoi, 1967 b

Исследуемая группа	Таксоны				Тип исследования	Источник
	Семейство	Род	Вид	Подвид		
			<i>Podonevadne angusta</i>			
			<i>Cercoragis spinicaudata</i> sp. n.		Описание нового вида	Атлас..., 1968
			<i>Apagis ossiani</i> sp. n.		Описание нового вида	Атлас..., 1968
	Polypremidae s.str.				Переоценка и новый диагноз семейства	Mordukhai-Boltovskoi, 1968
	Podonidae fam. n.				Описание нового семейства	Mordukhai-Boltovskoi, 1968
	Cercoragidae fam. n.				Описание нового семейства	Mordukhai-Boltovskoi, 1968
					Описание нового семейства	Mordukhai-Boltovskoi, 1968
			<i>Cercoragis spinicaudata</i> , <i>C. (A.) ossiani</i>	<i>Podonevadne camptonux typical</i> , <i>P. c. podonoides</i>	Переописание вида, описание гамогенетических самок и самцов	Mordukhai-Boltovskoi, Rivier, 1971
				<i>Cercoragis pengoi aralensis</i> ssp. n.	Описание нового подвида	Атлас..., 1974
	<i>Pleopis</i> , <i>Pseudevadne</i>	<i>Pleopis schmackeri</i>			Восстановление валидности родов, переописание вида	Мордухай-Болтовской, 1978
			<i>Pluocorynus cornutus</i> sp. n.		Описание нового вида	Mordukhai-Boltovskoi, Chircova, 1973
			<i>Bythotrephes longimanus</i>		Исследование морфологической изменчивости, определение таксономического статуса вида	Мордухай-Болтовская, 1959; Зозуля, Мордухай-Болтовской,

Исследуемая группа	Таксоны				Тип исследования	Источник
	Семейство	Род	Вид	Подвид		
<u>Amphipoda</u>			<i>Moina brachiata</i>		Уточнение признаков вида	1975 Мордухай-Болтовской, Столбунова, Ривьер, 1975
			<i>Corophium curvispinum</i> , <i>C. sowinskyi</i>		Ревизия таксономического статуса видов	Мордухай-Болтовской, 1947
			<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing)		Сравнительное описание признаков особей из Горьковского водохранилища	Мордухай-Болтовской, Чиркова, 1971
			<i>Stenogammarus dzjibani</i> sp. n.		Описание нового вида	Мордухай-Болтовской, Ляхов, 1972
<u>Isopoda</u>				<i>Jera sarsi sarsi</i> Valkanov	Сравнительное описание особей из реки Камы	Ляхов, Мордухай-Болтовской, 1973
					Описание нового вида и нового рода	Мордухай-Болтовской, Романова, 1973
<u>Cumacea</u>		<i>Carinocuma</i> gen. n.	<i>Carinocuma birsteini</i> sp. n.			

В Азовском море наиболее богаты видами некоторые группы ракообразных, особенно амфипод и копепод, много также полихет и моллюсков. К каспийскому комплексу в этих морях относятся 164 вида (считая с паразитами — 177 видов). По происхождению большинство видов (80%) принадлежит к группе атлантическо-средиземноморских, остальные к группам пресноводных (10.4%) и каспийских (9.6%).

Написанию «Атласа беспозвоночных Аральского моря» (1974), в котором было известно в то время 195 видов свободноживущих беспозвоночных, предшествовала специальная экспедиция на этот водоем, состоявшаяся в 1971 г., результаты которой были обобщены Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1972 б). Он констатировал, что в биоте данного водоема по сравнению с данными предыдущих лет произошли очень большие изменения: в планктоне стал доминировать вид-вселенец из веслоногих ракообразных *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, наблюдалось сильное обеднение бентоса в качественном и количественном отношении, в котором также преобладали вселенцы — *Nereis* Cuvier, моллюски *Abra* Lam., каспийские мизиды. Главная причина наблюдаемых явлений, по мнению автора, была связана с изменением общих экологических условий, бедностью кормовой базы, вызывающей «голодание моря». Наблюдая масштабность деградации Аральского моря, он подчеркивал необходимость его сохранения как уникального природного водоема, обладающего многими неповторимыми биологическими особенностями.

Живой интерес к каспийской фауне не оставлял Филарета Дмитриевича до самой кончины, незадолго до которой он успел составить новый обширный обзор по ее составу и распространению (Mordukhai-Boltovskoi, 1979), но в печатном виде увидеть его уже не смог. За прошедшее с начала 1960-х годов время известное разнообразие каспийской фауны увеличилось на 25–30% (в основном за счет недавних исследований фораминифер, остракод, кладоцер, моллюсков), в Каспийском море суммарно обнаружено 435 автохтонных видов, в Понтоазовском бассейне — 178 видов (19 из них эндемичны) и в Аральском море — 41. Наблюдалось сокращение ареалов этих видов из-за повышения солености в эстуариях, в Азовском и Аральском морях. С другой стороны, ряд видов увеличил ареал в результате проникновения в реки и водохранилища Понто-Каспийского бассейна и за его пределы, где теперь стали

известны 25 каспийских видов, широко расселившихся самостоятельно или вследствие акклиматизационных мероприятий (вплоть до Балтийского моря на западе и озер Балхаш и Иссык-Куль на востоке).

Посмертно были также опубликованы материалы по кладоцерам семейства Podonidae морских вод Австралии (Mordukhai-Boltovskoi, 1983).

Ф.Д. Мордухай-Болтовской был биологом с широкими интересами, работавший как зоолог, эколог и биоценолог. Но стоит еще раз подчеркнуть, что главные его интересы были, несомненно, связаны с зоологией в широком смысле, в сфере которой он разрабатывал вопросы систематики, фаунистики, зоогеографии, живо интересовался исследованиями образа жизни гидробионтов в целом, в частности их поведения. В этой связи ему весьма импонировали фундаментальные исследования английского зоолога Д. Фрайера (Fryer, 1968, 1974) по адаптивной радиации кладоцер семейств Chydoridae и Macrothricidae, которые он рекомендовал своим сотрудникам для внимательного ознакомления. По инициативе Филарета Дмитриевича в Институте биологии внутренних вод с 1972 г. стали организовываться специализированные конференции по поведению водных беспозвоночных.

Если пытаться обозначить общий итог научной деятельности Ф.Д. Мордухай-Болтовского, то он, прежде всего, заключается в масштабном и глубоком описании жизни водной фауны огромного и уникального в биологическом отношении Понто-Каспийско-Аральского региона и его бассейна, которые исследовались с начала 1930-х по конец 1970-х годов, в том числе в годы коренных антропогенных перестроек его гидросистемы. Были обобщены материалы по геологической истории региона и местным фаунам, знания о которых чрезвычайно умножились и уточнились. Особенно это касалось фаун Каспийского, Аральского морей, эстуариев Черноморского бассейна и бассейна Волги.

Автор данной статьи не может претендовать на возможность сколько-нибудь целостной оценки личности Филарета Дмитриевича, однако, полагает, что его творческие успехи связаны, прежде всего, с талантом ученого-натуралиста в самом высоком значении этого слова. Талант начинающего исследователя получил воспитание в высокопрофессиональной обстановке зоологической школы профессора В.А. Догеля, а также в той общекультурной атмосфере,

которая окружала Филарета Дмитриевича в семье и которая еще продолжала существовать в обществе 1920-х годов, простираясь туда зримо из дореволюционной эпохи, постепенно сужаясь и деградируя. Думается, что именно этот значимый культурный потенциал способствовал поддержанию широты его знаний и интересов. В этой связи никак нельзя забыть также, что с молодых лет Ф.Д. Мордухай-Болтовской был в тесном профессиональном и дружеском общении с учеными, которые составили славу отечественной биологии — Л.С. Бергом, В.Н. Беклемишевым, Л.А. Зенкевичем, Я.А. Бирштейном, А.Н. Державиным, И.А. Киселевым и другими, что не могло не оказать на него своего благотворного влияния. Вероятно также, что определенное влияние Филарет Дмитриевич имел и со стороны профессора С.И. Вейсига, небезуспешно занимавшегося в свое время систематикой и фаунистикой Cladosea Закавказья, в то время когда работал до войны на возглавляемой им университетской кафедре зоологии беспозвоночных в Ростове-на-Дону.

Будучи биологом с широкими интересами, Филарет Дмитриевич имел верное чувство природы, отдавая безусловное предпочтение изучению ее реальным сущностей — живых организмов (особей) во всем спектре их жизненных проявлений, видов и их сообществ, региональных фаун. Он отмечал, «... что эти существа — не безликая биомасса в граммах на метр кубический и не просто кормовая база или трансформаторная коробка, через которую проходит поток вещества и энергии, а это сложные живые существа с удивительно прекрасными и мудрыми приспособлениями к окружающей среде и к друг к другу. Эти существа осязают, видят, чувствуют тонкие запахи, мучимы голодом, мучимы желаниями, нападают, защищаются, убегают, прячутся, подстерегают, волнуются, заботятся о потомстве. И вот пока мы не будем знать, как они все это делают, до тех пор никогда мы не сможем решить не только теоретических, а и ряд практических вопросов, как, например, оценка и направление кормности и продуктивности водоемов, улучшения качества воды и другие» (Столбунова, 2005, цитата из записи доклада Ф.Д. Мордухай-Болтовского). Вряд ли интерес к этому можно было найти в рамках той «гидробиологии», которая занимала доминирующее положение в исследованиях водной биоты второй половины XX-го столетия, фокусируясь на проблемах трансформации вещества и энергии в водосмах, продуктивности и

качества воды. Но ведь понятие «гидробиологии» должно быть, по сути, гораздо шире, да и существует ли такая наука вообще? Филарет Дмитриевич полагал, что нет — скорее существует взаимодействие комплекс научных дисциплин, — зоологии, экологии, альгологии, микробиологии и пр., занимающихся исследованием жизни в водной среде. Соответственно, не слишком большой пиетет испытывал он и к «отцам-основателям» «гидробиологии», чувствуя изначальный оттенок ограниченности, заложенный ими в эту дисциплину.

Наличие широко взгляда на природу вещей позволили существовать в том коллективе, который возглавлял Ф.Д. Мордухай-Болтовской в Институте биологии внутренних вод, разностороннему инициативному подходу в исследованиях, где находилось достаточно места и систематике водных организмов. Каждому из научных сотрудников поручалась какая-либо из мало изученных групп беспозвоночных для более детального изучения — моллюски, олигохеты, копеподы, кладоцеры и пр., их питания, размножения, пространственного распределения, поведения и т.д. В числе прочего, систематикой и биологией отдельных групп занимались Л.М. Маловицкая и А.В. Монаков (*Copepoda*), И.К. Ривьер (*Cladocera* отряда *Onychopoda*), Н.Н. Смирнов (*Cladocera* семейства *Chydoridae*), З.Н. Чиркова (*Cladocera* семейства *Ilyocryptidae*), Л.Г. Буторина (*Polyphemus*), Т.Л. Поддубная и В.П. Семерной (*Oligochaeta*), В.П. Луферов (хищные личинки *Chironomidae*, фауна затопленных лесов), Л.А. Смирнова и Л.М. Семёнова (зоопланктон, *Ostracoda*), Т.М. Трибуш и Г.И. Маркевич (*Rotifera*).

Важно также отметить еще одну немаловажную черту стиля работы Филарета Дмитриевича — его нацеленность на максимально широкое профессиональное общение, насколько это было возможно в его время и в его положении (ему был закрыт выезд за границу), завязывание международных связей путем интенсивной переписки и личных встреч во время конференций и посещения иностранными учеными Борка, стремление к публикации своих результатов в международных журналах (всего у него было 19 таких публикаций, большей частью по систематике и фаунистике). Для расширения профессиональных контактов был составлен большой список адресов специалистов по *Cladocera* (Мордухай-Болтовской, Смирнов, 1973).

Систематические исследования Ф.Д. Мордухай-Болтовского имели и продолжают иметь высокое значение, закрывая большие пробелы, которые наблюдались в области изучения каждой из затронутых им групп, особенно в группе клadoцер-онихопод. Между тем, нельзя не отметить, что он работал на уровне своего времени, когда еще не было отчетливых представлений о нередкой сложности выявления видов у ветвистоусых, и теперь его подход, описания видов не представляются достаточными, требуют детального пересмотра и уточнения. Так, наверное, уже неприемлемы представления Филарета Дмитриевича о монотипичности рода *Bythotrephes* (см. Литвинчук, 2007), также надо учитывать данные, показывающие конспецифичность *C.(A.) ossiani* Mordukhai-Boltovskoi и *C.(C.) pengoi* (Makarewicz et al., 2001; Ривьер, 2004), далее будут, вероятно, выявлены и другие несоответствия и неточности. Но все это не имеет принципиальной важности, представляя нормальный путь развития научного знания, всегда идущего по пути пересмотра и переработки уже достигнутого. Главное же заключалось в том, что Ф.Д. Мордухай-Болтовской в принципе поддерживал и развивал данное направление, активно занимался проблемами систематики и смог создать вокруг себя соответствующую творческую атмосферу, вовлекающую в себя новых заинтересованных лиц. Фактически была создана большая научная школа по систематике водных беспозвоночных и связанных с ней дисциплин. Наверное, здесь сказался и педагогический талант ее основателя, способного заинтересовать, направить и сплотить своих молодых соратников.

В отношении ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) в истории Российской Империи-СССР это было сделано впервые, до этого всегда работали одиночные исследователи, не оставлявшие после себя «потомства». После же Филарета Дмитриевича дело исследования данной группы в значительной мере перешло, причем в предельно расширенном виде — систематики отдельных семейств в объеме мировой фауны — к его ученику Н.Н. Смирнову, а от него к его сотрудникам и последователям (Н.М. Коровчинский, О.С. Бойкова, А.А. Котов, А.Ю. Синёв), и теперь уже третье поколение трудится на поприще изучения мировой фауны *Cladocera*, чему, пожалуй, не имеется аналога в мировой практике. Другую линию той же тематики продолжала развивать И.К. Ривьер, которая осуществила публикацию обобщающей монографии по хищным

вествистоусым (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987) и далее исследовала вместе с Л.Ф. Литвинчук их систематику, экологию, распространение (Ривьер, 2005, 2007 а; Литвинчук, 2005, 2007). Также была опубликована монография по кладоцерам *Pluosiaptidae* (Чиркова, 1984), многочисленную серию составили работы Л.Г. Буториной по биологии *Polyphetus pediculus* и А.В. Макрушина по биологии размножения *Cladocera*. Продолжились и дали плодотворные результаты исследования турбеллярий, олигохет, хирономид, остракод, копепод, коловраток и других беспозвоночных, подробный обзор которых можно найти в статье И.К. Ривьер (2007 б). Наверное, не будет преувеличением, если сказать, что большая часть исследований водных беспозвоночных, ныне проводимых в Институте биологии внутренних вод РАН, была в свое время инициирована и вдохновлена Ф.Д. Мордухай-Болтовским.

Исследования фаун Черного, Каспийского и Аральского морей, столь много привлекавшие к себе внимания Филарета Дмитриевича, продолжились и продолжают вестись в последние десятилетия весьма интенсивно, особенно в связи с масштабными влияниями антропогенных воздействий и вселением чужеродных видов, порой оказывавших разрушительное воздействие на их экосистемы (Каспийское море..., 1985; Enclosed seas..., 1995; Шиганова, 2009). Особенному разрушению и деградации подверглось Аральское море, практически полностью высохшее, но в отношении которого удалось провести гидромелиоративные мероприятия, позволившие восстановить его наиболее северную часть (Аладин и др., 1991, Glantz, 1999; Micklin, Aladin, 2008). Не будем забывать, что прошлое состояние фаун этих водоемов и начало слежения за расселением каспийских видов в пределах и за пределы их бассейнов было также в основном положено Ф.Д. Мордухай-Болтовским, который внес очень большой вклад в направление, исследующее процесс распространения и вселения (инвазии) чужеродных видов в новые местообитания, и испытывающее ныне бурное развитие.

Всякое доброе дерево узнается по плодам его. Нет сомнения, что добрые плоды научного творчества Ф.Д. Мордухай-Болтовского, столь яркие и многочисленные, прочно утвердили его имя среди лучших представителей отечественной и мировой науки, и будут служить неувядаемым венком увеселения его памяти.

Автор выражает глубокую благодарность Н.Н. Смирнову (ИПЭЭ РАН), который постоянно делился с ним воспоминаниями о работе в лаборатории Ф.Д. Мордухай-Болтовского в Институте биологии внутренних вод АН СССР в 1957–1965 гг., за предоставление многочисленных сведений, советы и правку рукописи, а также В.И. Лазаревой (ИБВВ РАН) за помощь в поиске необходимой литературы.

Список литературы

- Аладин Н.В., Плотников И.С., Филиппов А.А. Прошлое и настоящее фауны Аральского моря // Зоол. журн. 1991. Т. 70. В. 4. С. 5–15.
- Атлас беспозвоночных Аральского моря (ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской и др.). М.: Пищевая промышленность, 1974. 272 с.
- Атлас беспозвоночных Каспийского моря (ред. Я.А. Бирштейн и др.). М.: Пищевая промышленность, 1968. 415 с.
- Бенинг А.Л. О зимнем зоо планктоне Каспийского моря // Тр. Комис. компл. изуч. Касп. моря, 1938. В. 6. С. 7–97.
- Бенинг А.Л. О зоопланктоне заливов Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак // Тр. Комис. компл. изуч. Касп. моря. 1940. В. 3. С. 64–80.
- Волга и ее жизнь (ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской). Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Зенкевич Л.А. Моря СССР, их фауна и флора. М.: Учпедгиз, 1956. 424 с.
- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 739 с.
- Зозуля С.С., Мордухай-Болтовской Ф.Д. К морфологии и систематике рода *Bythotrephes* (Cladocera) // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 1975. № 27. С. 24–28.
- Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность (ред. Е.А. Яблонская). М.: Наука, 1985. 277 с.
- Коровчинский Н.М. Систематика Cladocera в контексте гидробиологии // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Борок: ИБВВ РАН, 2007. С. 74–93.
- Литвинчук Л.Ф. *Evadne anonyx* Sars, 1897 (Cladocera, Polyphemoidae, Podonidae) — новый представитель фауны Балтийского моря // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск, 2005. С. 240–248.
- Литвинчук Л.Ф. Систематика и биология рода *Bythotrephes* // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Борок: ИБВВ РАН, 2007. С. 73–198.
- Ляхов С.М., Мордухай-Болтовской Ф.Д. О распространении *Jera sarsi* Valkanov, 1936 (Crustacea, Isopoda) в бассейне Волги // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 1973. № 20. С. 29–33.
- Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР. Т. 88. М.-Л.: Наука, 1964. 327 с.
- Монченко В.И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. Киев: Наукова думка, 2003. 350 с.

- Мордухай-Болтовская Э.Д. К вопросу о систематике рода *Bythotrephes* Leydig (Cladocera) // Бюлл. Ин-та биол. водоохран. 1959. № 4. С. 29–32.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распределение бентоса в Таганрогском заливе // Работы Дону-Кубанской рыбохоз. ст. 1937. В. 5. С. 3–83.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О реликтовой фауне низовьев Дона // Тр. Ростовск. биол. общ. 1939. В. 3. С. 69–76.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О каспийских ракообразных в реках северного побережья Азовского моря // Докл. АН СССР. 1946 а. Т. 52, № 5. С. 461–464.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о происхождении каспийской фауны в Азовско-Черноморском бассейне // Зоол. журн. 1946 б. Т. 25. В. 5. С. 411–426.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О систематическом положении *Corophium devium* (Wudsch.) // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56, № 4. С. 437–440.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Материалы по гидробиологии Миусского лимана // Уч. Зап. Ростовского н/Д ун-та, 1948 а. Т. 12. С. 1–18.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Распределение бентоса в дельте Днепра // Зоол. журн. 1948 б. Т. 27. В. 5. С. 421–434.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Об иммиграции нового краба в бассейн Дона // Природа. 1952. № 1. С. 113.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Экология каспийской фауны в Азово-Черноморском бассейне // Зоол. журн. 1953. Т. 32, № 2. С. 203–211.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О формировании бентоса в крупных водохранилищах (на примере Рыбинского водохранилища) // Зоол. журн. 1955. Т. 34, № 5. С. 975–985.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийские мизиды в реке Шексне // Природа. 1957 а. № 7. С. 99–100.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс распространения каспийской фауны в современную эпоху // Проблемы зоогеографии суши. Львов, 1957 б. С. 173–183.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных Рыбинского водохранилища и ее биологическая динамика // Труды научной конференции по изучению Вологодской области, 1957 в. С. 129–135.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. К вопросу о темпах видообразования водной фауны // Бюлл. МОИП. Сер. биол. 1959 а. Т. 64. В. 4. С. 141–144.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Начальные стадии формирования бентоса в Куйбышевском водохранилище // Тр. Ин-та биол. водоохран., 1959 б. Т. 4, № 4. С. 118–138.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. О распространении в бассейне Волги *Paramysis (Metamysis) ullskyi* Czern. (Crustacea, Mysidacea) // Бюлл. Ин-та биол. водоохран. АН СССР. 1960 а. В. 6. С. 14–17.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каталог фауны свободно живущих беспозвоночных Азовского моря // Зоол. журн. 1960 б. Т. 39. В. 10. С. 1454–1466.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960 г. 286 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Донная фауна дельт рек Понто-Каспия // Тр. Всес. гидробиол. об-ва. 1961. Т. 11. С. 136–149.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Появление в Каспийском море представителя средиземноморских полифемид // Зоол. журн. 1962 г. Т. 41, № 2. С. 289–290.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Понтокаспийские полифемиды (обзор данных по систематике, распространению и биологии) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1962 г. Т. 67, № 6. С. 131–132.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Распределение каспийской фауны по бассейну Балтийского моря // 10-я научная конференция по внутренним водоемам Прибалтики, тезисы докладов. Минск, 1963. С. 62.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Каспийские полифемиды в водохранилищах Дона и Днепра // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. 1965. Т. 8 (11). С. 37–43.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Особенности каспийской фауны в бассейне Дуная // 11-я конференция по Дунаю (тезисы докладов). Киев: Наукова Думка, 1967 г. С. 117–118.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Обзор исследований по пресноводной зоогеографии в СССР // Гидробиол. ж. 1967 г. Т. 3, № 6. С. 3–17.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Состояние бентоса озерной части Горьковского водохранилища в 1963–1969 гг. // Биол. внутр. вод (информ. бюлл.). 1972 г. № 16. С. 16–19.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Современное состояние фауны Аральского моря // Гидробиол. жупн. 1972 г. Т. 8, № 3. С. 14–20.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища (общий обзор) // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Тр. Дарвин. запов., 1974. В. 12. С. 158–195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* К систематике морских Podonidae (Cladocera) // Зоол. журн. 1978. Т. 57. В. 4. С. 523–529.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* О происхождении латинских названий пресноводных ракообразных // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск, 2005. С. 6–19.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М.* Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51. В. 1. С. 21–27.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Митропольский В.И.* Бентос озера Белое // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1959. Т. 2 (5). С. 85–101.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Мордухай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я.* Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1958. Т. 3. С. 142–194.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К.* Хищные ветвистоусые Podonidae, Polyphemidae, Cercopagidae и Leptodoridae фауны мира. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим ин-том АН СССР. Л.: Наука, 1987. 180 с.

- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Романова Н.Н. Новый вид и род кумовых раков (Cumacea) из Каспийского моря // Зоол. журн. 1973. Т. 52. В. 3. С. 429–432.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К., Столбунова В.Н. О нахождении *Moina brachiata* (Jurine, 1820) и *M. micrura* (Kütz, 1874) в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 1975. № 28. С. 21–25.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Смирнов Н.Н. Список специалистов по Cladocera // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 1973. № 18. С. 68–73.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Чиркова З.Н. О распространении байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Горьковском водохранилище // Биол. внутр. вод. Информ. бюлл. 1971. № 9. С. 38–42.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Чиркова З.Н. Общий обзор строения и экологии видов *Hyoscurtus* (Cladocera, Macrothricidae) // Биол. внутр. вод. (информ. бюлл.). 1973. № 18. С. 33–37.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (ред. С.Я. Цалолихин), Т. 2. Ракообразные. С.-Пб.: ЗИН РАН, 1995. 628 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей (общ. руков. Ф.Д. Мордухай-Болтовского). Т. 2. Ракообразные. Киев: Наукова Думка, 1969. 536 с.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей (общ. руков. Ф.Д. Мордухай-Болтовского). Т. 3. Свободноживущие беспозвоночные (кроме ракообразных). Киев: Наукова Думка, 1972. 340 с.
- Ривьер И.К. Биология размножения планктонных рачков семейства *Cercopagidae* (Cladocera) // Зоол. журн. 2004. Т. 83. В. 7. С. 776–787.
- Ривьер И.К. Успехи изучения сем. Polyphemoidea (Cladocera, Onychopoda) в лаборатории экологии водных беспозвоночных // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск, 2005. С. 291–310.
- Ривьер И.К. К вопросу о происхождении и расселении полифемоидей надсемейства Polyphemoidea Brooks, 1959 (= отряд Onychopoda Sars, 1865) в Каспии и за его пределами // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Борок, 2007 а. С. 152–172.
- Ривьер И.К. История гидробиологических исследований в ИБВВ РАН // Экология водных беспозвоночных. Борок, 2007 б. С. 3–36.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1, В. 2. Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Смирнов Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1. В. 3. Л.: Наука, 1976. 237 с.
- Совинский В.К. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна, рассматриваемой с точки зрения самостоятельной зоогеографической провинции // Зап. Киевск. об-ва естествоисп. 1904. Т. 18. С. I–XIII, 1–216.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.

- Столбунова В.Н. К светлой памяти о выдающемся ученом Ф.Д. Мордухай-Болтовском // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск, 2005. С. 51–55.
- Чиркова З.Н. Палеарктические виды *Ilyocryptus* (Cladocera, Macrothricidae). Апатиты, 1984. 105 с.
- Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии // Автореферат... докт. биол. наук. М., 2009. 57 с.
- Behning A. Das Leben der Wolga. Die Binnengewässer. Stuttgart, 1928. Bd. 5. 162 s.
- Cristescu M.E.A., Hebert P.D.N. Phylogeny and adaptive radiation in the Onychopoda (Crustacea, Cladocera): evidence from multiple gene sequences // J. Evol. Biol. 2002. V. 15. P. 838–849.
- Cristescu M.E.A., Hebert P.D.N., Onciu T.M. Phylogeography of Ponto-Caspian crustaceans: a benthic-planktonic comparison // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 985–996.
- Enclosed seas and large lakes of Eastern Europe and Middle Asia (ed. A.F. Mandych). Amsterdam: SPB Acad. Publ. 273 p.
- Fortunatov M. A., Frey D.G., Smirnov N.N. Philaret Dmitrievich Mordukhai-Boltovskoi: Life and Scientific Activities (7 July 1910 – 20 August 1978) // Internat. Revue ges. Hydrobiol. 1979. V. 64, No 6. P. 827–836.
- Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Royal Soc. London. Ser. B., 1968. V. 254, N. 795. P. 221–385.
- Fryer G. Evolution and adaptive radiation in the Macrothricidae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology // Phil. Trans. Royal. Soc. London. Ser. B., 1974. V. 269, N 898. P. 137–274.
- Glantz M.H. (ed.) Creeping environmental problems and sustainable development in the Aral Sea basin. Cambridge Univ. Press, 1999. 291 p.
- Hebert P.D.N., Remigio E.A., Colbourne J.K. Accelerated molecular evolution in halophilic crustaceans // Evolution. 2002. V. 56. P. 909–926.
- Kotov A.A., Štifter P. Cladocera: Family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, V. 22. Ghent-Leyden: Kenobi Productions & Backhuys Publ., 2006. 172 pp.
- Makarewicz I.C., Grigorovich I.A., Mills E., Damaske E., Cristescu M.E. et al. Distribution, fecundity, and genetics of *Cercopagis pengoi* (Ostroumov) (Crustacea, Cladocera) in Lake Ontario // J. Great Lakes Res. 2001. V. 21. P. 19–32.
- Micklin P., Aladin N.V. Reclaiming the Aral Sea // Sci. Amer. 2008. V. 298, N 4. P. 44–51.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. Caspian fauna in freshwaters outside the Ponto-Caspian basin // Hydrobiologia. 1964 a. V. 23. P. 159–164.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D. Caspian fauna beyond the Caspian Sea // Intern. Revue ges. Hydrobiol. 1964 b. Bd. 49. S. 139–176.

- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* New species of *Apagis* and *Cercopagis* from the Caspian Sea // *Crustaceana*. 1964 c. V. 7. P. 21–26.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* On the origin of latin names of freshwater crustaceans // *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1964 d. V. 12 (25). P. 409–419.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* Polyphemidae of the Pontocaspian basin // *Hydrobiologia*. 1965. V. 25. P. 212–220.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* On the taxonomy of the genus *Cornigerius* (Cladocera, Polyphemidae) // *Crustaceana*. 1967 a. V. 12. P. 74–86.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* On the males and gamogenetic females of the Caspian Polyphemidae (Cladocera) // *Crustaceana*. 1967 b. V. 12. P. 113–123.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* On the taxonomy of the Polyphemidae // *Crustaceana*. 1968. V. 14. P. 197–209.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* Composition and distribution of Caspian fauna in the light of modern data // *Intern. Revue ges. Hydrobiol.* 1979. V. 64, N 1. P. 1–38.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D.* Family Podonidae. In: N.N. Smirnov, B.V. Timms. A revision of the Australian Cladocera (Crustacea) // *Rec. Austral. Mus.* 1983. Suppl. 1. P. 13–17.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., Chirkova Z.N.* Description of *Ilyocryptus cornutus* Mordukhai-Boltovskoi & Chirkova, 1972, and key to the Palearctic species of *Ilyocryptus* (Cladocera, Macrothricidae) // *Crustaceana*. 1973. V. 25, N 2. P. 119–128.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., Negrea S.* Nouvelles données sur les Polyphémides caspiens de basins du Danube et du Dnēper // *Věst. Čs. spol. zool.* 1965, V. 29, N 3. S. 197–204.
- Mordukhai-Boltovskoi Ph.D., Rivier I.K.* On some species and gamogenetic forms of Caspian Polyphemoidea (Cladocera) // *Crustaceana*. 1971. V. 20. P. 1–8.
- Sars G.O.* Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea // *Ежегодн. Зоол. музея и Акад. Наук*, 1897. T. 2. C. 1–73.
- Sars G.O.* On the Polyphemidae of the Caspian Sea // *Ежегодн. Зоол. музея и Акад. Наук*, 1902. T. 7. C. 31–54.

К ВОПРОСУ ОБ ЭКОЛОГИИ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOSCHAETA) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2010 г. Н.Р. Архипова

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н*

Изучено пространственное распределение малощетинковых червей Рыбинского водохранилища спустя четыре десятилетия после его создания. Выделены фаунистические комплексы олигохет на разнотипных биотопах. Показан характер доминирования видов в различных условиях. Представлены сведения о пространственной корреляции численности различных видов и групп тубифицид.

Введение

Научно-прикладные и академические исследования крупных верхневолжских водохранилищ с целью их рыбохозяйственного освоения были начаты в первые годы существования водоемов. Изучение экологии донной фауны, фауны малощетинковых червей — одной из важных составляющих кормовых ресурсов рыб, стало неотъемлемой частью этих исследований. Приоритет в изучении формирования фауны олигохет Рыбинского водохранилища принадлежит Д.А. Ласточкину (1947, 1949), И.И. Малевичу и Г.Б. Зевиной (1958), Т.Л. Поддубной (1958, 1965, 1972, 1988). К настоящему времени накоплены знания о видовом составе, распределении и количественном развитии малощетинковых червей преимущественно в составе макрозообентоса. Основу исследований составляют мониторинговые наблюдения на контрольных станциях.

Цель настоящей работы — определение структурно-функциональной организации сообществ олигохет бентоса Рыбинского водохранилища. Исследования были предприняты в связи с изучением модельного палеарктического вида *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen, 1901) в рамках Международной биологической программы «Человек и биосфера» (Проект 8 б «Вид и его продуктивность в ареале»).

Материал и методы исследования

Полевые наблюдения проведены в мае 1985 г., спустя четыре десятилетия после создания водохранилища. Количественные пробы бентоса собраны стратификационным дночерпателем системы Экмана-Берджа ($S = 1/40 \text{ м}^2$) на 25 станциях в профундали и открытой литорали водоема (на глубине 4.5–15 м) во всех плесах (табл. 1). Использован метод случайного бесповторного отбора. Пробы грунта промывали через мельничные сита с диаметром ячеей 0.15 мм, фиксировали 8%-ным формалином. Животных из грунта выбирали под биноклем. Неполовозрелых особей фенотипически близких видов тубифицид идентифицировали по щетинковому аппарату (Steinlechner, 1987; Архипова, 1996).

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

Для расчета корреляции между количественными характеристиками олигохет использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (ρ), более адекватный экологическим данным, поскольку в отличие от коэффициента Пирсона, он оценивает и нелинейную связь.

Для оценки роли различных видов и групп малощетинковых червей в структурной организации донных биоценозов в водохранилище в период исследования применяли показатель функционального обилия (Мальцев, 1990): $F = RN = 2.88(B/N)^{0.75} N$ (Дж/(м² · ч)), где R — интенсивность обмена по уравнению Хеммингсена (Hemmingsen, 1960); N — средняя по водоему численность вида, экз./м²; B — средняя по водоему биомасса вида, г/м².

Анализ данных проводили с помощью пакета Statistica for Windows ver. 5.0 (Боровиков, Боровиков, 1997).

Для экологической характеристики олигохет по отношению к типу водоемов и проточности использована терминология, принятая Д.А. Ласточкиным (1927) и Н.В. Фоменко (1972).

Таблица 1. Краткая характеристика мест отбора проб в Рыбинском водохранилище

Стация	Местоположение	Глубина, м	Грунт
Волжский плес			
3	Русло Волги, у буя № 76. Левобережный склон	10.8	Серый ил
8	Шуморовский полигон	6.5	Переходный ил с дрейссеной
12	В 1.5 км к северу от буя № 7	6.0	Глинистый песок
13	В 1.5 км к западу от Рожновского мыса	7.0	Почва-торф-наилот
Центральный плес			
18	Восточная часть у буя № 58a	6.5	Закленный песок с частицами почвы или торфа
21	В 4 км к северо-западу от буя № 62	8.0	Почва со слабым наилом
25	Русло Шексны у затопленной Ягорбы	12.0	Переходный ил
43	6 км к юго-западу от буя № 17	8.5	Сильно закленный мелкий белый песок
47	Западная часть у буя № 836	11.0	Переходный ил
49	Русло Мологи у буя № 95	12.0	Переходный ил
50	Левобережная пойма р. Мологъ у впадения р. Себла	7.0	Переходный ил
62	Средняя часть у буя № 10	8.0	Песок с торфом
Шекснинский плес			
27	Правобережная пойма р. Шексны	9.0	Серый ил
28	Правобережная пойма р. Шексны у знака «Выкса»	4.5	Белый мелкий песок с камнями
29	Русло Шексны у буя № 28	15.0	Серый ил
30	Левобережная пойма р. Шексны у Максы	10.0	Переходный ил
31	Левобережная пойма р. Шексны у Максы	6.0	Закленная супесчаная почва
32	Рекa Шексна у впадения р. Ягорбы	10.0	Глинистый ил с песком
34	Русло Суамы у д. Торово	9.0	Серый песчанистый ил
37	Русло Шексны у Любиза	12.5	Переходный ил
38	Русло Шексны у Вичелово	14.0	Серый песчанистый ил с дрейссеной
39	Левобережная пойма р. Шексны у Вичелово	5.0	Закленный песок
40	Правобережная пойма р. Шексны у Ольхова	9.0	Переходный ил
Моложский плес			
51	Правобережная пойма р. Мологи у Борка заповедного	5.0	Серый песчанистый ил с дрейссеной
56	Весьегожское расширение. Русло Мологи у буя № 123	10.0	Серый песчанистый ил

Результаты исследования и их обсуждение

В весенних пробах в начале мая было зарегистрировано более 40 таксонов из четырех семейств: Naididae (18 видов), Tubificidae (22 вида), Enchytraeidae (1 таксон), Lumbriculidae (2 таксона). По видовому богатству, встречаемости и количественному развитию лидировали тубифициды и наидиды. На разных биотопах отмечено от 7 до 22 видов олигохет, входивших в состав мейо- и макробентоса (рис. 1 а). Максимальное число видов (20–22) встречено на песке, заиленном и глинистом, сером песчанистом иле и трансформированной почве. Минимальное их количество (7–9 видов) зарегистрировано на торфянистых биотопах и переходном иле. Видовое разнообразие изменялось от 2.01 бит/экз. (на станциях, расположенных в верховьях Шекснинского плеса) до 3.58 бит/экз. (ст. 12 в Волжском плесе) (рис. 1 б).

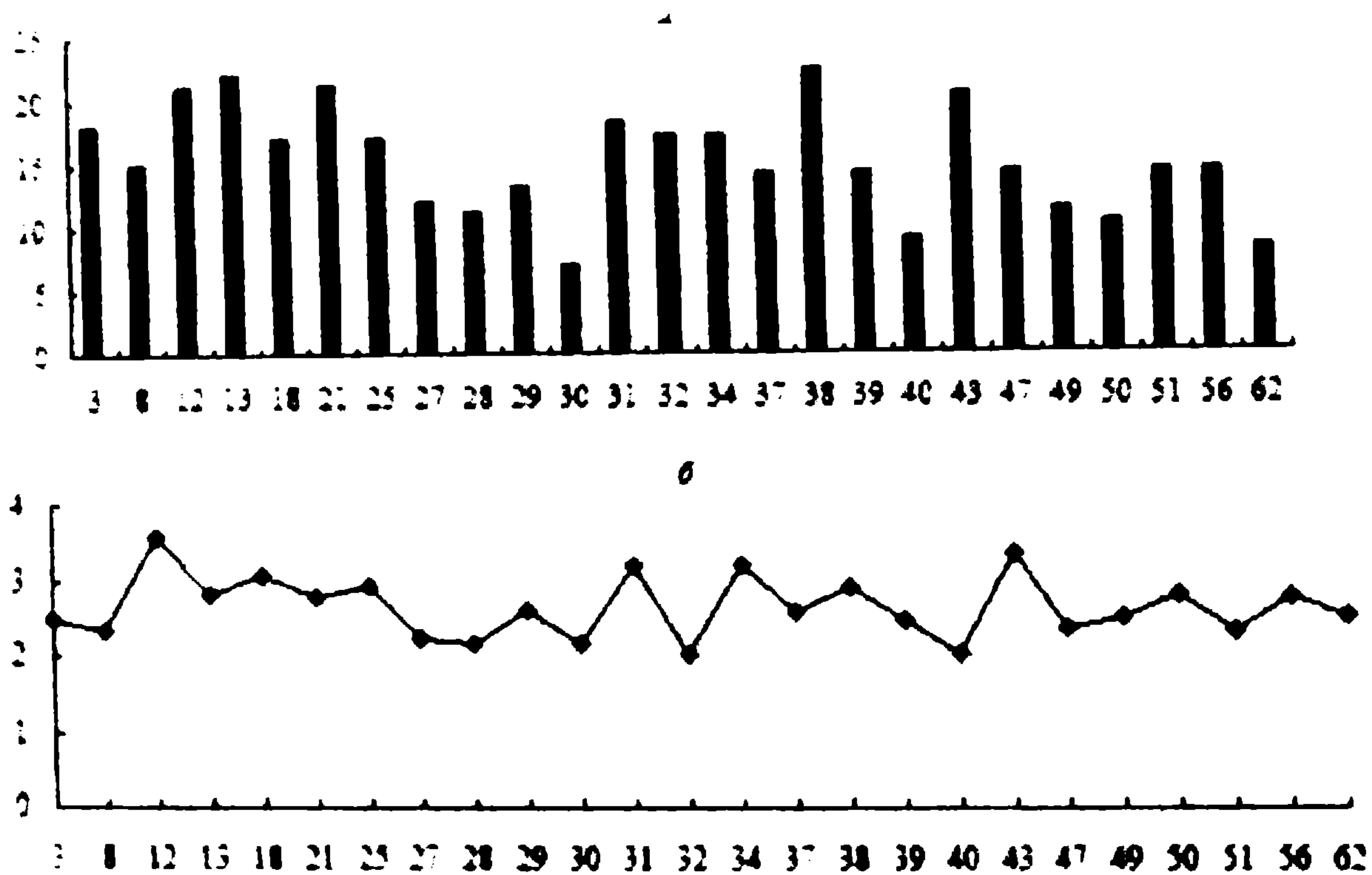


Рис. 1. Изменение числа видов (а) и видового разнообразия (б) олигохет на различных биотопах. По оси ординат: а — число видов; б — индекс Шеннона (бит/экз.), по оси абсцисс — номера станций.

Наидиды встречались почти повсеместно ($p = 92\%$). Они обнаружены на 23 станциях в литорали и профундали водохранилища на глубине 4.5–15 м на разнокачественных грунтах. Не отмечены лишь на переходных илах в Шекснинском (ст. 30) и Центральном (ст. 49) плесах. Частота встречаемости отдельных видов изменя-

лась от 4% (вид найден на одной станции) до 68% (*Vejdovskyella intermedia* зарегистрирована на 17 станциях) (рис. 2 а). К часто встречающимся наидидам принадлежала *Specaria josinae* ($p = 64\%$). Численность и биомасса наидид на отдельных станциях составляла соответственно 80–3760 экз./м² и 3.4–148.3 мг/м².

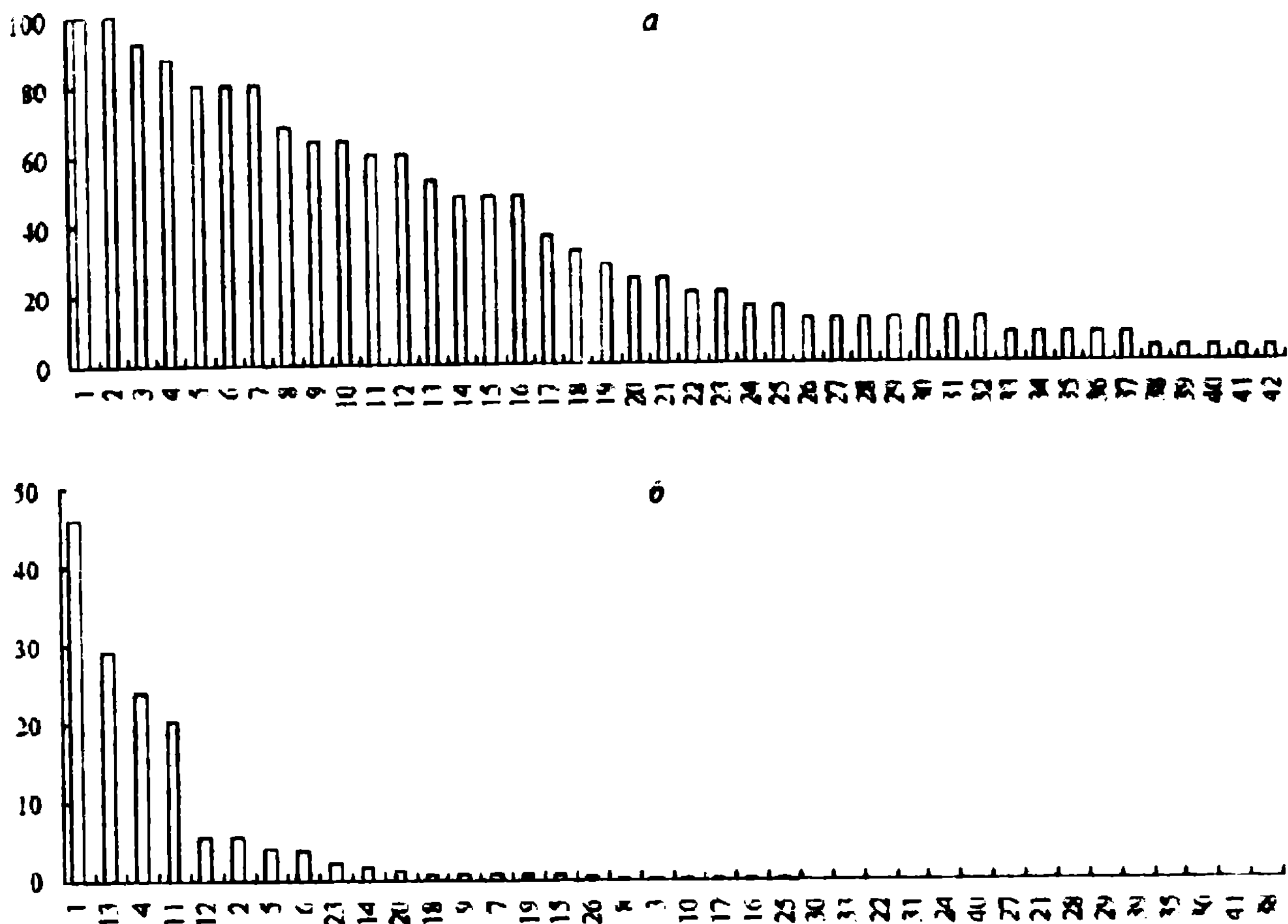


Рис. 2. Ранжирование видов по встречаемости (а) и показателю функционального обилия (б). По оси ординат: а — встречаемость вида (%); б — показатель функционального обилия (Дж/(м²·ч)); по оси абсцисс — виды: 1 — *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, *L. claparedeanus* Ratzel; 2 — *Potamothrrix bedoti* (Piguet); 3 — *Aulodrilus pigueti* Kowalewski; 4 — *Potamothrrix hammoniensis* (Michaelsen); 5 — *Ilyodrilus templetoni* (Southern); 6 — *Spirosperma ferox* Eisen; 7 — *Aulodrilus limnobius* Bretscher; 8 — *Vejdovskyella intermedia* (Bretscher), *V. comata* (Vejdovský), *V. macrochaeta* (Lastoček); 9 — *Aulodrilus pluriseta* (Piguet), *A. japonicus* Yamaguchi; 10 — *Specaria josinae* (Vejdovský); 11 — *Potamothrrix moldaviensis* (Vejdovský et Mrázek); 12 — *Psammoryctides barbatus* (Grube); 13 — *Tubifex newaensis* (Michaelsen), *Isochaetides michaelseni* (Lastoček); 14 — *Tubifex tubifex* (Müller); 15 — Tubificidae indefinit с волосными щетинками; 16 — *Dero digitata* (Müller); 17 — *Slavina appendiculata* (Udekem); 18 — *Potamothrrix vej dovskyi* (Hrabě); 19 — *Limnodrilus udekemianus* Claparède; 20 — *Psammoryctides moravicus* Hrabě; 21 — Naididae indefinit; 22 — *Uncinaiis uncinata* (Oersted); 23 — *Stylodrilus heringianus* Claparède; 24 — *Peipsidrilus pusillus* Timm; 25 — *Tubifex ignotus* (Štolc); 26 — *Bothrioneurum vej dovskyianum* (Štolc); 27 — *Nais*

communis Piguet; 28 — *N. pseudobtusa* Piguet; 29 — *Piguetiella blanci* (Piguet); 30 — *Ophidonais serpentina* (Müller); 31 — *Amphichaeta leydigi* (Piguet); 32 — *Oligochaeta* indefinit; 33 — *Potamothrix heuscheri* (Bretscher); Tauber; 34 — *Tubificidae* indefinit без волосных щетинок; 35 — *Pristina aequiseta* Bourne; 36 — *P. foreli* (Piguet); 37 — *Enchytraeidae* gen. sp.; 38 — *Nais elinguis* Müller; 39 — *N. simplex* Piguet; 40 — *Arcteonais lomondi* (Martin); 41 — *Pristina bilobata* (Bretscher); 42 — *Lumbriculidae* gen. sp.

Тубифициды встречались повсеместно и лидировали по численности и биомассе (1040–29040 экз./м² и 581.8–31395.6 мг/м²). Средняя удельная их численность и биомасса в водоеме по полученным данным была равна соответственно 93 и 98% общей численности и биомассы олигохет. К наиболее распространенным видам ($p = 52\text{--}100\%$), составляющим основу численности и биомассы малощетинковых червей, принадлежали *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P. bedoti*, *P. moldaviensis*, *Ilyodrilus templetoni*, *Tubifex newaensis*. Эти виды с разной экологической валентностью распространены в донных биоценозах крупных водохранилищ и в других водоемах и водотоках Европейской России и сопредельных стран.

Энхитреиды и люмбрикулиды в открытой части Рыбинского водохранилища встречались эпизодически, и роль их в структурной организации сообществ олигохет бентоса была незначительной (рис. 2 а, б).

Неоднородность гидрологических условий и большая мозаичность в распределении грунтов в водоеме привели к формированию разнотипных экологических группировок олигохет. По структуре доминирования в донных биоценозах на разнородных биотопах формировались моно- и бидоминантные сообщества олигохет (рис. 3 а–ж). На илах и илистых песках лидировал по численности *Limnodrilus hoffmeisteri* (в комплексе с менее распространенным видом, фенотипически близким *L. claparedeanus*) ($D_2 = 627\text{--}749$). На заиленных почвах эта группа тубифицид уступала первенство *Potamothrix moldaviensis* ($D_2 = 651$). К числу субдоминантов по обилию особей на всех илистых биотопах принадлежал *Potamothrix bedoti* ($D_1 = 305\text{--}597$), на илах и заиленных почвах — *P. hammoniensis* ($D_2 = 378\text{--}582$), на илах — *Ilyodrilus templetoni* ($D_2 = 394\text{--}431$). Аналогичный ранговый статус получали *Potamothrix moldaviensis* на заиленных песках ($D_2 = 501$) и серых песчанистых илах в биоценозах дрейссены ($D_2 = 359$), а также *Psammoryctides barbatus* на заиленных почвах ($D_2 = 283$).

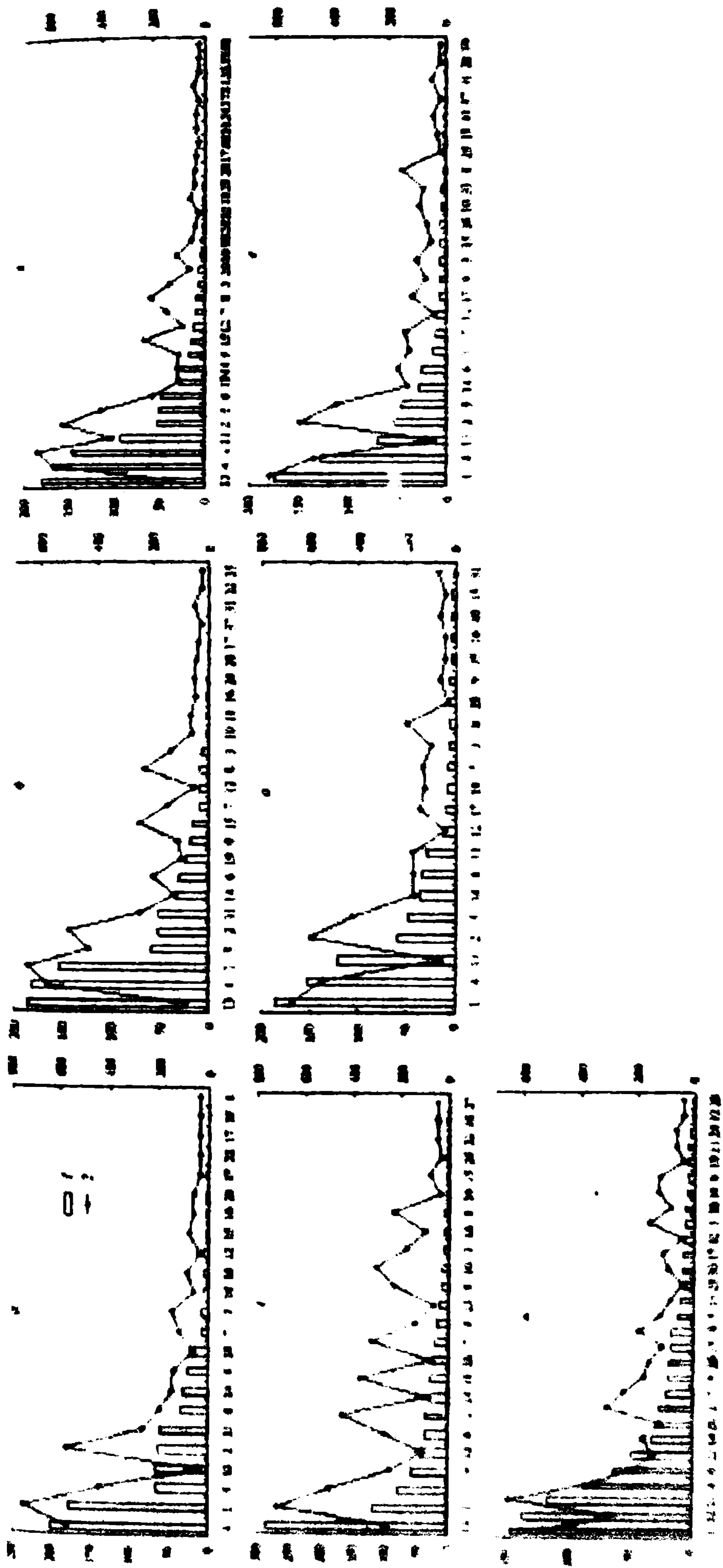


Рис. 3. Характер доминирования олигохет на различных биотопах: *a* — серые илы; *b* — серые илы; *б* — серые и серые песчаные илы; *в* — серые и серые песчаные илы, в том числе с дрейссеной; *г* — заиленные пески; *д* — переходные илы Шекснинского плеса; *е* — переходные илы Шекснинского и Центрального плесов; *ж* — заиленные почвы; по оси ординат — индексы доминирования: слева (1) — D_1 , справа (2) — D_2 . Обозначения оси абсцисс, как на рис. 2.

По вкладу в биомассу отчетливые монодоминантные сообщества олигохет формировались на илистых песках междуречья и в поймах рек. С большим преимуществом здесь лидировал *Tubifex newaensis* (в комплексе с *Isochaetides michaelsoni*) ($D_1 = 285$) (рис. 3 а). Ранговый статус группы сохранялся в руслах и поймах рек на серых песчаных илах (в том числе в биоценозах дрейссены) ($D_1 = 178-186$). Группа видов рода *Limnodrilus* преобладала в профундали водоема на заиленных почвах и переходных илах ($D_1 = 147-186$), на других биотопах занимала первое-второе место среди субдоминантов ($D_1 = 116-177$). *Potamothenix hammoniensis* доминировал по биомассе ($D_1 = 200$) на русловых и пойменных продуктивных серых илах. Он незначительно ($D_1 = 166-183$) уступал *Tubifex newaensis* на серых песчаных илах, придавая сообществу малощетинковых червей бидоминантный характер (рис. 3 б, в), и принадлежал к субдоминантным видам на переходных илах ($D_1 = 127-152$) и заиленных почвах ($D_1 = 88$). В группе субдоминантных видов по своей значимости *Potamothenix hammoniensis* превосходил *Tubifex newaensis* на переходных илах и уступал *Psammoryctides barbatus* и *Potamothenix moldaviensis* на заиленных почвах. На илистых песках, как и по численности особей, *P. hammoniensis* принадлежал к второстепенным видам ($D_1 = 58$).

По показателю функционального обилия в сообществах малощетинковых червей в бентосе водохранилища лидировал *Limnodrilus hoffmeisteri* (в комплексе с *L. claparedianus*) ($F = 46$) (рис. 2 б). К основным структурообразующим видам принадлежали также *Tubifex newaensis* (с фенотипически близким *Isochaetides michaelsoni*) ($F = 29$), модельный *Potamothenix hammoniensis* ($F = 24$) и *P. moldaviensis* ($F = 20$).

По полученным данным установлены показатели экологической связи между различными видами малощетинковых червей (табл. 2). Судя по коэффициентам ранговой корреляции Спирмена, оценивающим пространственное изменение численности, в Рыбинском водохранилище сформировались специфические экологические взаимоотношения между различными видами и группами тубифид. Потамофил, β -мезо-реофил, пелопсаммофил *Tubifex newaensis* был достаточно разобшен с пелофилами: типичным лимнофилом *Potamothenix hammoniensis* и лимно-реофилом *Ilyodrilus templetoni*. Отчетливая синхронность в изменении численности прослеживалась у пелофилов с различным экологическим статусом по отно-

шению к проточности. Так, например, достоверные показатели положительной связи получены для α -мезо-реофила *Aulodrilus pigueti*, β -мезо-реофилов *Potamothenix moldaviensis* и *P. bedoti*, типичных лимнофилов *Aulodrilus limnobius*, *A. pluriseta* и видов рода *Limnodrilus*. Достоверная положительная корреляция в изменении численности популяций отмечена при попарном сравнении между *Potamothenix moldaviensis* и лимно-реофилами: вселенцем, понто-каспийским видом *P. vej dovskyi*, и *Psammoryctides barbatus*, а также между последним и *P. moravicus*. Достоверная биотопическая сопряженность была зарегистрирована у модельного вида, типичного лимнофила *Potamothenix hammoniensis* и фенотипически близких ему видов *P. bedoti* и *Ilyodrilus templetoni*.

По результатам случайного бесповторного отбора проб в водохранилище в большинстве случаев установлены невысокие показатели экологической связи между различными видами тубифицид. Это свидетельствует, прежде всего, о неоднородности экологических условий на разных участках водоема и формировании на них тубифицидных сообществ, отличающихся по видовому составу и количественному развитию популяций.

Заключение

В Рыбинском водохранилище, спустя четыре десятилетия после создания, зарегистрировано более 40 видов олигохет из четырех семейств. Применение комплексной методики одновременного сбора и определения в пробах олигохет из состава мейо- и макробентоса позволило уточнить существовавшие ранее знания о видовом богатстве, распространении и количественном развитии малощетинковых червей в водоеме.

Выявлены новые и малоизвестные ранее в волжском бассейне виды тубифицид: *Aulodrilus japonicus*, *Bothrioneurum vej dovskyianum*, *Peipsidrilus pusillus*, *Psammoryctides moravicus*, *Potamothenix bedoti*, *Ilyodrilus templetoni* (Архипова, 2005). Два последних вида в водохранилище встречались часто и были многочисленными по числу особей в популяциях.

Наидиды, которых рассматривали ранее случайными обитателями в донных биоценозах волжских водохранилищ, встречались на различных грунтах. Некоторые виды были широко распространены и достигали на илистых биотопах значительного обилия. К ним принадлежали α -мезо-реофил *Vej dovskyella intermedia* (до 2720 экз./м²) и политоп *Specaria josinae* (до 2280 экз./м²).

Таблица 2. Корреляция (ρ) пространственного изменения численности олигохет в Рыбинском водохранилище

№	Виды	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	<i>Tubifex newmanni</i> *	-0.11	0.04	0.11	-0.02	-0.48	-0.28	0.26	0.28	0.32	0.01	-0.40	-0.07	0.04	0.31	-0.13
2	<i>T. tubifex</i>		0.20	-0.19	0.32	0.39	-0.07	-0.02	0.13	-0.14	-0.19	0.18	0.15	-0.02	0.25	0.31
3	<i>Limnodrilus</i>			0.09	0.37	0.43	-0.18	0.31	-0.04	0.16	-0.15	0.32	0.45	0.53	0.31	0.23
4	<i>udatemiensis</i>				0.53	0.19	0.05	0.40	0.24	0.20	-0.02	0.38	0.33	0.46	0.32	0.30
5	<i>L. hoffmeisteri</i> **					0.53	0.03	0.27	-0.06	-0.07	-0.14	0.45	0.18	0.49	0.49	0.44
6	<i>Patamothrix bedou</i>						0.08	0.01	-0.22	-0.06	-0.19	0.66	0.47	0.19	0.16	0.17
7	<i>P. hammondiensis</i>							-0.32	-0.20	-0.09	-0.16	0.20	-0.02	0.03	0.04	0.01
8	<i>P. heuschleri</i> ***								0.65	0.49	0.33	0.12	0.37	0.45	0.24	0.50
9	<i>P. moldaviensis</i>									0.26	0.22	-0.09	0.50	0.25	0.30	0.54
10	<i>P. vejnovskyi</i>										0.55	-0.18	0.17	0.23	0.34	0.06
11	<i>Pezomomyxoides barbotus</i>															
12	<i>P. moravicus</i>											-0.25	0.07	0.15	0.03	0.16
13	<i>Ilyodrilus templetoni</i>												0.34	0.23	-0.06	0.15
14	<i>Spirasperma ferax</i>													0.39	0.33	0.36
15	<i>Aulodrilus pigueti</i>														0.65	0.53
16	<i>A. limnodius</i>															0.47
16	<i>A. plurisetia</i>															1.00

Примечание. ρ — коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Достоверные (при α = 0.05) значения выделены жирным шрифтом. Виды, обозначенные звездочками: * — вид встречался вместе с фенотипически близким *Isochaetides michaelsoni*, ** — в комплексе с фенотипически близким *L. clavigeroides*, *** — половозрелые особи вида.

Основная структурообразующая роль по количественному развитию принадлежала ограниченному числу видов тубифицид, которые различаются по своей экологии и биологии. В зависимости от характера биотопа по численности особей в популяциях лидировали пелофильные виды: повсеместно встречающиеся *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix bedoti*, модельный *P. hammoniensis* и фенотипически близкий двум последним видам *Ilyodrilus templetoni*. При увеличении проточности биотопов: в биоценозах дрейссены на серых песчанистых илах, на заиленных песках и трансформированной заиленной почве возрастала роль реофила *Potamothrix moldaviensis* и лимно-реофила *Psammoryctides barbatus*.

Волжский абориген, потамофильный *Tubifex newaensis* был распространен в русловых и пойменных участках затопленных рек и на заиленных песках междуречья. При небольшой численности в сообществах олигохет он доминировал по биомассе в условиях удовлетворительной проточности. Роль вида в структуре донных биоценозов и сообществ олигохет в сформированном водохранилище оставалась весьма значительной, о чем свидетельствуют также показатели функционального обилия видов (F), рассчитанные по известному уравнению Хеммингсена (Hemmingsen, 1960). По функциональному обилию в водоеме наряду с *Tubifex newaensis* к структурообразующим лидерам принадлежали виды, доминировавшие по численности и биомассе на различных биотопах: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P. moldaviensis*.

В водохранилище, согласно ранговому коэффициенту корреляции Спирмена (ρ), существовали специфичные взаимоотношения между популяциями различных видов тубифицид. В ряде случаев по пространственному изменению численности установлена отчетливая биотопическая сопряженность или разобщенность видов, отличающихся по биологии и имеющих различный экологический статус по отношению к проточности. Однако в большинстве случаев установлены невысокие показатели экологической связи между различными видами тубифицид, что свидетельствует, прежде всего, о неоднородности экологических условий на разных участках водохранилища и формировании на различных биотопах характерных сообществ олигохет.

Благодарности

Автор приносит благодарную дань памяти Александру Ивановичу Баканову, который принимал активное участие в планировании и проведении бентосной съемки в водохранилище, оказывал консультации при статистической обработке цифрового материала.

Список литературы

- Архипова Н.Р. Морфология веерных щетинок тубифицид (Tubificidae, Oligochaeta) *Potamothrix hammoniensis* // Зоол. журн. 1996. Т. 75. Вып. 2. С. 178–187.
- Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 82–97.
- Боровиков В.П., Боровиков И.П. Statistica — статистический анализ и обработка данных в среде Windows. М.: Филинь, 1997. 608 с.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. Количественный учет донной фауны Баренцева моря // Тр. ВНИИ рыб. хоз-ва и океаногр. 1939. Т. 4. С. 5–126.
- Ласточкин Д.А. Материалы по фауне Oligochaeta limicola России. 4. Oligochaeta limicola р. Оки // Раб. Окск. биол. ст. Муром, 1927. Т. 5. Вып. 1. С. 1–36.
- Ласточкин Д.А. Рыбинское водохранилище // Журн. «Природа». 1947. № 5. С. 40–44.
- Ласточкин Д.А. Динамика донного населения равнинных водохранилищ // Тр. ВГБО. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 57–72.
- Малевич И.И., Зевина Г.Б. Материалы по фауне малощетинковых червей (Oligochaeta) Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок» им. Н.А. Морозова. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 399–406.
- Мальцев В.И. О возможности применения показателя функционального обилия для структурных исследований зооценозов // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26. № 1. С. 87–89.
- Поддубная Т.Л. Состояние бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. станции «Борок» им. Н.А. Морозова. Вып. 3. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 195–213.
- Поддубная Т.Л. Формирование фауны тубифицид и их распределение в Рыбинском водохранилище // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.-Л.: Наука, 1965. С. 20–36.
- Поддубная Т.Л. Зообентос // Рыбинское водохранилище. Л.: Наука, 1972. С. 193–209.
- Поддубная Т.Л. Многолетняя динамика структуры и продуктивность донных сообществ Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 112–141.

Фоменко Н.В. Об экологических группах олигохет (Oligochaeta) р. Днепра // Водные малощетинковые черви: Тр. ВГБО. М.: Наука, 1972. Т. XVII С. 94–106.

Steinlechner R. Identification of immature tubificids (Oligochaeta) of lake Constance and its influence on the evaluation of species distribution // Hydrobiologia. 1987. V. 155. P. 57–63.

Hemmingsen A.M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surface and its evolution // Rept. Stenool. memor. hospital. 1960. V. 9. № 2. 110 p.

ABOUT ECOLOGY OF OLIGOCHAETE WORMS (OLIGOCHAETA) IN THE RYBINSK RESERVOIR

N.R. Arkhipova

Institute for Biology of Inland Waters RAS

The spatial distribution of oligochaete worms was investigated in the Rybinsk reservoir after four decades of its creation. The oligochaete complexes peculiar to various biotopes were distinguished. The character of species dominance under different conditions is shown. The statistical data on spatial correlation between tubificid species abundance are presented.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛАДОЦЕР В КАРСТОВЫХ ОЗЁРАХ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2010 г. А.Э. Добрынин

*Институт биологии внутренних вод им И.Д. Папанова РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, ad@ibiw.yaroslavl.ru*

Рассмотрена сезонная динамика численности, биомассы и вертикального распределения клadoцep трёх карстовых озёр Владимирской области, отличающихся по уровню прозрачности. Максимальное развитие клadoцep наблюдалось в июле. Между обилием рачков и численностью фитопланктона выявлена отрицательная временная (в течение сезона) корреляция и положительная пространственная (в столбе воды).

Введение

Среди множества работ, посвящённых различным аспектам вертикального распределения зоопланктона, а также его суточной и сезонной динамики, особое место занимают те, в которых сравнивается распределение организмов в водоёмах, сходных или различающихся по абиотическим факторам. В похожих озёрах можно проследить влияние незначительных отличий в условиях среды на степень развития и динамику вертикального распределения зоопланктона. В водоёмах разного типа хорошо просматриваются различные стратегии вертикальных распределений и способы их реализации.

В рамках комплексной работы по изучению экосистем карстовых озёр Владимирской обл. нами проведены исследования сезонной динамики вертикального распределения зоопланктона в водоёмах, сходных по абиотическим факторам среды, но отличающимся по степени и срокам развития фитопланктонного сообщества. Их целью являлось установление взаимосвязей между развитием и распределением фито- и зоопланктона, а также между последним и абиотическими факторами среды.

Материал и методы исследования

Исследования проводили на трёх карстовых озёрах, расположенных в северо-восточной части Владимирской обл. Озеро Кшара

— самое большое из обследованных озёр, его площадь 1.32 км². Максимальная глубина озера составляет 12 м. Озёра Большие Гавы и Малые Гавы близко расположены друг к другу и при высоком уровне воды сообщаются между собой. Площадь оз. Большие Гавы — 0.20 км², максимальная глубина — 9 м. Озеро Малые Гавы занимает 0.17 км², а его максимальная глубина составляет 14 м.

Станции располагались в пелагиали озёр, в местах с максимальными глубинами (рис. 1). На оз. Кшара координаты точки отбора проб 56°24'59.6'' с.ш. и 42°17'02.8'' в.д., на оз. Большие Гавы — 56°25'48.8'' с.ш. и 42°19'25.5'' в.д., на оз. Малые Гавы — 56°25'24.1'' с.ш. и 42°20'11.2'' в.д. Материал собирали ежемесячно с мая по сентябрь 2004 г. Пробы зоопланктона отбирали 2-литровым батометром Рутнера, по 3 подъёма с каждого горизонта с последующим процеживанием через газ № 76. Таким образом, объём каждой пробы составлял 6 л. Расположение горизонтов, на которых отбирали пробы, выбирали в зависимости от глубины нахождения термо- и оксиклинов в данный момент, но во всех съёмках они охватывали эпи-, мета- и гипolimнион, а их количество было не менее 7.

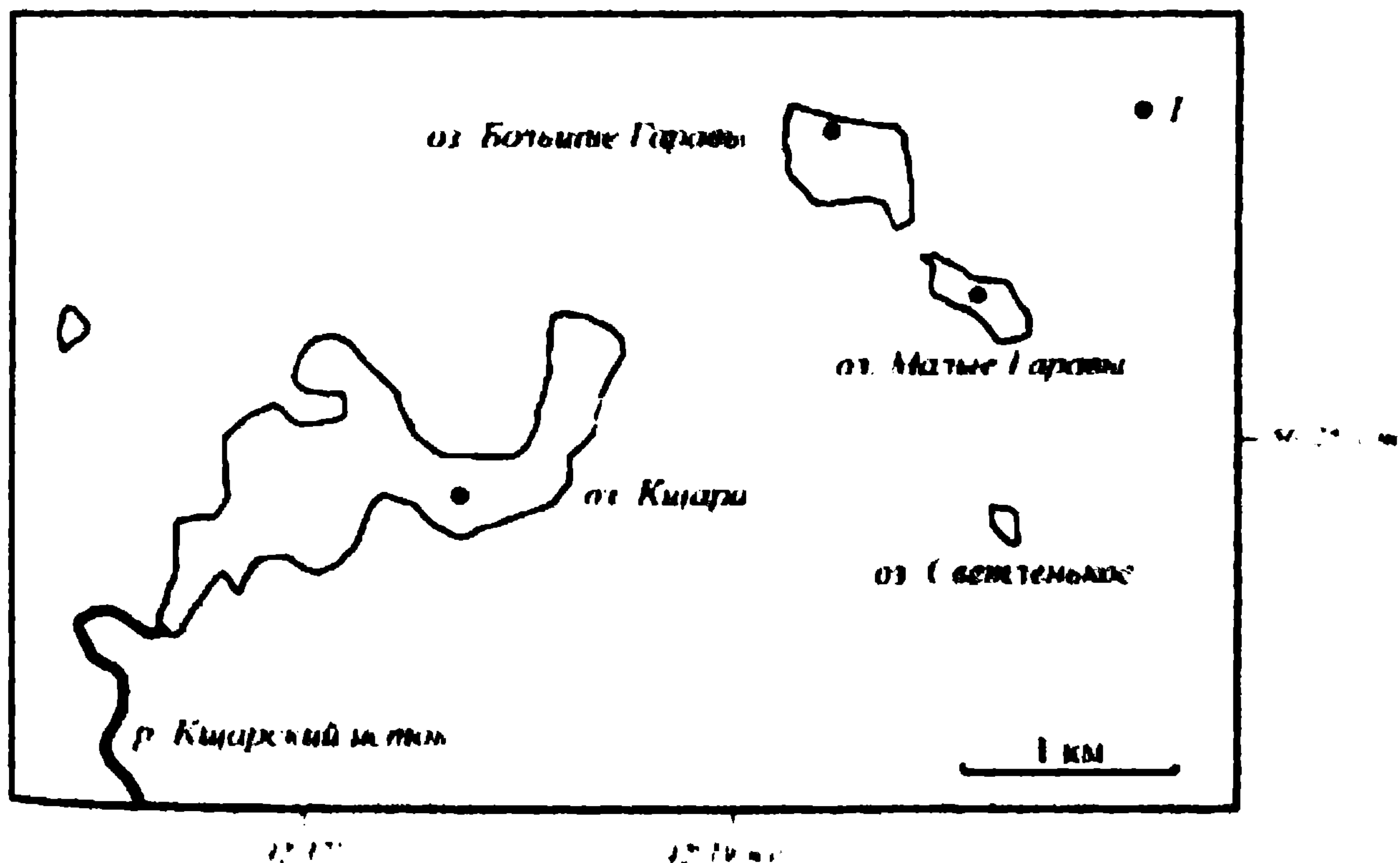


Рис. 1. Карта-схема точек отбора проб (1) в озёрах.

В дальнейшем пробы фиксировали 4%-ным формалином и обрабатывали по стандартной гидробиологической методике. Пробы, высохшие в процессе хранения, восстанавливали с помощью молочной кислоты (Гелтнер, Михайлов, 1989). Представители рода *Daphnia* из оз. Кшара определены А.Г. Кирдяшевой.

Кроме того, в течение всего периода наблюдений Л.Г. Корневой и Е.С. Гусевым отбирались пробы фитопланктона с тех же горизонтов, что и зоопланктона.

Результаты исследования и их обсуждение

Все исследованные озёра димектического типа. Температурная стратификация устанавливается к маю и сохраняется до октября. В оз. Кшара (рис. 2) в летние месяцы верхняя граница металимниона находилась на глубине 3 м, опускаясь в сентябре до 6 м.

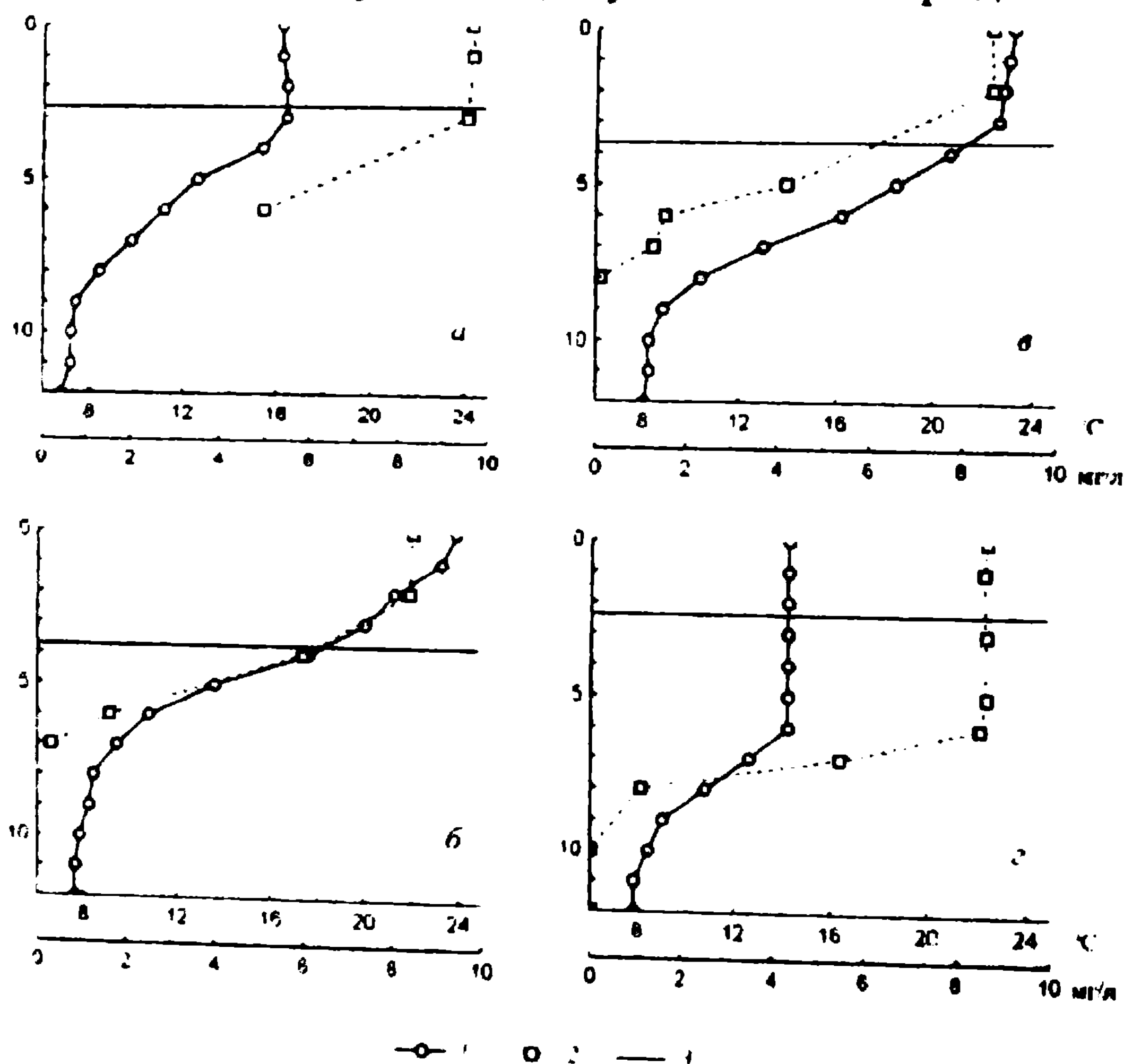


Рис. 2. Распределение температуры и кислорода в оз. Кшара в 2004 г. Здесь и на рисунках 3 и 4: а — июнь, б — июль, в — август, г — сентябрь; 1 — температура, °C, 2 — содержание кислорода, мг/л, 3 — прозрачность.

Нижняя граница была выражена не очень чётко и располагалась на горизонтах 6–9 м. Границы термо- и оксиклинов в целом совпадали. Зона с низким содержанием кислорода начиналась с глубин 6–8 м. В сентябре в пробах с придонных горизонтов отмечался сильный запах сероводорода. Амплитуда колебаний величин прозрачностей составляла ~ 1.5 м. Минимальные значения наблюдались в июне и сентябре, в периоды, когда отмечалось максимальное развитие фитопланктона.

В оз. Большие Гараы в летние месяцы термоклин был выражен слабо, постепенное падение температуры начиналось на горизонтах 2–4 м (рис. 3).

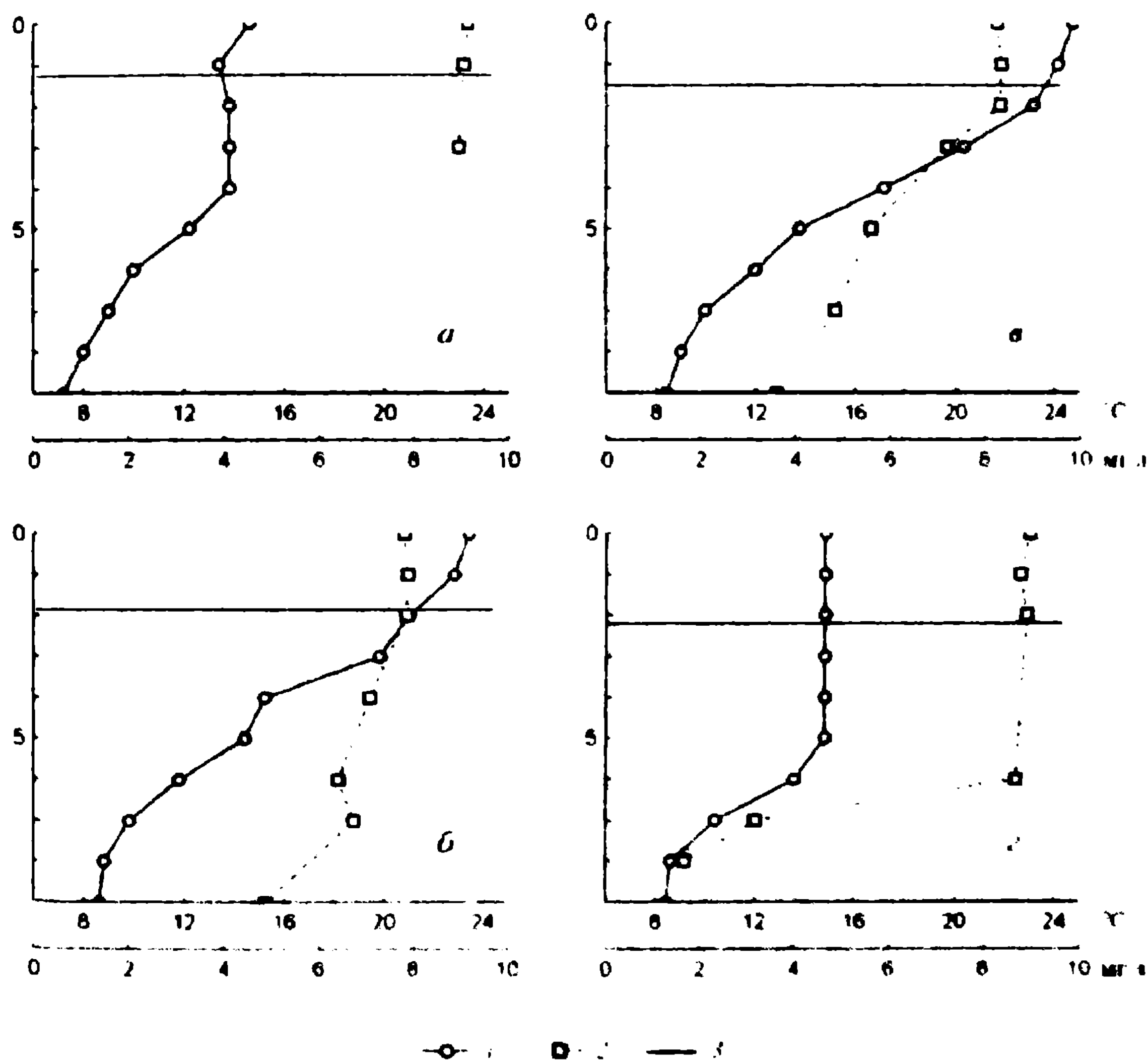


Рис. 3. Распределение температуры и кислорода в оз. Большие Гараы в 2004 г.

Четкая стратификация наблюдалась только в сентябре после охлаждения верхних слоёв водной толщи. В этом водоёме, где цветность воды была наибольшей (64–70 град.), величина прозрачности в течение сезона колебалась слабо и составляла в среднем

~ 1.5 м. К сожалению, данные по содержанию кислорода в воде в июне имеются только для верхних слоёв, но, судя по результатам, полученным в июле и августе, видно, что в начале лета чёткий оксиклин отсутствовал, и достаточно высокие концентрации кислорода сохранялись до дна. Потом, в августе, концентрация его в нижних горизонтах начинала падать и достигала близких к нулю значений в сентябре. В придонных слоях воды осенью также было отмечено наличие сероводорода.

В оз. Малые Гаравы в летние месяцы термоклин был выражен чётче, чем в оз. Большие Гаравы и располагался на глубинах от 2–3 до 6–7 м (рис. 4).

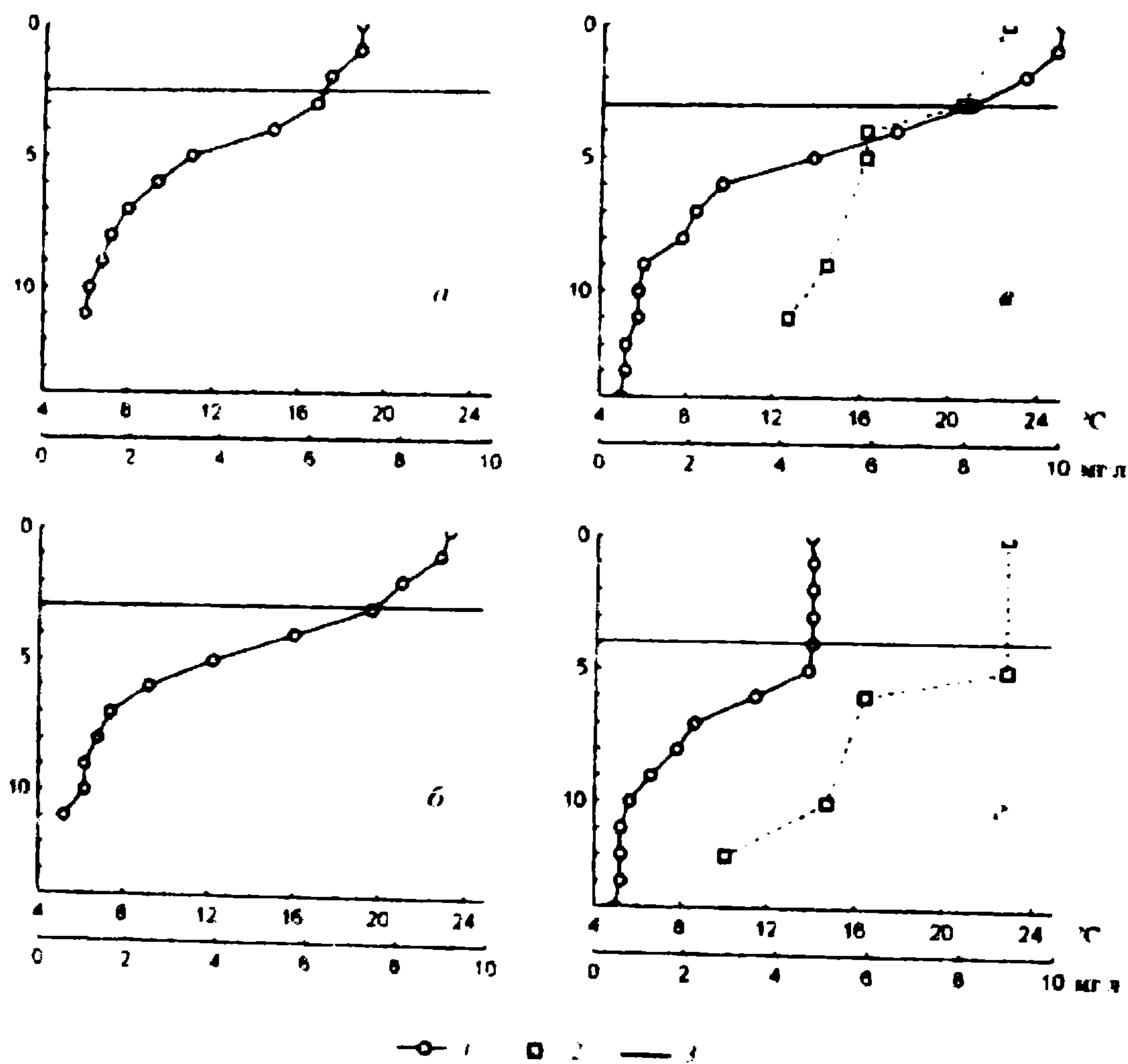


Рис. 4. Распределение температуры и кислорода в оз. Малые Гаравы в 2004 г.

В сентябре верхняя его граница опускалась до 5-метровой глубины. Данные по содержанию кислорода имеются только для августа и сентября. Из них видно, что верхние границы термо- и

оксиклинов совпадают, а достаточно высокие концентрации кислорода сохраняются до придонных горизонтов.

По уровню трофики все озёра относятся к мезотрофным (Корнева и др., 2004 а). Однако, по данным Е.С. Гусева (2007), биомассы фитопланктона в них сильно различались. Так, в оз. Кшара она составляла 1.1, в оз. Большие Гаравы — 0.4, а в оз. Малые Гаравы — 0.2 мг/л.

Всего в трёх озёрах обнаружено 10 видов клadoцер. Наиболее богатым по видовому составу клadoцер было оз. Кшара — там обнаружено 8 видов (см. таблицу). В пробах из озёр Большие и Малые Гаравы находилось по 4 вида, при этом подавляющую их часть составляли *Ceriodaphnia quadrangula* и *Holopedium gibberum*, остальные виды были представлены единичными экземплярами.

Таблица. Видовой состав клadoцер исследованных озёр

Вид	Озёра		
	Кшара	Большие Гаравы	Малые Гаравы
<i>Daphnia hyalina</i> Leydig, 1860	+	+	
<i>D. cristata</i> G.O. Sars, 1862	+		
<i>D. cucullata</i> G.O. Sars, 1862	+		
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg, 1900	+		
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+
<i>Bosmina coregoni</i> Baird, 1857	+		
<i>B. obtusirostris</i> Sars, 1862	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachium</i> (Lievin, 1848)	+		+
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1848		+	+

Примечание. «+» — вид присутствует.

Количество зоопланктона в целом и клadoцер в частности было невелико (рис. 5). Для всех озёр характерно однопиковое развитие сообщества в течение вегетационного сезона. После практически полного отсутствия клadoцер в мае наблюдалось относительно небольшое увеличение количества клadoцер в июне, далее всплеск численности в июле с последующим постепенным понижением до крайне низких показателей развития сообщества в сентябре, что согласуется с данными по зоопланктону этих водоёмов, полученными в 2003 г. (Корнева и др., 2004 б). Для двух озёр разброс этих колебаний был весьма велик. Суммарная численность клadoцер в более трофном оз. Кшара варьировала от 18 до 46 тыс. экз./м³, а биомасса — от 80 до 880 мг/м³ (приведены средние для столба во-

ды значения). В оз. Большие Гаравы минимум и максимум численности клadoцep составляли 300 экз. и 27 тыс. экз./м³, биомассы — соответственно 3 и 141 мг/м³.

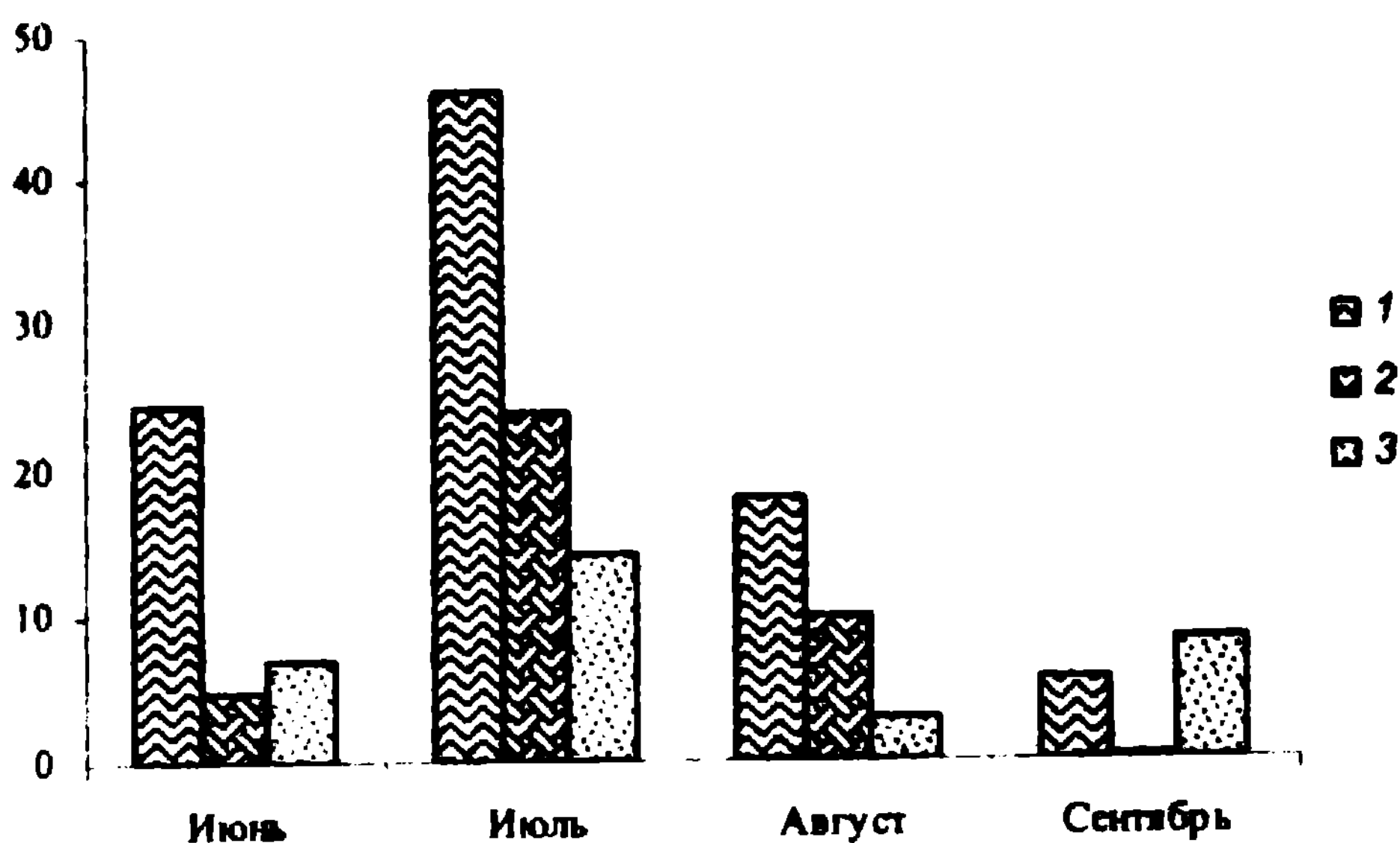


Рис. 5. Сезонные изменения общей численности клadoцep в исследованных озёрах: 1 — оз. Кшара, 2 — оз. Большие Гаравы, 3 — оз. Малые Гаравы. По оси ординат — численность, тыс. экз./м³, по оси абсцисс — месяц.

Таким образом, в течение сезона численности и биомассы рачков в этих двух озёрах изменялись на 1–2 порядка. В оз. Малые Гаравы колебания были наименее выражены. Численность варьировала от 3 до 14 тыс. экз./м³, биомасса — от 19 до 86 мг/м³. В оз. Кшара наблюдалась отрицательная корреляция между развитием клadoцep и фитопланктона, для озёр Большие и Малые Гаравы связи между численностью водорослей и плотностью клadoцep не выявлено.

Для большинства видов *Cladocera* динамика развития популяций в течение сезона имела сходный характер. Так, в оз. Кшара максимальные численности всех видов дафний и *Bosmina coregoni* зарегистрированы в июле, в последующие месяцы плотность рачков падала. У *Diaphanosoma brachyurum* пик наблюдался в августе. На этом фоне отдельно стоит *Ceriodaphnia quadrangula*, для которой была характерна прямо противоположная картина. Максимальное развитие происходило в июне и сентябре, а в июле она почти полностью исчезала из состава зоопланктона. Возможно, отсутствие цериодафнии в середине лета в оз. Кшара связано с вытеснением рачка бурно развившимися популяциями других зоо-

планктёров, так как в озёрах Большие и Малые Гараы, где она занимала доминирующее положение, пик её численности приходился на июль. Особенно сильно это было выражено в оз. Большие Гараы, где клadoцеры были представлены практически только *C. quadrangula*, а остальные виды встречались лишь в единичных экземплярах. Помимо вышеперечисленных видов, в оз. Малые Гараы присутствовал *Holopedium gibberum*. Максимум его развития отмечен в июне, в июле численность рачка снижалась, в августе он почти полностью исчезал из состава планктона, а в сентябре вновь появлялся в небольших количествах.

Вертикальное распределение клadoцер имело наиболее сложный характер в оз. Кшара (рис. 6).

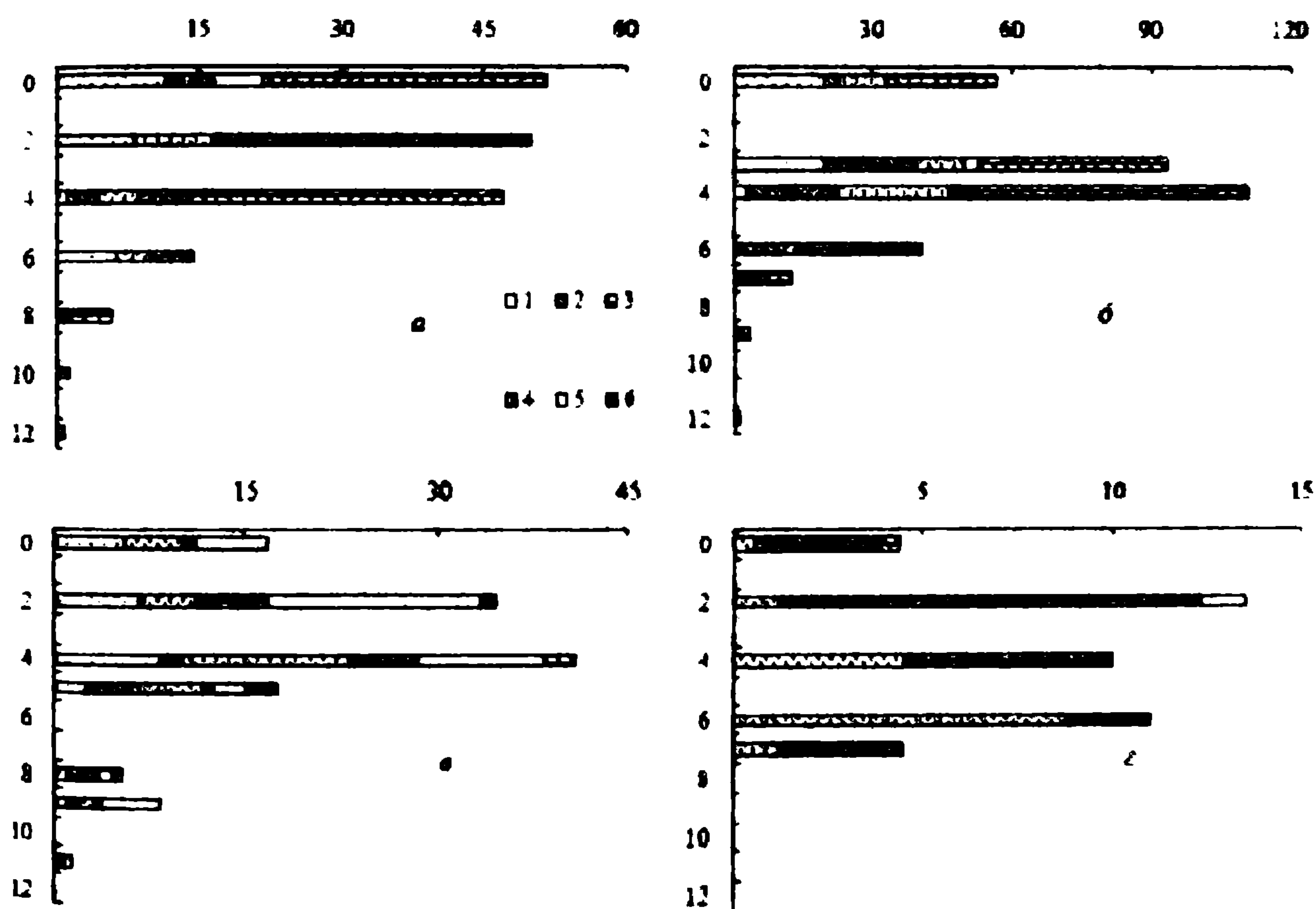


Рис. 6. Сезонная динамика вертикального распределения клadoцер в оз. Кшара: а — июнь, б — июль, в — август, з — сентябрь; 1 — *Daphnia cucullata*, 2 — *D. cristata*, 3 — *D. hyalina*, 4 — *Ceriodaphnia quadrangula*, 5 — *Diaphanosoma brachium*, 6 — *Bosmina coregoni*. По оси абсцисс — численность, тыс. экз./м³, по оси ординат — горизонты, м.

В июне максимум суммарной численности клadoцер располагался в приповерхностных горизонтах. В металимнионе количество рачков постепенно уменьшалось по мере приближения к его нижней границе. В июле и августе распределение концентраций клado-

цер постепенно увеличивалась до верхней зоны металимниона, где наблюдался пик численности, а затем уменьшалась до близких к нулю значений в гипolimнионе. В сентябре, как и в июне, максимум численности вновь отмечался на глубине 2 м, однако распределение рачков носило более равномерный характер — достаточно высокие концентрации были зарегистрированы и для металимниальных горизонтов.

По данным Е.С. Гусева (2007) в оз. Кшара биологической весной и осенью максимумы развития фитопланктона наблюдались в приповерхностных слоях, причём значительное развитие прослеживалось до границы с металимнионом: в мае — до глубины 2 м, в сентябре — до 6 м. Летом наиболее интенсивное развитие фитопланктона наблюдалось, как правило, либо над металимнионом, либо в верхней части температурного скачка. Сравнительный анализ данных по количественному развитию фитопланктона и кладоцер показал, что сезонная динамика вертикального распределения кладоцер следовала таковой водорослей. При этом совпадали не только максимумы численностей, но также их верхние и нижние границы.

В оз. Кшара в распределении отдельных видов дафний прослеживались закономерности, отмеченные ранее и для других водоёмов (Маркевич, Добрынин, 2000; Добрынин, 2002). Для *Daphnia scucillata* было характерно присутствие в верхней части зоны распространения кладоцер. Исключение из этого правила наблюдалось в июне, когда был обнаружен второй пик численности рачка на горизонте 6 м (в середине металимниона). Возможно, это связано с тем, что пробы отбирали в 20 ч. По-видимому, началось вечернее погружение рачка, что отмечалось ранее для других водоёмов, т.е. отбор проб пришёлся на момент перестройки вертикального распределения с дневного типа на ночное. *Daphnia hyalina* и *D. cristata* занимали в это время горизонты в области границы эпи- и металимниона. Максимумы плотностей представителей рода *Daphnia* были разобщены или перекрывались лишь частично. Для *Bosmina coregoni* было характерно такое же распределение, как и в целом для кладоцер — т.е. концентрация в приповерхностных слоях в июне и опускание в верхнюю часть металимниона в июле и августе. Пик численности *Ceriodaphnia quadrangula* в июне и августе находился в области верхней границы температурного скачка, а в сентябре — над ним. Наиболее сложное распределение наблюда-

лось у *Diaphanosoma brachium*. В июне пик её численности находился у поверхности, в июле — на горизонте 3 м, в августе их было два — на глубинах 2 и 9 м, в сентябре — только на глубине 2 м. При анализе вертикального распределения *D. brachium* необходимо учитывать, что для неё характерны довольно активные суточные вертикальные миграции, поэтому её распределение отражает, скорее всего, не сезонные, а суточные изменения условий в водоёме.

В оз. Большие Гараы клadoцеры были представлены в основном *Ceriodaphnia quadrangula* (рис. 7). В июне она концентрировалась у поверхности, в июле занимала горизонты от 0 до 3 м, при этом наибольшее количество рачков отмечено в верхней части металимниона, а в августе основная их масса находилась в металимниальных слоях.

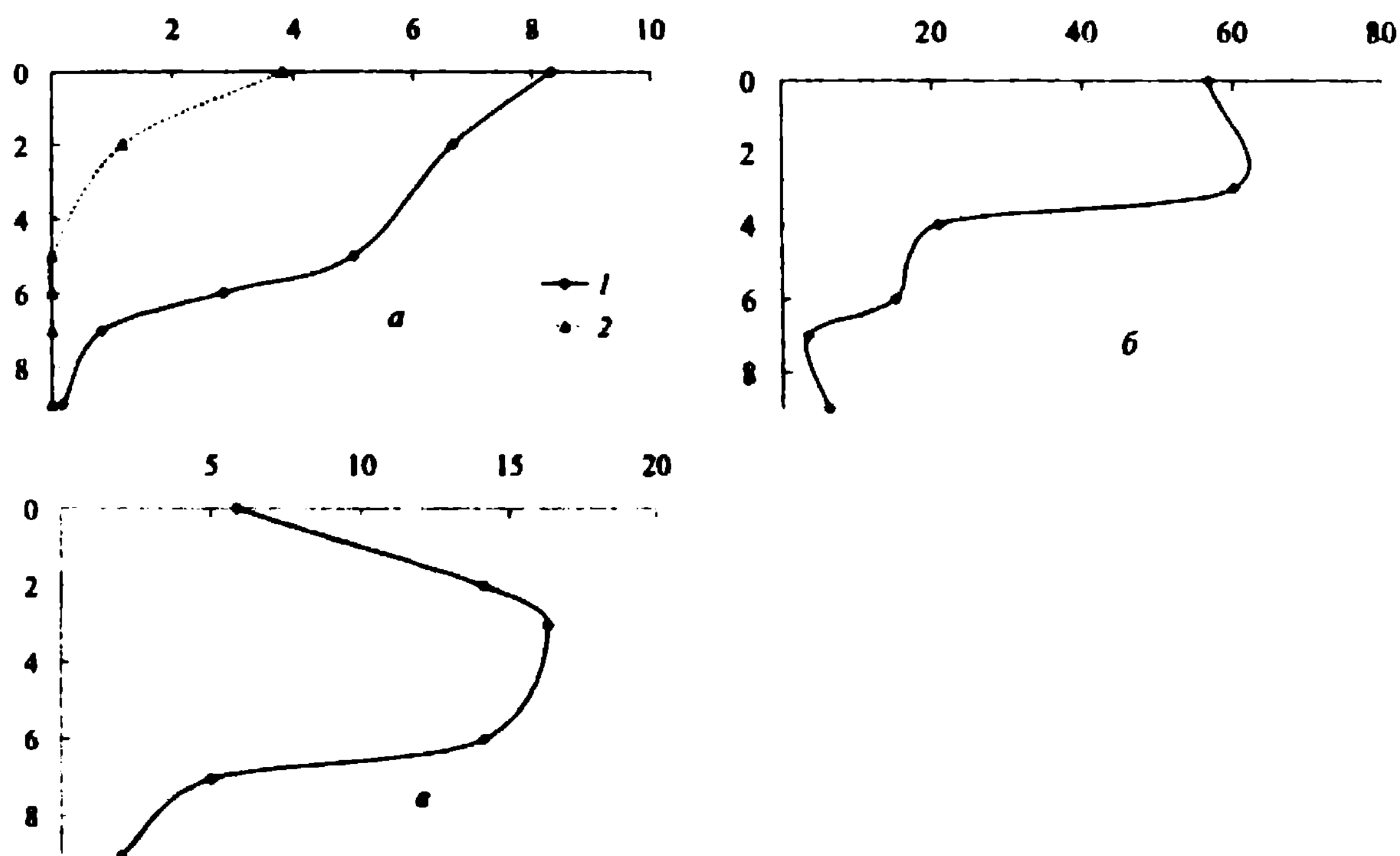


Рис. 7. Сезонная динамика вертикального распределения клadoцер в оз. Большие Гараы: а — июнь, б — июль, в — август; 1 — *Ceriodaphnia quadrangula*, 2 — *Bosmina obtusirostris*. По оси абсцисс — численность, тыс. экз./м³, по оси ординат — горизонты, м.

Наибольшие концентрации водорослей в июне и августе зарегистрированы в приповерхностном слое, в июле — на границе эпи- и металимниона (Гусев, 2007). Распределение *C. quadrangula* в целом соответствует этой картине. Исключение составляет август, однако в это время в приповерхностном горизонте, в зоне с максимальной концентрацией фитопланктона, отмечены очень высокие

численности *Asplanchna priodonta*, науплиев и копеподитов циклопид. В связи с этим нельзя исключать возможность конкурентного вытеснения *Ceriodaphnia quadrangula* в металимниальную зону.

В оз. Малые Гараы в июне максимум численности *C. quadrangula* находился над верхней границей металимниона, а в июле и августе на самой границе (рис. 8).

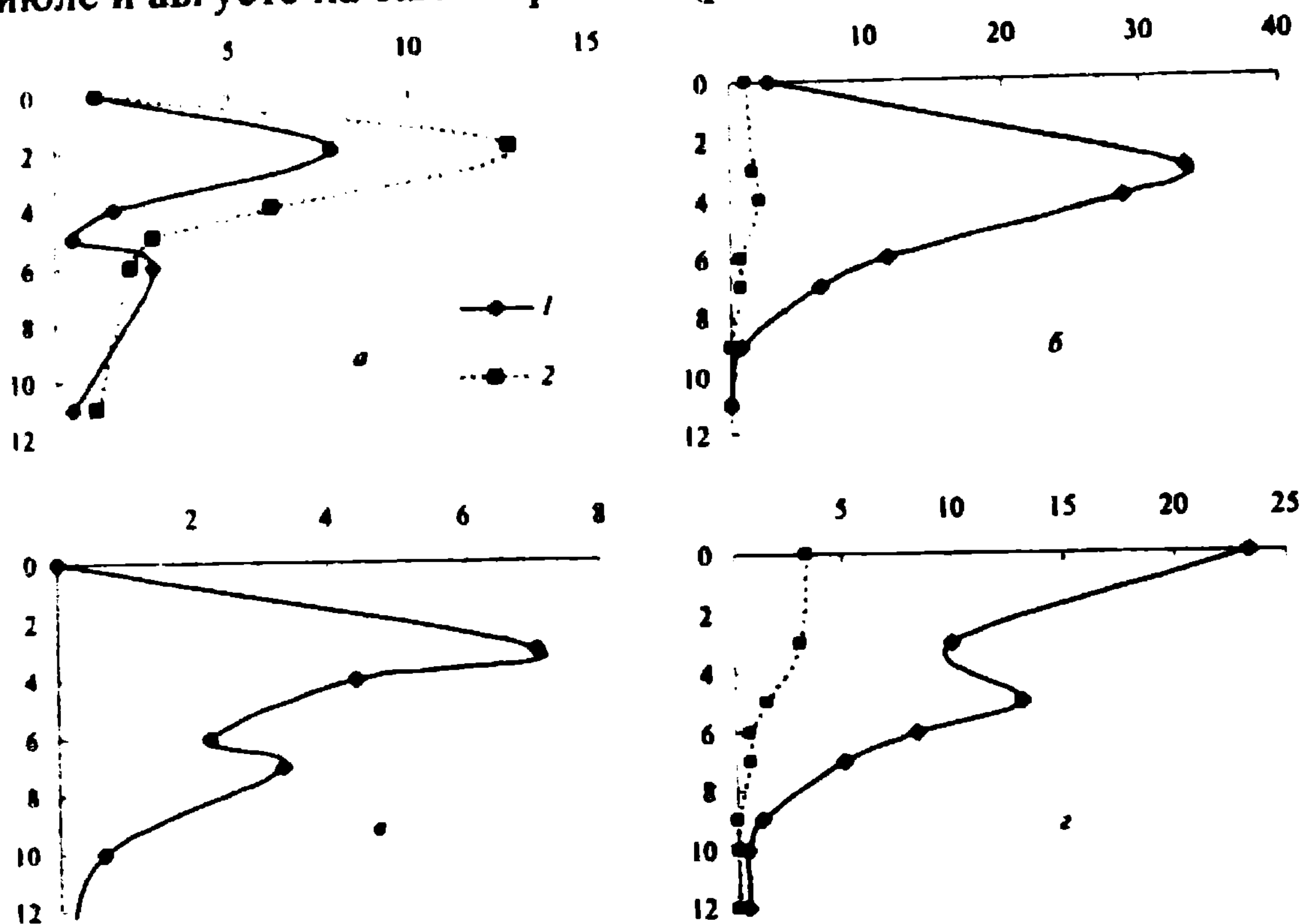


Рис. 8. Сезонная динамика вертикального распределения клadoцер в оз. Большие Гараы: а — июнь, б — июль, в — август, з — сентябрь; 1 — *Ceriodaphnia quadrangula*, 2 — *Holopedium gibberum*. По оси абсцисс — численность, тыс. экз./м³, по оси ординат — горизонты, м.

Осенью наибольшая численность рачка была отмечена у поверхности. Наряду с другими клadoцерами, в озере присутствовал *Holopedium gibberum*. В июне пик его численности, как и у *Ceriodaphnia quadrangula*, находился над металимнионом — на горизонте 2 м. В июле численность *Holopedium gibberum* была незначительна, с максимумом в верхней части металимниона. В августовских пробах были отмечены лишь единичные экземпляры. Рачок вновь появлялся в планктоне в сентябре и занимал в это время эпилимниальную зону. Как и в двух других озёрах, максимумы численностей клadoцер соответствовали наибольшему развитию фитопланктона на этих горизонтах.

Выводы. В исследованных озёрах в сезонном аспекте наблюдалась либо обратно пропорциональная связь между обилием фитопланктона и кладоцер, либо отсутствие таковой. Тем не менее, обнаружена тесная связь между вертикальным распределением фитопланктона и кладоцер. В подавляющем большинстве случаев максимумы их численностей совпадали.

Список литературы

- Гептнер М.В., Михайлов К.Г.* К методике восстановления эластичности организмов пересохших планктонных проб // Зоол. журн. 1989. Т. 68, № 5. С. 132–135.
- Гусев Е.С.* Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озёр карстового происхождения центральной России (Владимирская область) // Автореф. дис. канд. биол. наук. Борок, 2007. 24 с.
- Добрынин А.Э.* Суточное вертикальное распределение зоопланктона в оз. Косковское (Вологодская обл.) // Экология, биоразнообразие и систематика водных беспозвоночных. Ч. 3. Борок. 2002. С. 120–126. Деп. в ВИНТИ 14.01.2002, № 55-B2002.
- Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С., Жгарева Н.Н., Крылов А.В., Павлов Д.Ф., Романенко А.В.* К вопросу об экологической характеристике слабоминерализованных карстовых озёр Центральной России (Владимирская область) // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана: Матер. Международ. конф. Тольятти: Ин-т экологии Волж. бассейна РАН, 2004 а. С. 138–139.
- Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С., Жгарева Н.Н., Крылов А.В., Павлов Д.Ф., Романенко А.В.* Экологическая характеристика слабоминерализованных карстовых озёр Центральной России (Владимирская область) // Изв. Самарского научн. центра РАН. Спецвыпуск. 2004 б. № 3. С. 171–181.
- Маркевич Г.И., Добрынин А.Э.* Суточные вертикальные миграции зоопланктона Сиверского озера // Экология, биоразнообразие и систематика водных беспозвоночных. Ч. 1. Борок. 2000. С. 196–217. Деп. в ВИНТИ 17.01.2000, № 73-B2000.

CLADOCERAN'S VERTICAL DISTRIBUTION SEASONAL DYNAMICS INTO KARST LAKES OF VLADIMIR REGION

A.E. Dobrynin

Institute for Biology of Inland Waters RAS, ad@ibiw.yaroslavl.ru

There is discovered the cladoceran's seasonal dynamics of number, biomass and vertical distribution into three lakes of Vladimir region differing in transparency. The maximal development of cladoceran community was noted in July. There is determined the negative timer correlation (in the course of the season) between crustaceans number and quantity of phytoplankton and positive space one (at observation of theirs joint distribution in water column).

ОРГАНИЗАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ЖЕЛЕЗ ВНЕКИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (TROMBIDIFORMES, HYDRACHNIDIA)

© 2010 г. О.Д. Жаворонкова

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

Выделено 5 типов оральных желез: предротовая апикальная (*Eylais hamata*, *E. rimosa* и *E. setosa*), парные гроздевидные, парные бобовидные (*Eylais* sp.), парные зернистые (*Limnochares aquatica*) и непарная медиальная трубчатая железа (представители семейств Limnocharidae, Hydryphantidae, Hydrodromidae, Hydrachnidae и Torgenticolidae). Приведено иллюстрированное описание внешней морфологии оральных желез, их протоков и выводной воронки протоков желез на примере некоторых видов водяных клещей.

Введение

В акарологической литературе представлено всего несколько публикаций с описанием строения и функций ротовых желез половозрелых гидрахнидий. Кронеберг (1878) провел сравнительно-анатомическое изучение отдельных органов пищеварительной системы, а также некоторых склеритно-мышечных комплексов ротового аппарата *Eylais extendens* Müller, 1776, *Piona (Nesaea) coccinea* (Koch, 1836) и *Hydrachna globosa* (De Geer, 1778). Михэл (Michael, 1895), исследовавший внутреннюю анатомию водяного клеща *Thyas petrophilus* Michael, выявил и описал комплекс оральных желез этого вида. Работа Бадера (Bader, 1938) содержит подробное описание оральных желез и обзор особенностей строения и пищеварительной деятельности средней кишки у *Limnesia koenikei* Piersig, 1894 и *Hygrobates longipalpis* (Hermann), 1809. Митчелл (Mitchell, 1955) исследовал ротовые железы вида *Unionicola fossulata* (Koenike). Представив детальный анализ структуры и функций ротовых органов 15 семейств водяных клещей на представителях, Митчелл (Mitchell, 1962) отметил присутствие у всех изученных видов парных латеральных протоков оральных желез и наличие медиальной железы у *Limnochares aquatica* (L., 1758). Большой интерес представляют работы по исследованию слюнных желез близ-

кой группы — краснотелковых наземных клещей из когорты *Parasitengona* (отряд *Acariiformes*), к которой относятся и водяные клещи (Henking, 1882; Brown, 1952; Mitchell, 1964; Шатров, 2000; Shatrov, 2005). Публикации Шатрова содержат, помимо светооптических наблюдений, современные электронно-микроскопические исследования слюнных желез краснотелковых клещей на стадиях личинки, дейтонимфы, тритонимфы и имаго.

Изучение оральных слюнных желез гидрахнидий и близких групп клещей когорты *Parasitengona* необходимо для расшифровки вопросов их эволюции и филогенеза, сходства или различия механизмов питания у разных групп и выявления пищевой специализации конкретных форм.

Цель работы — изучение оральных слюнных желез водяных клещей, обеспечивающих внекишечное переваривание у представителей этой группы хелицеровых.

Материалы и методы исследования

Водяных клещей собирали в водоемах Ярославской обл. в весенне-летние периоды. Морфологию ротового аппарата и оральных желез изучали на примере представителей семейств *Eylaidae* (*Eylais hamata* Koenike, 1897, *E. rimosa* Piersig, 1899, *E. setosa* Koenike, 1897, *Eylais* sp.), *Limnocharidae* (*Limnochares aquatica* (L., 1758)) и *Hydryphantidae* (*Hydryphantes ruber* (Geer 1778)). Исследования структурных особенностей гнатемы и слюнных желез проводили на светооптическом уровне с помощью микроскопов МБИ-3 и Биолам Л-212 с применением иммерсии. Морфологические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-6.

В работе использованы следующие буквенные обозначения:

a. gl — предоральная апикулярная железа клещей рода *Eylais*; *ac. gl₁* — малая зернистая железа *Limnochares aquatica*; *ac. gl₂* — большая зернистая железа *L. aquatica*; *b. gl* — бобовидная железа эйлайд; *ch* — хелицера; *cl. gl* — гроздеобразная железа *Eylais* sp.; *depr. dm* — мышцы-опускатели хелы; *depr. p* — мышцы-опускатели педипальпы; *dil. ph* — мышцы-расширители глотки; *dm* — хела, подвижный палец, хелицеральный коготь; *ds* — общий проток парных ротовых желез; *du* — выводной проток апикулярной железы; *e* — эпистом; *elev. dm* — мышцы-подниматели хелы; *elev. p* — мышцы-подниматели педипальпы; *flex. ph* — мышцы-закрыватели глотки; *fph* — надглоточный склерит; *hdm* — полость в хеле эйлайд, в ко-

торой расположена апикальная железа; *hpl* — гипостомальная складка; *if* — выводная воронка латерального протока оральной железы; *lg₁* — верхняя лигаментная вставка хелы *Eylais* sp.; *lg₂* — нижняя лигаментная вставка хелы *Eylais* sp.; *n* — мозг; *oe* — пищевод; *or* — ротовое отверстие; *p* — педипальпа; *ph* — глотка; *po* — выводная пора апикальной железы; *por* — предротовое отверстие; *protr. c* — мышцы-выдвигатели капсулы гнатемы; *protr. ch* — мышцы-выдвигатели хелицер; *retr. c* — мышцы-втягиватели капсулы гнатемы; *retr. ch* — мышцы-втягиватели хелицер; *s* — сигмовидные склеротизированные вставки или сигмоиды; *s. b* — слюнной резервуар; *sch* — субхелицеральное пространство; *sph* — подглоточный склерит; *tdm* — мышечковая система, выполняющая приращение хелы к базальному членику хелицеры; *t. gl* — трубчатая железа; *uar* — U-образная аподема.

Результаты исследования и их обсуждение

Внекишечное или наружное пищеварение широко распространено в животном мире, оно представляет собой первичную химическую переработку продукта питания вне специализированных органов с целью его достижимости, улучшения пищевого качества, разжижения плотных тканей добычи или снижения вязкости густых жидкостей (Bader, 1938; Шванвич, 1949; Догель, 1975; Cohen, 1995). Внекишечное пищеварение начинается до введения пищи в полость кишечного канала, при этом покровы жертвы повреждаются и внутрь вводятся пищеварительные соки, обладающие протеолитическим действием — способностью растворять белки (Шванвич, 1949; Беклемишев, 1964; Догель, 1975; Cohen, 1995). Этот вид пищеварения возможен только у животных, которые могут извергать ферментативную жидкость в свою добычу (Bader, 1938).

Экологическая ценность внекишечного пищеварения обусловлена несколькими аспектами. Наружное переваривание позволяет небольшим хищникам использовать добычу, значительно превосходящую их по размеру и, зачастую, снабженную плотным жестким покровом (Cohen, 1995). При наружном переваривании сокращается время обработки жертвы. Хищники, потребляющие исключительно внутреннее содержание жертвы, обеспечены богатым питательным веществом, не обремененным трудно перевариваемыми, а в некоторых случаях вообще не усваиваемыми покровными кутикулярными структурами (Cohen, 1995).

У членистоногих выделяют два типа внешней пищеварительной обработки добычи (Bader, 1938; Cohen, 1995). При первом типе внекишечного переваривания химическое сжижение добычи происходит в пределах тела жертвы, при этом экзоскелет жертвы плотно прижат к ротовому отверстию хищника и становится, по сути, продолжением его пищеварительного тракта (например, у клещей). При втором типе наружной пищеварительной обработки жертвы механическая разборка добычи и химическое переваривание питательных компонентов происходит вне полости рта хищника, но в пределах области активной деятельности его ротовых органов (например, у скорпионов) (Cohen, 1995). Первый тип внекишечного переваривания характерен для многих Arthropoda. Вторым типом свойственен некоторым отрядам подтипа Хелицерных (Chelicerata) и представителям отряда Жесткокрылых (Coleoptera, Insecta, Tracheata) (Cohen, 1995).

Хищников, использующих первый тип внекишечного пищеварения, разделяют на тех, которые применяют односторонний однократный поток пищеварительных ферментов, и на тех, которые применяют ферменты неоднократно, накачивая их в добычу и вместе с пищевой суспензией заглатывая в кишку (Bader, 1938; Cohen, 1995). Формы с односторонним потоком ферментов имеют специализированные слюнные железы, производящие пищеварительные секреты. Они изливаются в жертву, затем глотаются в кишечник, где и остаются до завершения переваривания, при этом объем ферментов в данном случае ограничен в пределах определенного времени (Cohen, 1995). У видов, многократно использующих пищеварительные жидкости, ферменты вырабатываются в кишечнике, в частности, в средней кишке. Хищники этой специализации неоднократно накачивают ферменты в жертву, затем назад — в кишечник, и вновь — в жертву. В этой ситуации хищник может питаться непрерывно с незначительной потерей фермента (Bader, 1938; Cohen, 1995).

Внекишечный пищеварительный механизм водяных клещей, согласно классификации Коса (Cohen, 1995), относится к типу с односторонним однократным потоком ферментов, то есть первая внекишечная фаза пищеварения обеспечивается ферментами, вырабатываемыми в специализированных слюнных железах. Секреты слюнных желез извергаются в тело жертвы, парализуя и убивая ее в начале питания клеща (Bader, 1938). Слюнным секретом рас-

творят ткани добычи практически полностью, после окончания всасывающего акта в большинстве случаев остается пустой хитиновый покров. По данным Бадера (Bader, 1938), у половозрелых особей клетки оральных желез никогда не заменяются. Слюнные железы водяных клещей являются типично мерокриновыми (Bader, 1938), то есть при каждом кормлении секрет всех клеток слюнных желез извергается, не сопровождаясь гибелью секреторных клеток. Восстановление секрета происходит в последующий период голодания (Bader, 1938).

Водяные клещи дейтонимфальной и половозрелой стадий — хищники. Ротовой аппарат (гнатема) гидрахнидий занимает антеро-вентральное положение. Он представляет собой обособленный, объединенный капсулой гнатемы комплекс органов, эволюционно возникший путем сближения и срастания многих околоротовых структур (Snodgrass, 1948; Ланге, 1962; Mitchell, 1962; Вайнштейн, 1980; Тузовский, 1987, 1990). Склеротизированная капсула гнатемы обеспечивает причленение пищедобывающих органов: дорсолатерально — пятичлениковых педипальп и дорсально — двучлениковых хелицер. В капсуле располагаются глотка, трахеи, протоки оральных желез, мускулатура педипальп, хелицер, глотки и вспомогательные опорные склериты. Педипальпы у представителей семейств *Limnocharidae*, *Hydryphantidae* и *Piersigiidae* не специализированы и служат, в основном, только для тактильного обследования добычи. У других водяных клещей (семейства *Hydrodromidae*, *Hydrachnidae*, *Eylaidae*, *Lebertiidae*, *Oxidae*, *Torrenticolidae*, *Limnysiidae*, *Hygrobatidae*, *Unionicolidae*, *Pionidae*, *Mideopsidae* и *Argenuridae*) педипальпы видоизменены для захвата жертвы и удерживания её во время питания. Хелицеры лежат в желобе, образованном прогибом дорсальной стенки капсулы гнатемы. Они представлены крупным базальным члеником и подвижным пальцем — хелой. У клещей семейств *Eylaidae* и *Limnocharidae* базальные членики хелицер сращены дорсально (Жаворонкова, 1990 а, 1992). Хелы могут быть стилетовидными, булавовидными или, срастаясь с базальным члеником, образовывать мощный колющий орган, как это произошло у клещей рода *Hydrachna* (Mitchell, 1962; Жаворонкова, 1993).

Наиболее полный набор оральных желез обнаружен автором у водяных клещей рода *Eylais* (рис. 1 и 2). Ранее у *Eylais hamata*, *E. rimosa* и *E. setosa* в хелицерах были найдены предротовые слюн-

ные железы (*a. gl*, рис. 1 *a* и 1 *б*) (Zhavoronkova, 2001 *a*). Эти железы, названные апикальными, находятся в полостях (*hdm*) подвижных апикальных члеников хелицер — хелах (*dm*, рис. 1 *a* и 1 *б*).

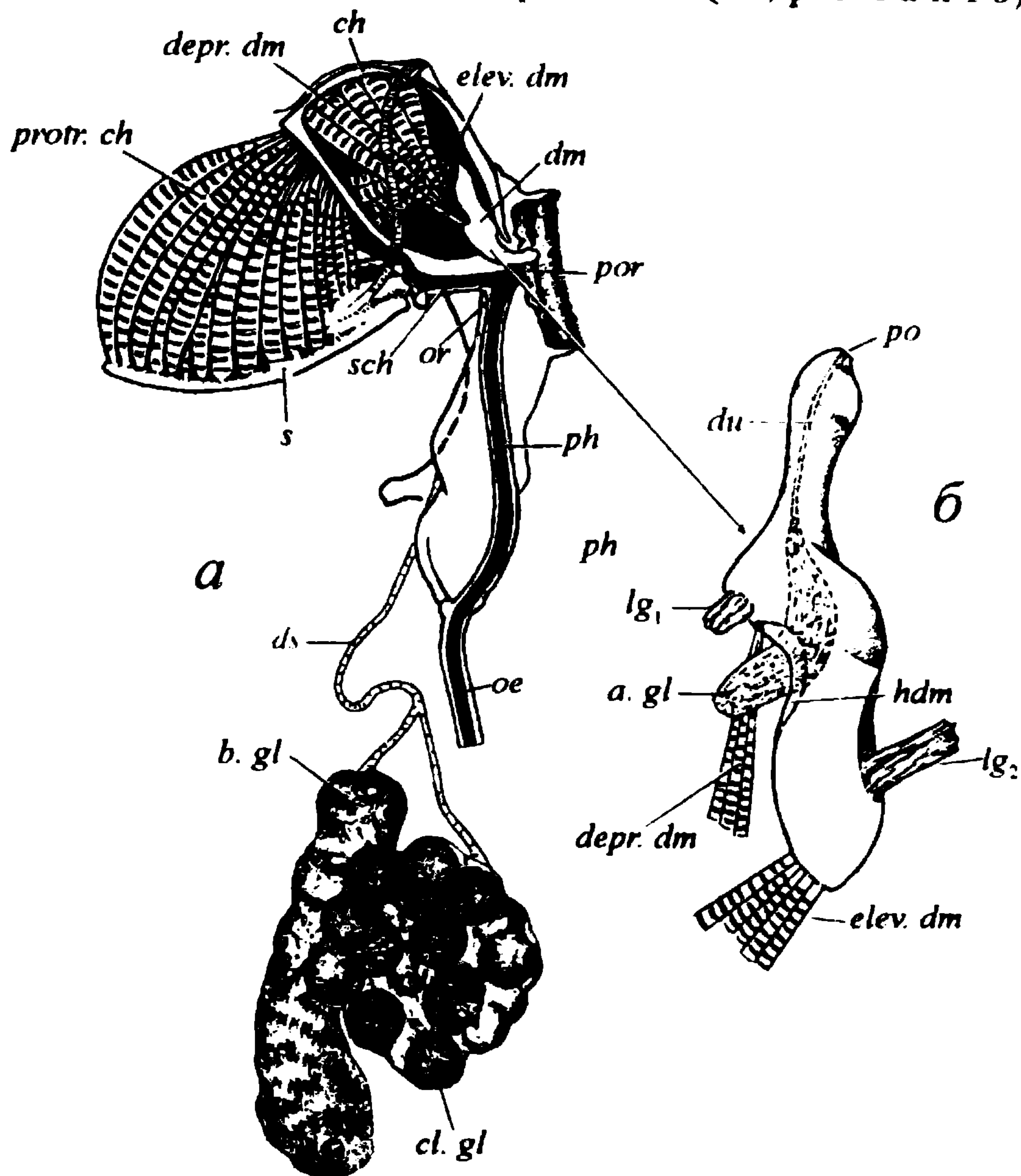


Рис. 1. Гнатема *Eylais* sp. (по: Zhavoronkova, 2001 *a*): *a* — продольный разрез гнатемы, *б* — строение хелы. Здесь и на рисунках 1–5 буквенные обозначения см. в тексте.

Двучлениковые хелицеры (*ch*) клещей рода *Eylais* представлены массивными расширенными базальными сегментами и загнутыми булавовидными апикальными члениками. Апикальные подвижные членики снабжены канавками вдоль внутренних поверхностей, образуя канал для потока пищевой суспензии из жертвы в глотку клеща.

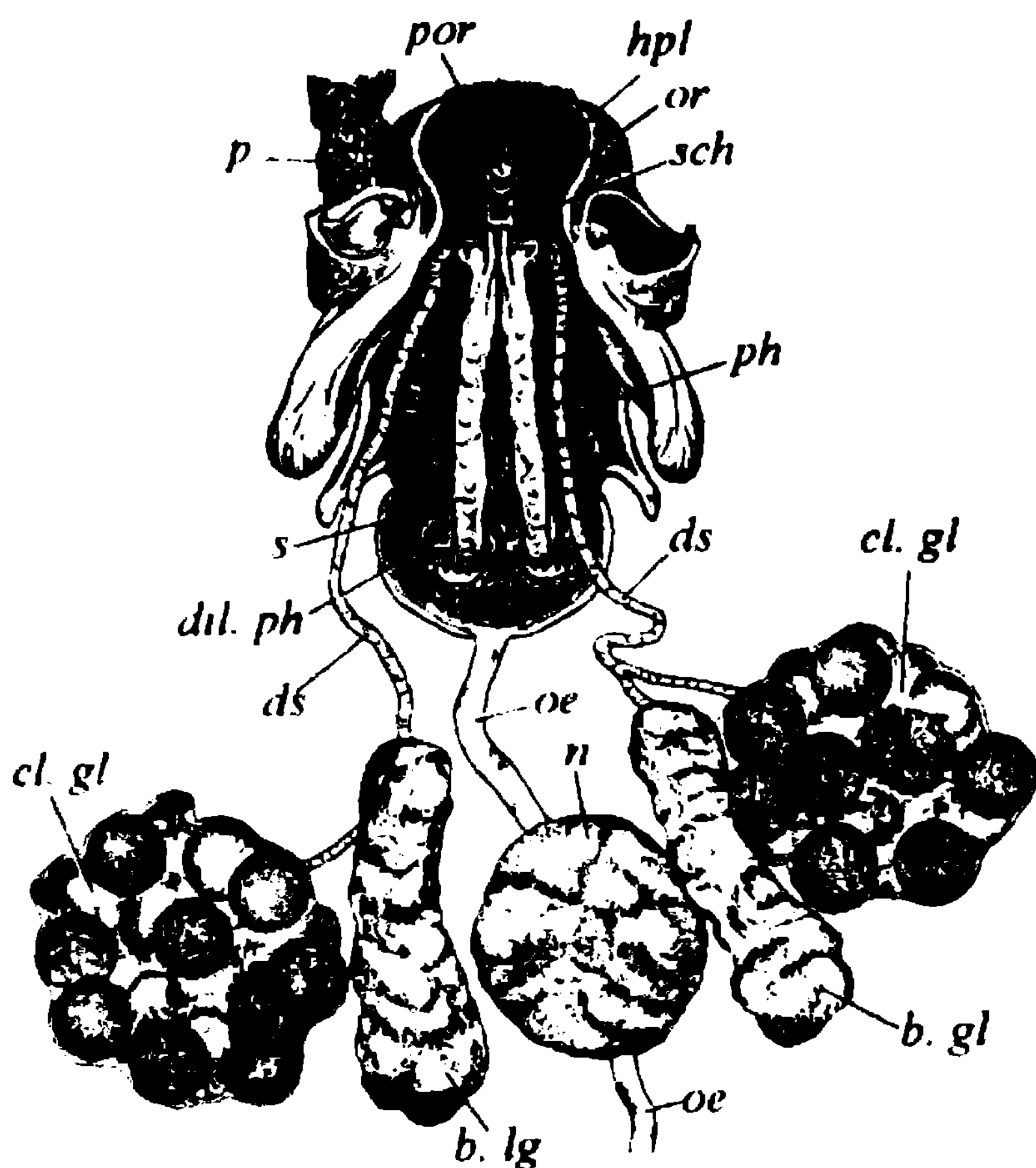


Рис. 2. Гнатема *Eylais* sp., дорсальная сторона.

Присоединение хелы к базальному членику обеспечивают две лигаментные связки (lg_1 и lg_2) вместо одной, типичной для хел водяных клещей. Лигаментные связки расположены на достаточно большом расстоянии друг от друга. Учитывая вероятность возникновения лигаментных связок из изначальных мышечных тяжей (Беклемишев, 1964), можно предположить, что хелицеры эйлаид сохраняют следы трехчленистости. Хелицеры снабжены мышцами-выдвигателями (*protr. ch*, рис. 1 а), втягивающие мышцы отсутствуют. Работу хел обеспечивают собственные мышцы-антагонисты (*elev. dm*, *depr. dm*, рис. 1 а и 1 б).

От апикальной железы (*a. gl*) внутри хелы проходит выводной канал (*du*), открывающийся порой (*po*, рис. 1 б) на вершухе хелы. Выведение секрета железы обусловлено, по-видимому, работойдвигающей мускулатуры самих хел (*elev. dm*, *depr. dm*, рис. 1 а). Секрет этих желез, вероятно, обеспечивает обездвиживание добычи, поскольку поступает первым непосредственно в жертву при повреждении ее покрова хелицерами клеща.

Для класса Паукообразных (*Arachnida*), в который входят и водяные клещи в составе отр. *Acariiformes*, известно расположение

предротовых желез в полости хелицер — у представителей отр. Пауков (Aganei) ядовитые железы открываются на когтевидных концевых члениках хелицер (Ланге, 1969).

Латеральные парные протоки слюнных желез капсулы гнаты водных и близких наземных групп клещей отмечены всеми исследователями (Кронеберг, 1878; Henking, 1882; Michael, 1895; Brown, 1952; Mitchell, 1962, 1964; Bader, 1938, 1967; Шатров, 2000 и др.). Однако, количество слюнных желез, их расположение, форма, строение и функциональное предназначение не выяснены точно до сих пор. Биохимический состав ферментов оральных желез и биохимические различия между ядами и пищеварительными секретами неизвестны. Специалистами в разное время выделялось от семи до четырех парных оральных желез водных клещей (Bader, 1938). Судя по имеющимся в литературе данным, оральные парные железы водных клещей могут иметь различные морфологические модификации, в связи с чем часто предлагались новые названия желез, что весьма затрудняет их идентификацию.

У водяного клеща *Eylais* sp. автором обнаружены две парные оральные железы, имеющие общие выводные протоки (*ds*), открывающиеся в субхелицеральное пространство (*sch*) капсулы гнаты вблизи вершин сигмоидных склеритных вставок (*s*) (рис. 1 *a* и 2). Парные слюнные железы (*cl. gl* и *b. gl*, рис. 1 *a* и 2) заполняют значительную часть переднего участка тела клеща. Они расположены с боков и сверху мозга (*n*) и пищевода (*oe*) (рис. 2). Кронеберг (1878) обнаружил и описал для *E. extendens* три парных оральных железы: «наружную», «внутреннюю» и «длинную», имеющих общий выводной проток, и одну непарную. Впоследствии «длинная» железа большинством исследователей стала называться «трубчатой железой», а «внутренняя» и «внешняя», имеющие вид грозди, названы Кронебергом (1878) «гроздевидными», эти термины использованы и в данной работе.

В нашем случае у *Eylais* sp. обнаружены только гроздевидная (*cl. gl*) и бобовидная или почковидная (*b. gl*) (рис. 1 *a* и 2) парные железы, расположенные близ друг друга. Парную трубчатую и одиночную непарную железы, описанные Кронебергом (1878), найти не удалось. Бобовидная железа имеет форму боба или почки, впервые она описана Михэлом (Michael, 1895) для *Thyas petrophilus*. Позднее Бадер (Bader, 1938) обнаружил эту железу у *Limnesia koenikei* и *Hygrobatas longipalpis*, но предупредил, что она

не всегда сохраняет традиционную форму. Бобовидная железа эй-лаид полупрозрачна и имеет пленкоподобный, не всегда визуаль-но различимый покров. Гроздеобразная железа представляет собой скопление больших, расположенных радиально вокруг выводящего протока секреторных клеток, окруженных тонкой бесструктурной оболочкой (Кронеберг, 1878).

У *Limnochares aquatica* найдены две парные оральные железы и одна медиальная непарная (рис. 3). Парные оральные железы расположены рядом, не имеют определенной формы и подобны по структуре, отличаясь лишь размерами. Меньшая железа обозначена — *ac. gl₁*, большая — *ac. gl₂* (рис. 3)

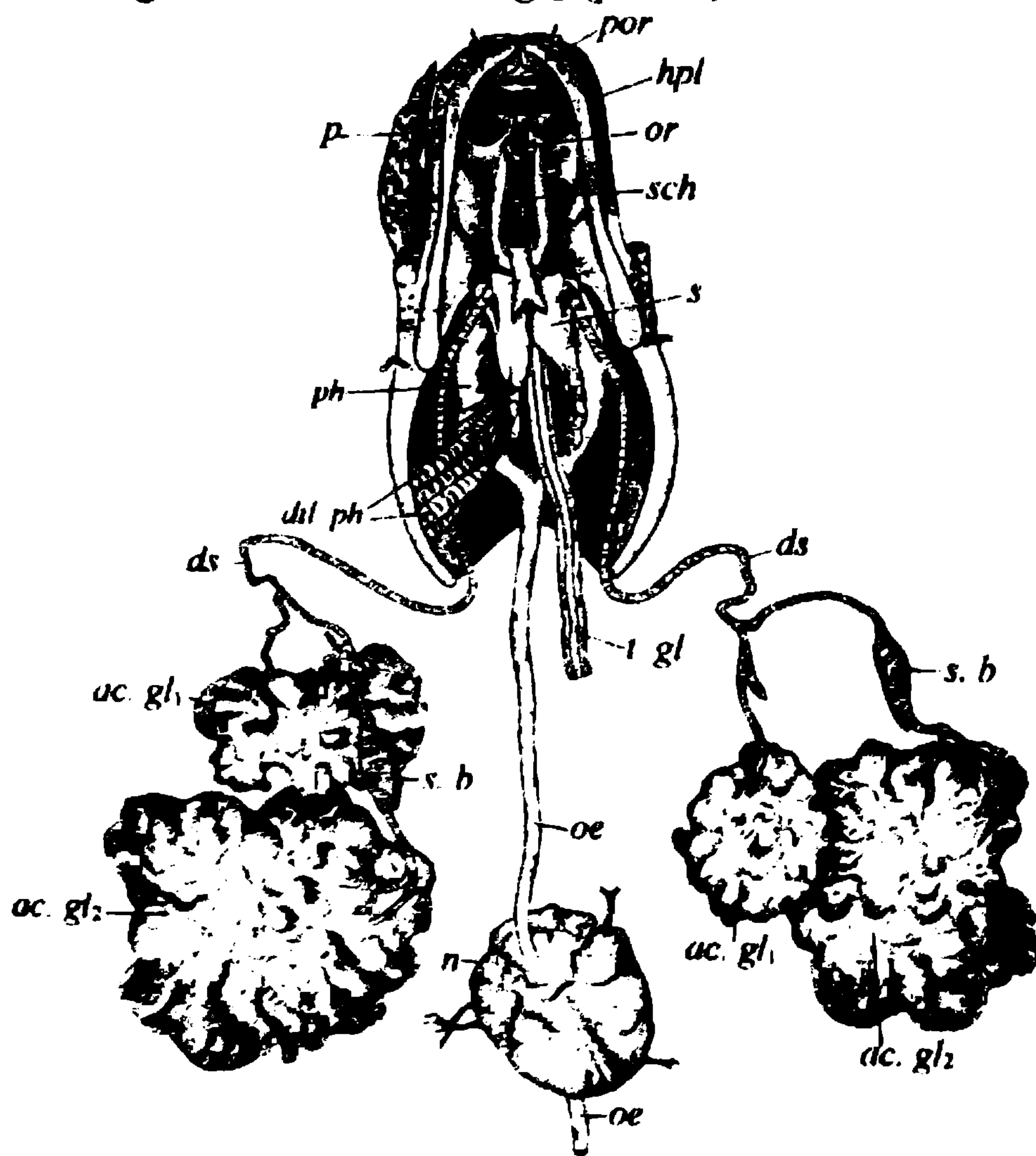


Рис. 3. Гнатема *Limnochares aquatica* с дорсальной стороны.

Обе железы представлены скоплением множества секреторных клеток, лежащих в массе жирового тела. Внешне эти железы бесформенны и имеют зернистую структуру, поэтому, вслед за Бадером (Bader, 1938), мы называли их зернистыми. У большой слюнной железы (*ac. gl₂*) обнаружено два выводных протока. Два выводных протока описаны Михэлом (Michael, 1895) для медианных

слюнных желез водяного клеща *Thyas petrophilus*. Бадер (Bader, 1938) обнаружил также два выводных протока для комплекса медианных слюнных желез у водяного клеща *Limnesia koenikei*. Однако более поздние исследования слюнных желез близких групп наземных краснотелковых клещей, проведенные Шатровым (2000), показали, что слюнные железы могут быть попарно окружены общей базальной мембраной, отграничивающей две разноименные железы, как единый орган. Возможно, подобная ситуация наблюдается и у *Limnochares aquatica*, то есть две слюнные железы окружены одной общей оболочкой.

Кутикула стенок протоков слюнных желез имеет множество расположенных нерегулярно утолщений, несущих, вероятно, опорную функцию и препятствующих слипанию стенок. Оба выводных протока больших зернистых желез (*ac. gl₂*) соединяются перед впадением в расширенную полость (*s. b*, рис. 3), названную Михэлом (Michael, 1895) слюнным пузырьвидным резервуаром. Пузыревидные резервуары не всегда хорошо выражены и заметны на препаратах, что можно объяснить различной степенью их наполненности. От слюнного резервуара проток большой зернистой железы следует до слияния с протоком малой зернистой железы (*ac. gl₁*), образуя общий слюнный проток (*ds*). Общий проток слюнных желез доставляет смешанные секреты к выводной воронке, открывающейся в субхелицеральное пространство (*sch*) вблизи вершин сигмоидов (*s*).

Медиальная непарная железа впервые была описана для *Limnochares aquatica* Митчеллом (Mitchell, 1962). Она имеет вид длинной железистой трубки или шланга (*t. gl*, рис. 3). Внутри железы расположен ее проток, заключенный по всей длине в чехол из полупрозрачной железистой массы. Эта железа и ее проток найдены у представителей водяных клещей 5 семейств (*Limnocharidae*, *Hydraphantidae*, *Hydrodromidae*, *Hydrachnidae*, *Torrenticolidae*) (Жаворонкова, 1990 а, 1993, 1999, 2005 а; Zhavoronkova, 2001 б). Во всех случаях проток медиальной трубчатой железы открывается в субхелицеральное пространство между сигмоидными вставками, вблизи от выводных воронок протоков латеральных оральных желез.

По строению медиальная непарная трубчатая железа, открытая у *Limnochares aquatica*, похожа на выявленные Михэлом (Michael, 1895) парные слюнные трубчатые железы *Thyas petrophilus*. Бадер (Bader, 1938) описал парную трубчатую оральную железу для *Limnesia koenikei* и *Hygrobates longipalpis*. По его мнению, парная

трубчатая железа типична для всех водяных клещей и имеет общий слюнный проток с зернистыми парными железами. Можно предположить, что функции парных трубчатых желез, обнаруженных указанными авторами, сходны с функциями оральной медиальной непарной трубчатой железы *Limnochares aquatica* и представителей пяти вышеназванных семейств. Однако полной уверенности в правильности данного предположения не будет до тех пор, пока не сделаны подробные гистологические и биохимические исследования. Никаких клапанных структур, так же как и специальной мускулатуры, в строении парных гроздевидных и зернистых и медиальной трубчатой слюнных желез и их протоков не обнаружено, что отмечает и Шатров (2000) для слюнных желез родственных краснотелковых клещей. Очевидно, при питании секреты этих желез выводятся благодаря работе сократительно-двигательных мышц, расположенных в переднем участке тела.

Строение выводных воронок (*if*, рис. 4 а и 5) наблюдали у водяных клещей семейства Hydryphantidae — *Hydryphantes ruber* (Geer 1778) и *Euthyas truncata* (Neuman, 1875) (Жаворонкова, 2005, 2005 а). У этих видов парные латеральные протоки оральных желез открываются в субхелицеральное пространство (*sch*) вблизи мест приращения педипальп (*p*). Как показали световые микроскопические наблюдения, выводные воронки (*if*) имеют вид округлых пузыревидных структур, пронизанных трубочками (рис. 4 б и 4 в). Их длина равна ~ 75 мкм, ширина — ~ 45 мкм. Трубочки расположены вертикально относительно дна субхелицерального пространства (рис. 4 а). Их нижние концы не достигают дна выводной воронки, где скапливается секреторная жидкость (рис. 4 б). Вероятно, при наполнении полости выводной воронки секреторная жидкость поднимается по трубочкам и поступает в субхелицеральное пространство. Субхелицеральное пространство располагается между U-образной склеротизированной аподемой (*uar*) и предротовым отверстием (*por*, рис. 4 а), являясь дном гипостомального желоба. В субхелицеральное пространство вблизи от предротового отверстия (*por*) открывается рот (*or*), прикрытый эпистомом (*e*) (рис. 4 а, 5 а и 5 б).

Гидрифантиды питаются яйцами водных насекомых (Lapciáni, 1979, цит. по: Smith, Oliver, 1986). Механизм поступления секреторных жидкостей в жертву пока не совсем ясен. Скорее всего, пищеварительные ферменты выталкиваются в жертву сразу вслед

за повреждением покрова жертвы хелами (*dm*). Причленение хелы выполняет мышечковая система, представленная склеритным выростом стенки базального членика и соответствующей впадиной в основании хелы (*tdm*, рис. 5 а).

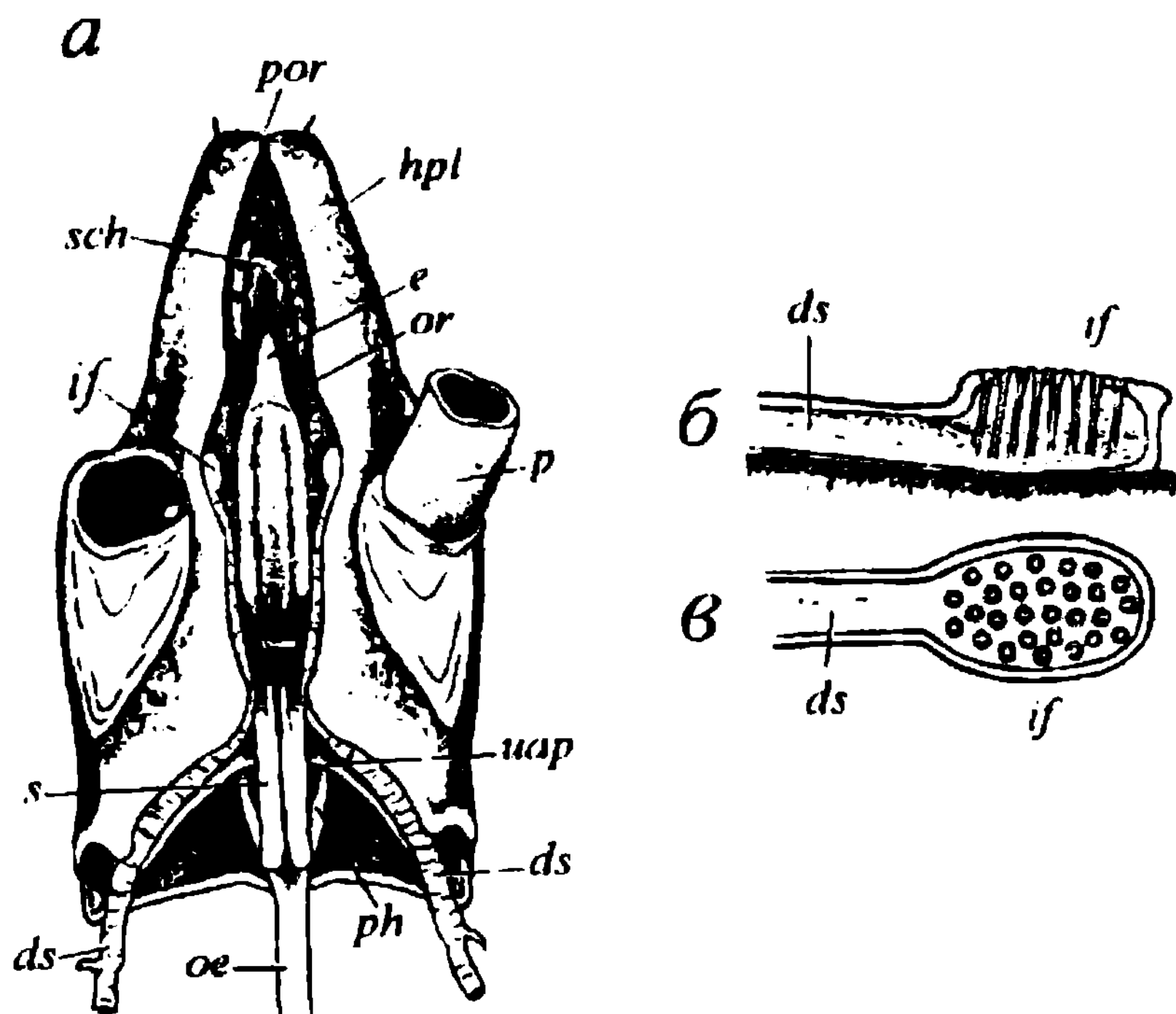


Рис. 4. Схема капсулы гнатемы *Hydryphantes ruber*: а — капсула (по: Жаворонкова, 2005 б); б — выводные воронки протоков парных латеральных желез с латеральной стороны, в — с дорсальной.

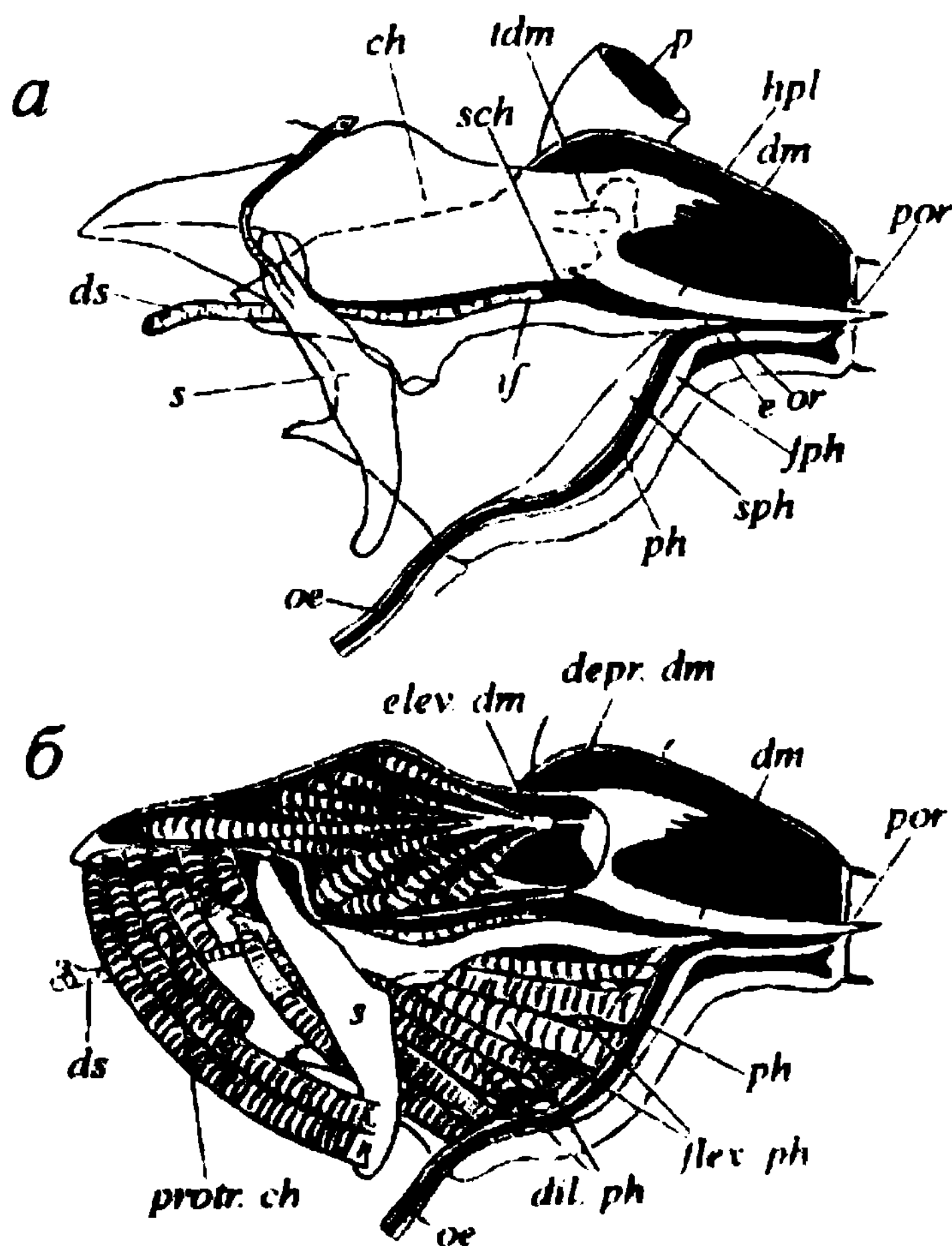


Рис. 5. Схема расположения склеритно-мышечных комплексов гнатемы *Hydryphantes ruber* (по: Жаворонкова, 2005 б). а — склеритные комплексы, б — мускулатура.

Хелы гидрифантид несут неглубокие желобки по всей длине внутренних поверхностей, их заостренные концы вооружены шипиками. При сокращении мускулов-выдвигателей хелицер (*protr. ch*, рис. 1 а и 5 б), расположенных между базальными участками хелицер и склеритными сигмоидными вставками (*s*), хелицеры двигаются поступательно в гипостомальном желобе, выдавливая из субхелицерального пространства накопившиеся пищеварительные ферменты в переднюю область гипостома к предротовому отверстию (*por*, рис. 1 а, 5 а и 5 б). При этом, подвижные пальцы (*dm*) приближаются к предротовому отверстию и выдвигаются из него, вонзаясь в покров жертвы. Дорсально хелицеры прикрыты гипостомальными складками (*hpl*). Благодаря работе мышц-антагонистов (*elev. dm* и *depr. dm*, рис. 5 б), хелы взрезают покров жертвы. В образовавшуюся рану из предротового отверстия сразу же начинают поступать секреторные жидкости.

Гипостомальная площадка гидрифантид, несущая предротовое отверстие, устлана эластичными язычкоподобными выростами и способна идеально прилегать к яйцу. Повреждение покрова яйца, впрыскивание пищеварительного секрета и последующее высасывание пищевой смеси происходят в полной изоляции от водной среды.

Внекишечное пищеварение у водяных клещей происходит всегда в водной среде, вследствие чего апикальный участок гипостома трансформировался в ряд специализированных структур, изолирующих процессы введения в жертву пищеварительных ферментов и высасывания пищевой суспензии, отграничивая акт питания от водной среды. Морфологические образования, отделяющие пищевой поток, представлены несколькими вариантами: папиллами, пелликулами, присасывательными дисками, сосательной трубкой (Mitchell, 1962; Böttger, 1969; Жаворонкова, 1989, 1990 а, 1990 б, 1992, 1993, 1999, 2005 а). Кроме того, у высших водяных клещей педипальпы в большинстве случаев приспособлены для схватывания и плотного прижимания жертвы к гипостому во время питания.

Общей особенностью хелицеровых, использующих внекишечное пищеварение, является видоизменение элементов ротового аппарата в фильтрационные сети волосков или пластинок, или трубкообразные структуры, препятствующие попаданию больших неусваиваемых частей пищи в кишку и предотвращающие её повреж-

дение (Cohen, 1995). У водяных клещей такими органами, по-видимому, стали хелы, образующие в сложенном состоянии трубочки, или выстланные по внутренним поверхностям рядами эластичных ворсинок (Жаворонкова, 1989, 1990, 1990 а, 1993, 1999, 2005, 2005 а).

Всасывание пищи через предротовое субхелицеральное пространство происходит благодаря работе глоточного насоса. Предротовое отверстие (*por*, рис. 1 а, 2–4, 5 а и 5 б), открывающееся на апикальном конце капсулы гнатемы, ведет в предротовое субхелицеральное пространство. Щелевидный рот (*or*), прикрытый эпистомом (*e*), открывается в глотку (рис. 1–3, 4 а, 5 а и 5 б). Корытообразная глотка (*ph*, рис. 1 а, 2–4 а, 5 а и 5 б) сформирована двумя склеритами: надглоточным (*fph*), прикрепленным к внутренней медиальной области вентральной стенки капсулы гнатемы, и подглоточным (*sph*), несущим мускулатуру, обеспечивающую работу глотки (рис. 5 а и 5 б). Мускулы-расширители глотки (*dil. ph*), поднимающие в активном режиме подглоточный склерит, закреплены на латеральных участках капсулы гнатемы и на вогнутом подглоточном склерите. Уменьшение объема глотки у гидрифантид и эйлаид происходит частично за счет упругости глоточных склеритов, но, главным образом, благодаря сокращению мышц, соединяющих боковые края глотки (*flex. ph*, рис. 5 б) (Жаворонкова, 1992, 2005 а, 2005 б). У *Limnochares aquatica* флексорная мускулатура глотки отсутствует, и сжатие полости глотки происходит исключительно благодаря упругости глоточного дна (Жаворонкова, 1990 а). При расширении полости глотки пищевая смесь насасывается из жертвы, при сжатии глотки она перегоняется в пищевод (*oe*, рис. 1 а, 2, 3, 4 а, 5 а и 5 б).

Оральные железы всех рассмотренных в работе водяных клещей связаны с кишечником только физиологически. Они открываются не в кишечный канал, а в субхелицеральное пространство или непосредственно в жертву (апикальная железа клещей рода *Eylais*).

Пищеварительный тракт водяных клещей, как и филогенетически близких наземных краснотелковых клещей, состоит из передней кишки, замкнутой объемной средней кишки и соответствующих пищеварительных желез (Bader, 1938, 1967; Шатров, 2000; Shatrov, 2005). Задняя кишка отсутствует, выведение конечных продуктов переработки осуществляется через эктодермальный экскреторный орган, открывающийся на брюшной стороне (Bader,

1938; Mitchell, 1964; Шатров, 2000). Отсутствие задней кишки обусловлено наличием внекишечного предпищеварения, при котором в истинный пищеварительный тракт поступает жидкая белковая суспензия, не содержащая неперевариваемых элементов (Bader, 1938, 1967; Шатров, 2000; Shatrov, 2005).

Средняя кишка паукообразных, в том числе и водяных клещей, образует боковые выросты, увеличивающие ее объем и всасывающую поверхность (Беклемишев, 1964; Bader, 1967; Догель, 1975). В брюшной отдел средней кишки открываются протоки пищеварительных желез, выделяющих пищеварительные ферменты. В средней кишке осуществляется окончательная переработка пищи. Здесь происходит полостное и заключительное внутриклеточное пищеварение и всасывание питательных веществ (Bader, 1938).

Заключение

Процесс внекишечного пищеварения у водяных клещей происходит всегда в водной среде, вследствие чего апикальный участок гипостома трансформировался в ряд специализированных структур, изолирующих процессы введения в жертву пищеварительных ферментов и высасывания пищевой суспензии, изолируя акт питания от водной среды.

Хелы водяных клещей предназначены не только для вскрытия покрова жертвы. Одновременно они являются фильтрационными системами, препятствующими попаданию больших неусваиваемых частей пищи в истинный пищеварительный тракт, предотвращая его повреждение. Фильтрационные структуры могут быть представлены сетью волосковидных выростов на внутренних поверхностях хел (семейства Hygrobatidae, Pionidae, Mideopsidae, Astenuridae) или трубками узкого диаметра, образованными хелами в сложенном состоянии (семейства Hydryphantidae, Eylaidae, Limnochaeridae, Hydrachnidae, Torrenticolidae).

Внекишечное пищеварение водяных клещей обеспечивается секреторными жидкостями мерокриновых оральных слюнных желез, которые получили в этой группе чрезвычайно сильное развитие.

Аппараты наружного и внутреннего пищеварения у водяных клещей связаны только физиологически, оральные слюнные железы не соединяются непосредственно с кишечником.

Обнаружены и описаны 5 типов оральных желез водяных клещей: предротовая апикальная (*Eylais hamata*, *E. rimosa* и *E. setosa*, *Eylais* sp., сем. Eylaidae), парные гроздевидные и парные бобовидные (*Eylais* sp., сем. Eylaidae), парные зернистые (*Limnochares aquatica*, сем. Limnocharidae) и непарная медиальная трубчатая железа (семейства Limnocharidae, Hydryphantidae, Hydrodromidae, Hydrachnidae, Torrenticolidae).

Парные гроздевидные, бобовидные и зернистые и непарная трубчатая железы открываются выводными воронками в субхелицеральное пространство. Секрет апикальной железы эйлайд изливается непосредственно в жертву.

Выводные воронки протоков парных латеральных желез, изученные на примере *Hydrys hantes ruber*, имеют вид округлых пузыревидных структур, пронизанных трубочками.

Список литературы

- Вайнштейн Б.А. Определитель личинок водяных клещей. Л.: Наука, 1980. 238 с.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. М.: Наука, 1964. С. 169–186.
- Догель В.А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1975. С. 271–294.
- Жаворонкова О.Д. Строение гнатемы и питание водяного клеща *Piopa longipalpis* Krendowsky, 1878 (Acariformes) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 200–214.
- Жаворонкова О.Д. Морфология ротового аппарата и питание водяного клеща *Limnochares aquatica* (Acariformes) // Зоол. журн. 1990 а. Т. 69. № 12. С. 55–60.
- Жаворонкова О.Д. Строение гнатемы и питание водяных клещей семейства Arghenuridae (Acariformes) // Зоол. журн. 1990 б. Т. 69. № 8. С. 135–142.
- Жаворонкова О.Д. К изучению ротового аппарата водяных клещей рода *Eylais* (Acariformes) // Биол. Науки. 1992. № 3. С. 80–88.
- Жаворонкова О.Д. Морфология гнатемы водяных клещей сем. Hydrachnidae (Acariformes) // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. С. 120–132.
- Жаворонкова О.Д. Строение гнатемы и питание половозрелого водяного клеща *Torrenticola amplexa* (Acariformes, Torrenticolidae) // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 12. С. 1471–1475.
- Жаворонкова О.Д. Строение гнатемы половозрелого водяного клеща *Euthyas truncata* (Neuman, 1875) (Acariformes, Hydryphantidae) // Биология внутр. вод. 2005 а. № 1. С. 24–31.

- Жаворонкова О.Д.** Сравнительное изучение ротового аппарата водяного клеща *Hydryphantes ruber* (Geer), 1778 и наземного краснотелкового клеща *Trombidium* sp. (Trombidiformes, Parasitengona) // Зоол. журн. 2005 б. Т. 84. № 12. С. 1437–1449.
- Кронеберг А.И.** О строении *Eylais extendens* (O.F. Müller) с заметками о некоторых родственных формах // Изд. Имп. Об-ва любит. ествозн., антроп. и этнографии при Моск. Ун-те. 1878. Т. 29. Вып. 2. 40 с.
- Ланге А.Б.** Строение ротовых органов и система клещеобразных Chelicerata // Вопр. общ. зоологии и мед. паразитологии. М.: Медгиз, 1962. С. 155–188.
- Ланге А.Б.** Класс Паукообразные, или Арахниды (Arachnida) // Жизнь животных. Беспозвоночные Т. 3. М.: Просвещение, 1969. С. 17–134.
- Тузовский П.В.** Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука, 1987. 172 с.
- Тузовский П.В.** Определитель дейтонимф водяных клещей. М.: Наука, 1990. 237 с.
- Шатров А.Б.** Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2000. 275 с.
- Шванвич Б.Н.** Курс общей энтомологии. М.–Л. Изд-во: Советская наука, 1949. С. 518–529.
- Bader C.** Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinae // Rev. Suisse Zool. 1938. T. 45. № 22. 1938. S. 721–806.
- Bader C.** Contributions to the Taxonomy of the water mites // Proc. 2nd Intern. Congr. of Acarology. Basel. Switzerland. 1967. P. 89–92.
- Böttger K.** Die Ernährungsweise der Wassermilbe *Limnochares aquatica* (L.) // Zool. Anz. 1969. Bd 33. S. 85–91.
- Brown J.R.C.** The feeding organs of the adult of the common «chigger» // J. Morphol. 1952. V. 91. № 1. P. 15–52.
- Cohen A.C.** Extra-oral digestion predaceous terrestrial Arthropoda // Ann. Rev. Entomol. 1995. V. 40. P. 85–103.
- Henking H.** Beiträge zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. // Zeitsch. Wiss. Zool. 1882. Bd 37. S. 553–663.
- Lanciani C.A.** The food of nymphal and adult water mites of the species *Hydryphantes tenuabilis* // Acarologia. 1979. T. 20. P. 563–565.
- Michael A.D.** A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded hydrachnid found in Cornwall // Proc. Zool. Soc. 1895. № 12. P. 174–209.
- Mitchell R.** Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing fresh-water mussels // Mus. of Zool., Univer. of Michigan. 1955. № 89. 28 p.
- Mitchell R.** The structure and evolution of water mite mouthparts // J. Morphol. 1962. V. 110. № 1. P. 41–59.

- Mitchell R.* The anatomy of adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Walch) // J. Morphol. 1964. V. 114. № 3. P. 373–391.
- Shatrov A.B.* Description of mouthparts in adult mites of *Platytrombidium fasciatum* (C.L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombidiidae) with a comparison of those of the larvae // Acarina. 2005. V. 13 (1). P. 47–74.
- Snodgrass R.* The feeding organs of Arachnida including mites and ticks // Smiths. Miscel. Collect. 1948. V. 110. № 10. P. 1–91.
- Smith I.M., Oliver D.R.* Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnida) with insect hosts // Can. Ent. 1986. № 118. P. 407–472.
- Zhavoronkova O.D.* The structure of the chelicerae in water mites of the genus *Eylais* Latreille, 1796 (Acariformes) // Acarina. 2001 a. V. 9 (2). P. 271–276
- Zhavoronkova O.D.* The construction of the gnathema of adult water mite *Hydrodroma despiciens* (Acariformes, Hydrodromidae) // Acarina. 2001 b. V. 9 (1). P. 143–147.

SOME MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS FOR EXTRA-ORAL DIGESTION AT ADULT WATER MITES (TROMBIDIFORMES, HYDRACARINA)

O.D. Zhavoronkova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, olya@ibiw.yaroslavl.ru

Five types oral glands are allocated: preoral apical (*Eylais hamata*, *E. rimosa* and *E. setosa*), pair cluster-like and bean-like (*Eylais* sp.), pair granular (*Limnochares aquatica*) and unpaired medial tubular gland (representatives of families Limnocharidae, Hydryphantidae, Hydrodromidae, Hydrachnidae and Torrenticolidae). The illustrated description of external morphology oral glands, their channels and the export funnel of the channels glands is resulted by the example of water mites.

- Жаворонкова О.Д. Сравнительное изучение ротового аппарата водяного клеща *Hydryphantes ruber* (Geer), 1778 и наземного краснотелкового клеща *Trombidium* sp (Trombidiformes, Parasitengona) // Зоол. журн. 2005 6 Т. 84 № 12. С. 1437–1449.
- Кронеберг А.И. О строении *Eylais extendens* (O.F. Müller) с заметками о некоторых родственных формах // Изд. Имп. Об-ва любит. ествозн., антроп и этнографии при Моск. Ун-те. 1878. Т. 29. Вып. 2. 40 с.
- Ланге А.Б. Строение ротовых органов и система клещеобразных Chelicerata // Вопр. общ. зоологии и мед. паразитологии. М.: Медгиз, 1962. С. 155–188.
- Ланге А.Б. Класс Паукообразные, или Арахниды (Arachnida) // Жизнь животных. Беспозвоночные Т. 3. М.: Просвещение, 1969. С. 17–134.
- Тузовский П.В. Морфология и постэмбриональное развитие водяных клещей. М.: Наука, 1987. 172 с.
- Тузовский П.В. Определитель дейтонимф водяных клещей. М.: Наука, 1990. 237 с.
- Шатров А.Б. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2000. 275 с.
- Шванвич Б.Н. Курс общей энтомологии. М.–Л. Изд-во: Советская наука, 1949. С. 518–529.
- Bader C. Beitrag zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge bei Hydracarinen // Rev. Suisse Zool. 1938. T. 45. № 22. 1938. S. 721–806.
- Bader C. Contributions to the Taxonomy of the water mites // Proc. 2nd Intern. Congr. of Acarology. Basel. Switzerland. 1967. P. 89–92.
- Böttger K. Die Ernährungsweise der Wassermilbe *Limnochares aquatica* (L.) // Zool. Anz. 1969. Bd 33. S. 85–91.
- Brown J.R.C. The feeding organs of the adult of the common «chigger» // J. Morphol. 1952. V. 91. № 1. P. 15–52.
- Cohen A C Extra-oral digestion predaceous terrestrial Arthropoda // Ann. Rev. Entomol. 1995. V. 40. P. 85–103.
- Henking H. Beitrage zur Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie von *Trombidium fuliginosum* Herm. // Zeitsch. Wiss. Zool. 1882. Bd 37. S. 553–663.
- Lanciani C.A. The food of nymphal and adult water mites of the species *Hydryphantes tenuabilis* // Acarologia. 1979. T. 20. P. 563–565.
- Michael A.D. A study of the internal anatomy of *Thyas petrophilus*, an unrecorded hydrachnid found in Cornwall // Proc. Zool. Soc. 1895. № 12. P. 174–209.
- Mitchell R. Anatomy, life history and evolution of the mites parasitizing freshwater mussels // Mus. of Zool., Univer. of Michigan. 1955. № 89. 28 p.
- Mitchell R. The structure and evolution of water mite mouthparts // J. Morphol. 1962. V. 110. № 1. P. 41–59.

- Mitchell R.* The anatomy of adult chigger mite *Blankaartia acuscutellaris* (Walch) // J. Morpfol. 1964. V. 114. № 3. P. 373–391.
- Shatrov A.B.* Description of mouthparts in adult mites of *Platytrombidium fasciatum* (C.L. Koch, 1836) (Acariformes: Microtrombidiidae) with a comparison of those of the larvae // Acarina. 2005. V. 13 (1). P. 47–74.
- Snodgrass R.* The feeding organs of Arachnida including mites and ticks // Smiths. Miscel. Collect. 1948. V. 110. № 10. P. 1–91.
- Smith I.M., Oliver D.R.* Review of parasitic associations of larval water mites (Acari: Parasitengona: Hydrachnida) with insect hosts // Can. Ent. 1986. № 118. P. 407–472.
- Zhavoronkova O.D.* The structure of the chelicerae in water mites of the genus *Eylais* Latreille, 1796 (Acariformes) // Acarina. 2001 a. V. 9 (2). P. 271–276
- Zhavoronkova O.D.* The construction of the gnathema of adult water mite *Hydrodroma despiciens* (Acariformes, Hydrodromidae) // Acarina. 2001 b. V. 9 (1). P. 143–147.

SOME MORPHOLOGICAL ADAPTATIONS FOR EXTRA-ORAL DIGESTION AT ADULT WATER MITES (TROMBIDIFORMES, HYDRACARINA)

O.D. Zhavoronkova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, olya@ibiw.yaroslavl.ru

Five types oral glands are allocated: preoral apical (*Eylais hamata*, *E. ramosa* and *E. setosa*), pair cluster-like and bean-like (*Eylais* sp.), pair granular (*Limnochara aquatica*) and unpaired medial tubular gland (representatives of families Limnocharidae, Hydryphantidae, Hydrodromidae, Hydrachnidae and Torrenticolidae). The illustrated description of external morphology oral glands, their channels and the export funnel of the channels glands is resulted by the example of water mites.

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ЗНАЧИМЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЗАРОСЛЯХ МАКРОФИТОВ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ

© 2010 г. Н.Н. Жгарева

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

Представлено количество видов значимых таксонов макробеспозвоночных, обитающих в зарослях высших водных растений разнотипных пресноводных экосистем. Показано, что видовое богатство макробеспозвоночных зависит от количества разнообразных биотопов.

В своих работах, посвященных фауне прибрежной зоны водохранилищ, Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской (1958, 1972, 1974, 1978) постоянно характеризовал сообщества зарослей макрофитов специфичностью их видового состава, значительно бóльшим видовым и групповым разнообразием, чем в биоценозах дна и пелагиали. В их населении он выделял большую группу форм — фитофилов, специфически приуроченную к условиям обитания среди высших растений, использующих их как субстрат для передвижения, постройки домиков, откладки яиц или как пищу. В бентосе зоны зарослей, то есть фауны дна под макрофитами, отмечал отсутствие многих видов и даже групп, обычно входящих в состав бентоса, особенно олигохет из сем. Tubificidae и двустворчатых моллюсков. По поводу присутствия в пробах зарослевого планктона большей или меньшей примеси фитофильных и придонных «факультативно-планктонных» форм, высказывал сомнение, в какой мере эти животные самостоятельно всплывшие, или поднявшиеся при взмучивании ила, или спугнутые орудиями лова с растений во время сбора проб. При этом он признавал, что и планктонный и бентический комплексы находятся под сильным влиянием фитофильных биоценозов, что совершенно естественно на мелководьях, где в узком пространстве сосредоточены и сближены вода, грунт и растения.

Отсутствие до сих пор однозначно признанных методов сбора проб макрофауны, связанной с зарослями макрофитов, не позволя-

ет провести объективную оценку разнообразия этих биогидроценозов, и особую проблему это составляет при проведении кратковременных исследований. За время собственных исследований зарослевых макробеспозвоночных в водных объектах разного типа, накопился материал, позволяющий провести сравнительный анализ видового богатства значимых таксонов сообществ.

Материалы и методы исследований

В обзор включены данные, полученные в результате исследований в прибрежье водохранилищ (Иваньковское и Рыбинское); озер (Плещеево и Неро); малых озер Дарвинского государственного заповедника (ацидные Мотыкино, Дубровское, нейтральные Хотавец, Кривое); прудов-копаней (1 — экспериментальный, осушаемый на зимний период (база ИБВВ РАН «Сунога»); 2 — не обсыхающий с грунтовым питанием, сплошь заросший элодеей (музей-заповедник «Щелыково» (Костромская обл., Островский р-н)); малых рек (Латка (Ярославская обл.), Куекша (Костромская обл.), Сороть (Псковская обл.), Любичи (Московская обл.)). Макробеспозвоночных собирали с помощью гидробиологического сачка, зарослечерпателя Бута, капканного зарослечерпателя с сеткой из газа № 32—49 (Жгарева, 1979).

Результаты исследований и их обсуждение

Совершенно очевидно, что полнота списка видов зависит от степени изученности водного объекта, уловистости орудий сбора проб и от квалификации специалиста, определяющего материал. Так в группах нематод, турбеллярий и водяных клещей видовой состав практически не выявлялся. Однако даже неполная информация о числе видов значимых таксонов может быть использована для сравнения разнообразия населения биоценозов зарослей макрофитов в разнотипных пресноводных объектах.

При сравнении фауны прибрежной зоны Иваньковского и Рыбинского водохранилищ по данным исследований 1950—1970 гг. Филарет Дмитриевич (1978) отмечал, что фитофильные биоценозы в Иваньковском водохранилище очень богаты вследствие сильного развития и разнообразия зарослей макрофитов, так как из-за сложной конфигурации, обилия заливов и островов защищенное сильно зарастающее прибрежье охватывает в нем большую площадь. В то же время в крупном, с широкими плесами, с сильными колебаниями уровня воды Рыбинском водохранилище прибрежная зона име-

ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ЗНАЧИМЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЗАРОСЛЯХ МАКРОФИТОВ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ

© 2010 г. Н.Н. Жгарева

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

Представлено количество видов значимых таксонов макробеспозвоночных, обитающих в зарослях высших водных растений разнотипных пресноводных экосистем. Показано, что видовое богатство макробеспозвоночных зависит от количества разнообразных биотопов.

В своих работах, посвященных фауне прибрежной зоны водохранилищ, Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской (1958, 1972, 1974, 1978) постоянно характеризовал сообщества зарослей макрофитов специфичностью их видового состава, значительно бóльшим видовым и групповым разнообразием, чем в биоценозах дна и пелагиали. В их населении он выделял большую группу форм — фитофилов, специфически приуроченную к условиям обитания среди высших растений, использующих их как субстрат для передвижения, постройки домиков, откладки яиц или как пищу. В бентосе зоны зарослей, то есть фауны дна под макрофитами, отмечал отсутствие многих видов и даже групп, обычно входящих в состав бентоса, особенно олигохет из сем. Tubificidae и двустворчатых моллюсков. По поводу присутствия в пробах зарослевого планктона большей или меньшей примеси фитофильных и придонных «факультативно-планктонных» форм, высказывал сомнение, в какой мере эти животные самостоятельно всплывшие, или поднявшиеся при взмучивании ила, или спугнутые орудиями лова с растений во время сбора проб. При этом он признавал, что и планктонный и бентический комплексы находятся под сильным влиянием фитофильных биоценозов, что совершенно естественно на мелководьях, где в узком пространстве сосредоточены и сближены вода, грунт и растения.

Отсутствие до сих пор однозначно признанных методов сбора проб макрофауны, связанной с зарослями макрофитов, не позволя-

ет провести объективную оценку разнообразия этих биогидроценозов, и особую проблему это составляет при проведении кратковременных исследований. За время собственных исследований зарослевых макробеспозвоночных в водных объектах разного типа, накопился материал, позволяющий провести сравнительный анализ видового богатства значимых таксонов сообществ.

Материалы и методы исследований

В обзор включены данные, полученные в результате исследований в прибрежье водохранилищ (Иваньковское и Рыбинское); озер (Плещеево и Неро); малых озер Дарвинского государственного заповедника (ацидные Мотыкино, Дубровское, нейтральные Хотавец, Кривое); прудов-копаней (1 — экспериментальный, осушаемый на зимний период (база ИБВВ РАН «Сунога»); 2 — не обсыхающий с грунтовым питанием, сплошь заросший элодеей (музей-заповедник «Щелыково» (Костромская обл., Островский р-н)); малых рек (Латка (Ярославская обл.), Куекша (Костромская обл.), Сороть (Псковская обл.), Любичи (Московская обл.)). Макробеспозвоночных собирали с помощью гидробиологического сачка, зарослечерпателя Бута, капканного зарослечерпателя с сеткой из газа № 32—49 (Жгарева, 1979).

Результаты исследований и их обсуждение

Совершенно очевидно, что полнота списка видов зависит от степени изученности водного объекта, уловистости орудий сбора проб и от квалификации специалиста, определяющего материал. Так в группах нематод, турбеллярий и водяных клещей видовой состав практически не выявлялся. Однако даже неполная информация о числе видов значимых таксонов может быть использована для сравнения разнообразия населения биоценозов зарослей макрофитов в разнотипных пресноводных объектах.

При сравнении фауны прибрежной зоны Иваньковского и Рыбинского водохранилищ по данным исследований 1950—1970 гг. Филарет Дмитриевич (1978) отмечал, что фитофильные биоценозы в Иваньковском водохранилище очень богаты вследствие сильного развития и разнообразия зарослей макрофитов, так как из-за сложной конфигурации, обилия заливов и островов защищенное сильно зарастающее прибрежье охватывает в нем большую площадь. В то же время в крупном, с широкими плесами, с сильными колебаниями уровня воды Рыбинском водохранилище прибрежная зона име-

ет особый характер, меньше защищенных мелководий и, как следствие, незначительное развитие прибрежных зарослей. Отсутствие среди прибрежных зарослей многих форм планктонных и бентосных беспозвоночных он объяснял временным обсыханием и промерзанием этой зоны (Мордухай-Болтовской, 1972, 1974).

Однако результаты исследований, имеющихся к настоящему времени, показывают, что и в Рыбинском водохранилище фитофильные биоценозы разнообразны и богаты (табл.). При этом, благодаря более длительным и детальным исследованиям общее число видов в Рыбинском водохранилище оказалось больше, чем в Иваньковском. Вероятно, более детальные исследования на обоих водоемах могли бы обнаружить большее сходство фаунистических списков.

В двух исследованных водохранилищах из группы гомотопных организмов наиболее разнообразны олигохеты и моллюски, а из амфибиотических насекомых — ручейники, стрекозы и хирономиды (табл.).

Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1972, 1974) также предполагал, что в Рыбинском водохранилище видовой состав фауны в зарослях обеднен, если сравнивать его с сообществами постоянных водоемов, как, например, в малых, но не обсыхающих прудах. Например, он приводил как отсутствующие или редко встречающиеся в водохранилище, но обычные в прудах фитофильные формы — личинки поденок (*Baetis*, *Siphonurus*), стрекоз из подотряда *Anisoptera* (*Aeschna*, *Anax* и др.), крупные водяные клопы *Ranatra*, *Nepa*, *Naucoris* и др., крупные плавунцы *Dytiscus* и водолюбы *Hydrous*, катушки *Coretus corneus*, прудовики *Limnaea stagnalis*. Видимую причину бедности фауны зарослей водохранилища Филарет Дмитриевич находил в том, что многим видам требуется для развития более длительное время, чем период нахождения под водой мелководий водохранилища, и они не могут завершить здесь жизненный цикл. Теперь же эти виды обычные и многочисленные и в прибрежье водохранилища. Возможно, за время натурализации водоема еще происходило насыщение видами его фауны. Так, например, вселенный в Горьковское водохранилище *Gmelinoides fasciatus* (Steb), появился и в Рыбинском, широко распространился и теперь образует большие скопления в зарослях макрофитов.

Таблица. Число видов таксонов макробеспозвоночных, значимых в сообществах зоофитоса

Таксон	Водохранилище		Копань		Озера				Малые реки			
	Иваньковское ¹	Рыбинское ²	1 ³	2 ⁴	Плещеево ⁵	Неро ⁶	Ащидные ⁷	Нейтральные ⁸	Латка ⁹	Кукша ¹⁰	Любичи ¹¹	Сорогъ ¹²
Malacostraca	1	2	-	1	2	1	1	1	1	1	1	1
Cnidaria	1	2	1	-	2	2	-	-	2	2	2	2
Bryozoa	2	3	2	-	2	3	-	-	2	2	2	2
Oligochaeta	29	35	8	4	30	31	13	18	31	17	13	22
Hirudinea	6	13	-	4	7	10	-	4	9	6	7	8
Mollusca	21	38	12	5	27	28	-	13	18	28	23	32
Aranei	2	2	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-
Odonata	16	30	2	4	11	12	10	5	15	15	11	12
Megaloptera	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	-
Ephemeroptera	4	5	2	3	14	4	2	3	13	20	10	18
Plecoptera	-	-	-	-	1	-	1	-	3	3	2	2
Trichoptera	22	40	3	2	26	22	16	14	37	28	12	27
Lepidoptera	3	3	-	-	2	3	-	-	3	4	2	4
Heteroptera	10	22	2	5	7	7	5	2	22	15	12	14
Coleoptera	9	25	6	4	19	15	9	5	56	27	17	19
Chironomidae	26	38	13	7	45	33	26	28	68	47	42	37
Dr. Diptera	8	19	8	6	8	14	7	5	28	10	12	11
Всего	160	277	59	52	203	187	92	99	308	225	168	211

Примечание Полные списки: ¹⁻⁵ , ⁷⁻⁸ , ¹¹ , ¹² — неопубликованные данные; ⁶ (Жгарева, 2008), ⁹ (Жгарева, 2007), ¹⁰ (Жгарева, 2006).

Также наблюдаемые изменения богатства фауны могут быть связаны с изменением характера зарастания мелководий (В.Г. Папченков (ИБВВ РАН), устное сообщение).

Кроме этого, определенную роль играет расширение спектра исследуемых биотопов, в результате чего мы находим виды, которые были или очень редкими или не значились в списках фауны Рыбинского водохранилища. Так в районе колониальных поселений речной крачки отмечены в большом количестве пиявки *Hemiclepsis marginata* (O.F. Müller), *Proteclepsis maculosa* (Rathke), *P. tessulata* (O.F. Müller), медицинская пиявка. Ещё более удивительное событие — появление в водохранилище пресноводной медузы краспедакусты (*Craspedacusta*). Время ее вселения установить трудно, так как её полип — микрогидра — очень мелкий и пока его найти не удалось, но в обрастаниях он, может быть, живет уже несколько лет. А медузоидное поколение появляется не каждый год и только при интенсивном прогреве воды.

Одновременно, исследования фитофильной фауны в прудах-копанях показали неоднозначные результаты. В пруду-копани 1 в разреженных зарослях рдеста было обнаружено 59 видов, из которых гомотопные организмы составляли 39%. При том, что в пруду воду на зиму спускали, группа моллюсков была достаточно разнообразной (табл.). В пруду-копани 2 с грунтовым питанием плотные заросли элодеи были обильно покрыты хлопьями извести из-за жесткой воды. В результате разложения растительности идет аккумуляция ила в течение многих лет. Здесь биоценоз отличался некоторыми особенностями. Из гомотопных организмов состав моллюсков и олигохет обеднен, много мелких турбеллярий родов *Mesostoma* и *Gyratrix*. Среди гетеротопов количественно много хищников, в основном жуков, клопов и стрекоз. Кроме того, заметно присутствие в составе фауны характерных для временных водоемов видов (*Valvata pulchella* (Stud.), *Lymnaea palustris* (O.F. Müller), *L. truncatula* (O.F. Müller), *Lestes sponsa* Hans.). Гомотопные организмы составляли 23% списка. Следовательно, оказалось, что постоянно существующий пруд имеет обедненную фауну по сравнению с обсыхающим. По всей видимости, разнообразие видов имеет определенную зависимость от разнообразия высших водных растений. Так, в исследованных прудах при однородности растительности (в одном только разреженные заросли рдеста, в

другом только элодея) обнаружено самое малое видовое богатство (табл.).

Как известно, биоразнообразие сообществ зависит от пространственной сложности биотопа, количества микробиотопов или экологических ниш. В частности, анализ списков видов макробеспозвоночных, обнаруженных в зарослях разнообразных макрофитов больших озер Плещеево и Неро, показывает весьма высокое видовое богатство фитофильных сообществ (табл.). В гипертрофном оз. Неро количество гомотопных видов было несколько больше (41.6%), чем в мезотрофном оз. Плещеево (34.5%), но отмечено на 23 вида амфибиотических насекомых меньше. В обоих озерах наиболее разнообразны группы олигохет, моллюсков, ручейников и двукрылых насекомых. В то же время, в малых озерах Дарвинского заповедника наблюдается значительное обеднение видового богатства в сообществах зарослей. Первопричиной этого является малая зарастаемость водоемов и, как следствие, незначительное количество микробиотопов. Если в нейтральных озерах мы находим разреженные куртины рдестов и кубышки, то в кислых — это либо редкие заросли белокрыльника, либо сплавины с сабельником и другими болотными растениями. В закисленных озерах редко можно встретить водяного ослика, паука *Argyroneta* и обедненную группу олигохет-наидид, моллюски и пиявки полностью выпадают (табл.). Наиболее разнообразны группы стрекоз, ручейников и хирономид. В нейтральных озерах моллюски, пиявки, олигохеты, ручейники и хирономиды составляют основу разнообразия фауны зарослей. На гомотопные виды в кислых озерах приходится 16% общего состава, в нейтральных — 36%.

На роль большего разнообразия биотопов указывают и данные, полученные на зарастающих участках малых рек (с быстрым и медленным течением, загрязняемых стоками и зарегулированных бобрами) (табл.). Причем, наименьшее число видов было обнаружено в р. Любичи, большая часть которой зарегулирована и испытывает значительную органическую нагрузку, в результате чего наблюдается исчезновение реофильных и оксифильных видов поденок, ручейников и жуков.

Во всех реках количество видов гомотопных организмов находится от 20% (р. Латка) до 32% (р. Сороть).

Таким образом, для выяснения структуры, многих вопросов функционирования, оценки роли в экосистеме водных объектов

прибрежных сообществ организмов, развивающихся в зарослях макрофитов, важно иметь наиболее полную информацию об их видовом составе. Для этого следует иметь в виду, что в этих сложных биоценозах консортивного типа происходит необычайное увеличение количества экологических ниш. В этом смысле, интересен вопрос вселения новых видов в систему и поддержания её биоразнообразия.

Иваньковское и Рыбинское водохранилища были образованы почти в одно время. В процессе эволюции (натурализации) Рыбинского водохранилища насыщение видами фауны зарослей шло заметно медленнее, чем Иваньковского по понятным причинам. Биоразнообразие уже сформированных сообществ по основным группам беспозвоночных обнаруживает большое сходство видового состава и его сохранение в течение длительного времени. Это справедливо и для постоянно существующих экосистем - больших озер и малых рек.

Для выявления особенностей фауны зарослей в водных объектах разного типа важно изучение всего многообразия их биотопов. Это дает информацию для более корректных выводов о структуре биоценозов и возможных причинах её нарушений. Так обеднение видового богатства заметно при исследовании моновидовых фитоценозов, как например, в некоторых прудах, или при воздействии антропогенных факторов (закисление, сточные воды и др.).

Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской заложил основу, многое предугадал и прозорливо наметил пути дальнейших исследований сложно организованных прибрежных биоценозов, что очень важно для выяснения их роли в пресноводных экосистемах.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие».

Список литературы

- Жгарева Н.Н. Новая модель зарослечерпателя // Биология внутр. вод: Информ. Бюл. № 42. Л., 1979. С. 28–30.
- Жгарева Н.Н. Фауна зарослей высших водных растений // Изучение природного наследия в музее-заповеднике «Щелыково»: гидробиологические исследования и экомониторинг водных объектов. М.: Макс Пресс, 2006. С. 98–107.
- Жгарева Н.Н. Фауна зарослей // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во научн. изданий КМК, 2007. С. 249–268.

Жгарева Н.Н. Видовой состав беспозвоночных фитофильной фауны и бентоса оз. Неро // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 393–402.

Мордухай-Болтовской Ф.Д., Мордухай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Биол. ст. «Борок», М.-Л., 1958. Вып. 3. С. 142–194.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинск. гос. заповедника. Вологда, 1974. Вып. 12. С. 158–195.

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна зарослей высших водных растений // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 209–217

Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна прибрежной зоны // Иваньковское водохранилище и его жизнь. Тр. Ин-та биол. внутренних вод. Л.: Наука, 1978. Вып. 34 (37). С. 210–218.

SPECIES DIVERSITY OF SIGNIFICANT TAXONOMICAL GROUPS OF MACRO INVERTEBRATES IN MACROPHYTE OVERGROWTHS IN WATER BODIES AND STREAMS

N.N. Zgareva

Institute for Biology of Inland Waters RAS, zgareva@ibiw.yaroslavl.ru

The number of species of significant taxa of macro invertebrates in overgrowths of higher aquatic plants in different freshwater ecosystems is presented. It is shown that species diversity of macro invertebrates depends on the number of various biotopes.

СТРУКТУРА ПИЩЕВОЙ СЕТИ ЗООПЛАНКТОНА ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА

© 2010 г. С.М. Жданова

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

Проанализированы структура пищевой сети зоопланктона высокотрофного озера Неро (Ярославская обл.) и её изменения в течение вегетационного периода (май–октябрь) 2004 г. Выявлено, что весной доминировали коловратки микрофито- и детритофаги (93% биомассы зоопланктона), летом — факультативные хищники циклопы (51–74%), осенью — рачки микрофито- и детритофаги (58%). В весенний период, когда формировались прямые пастбищные цепи, складывались более слабые взаимодействия между планктонными животными, чем в летний период при доминировании в фитопланктоне крупных сине-зеленых и мощном развитии «микробной петли».

Введение

Трофическая (пищевая) структура представляет собой результат сложных трофических взаимодействий между видами в пределах биоценоза и экосистемы в целом. Изменение трофической структуры до сих пор изучено слабо. Основная причина этого — большие методологические трудности исследования межвидовых отношений, а так же отсутствие единого представления об организации и функционировании трофических сетей (Андроникова, 1996). Понимание сложных взаимодействий внутри сообществ, их влияние на энергетические потоки и структуру трофической сети представляет основу эффективного управления экосистемами.

Методы анализа трофической структуры зоопланктона были разработаны американскими гидробиологами в 80–90-х годах 20-го века (Pimm et al., 1991; Schindler, 1990; Sprules, Bowerman, 1988). Однако в своих работах они опирались только на данные по видовому составу зоопланктона, не принимая во внимание такие количественные характеристики, как численность и биомасса популяций отдельных видов. Российские исследователи используют методологический прием конструирования графического изображения

трофической сети на основе данных о видовом состоянии сообщества, встречаемости и численности видов в различных биотопах, а также на литературных сведениях о спектрах питания видов. Такой подход позволяет определить некоторые общие свойства сети и по ним количественно сравнить сложность трофической сети различных биотопов и водоемов (Иванова, 1999). Большинство работ по изучению трофической структуры зоопланктона посвящены ее изменению вдоль градиента трофии или закисления вод водоемов (Иванова, 1999; Лазарева и др., 2003; Деревенская, Унковская, 2007 и др.). При этом чаще всего используют средние за вегетационный период и летние (июль-август) значения биомассы, и не учитывают сезонные изменения в трофической сети сообществ.

Цель настоящей работы состояла в изучении трофической структуры зоопланктона и её изменений в течение вегетационного периода на примере высокотрофного озера Неро Ярославской области.

Материалы и методы

Характеристика района исследования. Неро — самое большое (58 км²) озеро в пределах Ярославского Поволжья, расположенное в зоне избыточного увлажнения, в подзоне смешанных лесов, занимает южную часть Ростовской низины. Оно относится к очень мелким озерам с формой близкой к округлой, достаточно развитой береговой линией и высокой доступностью к воздействию метеорологических факторов. Это слабопроточный водоем с огромными запасами сапропеля (Бикбулатов и др., 2003). С конца 80-х годов XX-го века по уровню первичной продукции фитопланктона и макрофитов, показателям зоопланктона Неро относят к высокотрофным водоемам (Состояние экосистемы ..., 2008).

Методы сбора и обработки проб. Исследования зоопланктона оз. Неро проводили 1–2 раза в месяц в мае–октябре 2004 г. на трех станциях в центральной части озера, двух в литорали западного берега, на котором расположен г. Ростов, в литорали восточного берега.

Пробы собирали ведром с поверхности, объем профильтрованной воды через газ № 70 (диагональ ячеи 120 мкм) составлял 50 л. В мае и конце июля сбор проб осуществляли сетью Джели (газ № 70, диаметр входного отверстия 12 см). Камеральную обработку фиксированного 4%-ным формалином зоопланктона прово-

дили по общепринятой в гидробиологии методике (Методические рекомендации, 1984). Для анализа связи между различными параметрами сообщества использовали непараметрический коэффициент корреляции Спирмена (рассчитывали в пакете статистических программ Statistica 6.0).

Конструирование трофической сети. Трофические сети строили отдельно для различных сезонов: весна (11.05.04), первая половина лета (лето-1, 3.06–15.07.04), вторая половина лета (лето-2, 27.07–25.08.04) и осень (27.09–27.10.04). В таблицах 1 и 3 приведены данные, усредненные по числу станций. При построении трофической сети учитывали следующие факторы: избирательность питания хищников (Гутельмахер и др., 1988; Крылов, 1989; Кутикова, 1970; Монаков, 1998) и концентрацию пищевых организмов. Если биомасса потенциальных жертв составляла менее 5% биомассы зоопланктона, то они как вероятная пища не принимались во внимание. Учитывали всех хищных видов, за исключением встреченных в единичных пробах. Кроме того, хищники и потенциальные жертвы должны были встречаться одновременно на одном и том же участке водоема.

Разделение метазойного планктона оз. Неро на трофические группы, проводили в основном традиционным образом. К мирным кладоцерам относили все виды кроме *Leptodora kindtii* (Focke). Мирные копеподы были представлены науплиусами циклопов. В состав мирных коловраток включали все мелкие виды. Коловраток *Asplanchna girodi* Gosse, которые слабо потребляют растительную пищу (Крылов, 1989; Лазарева, 2004), относили к облигатным хищникам. Остальных аспланхн (*A. priodonta* Gosse, *A. henrietta* Langhans), а также копеподитов I–III стадии циклопов родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, для которых характерно смешанное питание (Крылов, 1989; Монаков, 1998; Лазарева, 2004), выделяли в отдельную группу всеядных животных (полифагов). В состав хищной части сообщества включали взрослых особей и копеподитов IV–V циклопов, а также кладоцер *Leptodora kindtii*. Пищевые взаимодействия между компонентами планктонного сообщества озера анализировали по литературным данным (Монаков, 1998; Лазарева, 2004; Копылов и др., 2008).

Для количественной оценки сложности и своеобразия структуры трофических сетей использовали следующие параметры:

- 1) число нехищных видов, учитывали только доминантные виды и не считали базальные трофические группы (Pimm, 1980);
- 2) число хищных видов (Pimm, 1980);
- 3) число хищных видов высшего порядка, которых в данной сети больше никто не ест (Pimm et al., 1991);
- 4) относительная значимость хищничества и конкуренции — соотношение числа хищных и нехищных видов, % (Locke, Sprules, 1994); учитывали только уровень хищничества;
- 5) доля факультативных хищников — доля видов факультативных хищников в общем числе видов;
- 6) уровень каннибализма — доля видов каннибалов в общем числе видов, % (Locke, Sprules, 1994);
- 7) число связей хищник — жертва, включая каннибализм (Locke, Sprules, 1994);
- 8) плотность связей хищник-жертва — число хищных взаимодействий на один вид (Locke, Sprules, 1994; Pimm et al., 1991);
- 9) максимальная длина трофической сети или модальное число трофических уровней (Pimm et al., 1991) — максимальное число трофических связей плюс одна в пищевой цепи от базальной трофической группы до каждого верховного хищника;
- 10) генерализация — среднее число видов жертв, поедаемых одним видом хищника (Havens, 1991; Locke, Sprules, 1994). Учитывали также число генерализующих видов хищников, для которых в данной сети число потенциальных жертв было равно или превышало уровень генерализации. Схема анализа трофических сетей заимствована из работы В.И. Лазаревой с соавт. (2003).
- 11) связанность в сообществе (Pimm et al., 1991) определяли как отношение количества реализованных парных взаимодействий к числу потенциально возможных. Расчет вели по формуле:

$$C=2T_L/(S(S-1)), \text{ где}$$

T_L — количество связей «потребитель–ресурс» (учитывали только связи хищник – жертва, включая каннибализм); S — число видов, включенных в трофическую сеть.

Результаты исследования

Сообщество зоопланктона открытой части озера Неро представлено мелкоразмерными организмами ($\bar{w} = 5.87 \pm 0.4$ мкг), среди которых преобладали коловратки ($B_{Cruz}/B_{Rot} = 0.9-3.2$), а среди ракообразных доминировали мелкие виды: *Mesocyclops leuckarti*

Claus, *Thermocyclops crassus* Sars, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (Лазарева, Смирнова, 2008).

В течение вегетационного периода были прослежены изменения соотношения биомассы мирного, хищного и всеядного зоопланктона (табл. 1).

Таблица 1. Биомасса (мг/м³) трофических групп зоопланктона оз. Неро

Трофические группы	Весна (n=7)	Лето 1 (n=21)	Лето 2 (n=14)	Осень (n=12)
Мирные клadoцеры	2.7±2.0	241.2±70.3	22.0±5.2	395.9±128.7
Мирные коловратки	2006.2±623.9	21.7±3.6	2.5±1.0	11.1±3.2
Мирные копеподы	7.3±5.9	22.1±8.2	9.6±4.0	2.1±0.7
Хищные клadoцеры	0.0±	11.1±4.3	122.3±48.6	7.7±6.9
Хищные копеподы	84.6±30.3	234.7±63.0	517±252.1	83.3±33.7
Хищные коловратки	0.0±	16.2±7.1	0.4±0.2	27.5±14.8
Всеядные коловратки	174.9±42.6	16.3±6.6	17.1±11.3	26.4±6.3
Всеядные циклопы	4.7±2.6	204.7±77	93.3±35	25.2±9.1

Примечание. В таблице приведены среднее ± ошибка среднего

Весной (при температуре воды 12–15 °С и прозрачности 1.3–1.6 м) доминировал мирный зоопланктон, его основу формировали коловратки — микрофитофаги *Brachionus calyciflorus* Pallas и *Keratella quadrata* (O.F. Müller), образуя до 57% биомассы метазойного планктона (табл. 3). Хищный зоопланктон был представлен взрослыми особями и старшими копеподами *Cyclops kolensis* Lilljeborg, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus*, всеядный — копеподами I–III стадии циклопов и коловратками *Asplanchna priodonta*. Обилие последних трофических групп невелико (табл. 1). В этот период отсутствовали значимые связи между значениями биомассы мирной и хищной частей сообщества (табл. 2).

В первой половине лета (при температуре воды 16–22.2 °С и прозрачности 0.35–1 м) преобладал мирный зоопланктон, но его количество снизилось относительно весны в 7 раз (табл. 1), доминировали клadoцеры — микрофитофаги *Bosmina longirostris* (табл. 3). Биомасса хищного и всеядного зоопланктона возросла по сравнению с весенним периодом в 3 и 1.2 раза соответственно. Хищники представлены взрослыми особями и старшими копеподами *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops crassus* и *Leptodora kindtii*; всеядные виды — младшими копеподами циклопов и коловратками *Asplanchna priodonta* (табл. 3). В этот период биомасса мирных коловраток была положительно связана с биомассой хищ-

ных и всеядных коловраток (табл. 2), а мирных и всеядных циклопов — с хищными циклопами. Кроме того, отмечали значимые отрицательные связи между мирными копеподами и хищными коловратками, нехищными коловратками и хищными кладоцерами.

Таблица 2. Корреляционный анализ связи биомассы различных трофических групп зоопланктона в разные сезоны

Сезон	Трофическая группа	1	2	3	4	5
Весна	Мирные коловратки	—	—	−0.21	0.11	−0.61
	Мирные кладоцеры	—	—	0.31	0	0
	Мирные копеподы	—	—	0.57	0	0
	Всеядные коловратки	0	—	0	0	0
	Всеядные копеподы	0	0	−0.04	0	0
Лето-1	Мирные коловратки	0.5	−0.46	−0.38	0.41	−0.11
	Мирные кладоцеры	0.35	−0.18	−0.35	0	0
	Мирные копеподы	−0.59	0.42	0.61	0	0
	Всеядные коловратки	0	−0.78	0	0	0
	Всеядные копеподы	0	0	0.67	0	0
Лето-2	Мирные коловратки	−0.17	0.56	0.35	0.11	0.57
	Мирные кладоцеры	−0.57	0.6	−0.38	0	0
	Мирные копеподы	−0.24	0.64	0.45	0	0
	Всеядные коловратки	0	0.11	0	0	0
	Всеядные копеподы	0	0	0.50	0	0
Осень	Мирные коловратки	0.74	0.26	0.69	−0.14	0.88
	Мирные кладоцеры	0.69	0.57	0.77	0	0
	Мирные копеподы	0.68	0.51	0.69	0	0
	Всеядные коловратки	0	0.38	0	0	0
	Всеядные копеподы	0	0	0.83	0	0

Примечание. Жирным выделены достоверные значения коэффициента корреляции Спирмена при $p < 0.05$; «—» — отсутствие одной из трофических групп; «0» — коэффициент корреляции не рассчитывали, считая, что потенциальные трофические связи между данными группами отсутствовали; «1» — хищные коловратки; «2» — хищные кладоцеры; «3» — хищные копеподы; «4» — всеядные коловратки; «5» — всеядные копеподы.

Во второй половине лета (при температуре воды 18.5–24.4 °C и прозрачности 0.4–0.6 м) биомасса мирного зоопланктона была минимальна, ее, в основном, создавали рачки — детритофаги *Chydorus sphaericus* (табл. 1 и 3). Биомасса всеядных видов снизилась в 2 раза за счёт уменьшения количества младших копеподитов циклопов. Обилие хищников возросло в 2.4 раза, преобладали взрослые особи и старшие копеподиты *Mesocyclops leuckarti*, кладоцеры *Leptodora kindtii*. Биомасса мирных коловраток и ракооб-

разных положительно связана с биомассой хищных клadoцер (табл. 2).

Таблица 3. Виды, составляющие основу трофической сети зоопланктона

Виды	Относительная биомасса, %			
	Весна	Лето-1	Лето-2	Осень
<i>Bosmina longirostris</i>	0.3	30	0.3	6
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.1	5	10	47
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	2	24	66	0.7
<i>Thermocyclops crassus</i>	3	10	3	0.5
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	0.5	14	1	10
<i>Cyclops kolensis</i>	0.4	0	0	0
<i>Leptodora kindtii</i>	0	2	11	1
<i>Brachionus calyciflorus</i>	30	1	0	0.4
<i>Keratella quadrata</i>	27	2	0	0
<i>Filinia longiseta</i>	8	0.5	0	0
<i>Synchaeta pectinata</i>	9	0	0	0
<i>Polyarthra dolichoptera</i>	5	0	0	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	10	6	1	21
<i>A. girodi</i>	0	4	1	5

Осенью (при температуре воды 4–11 °C и прозрачности 0.45–0.55 м) биомасса зоопланктона была низкой. Количество мирного зоопланктона увеличилось в 12 раз, преобладали *Chydorus sphaericus* и *Bosmina longirostris* (61–75% биомассы) (табл. 1 и 3). Биомасса хищного и всеядного зоопланктона снизилась в 15.2 и 2 раза соответственно, хотя обилие хищных и всеядных коловраток рода *Asplanchna* возросло. Положительная зависимость выявлена для биомассы мирной части сообщества и хищных коловраток и копепод (табл. 2).

Трофическая сеть зоопланктона изменялась в течение вегетационного периода, для каждого сезона были характерны особый видовой состав ее компонентов и своеобразие структуры. Характер путей переноса вещества и энергия через зоопланктонное сообщество зависел от состояния базальных уровней.

Весной сформировались три трофических уровня, включая базальный (рис. 1, табл. 4). Основными потребителями водорослей (второй трофический уровень) служили мелкие коловратки-фитофаги (табл. 1). Следующий трофический уровень занимали факультативные хищники: циклопы и коловратки *Asplanchna priodonta*, их можно считать верховными, поскольку в данной системе они никем не потреблялись из-за своей невысокой численности.

Наименьшее в сезонном цикле значение хищничества (50%) (табл. 4) обусловлено большим количеством нехищных видов (главным образом коловраток-фильтраторов). Количество связей хищник – жертва было максимально в сезонном цикле (25), в этот период отмечено наибольшее число видов, образующих трофическую сеть зоопланктона (10), из-за чего плотность этих связей сравнительно высока (табл. 4). Число генерализующих видов в этот период наибольшее.

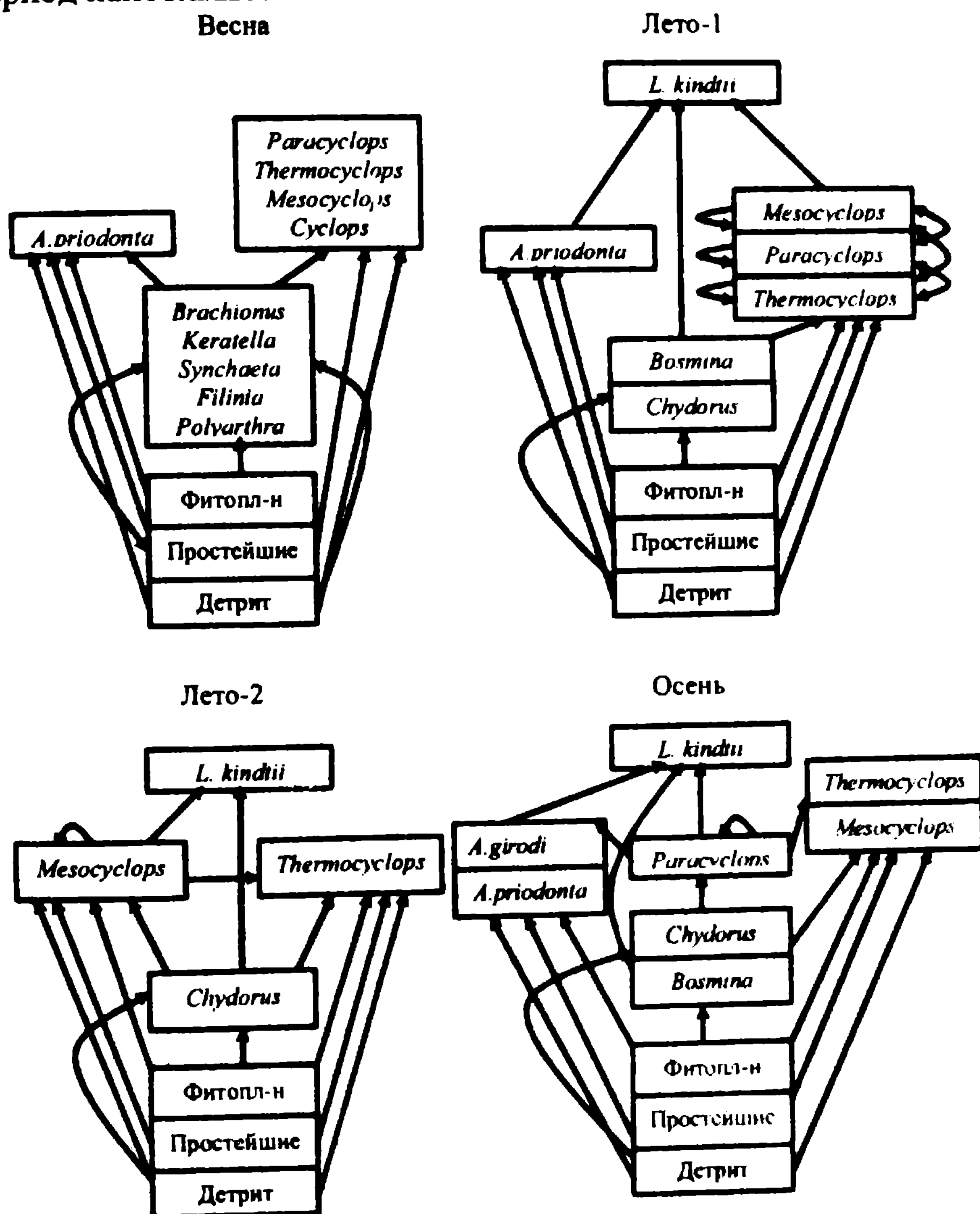


Рис. 1. Структура трофической сети зоопланктона оз. Неро в разные сезоны 2004 г.

Таблица 4. Трофическая структура сети зоопланктона оз. Неро

Параметры сети	Весна	Лето-1	Лето-2	Осень
Количество видов:				
нехищных	5	2	1	2
хищных	5	5	3	6
Количество хищников высшего порядка	5	1	2	3
Значение хищничества, %	50	82	73	64
Доля, %:				
факультативных хищников	50	56	50	50
каннибалов	0	42	25	13
Количество связей хищник-жертва	25	18	6	15
Плотность связей хищник-жертва	2.5	2.6	1.5	1.9
Модальное число трофических уровней	3	4	4	4
Генерализация	5	3.6	2	2.5
Число генерализующих видов	5	4	3	4
Связанность	0.56	0.86	1.0	0.54

В первой половине лета происходила перестройка трофической сети. Пищевые цепи удлинились, число трофических уровней возросло до 4 за счёт появления облигатного хищника *Leptodora kindtii* (табл. 4, рис. 1). Второй трофический уровень (консументы 1-го порядка) занимали, не коловратки, а ветвистоусые рачки *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus* (табл. 3). Причины замены Rotifera на Cladocera в летний период обсуждались в ряде работ (Галковская, 1990 и др.). Следующий трофический уровень представлен всеядными популяциями циклопов, которые могли потреблять, как консументов первого порядка, так и ресурсы базального трофического уровня. Верховным хищником можно считать только один вид — *Leptodora kindtii*. В этот период значение хищничества возросло при снижении числа нехищных видов (табл. 4). Доля видов факультативных хищников и каннибалов увеличилась по сравнению с весенним периодом, что связано с возрастанием их обилия (табл. 3). Поскольку число нехищных видов снизилось с 5 до 2, а количество хищных видов осталось тем же, то число связей хищник — жертва снизилось, и их плотность возросла. Уровень генерализации и число генерализующих видов были ниже, по сравнению с весной. Связанность в сообществе возросла (табл. 4).

Во второй половине лета сложилась простая трофическая сеть зоопланктона, состоящая из 4 трофических уровней (рис. 1), ракообразные формировали ее основу. К верховным хищникам отнесены два вида — *Leptodora kindtii* и *Thermocyclops crassus*, обилие

последнего невелико (табл. 3), и его никто не потреблял. В пищевую сеть включено минимальное число видов (4), количество связей хищник—жертва и их плотность минимальны в сезонном цикле (табл. 4). Показатели значения хищничества, долей видов каннибалов и факультативных хищников, уровня генерализации ниже по сравнению с таковыми для первой половины лета. Число генерализующих видов снизилось до 3, максимальное число связей, приходящееся на один вид хищника характерно для *Mesocyclops leuckarti*. Связанность в сообществе максимальна в сезонном цикле.

Осенью сформировалась трофическая сеть близкая к таковой начала лета. Она состояла из 4 трофических уровней, консументы первого порядка были представлены ветвистоусыми рачками *Chydorus sphaericus*, второго порядка — факультативными хищниками аспланхнами и циклопами (рис. 1). Хищниками высшего порядка в данной системе можно считать три вида — *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*. Два последних вида имели относительную биомассу < 5% (табл. 3), в связи, с чем никем не потреблялись. По сравнению со второй половиной лета возросли число связей хищник—жертва и их плотность (табл. 4). Значение хищничества, доля видов каннибалов и связанность в сообществе снизились относительно летнего периода (лето-1 и лето-2). Число генерализующих видов возросло до 4, максимальное число жертв приходилось на *Leptodora kindtii*.

Обсуждение результатов

Трофическая структура зоопланктона оз. Неро в общих чертах сходна с таковой в водоемах, подверженных антропогенной эвтрофикации, где общая пищевая цепь удлинена: нехищный зоопланктон → факультативные хищники → облигатные хищники (Иванова, 1999).

Выявлено, что пищевая сеть зоопланктона озера неоднородна в течение вегетационного периода. Так для весны были характерны относительно слабые взаимодействия внутри сообщества, что проявлялось в отсутствии значимых корреляций между мирной и хищной частью сообщества, наименьших значениях хищничества и показателя связанности, наибольшем числе потенциальных связей хищник—жертва. Высокие уровень генерализации и число генерализующих видов свидетельствовали о рассеивании энергии на верхних трофических уровнях. В озере функционировала прямая

пастбищная цепь: от фитопланктона к коловраткам-микрофитофагам и далее к циклопам и аспланхнам. Весной фитопланктон был представлен мелкими водорослями (< 20 мкм), формирующими 60–65% биомассы фитопланктона, доступными для питания фильтраторов и седиментаторов метазоопланктона (Ляшенко, Бабаназарова, 2008). Зоопланктон в оз. Неро напрямую потреблял значительную часть ($> 50\%$) первичной продукции и сравнительно много ($\sim 20\%$) бактерий, а планктонные хищники выедали всего 5% продукции мирного планктона (Копылов и др., 2008). Трофическая сеть в первой половине лета характеризовалась более сильными взаимодействиями внутри зоопланктонного сообщества. Об этом свидетельствовало следующее: наличие значимых корреляционных связей между мирной и хищной частями сообщества; повышение значений хищничества, долей факультативных хищников и каннибалов, показателя связанности; снижение уровня генерализации. А.И. Копылов с соавторами (2008) выявили, что в этот период потоки энергии к метазойному планктону были направлены по двум путям. Во-первых, прямой от фитопланктона через мирных кладоцер *Bosmina longirostris* к копеподам *Mesocyclops leuckarti*, к популяции *Leptodora kindtii* и рыбам-планктофагам. Во-вторых, через организмы микробиальной петли: от инфузорий и солнечников к *Mesocyclops leuckarti* и далее к *Leptodora kindtii*. Планктонные хищники выедали 25–68% продукции мирного метазоопланктона (Копылов и др., 2008).

В трофической сети зоопланктона второй половины лета также наблюдались тесные взаимодействия внутри сообщества. Отмечены значимые корреляционные связи между биомассами трофических групп, снижение уровня генерализации, высокие значения показателя связанности. О более жестких отношениях внутри сообщества, по сравнению с другими сезонами, свидетельствовали небольшое число связей хищник–жертва и их плотность, минимальное число видов, включенных в трофическую сеть. Расчётами А.И. Копылова с соавторами (2008) показано, что потоки вещества и энергии направлены от простейших к циклопам и далее к лептодоре. В этот период зоопланктон потреблял менее 0.5% первичной продукции фитопланктона. Водоросли были представлены крупными колониями преимущественно сине-зеленых (Бабаназарова и др., 2004), которые фактически не могут быть непосредственно использованы в пищу организмами зоопланктона. Хищный планктон

выедал 75% продукции мирного (Копылов и др., 2008). В осенний период отмечены более слабые взаимодействия внутри сообщества по сравнению с летним периодом, что проявлялось в снижении доли каннибализма, росте уровня генерализации, низком показателе связанности. Однако в этот период наблюдали значимые корреляции между значениями биомассы разных трофических групп. В этот период потоки вещества и энергии к метазойному планктону направлены по двум путям: прямой — через фитопланктон (< 3% первичной продукции) и через организмы микробной петли (5.5% продукции простейших). Мирные кладоцеры *Chydorus sphaericus*, потребляли лишь небольшую часть первичной продукции (Копылов и др., 2008). Планктонные хищники выедали ~ 50% продукции доступного метазойного планктона.

Таким образом, большую часть сезона в озере складывалась простая трофическая сеть зоопланктона. Такие сети открыты для биоинвазий, так как содержат свободные экологические ниши и ненасыщенны видами. Для всех сезонов характерно высокое значение хищничества ($\geq 50\%$), велика доля факультативных хищников *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*, а также коловраток рода *Asplanchna* (*A. priodonta*, *A. girodi*), что описано для других неглубоких эвтрофных озер (Бульон и др., 1999). При высокой численности аспланхны они могут играть значительную роль в регулировании структуры пелагического сообщества (Бульон и др., 1999; Бульон, 2002). Доля каннибалов-циклопов (25–42%) максимальна в летний период. Весной и осенью количество циклопов невелико, что вероятно связано с их переходом к диапаузе. Уровень генерализации и число генерализующих видов максимальны весной, это свидетельствует о значительном рассеивании энергии на верхних трофических уровнях. Весь вегетационный период циклопы относились к генерализующим видам. Доминирование мелких циклопов в метазойном планктоне озера, вероятно, представляет не причину увеличения длины трофических цепей, а следствие развития мощной микробной «петли» (Копылов и др., 2008). При доминировании в планктонном сообществе крупных колониальных сине-зеленых водорослей и мелкоразмерного зоопланктона, лишь небольшая часть потока вещества и энергии способна переходить напрямую от первичных продуцентов на следующий трофический уровень (по пастбищной цепи) (Havens, 1991, 1998; Sprules, Boweiman, 1988). Именно в это время преимущества получают по-

пуляции циклопов, которые на разных стадиях онтогенеза способны потреблять фактически все доступные пищевые ресурсы планктона.

В высокотрофных водоемах пищевые цепи превращены в сложные сети, и большая часть биологического потока энергии идет по детритному пути (Одум, 1975; Zingel, Habetman, 2008 и др.). Для трофических сетей зоопланктона таких водоемов выявлены следующие особенности (Деревенская, Унковская, 2007; Иванова, 1999; Havens, 1991, 1998; Sprules, Bowerman, 1988): уменьшение общего числа видов; снижение числа видов, образующих звенья фильтраторов – фитодетритофагов; снижение количества связей; увеличение числа трофических уровней, образующих трофическую сеть; повышение длины пищевых цепей; возрастание относительной роли каннибалов и всеядных видов. Подобные черты свойственны и для трофической сети зоопланктона озера Неро, которые особенно четко проявлялись в летний период.

Выводы

Для зоопланктона озера характерна простая трофическая сеть, включающая 4–10 видов, с высокой (> 50%) долей видов хищников, среди которых преобладают (> 50%) факультативные (всеядные) виды. Весной доминировали (93% биомассы зоопланктона) коловратки микрофито- и детритофаги, летом — факультативные хищники циклопы (51–74%), осенью — рачки микрофито- и детритофаги (58%). Связанность в сообществе зоопланктона зависела от состояния базальных уровней. Минимальные ее значения наблюдались в весенний период (связанность = 0.56, плотность связей = 2.5), когда в фитопланктоне доминировали мелкие водоросли, и формировалась прямая пастбищная цепь. Наиболее связанные сообщества зоопланктона отмечены в летний период (связанность = 0.86–1, плотность связей = 1.5–2.6), когда фитопланктон был представлен крупными «несъедобными» формами.

Список литературы

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 186 с.
- Бабаназарова О.В., Ляшенко О.А., Лазарева В.И., Сигарева Л.Е., Зубишина А.А., Холт Д., Смирнова С.М., Сиделев С.И., Калинина О.Е. Результаты мониторинга планктонного сообщества оз. Неро // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Мат.

- Всеросс. научнопрактической конференции. Ярославль: Ярос. Гос. ун-т, 2004. С. 88–98.
- Бикбулатов Э.С. Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С.* Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. 192 с.
- Бульон В.В.* Структура и функция микробной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биология внутр. вод. 2002. № 2. С. 5–14.
- Бульон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б., Степанова Л.А., Хлебович Т.В.* Микробная «петля» в трофической сети озерного планктона // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 4. С. 431–444.
- Галковская Г.А.* О возможных причинах функционального преимущества коловраток в сообществе зоопланктона // Коловратки: Мат. III Всесоюзного симпозиума. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1990. С. 5–10.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г.* Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНТИ, 1988. Т. 6. 156 с.
- Деревенская О.Ю., Унковская Е.Н.* Структура пищевых сетей в сообществах зоопланктона разнотипных озер Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 55–61.
- Иванова М.Б.* Изменение трофической структуры мезозоопланктона бессточных озер при воздействии антропогенных факторов // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. СПб.: Зоол. Ин-т РАН, 1999. С. 179–194.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б.* Потоки вещества и энергии в планктонной трофической сети озера // Состояние экосистемы высокопродуктивного оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 293–325.
- Крылов П.И.* Питание пресноводного хищного планктона // Итоги науки и техники. Сер. Общ. экология. Биоценология. Гидробиология. М.: Изд-во ВИНТИ, 1989. Т. 7. 145 с.
- Кутикова Л.А.* Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Лазарева В.И.* Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2004. № 4. С. 59–68.
- Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К.* Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: бентос и литоральные зооценозы // Биология внутр. вод. 2003. № 4. С. 73–84.
- Лазарева В.И., Смирнова С.М.* Ракообразные и коловратки // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 175–211.
- Ляшенко О.А., Бабаназарова О. В.* Фитопланктон // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 71–90.

- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, ЗИН АН СССР, 1984. 34 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 322 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 27–30.
- Havens K.E. Crustacean zooplankton food web structure in lakes of varying acifity // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. V. 48. P. 1846–1852.
- Havens K.E. Size Structure and Energetics in a Plankton Food Web // *Oikos*. 1998. V. 81. № 2. P. 346–358.
- Locke A., Sprules W.G. Effect of lake acidification and recovery on the stability of zooplankton food webs // *Ecology*. 1994. V. 75. № 2. P. 498–506.
- Pimm S.L. Properties of food webs // *Ecology*. 1980. V. 61. № 2. P. 219–225.
- Pimm S.L., Lawton J.H., Cohen J.E. Food web patterns and their consequences (a review) // *Nature*. 1991. V. 350. P. 669–674.
- Schindler D.F. Experimental perturbation of whole lakes as test of hypotheses concerning ecosystem structure and function // *Oikos*. 1990. V. 57. P. 25–41.
- Sprules W.G., Bowerman J.E. Omnivory and food chain length in zooplankton food webs // *Ecology*. 1988. V. 69. № 2. P. 418–426.
- Zingel P., Haberman J. A comparison of zooplankton densities and biomass in Lakes Peipsi and Võrtsjarv (Estonia): rotifers and crustaceans versus ciliates // *Hydrobiologia*. 2008. V. 599. № 1. P. 153–159.

FOOD WEB STRUCTURE OF ZOOPLANKTON IN HYPERTROPHIC LAKE

S.M. Zhdanova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, Smirn_Sv@ibiw.yaroslavl.ru

Food web structure of zooplankton and its changes during the vegetative period (May – October, 2004) in hypertrophic Nero lake (Yaroslavl region, Russia) were analysed. Microphyto- and detritophages rotifers (93% of zooplankton biomass) dominated in the spring, facultative predatory copepods (51–74%) — in the summer, microphyto- and detritophages cladocerans (58%) — in the autumn. It is revealed, that during the spring period interactions between planktonic animals (rotifers and crustaceans) were weak. In the summer the important role belonged to predation and cannibalism. The share of omnivorous species was great.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ *DAPHNIA CURVIROSTRIS* EYLMANN (CLADOCERA: DAPHNIIDAE) ВО ВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМАХ БАССЕЙНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2010 г. А.Г. Кирдяшева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
1525742, п. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
krylov@ibiw.yaroslavl.ru

Проанализированы основные морфологические и морфометрические характеристики *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 (Cladocera: Anomopoda: Daphniidae) во временных водоемах бассейна Рыбинского водохранилища. Оценена внутрипопуляционная и межпопуляционная изменчивость признаков. Как внутри популяции, так и между популяциями, из морфометрических признаков наиболее изменчива, относительная длина хвостовой иглы, наиболее стабильна относительная высота головы. Межпопуляционная изменчивость выше, чем внутрипопуляционная.

Введение

Daphnia curvirostris Eylmann, 1887 (Cladocera: Anomopoda: Daphniidae) — вид, ранее относившийся к группе видов *D. pulex* s. lat. на основании строения постабдоминального коготка. Как и у *D. pulex* s. lat., у *D. curvirostris* на базальной части коготка имеются две группы крупных зубчиков. Однако впоследствии было найдено, что *D. curvirostris* в действительности относится к группе видов *D. longispina* s. lat. (Colbourne et al., 1996). В 2006 г. описано два новых вида, близких к *D. curvirostris*: *D. tanakai* Ishida, Kotov et Taylor, 2006 и *D. sinevi* Kotov, Ishida et Taylor, 2006 (см. Ishida et al., 2006; Kotov et al., 2006). В настоящее время обнаружен еще один схожий вид в Европе (А. Petrussek, персональное сообщение) и еще один — на Дальнем Востоке России (А.А. Котов, персональное сообщение). Таким образом, если ранее считалось, что в Палеарктике обитает единственный хорошо очерченный вид *D. curvirostris*, то ныне известно, что имеется группа сходных видов. В связи с этим, требуется еще раз, более детально, изучить морфологию *D. curvirostris* из разных регионов Палеарктики, поскольку в настоящее время признаки, отличающие этот вид от сходных таксонов до

конца не ясны. Целью нашей работы было проанализировать морфологические и морфометрические признаки трех популяций *D. curvirostris* из окрестностей Рыбинского водохранилища, Ярославская область.

Материал и методы исследования

Пробы отбирали в 2004–2005 и 2009 гг. в трех временных водоемах, расположенных на территории пос. Борок Ярославской области. Водоем № 1 по всему периметру окружен лиственными деревьями и фактически всегда затенен. Дно покрыто толстым слоем листового опада, вода коричневого цвета с сильным запахом сероводорода. В зависимости от погодных условий его глубина колеблется от 10 до 50 см. Два других водоема находятся на расстоянии не более 50 м друг от друга и представляют собой небольшие углубления в листовом опаде под деревьями и колею в траве. Вода в них светло-коричневого цвета. В период наблюдений их глубина составляла не более 15 см. Весной и начале лета эти водоемы соединяются между собой, и дафний, обитающих в них, мы считаем за одну популяцию.

Из водоема № 1 материал собирали в течение вегетационных периодов 2004–2005 гг., из остальных — однократно в 2005 г. и 2009 гг. Воду процеживали через газ № 76. Все пробы фиксировали 4%-ным формалином.

Морфометрический анализ дафний из исследованных водоемов проводили по следующим признакам: общей длине тела (длина головы и длине тела), относительной длине головы, хвостовой иглы, высоте створок. Для морфометрических показателей рассчитывали коэффициент вариации (C_v , %), оценивали корреляцию между признаками. Рисунки выполняли с помощью рисовального аппарата РА-6.

Результаты исследования и их обсуждение

Морфологические признаки *D. curvirostris* из исследованных популяций, в целом, сходны с таковыми из описаний этого вида, данных в литературе.

Партеногенетические самки. Форма тела партеногенетических самок *D. curvirostris* «яйцеобразная». Со спинной и брюшной стороны створки выпуклые. Максимальная высота раковины обычно, в средней части тела (рис. 1). Вариабельность относительной ширины створок незначительна как внутри популяции, так и между

популяциями (табл. 1–3). Длина тела и относительная ширина створок если коррелируют, то очень слабо, отрицательно. Очень высокий коэффициент корреляции (0.96) наблюдается между относительной шириной створок и количеством яиц.

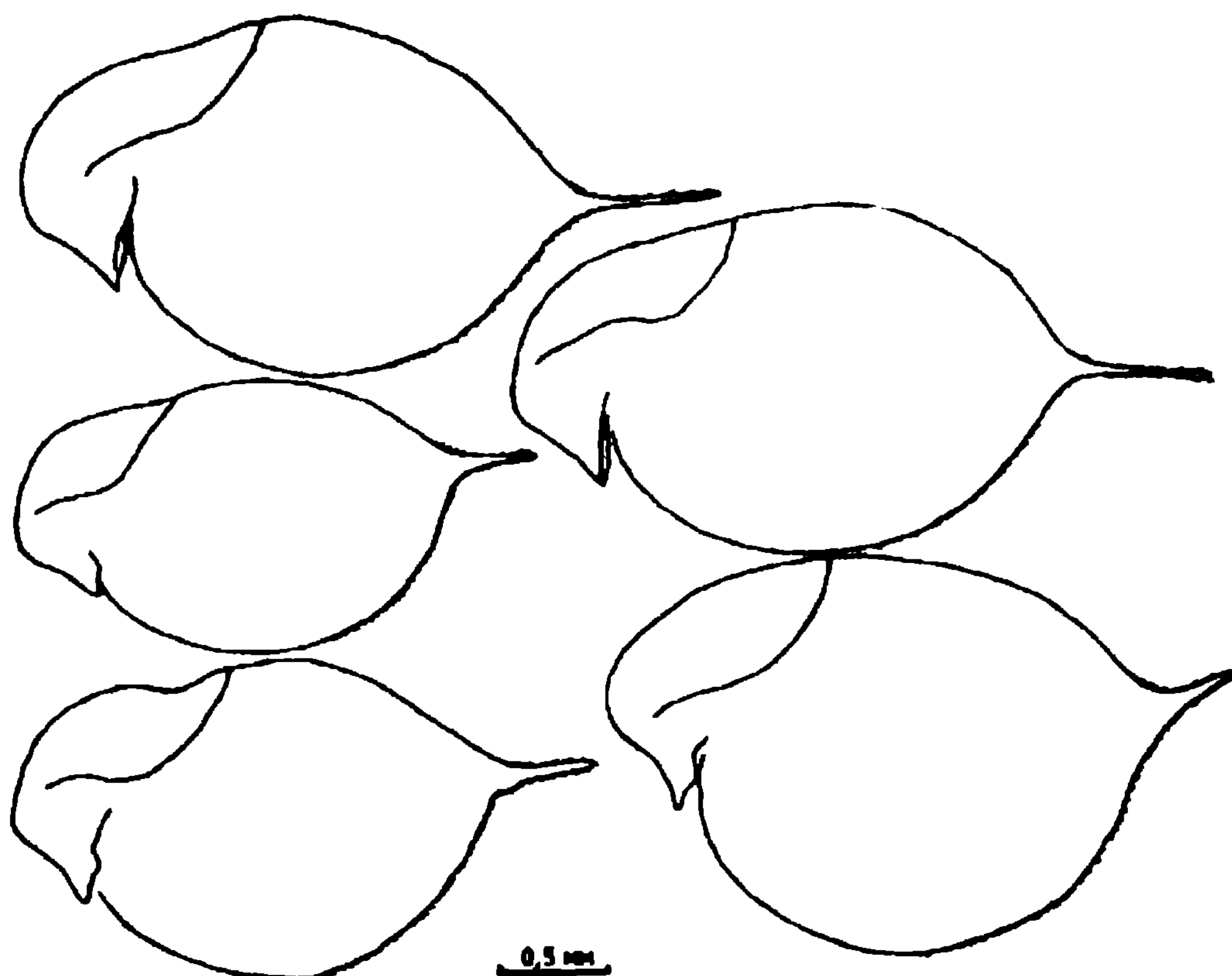


Рис. 1. Форма тела партеногенетических самок *Daphnia curvirostris*.

Таблица 1. Морфометрические показатели партеногенетических самок *Daphnia curvirostris* в популяции № 1 (2004–2005 гг.) (n = 604)

Показатель	$\bar{x} \pm \sigma$	max–min	Cv, %
Общая длина (длина тела + длина головы), мм	1.80±0.39	3.43–1.13	22
Длина тела, мм	1.48±0.34	2.86–0.84	23
Длина головы / длина тела	0.22±0.03	0.40–0.15	11
Длина хвостовой иглы / длина тела	0.18±0.06	0.35–0.05	36
Высота створок/длина тела	0.76±0.06	1.06–0.63	8

Брюшной край раковины снабжен зубчиками, покрывающими не более 0.5 длины створок. Размеры и форма зубчиков могут различаться у разных особей. В популяции № 1 зубчики обычно довольно тонкие и находятся на некотором расстоянии друг от друга (рис. 2 д). В популяции № 2 чаще, наоборот, — зубчики широкие и

расположены вплотную друг к другу (рис. 2 е). На внутренней стороне брюшного края створок идет ряд тонких волосков (рис. 2).

Таблица 2. Морфометрические показатели партеногенетических самок *Daphnia curvirostris* в популяции № 2 (2005 г.) (n = 140)

Показатель	$\bar{x} \pm \sigma$	max–min	Cv, %
Общая длина (длина тела + длина головы), мм	1.92±0.27	2.61–1.34	14
Длина тела, мм	1.56±0.24	2.19–1.09	15
Длина головы/длина тела	0.23±0.02	0.30–0.18	10
Длина хвостовой иглы / длина тела	0.30±0.05	0.43–0.17	16
Высота створок/длина тела	0.80±0.06	0.98–0.67	7

Таблица 3. Морфометрические показатели партеногенетических самок *Daphnia curvirostris* в рассмотренных популяциях (n = 744)

Показатель	$\bar{x} \pm \sigma$	max–min	Cv, %
Общая длина (длина тела + длина головы), мм	1.87±0.42	3.43–1.13	23
Длина тела, мм	1.53±0.37	2.9–0.8	24
Длина головы/длина тела	0.22±0.03	0.4–0.15	15
Длина хвостовой иглы/длина тела	0.20±0.08	0.43–0.05	42
Высота створок/длина тела	0.77±0.07	1.0–0.6	9

При описании партеногенетических самок *D. curvirostris* в работе ряда авторов (Kotov et al., 2006) отмечено, что в задней части створок волоски разделены на короткие ряды длинными щетинками, снабженными по наружному краю волосками. В рассмотренных в данной работе популяциях у дафний на задней части раковины волоски более длинные, собраны в группы, а щетинок, снабженных волосками, не было найдено (рис. 2 д, е). Ближе к средней части раковины волоски становятся короче, тоньше, и разделены простыми щетинками (рис. 2 ж). По направлению к переднему концу тела волоски все больше укорачиваются и, наконец, совсем исчезают (рис. 2 з). На спинной стороне раковины хорошо развитые зубчики покрывают не более 1/3 длины створок. У некоторых особей популяции № 2 за ними следует ряд очень мелких зубчиков. У части дафний зубчики на спинной стороне могут отсутствовать.

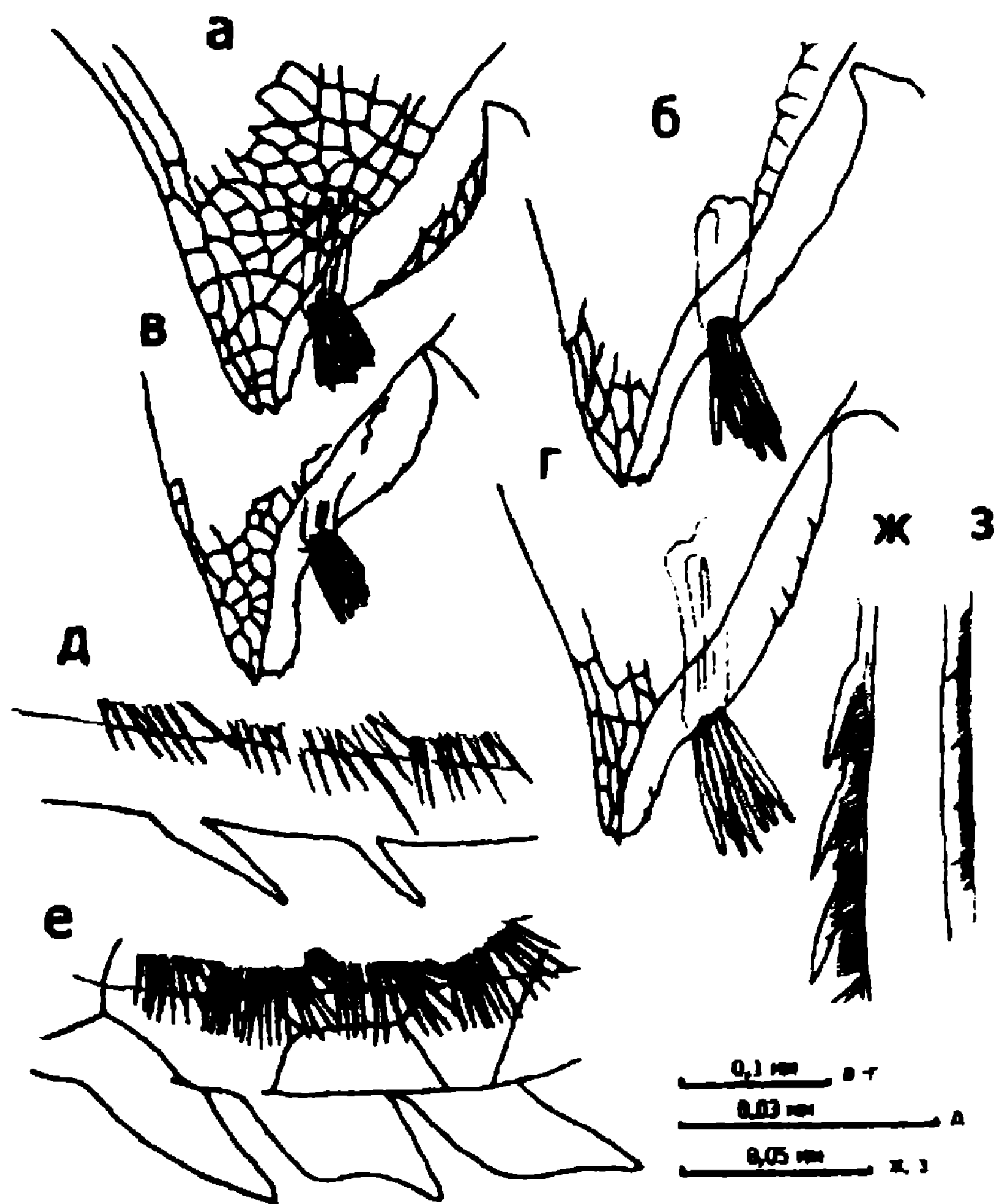


Рис. 2. Детали строения партеногенетических самок *Daphnia curvirostris*: а-г — рострум; д-з — щетинки на внутренней стороне брюшного края створок, д, е — задней части, ж — средней части, з — передней части.

Голова *D. curvirostris* заметно уже створок, равномерно округлая, часто несколько скошена в передне-верхней части. В задне-верхней части голова, обычно, в разной степени вогнута. В популяции № 2 у большинства особей такой вогнутости нет. Брюшной киль головы развит, продолжается перед глазом. Нижний край головы слабовогнутый или почти прямой (рис. 3). В популяции № 2 найдены единичные экземпляры с чрезвычайно вогнутым краем головы, так называемым «романским носом», который Беннинг (1941) приводил как систематический признак *D. pulex* var *curvirostris* Eulmann, 1886. Такая форма не является нормой и встречается у разных видов дафний. Между относительной длиной головы и длиной тела коэффициент корреляции средний (-0.52). Обычно значительная взаимосвязь длин головы и тела наблюдается в популяциях дафний, способных формировать шлем. Для видов, не имеющих шлема, такое явление менее характерно.

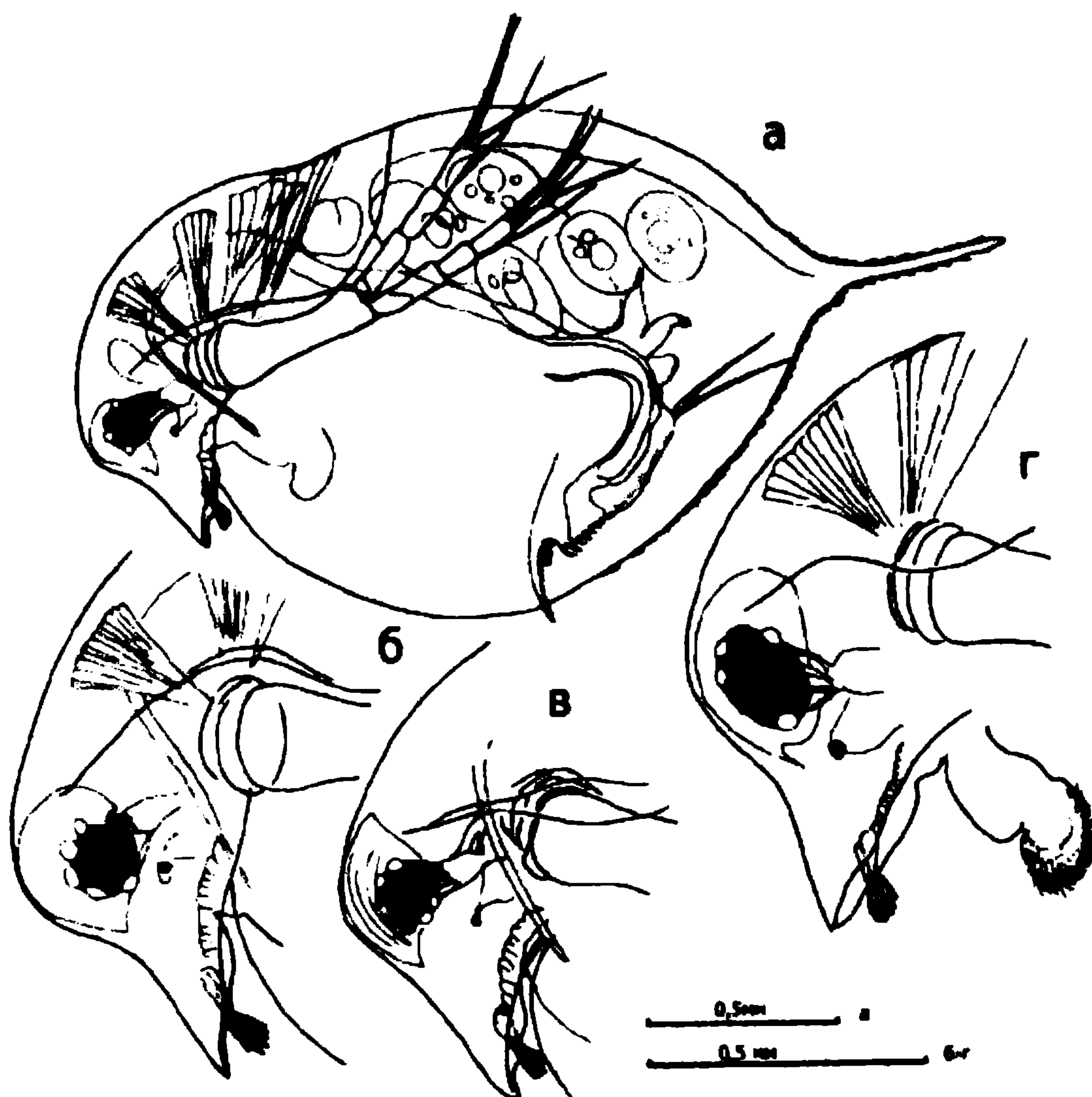


Рис. 3. Партеногенетические самки *Daphnia curvirostris*: а — внешний вид; б-г — голова.

Длина и ширина роострума значительно варьируют (рис. 2, 3). Так, в популяции № 1 у большинства особей роострум длинный и тонкий, а в популяции № 2 чаще встречается более короткий и широкий. Кончик роострума может быть как в разной степени загнутым назад (рис. 2 в), так и прямым (рис. 2 б), или даже слегка выгнутым вперед (рис. 2 г). Эстетаски разной длины, обычно короче дистального конца роострума (расстояния между кончиком роострума и основанием антеннулы), реже бывают такой же длины или несколько длиннее (рис. 2 б, г). Выраженность медиального гребня головы довольно переменна. Его относительная ширина колеблется от 0.08 до 0.23. Глаз крупный, глазная капсула примыкает или почти примыкает к переднему краю головы. Пигментное пятно хорошо различимо

Хвостовая игла обычно находится на одной линии с продольной осью тела, но может немного или даже сильно загибаться вверх. Как внутрипопуляционная, так и межпопуляционная изменчивость относительной длины хвостовой иглы высокая (табл. 1–3). Корреляция между длиной тела и относительной длиной хвостовой иглы незначительна (0.16).

У дафний из популяции № 2 дистальный конец базиподита и дистальные концы первого, второго, третьего члеников экзоподита и первого, второго члеников эндоподита плавательной антенны вооружены многочисленными, хорошо развитыми зубчиками (рис. 4).

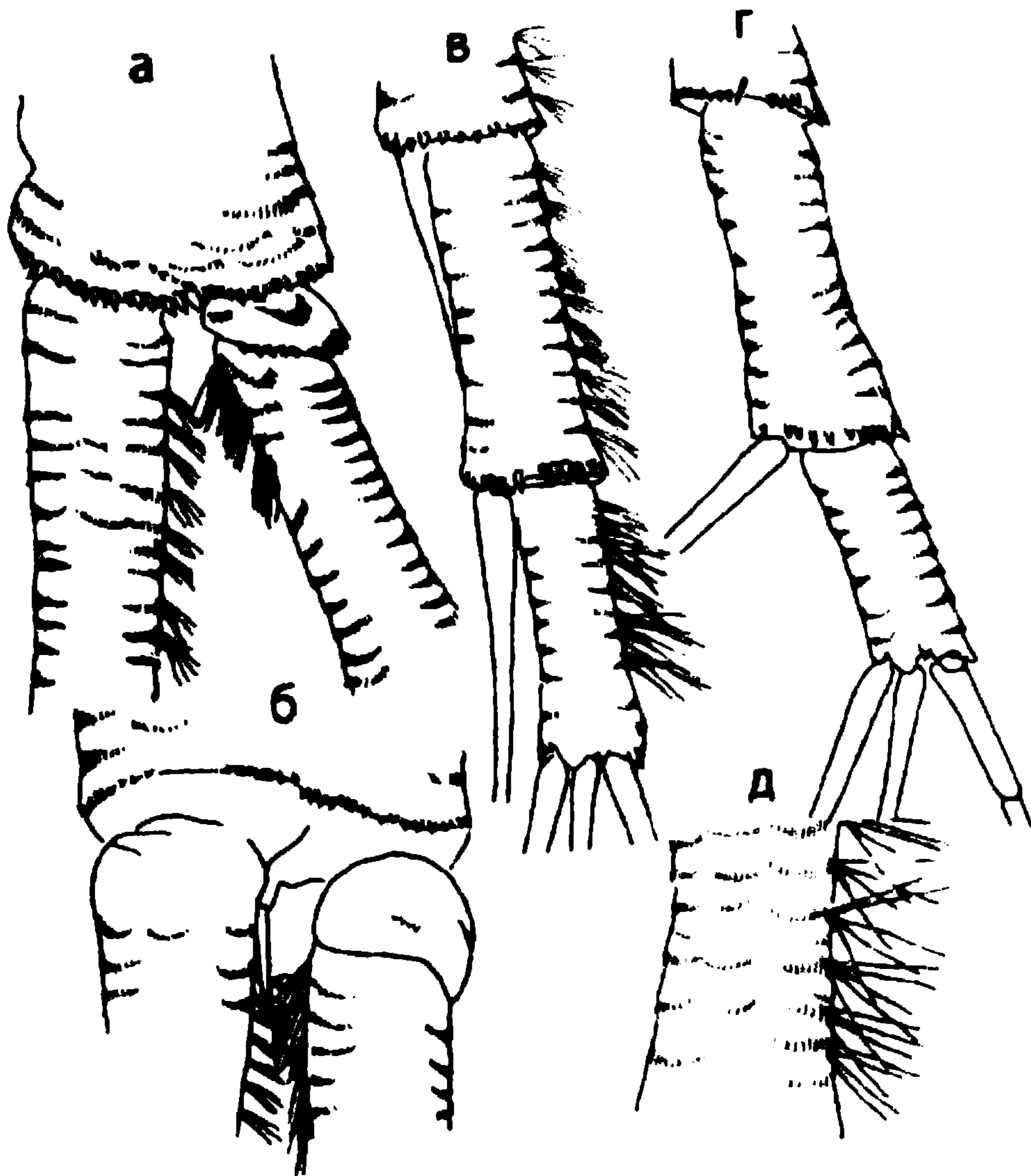


Рис. 4. Антенны II *Daphnia curvirostris*: а–б — наружная и внутренняя части базиподита; в — дистальный конец первого, второй и третий членик экзоподита; г — дистальный конец второго, третий и четвертый членик экзоподита; д — фрагмент второго членика эндоподита.

У рачков из популяции № 1 зубчики развиты слабо или их почти нет. Внутренние стороны второго членика экзоподита и третьего членика эндоподита густо усажены длинными мягкими волосками. На первом и втором членике эндоподита, с внутренней стороны, расположены пучки более тонких волосков. Степень развитости волосков различна у разных особей как внутри, так и между популяциями. Сенсорная щетинка (рис. 4 б) с задней стороны дистального конца базиподита плавательной антенны также может быть разной длины.

Постабдомен удлинненный, его брюшной край, перед абдоминальными зубчиками, почти прямой или слегка вогнутый (рис. 5).

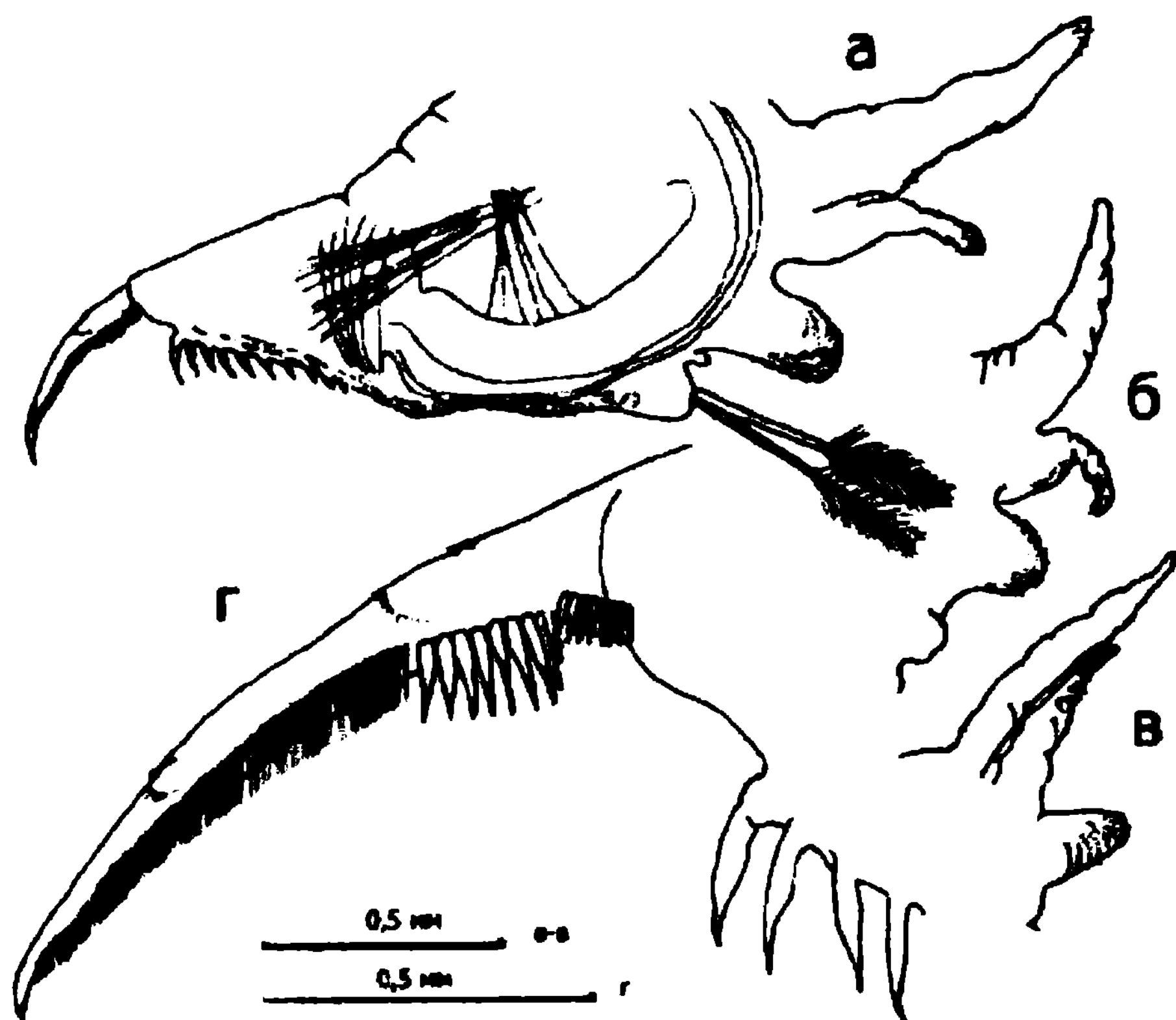


Рис. 5. Постабдомен самки *Daphnia curvirostris*: а — постабдомен; б-в — абдоминальные выросты; г — абдоминальный коготок.

Край с зубчиками может быть прямым, слегка выпуклым или, реже, слегка вогнутым. Три абдоминальных выроста хорошо развиты. Первый вырост самый длинный, слегка загнут вверх, если покрыт волосками, то только в верхней части. Вторым короче первого и обычно загнут вниз, иногда не загнут, покрыт немногочисленными мелкими волосками. Третий имеет куполообразную или треугольную форму, хорошо выражен и также снабжен волосками. Число пар абдоминальных зубчиков колеблется от 8 до 15, кроме этого, может быть еще несколько совсем мелких зубчиков на пре-

анальном крае постабдомена. Брюшная часть постабдомена незначительно покрыта мелкими волосками. Две абдоминальные щетинки относительно короткие. Их базальные сегменты короче дистальных. Абдоминальные коготки снабжены тремя группами шипиков: проксимальная группа состоит из 8–10 шипиков, средняя — из 7–11 более толстых и длинных шипов, последняя — из ряда мелких щетинок вдоль боковой стороны коготка (рис. 5 г).

В исследованных водоемах распределение по размерам и признакам дафний в отдельной популяции было нормальным. Однако, в популяции № 1 в начале сезона 2005 г. популяция состояла из двух групп партеногенетических самок, четко различающихся длиной тела и количеством продуцируемых яиц, — крупных самок (вышедшие из покоящихся яиц) и более мелких (их потомство). Соотношение размерных групп было примерно одинаковое (табл. 4).

Таблица 4. Морфометрические показатели партеногенетических самок *Daphnia curvirostris* в популяции № 1 (20.05.2005 г.) (n = 139)

Показатель	Группы						
	«Крупные»			«Мелкие»			«Крупные» - «Мелкие»
	$\bar{X} \pm \sigma$	max-min	Cv, %	$\bar{X} \pm \sigma$	max-min	Cv, %	Cv, %
Общая длина (длина тела + длина головы), мм	3.00±0.20	3.43–2.63	7	2.23±0.12	2.43–1.86	5	15
Длина тела, мм	2.52±0.18	2.86–2.2	7	1.84±0.10	2.04–1.53	6	15
Длина головы/длина тела	0.19±0.01	0.22–0.16	7	0.21±0.01	0.24–0.19	7	8
Длина хвостовой иглы / длина тела	0.18±0.04	0.26–0.13	21	0.25±0.03	0.28–0.19	11	23
Высота створок / длина тела	0.81±0.04	0.88–0.72	5	0.75±0.03	0.8–0.7	4	6

И.Н. Андронникова (1998) отмечала одновременное присутствие двух разноразмерных групп для другого вида дафнии *D. cristata* в оз. Малое Луговое. Самки имели четко выраженные отличия в размерах и индивидуальной плодовитости. В весенний период доля крупных особей *D. cristata* значительно превышала долю мелких. Ранее И.К. Ривьер (1973) отмечала наибольшую длину тела *D. pulex* у особей, вышедших весной из эфиппиумов.

Максимальная общая длина тела дафний из рассмотренных популяций больше, чем отмеченная в литературе, что расширяет размерный ряд этого вида.

Эфиопиальные самки. Как средняя, так и максимальная, общая длина и длина тела эфиопиальных *D. curvirostris* меньше, чем у партеногенетических самок (табл. 5).

Таблица 5. Морфометрические показатели эфиопиальных самок *Daphnia curvirostris* в популяции № 1 (2004–2005 гг.) (n = 160)

Показатель	$\bar{x} \pm \sigma$	max–min	Cv, %
Общая длина (длина тела + длина головы), мм	1.6±0.12	2.0–1.3	7
Длина тела, мм	1.3±0.11	1.7–1.1	8
Длина головы / длина тела	0.2±0.02	0.3–0.1	11
Длина хвостовой иглы / длина тела	0.1±0.04	0.3–0.1	28
Высота створок / длина тела	0.8±0.05	0.9–0.6	7

Брюшной край раковины выпуклый. Спинной край (край формирующегося эфиопиума) прямой или слегка выпуклый. Спинная пластинка вооружена многочисленными мелкими шипиками. Хвостовая игла входит в структуру эфиопиума (рис. 6). Корреляции между относительной длиной хвостовой иглы и длиной тела почти нет. Голова в задне-верхней части, перед эфиопиумом, имеет выступ. Вооружение створок, форма рострума, особенности плавающих антенн и постабдомена такие же, как у партеногенетических самок. Корреляция между относительной длиной головы и длиной тела средняя (–0.49). Относительная длина хвостовой иглы и головы несколько меньше, чем у партеногенетических самок, также наиболее вариабельна относительная длина хвостовой иглы. Изменчивость признаков в целом ниже. Корреляция между относительной шириной створок и длиной тела средняя (–0.41).

Самцы в рассмотренных популяциях имеют форму, характерную для данного вида. Спинной край и брюшной край раковины прямые (рис. 7). Максимальная ширина тела в передней части. На передне-брюшном крае раковины имеется выступ, в разной степени развитый у отдельных особей. На выступе и крае створок расположены длинные, мягкие, волнистые щетинки, покрытые тонкими волосками.

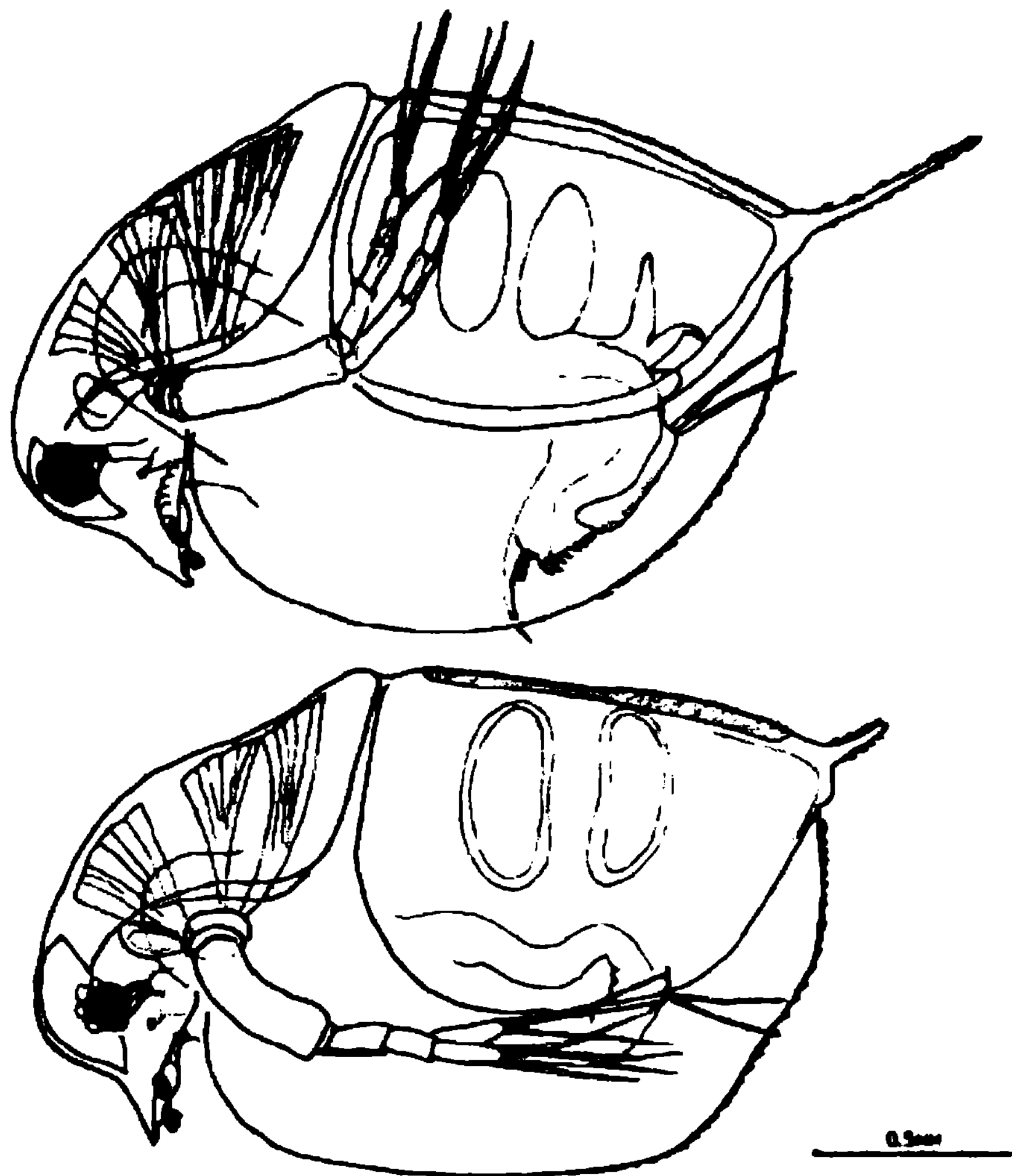


Рис. 6. Эфиппальные самки *Daphnia curvirostris*.

Хвостовая игла находится на одной линии с осью тела, ее максимальная относительная длина у рачков из популяции № 2 больше, чем из популяции № 1. Внутрипопуляционная изменчивость относительной длины хвостовой иглы средняя (табл. 6).

Таблица 6. Морфометрические показатели самцов *Daphnia curvirostris* в популяции № 1 (2004–2005 гг.) (n = 145)

Показатель	$\bar{x} \pm \sigma$	max–min	Cv, %
Общая длина (длина тела + длина головы), мм	1.04±0.08	1.31–0.86	8
Длина хвостовой иглы, мм	0.15±0.04	0.21–0.07	25
Длина хвостовой иглы / общая длина тела	0.14±0.04	0.22–0.07	26

Изменчивость этого признака для двух популяций резко возрастает (Cv = 43%), а вариабельность общей длины тела остается низкой. Корреляция между относительной длиной хвостовой иглы и

общей длиной тела довольно низкая (-0.34), но значительно выше, чем у самок.

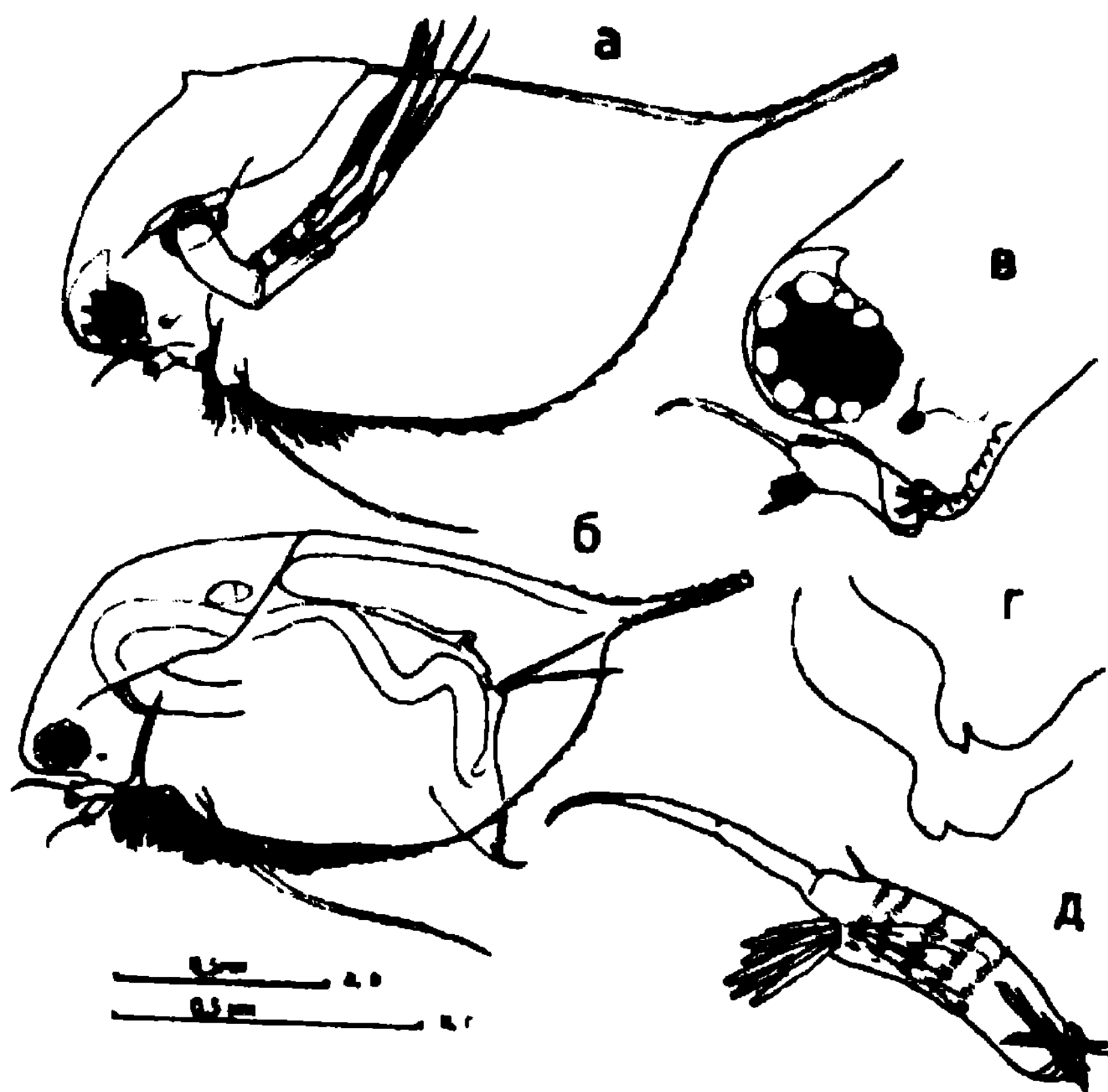


Рис. 7. Самцы *Daphnia curvirostris*: а, б — внешний вид; в — голова; г — варианты формы роострума; д — антенна I.

Голова спереди округлая, в верхне-задней части сильно скошенная. Рострум хорошо развит и может быть загнут назад (рис. 7 в, г). Глаз очень крупный, занимает почти всю глазную капсулу, пигментное пятно хорошо различимо.

У половозрелых самцов в популяции № 2 (у 8-ми из 13-ти найденных в рассмотренном материале) на верхнем крае головы есть зубчик (шейный шипик), обычно появляющийся только у молодки дафний (рис. 7 а). Зубчик направлен вперед, широкий, одиночный.

Антеннулы несколько изогнутые, часто дистальная часть основания значительно шире проксимальной части. Флагеллум загнут на конце, его длина такая же или немного больше, чем длина основания и в 3—4 раза больше, чем длина наиболее длинного эстетаска. Чувствительная щетинка в семь раз короче основания антеннулы и достигает дистального конца основания (рис. 7 д).

Постабдомен короче, чем у самок. Его брюшная часть перед зубчиками прямая или вогнутая, область на которой расположены

зубчики — слегка выпуклая. Первый абдоминальный выступ короткий, загнутый, остальные рудиментарны. Количество постабдоминальных зубчиков (8–10) и шипиков в группах на абдоминальном коготке (6–8 у основания коготка, 5–8 в средней группе), в среднем, меньше, чем у самок.

Неполовозрелые особи. У части неполовозрелых *D. curvirostris* отмечено наличие зубчиков на спинном крае головы (шейных шипиков) (рис. 8 а, б).

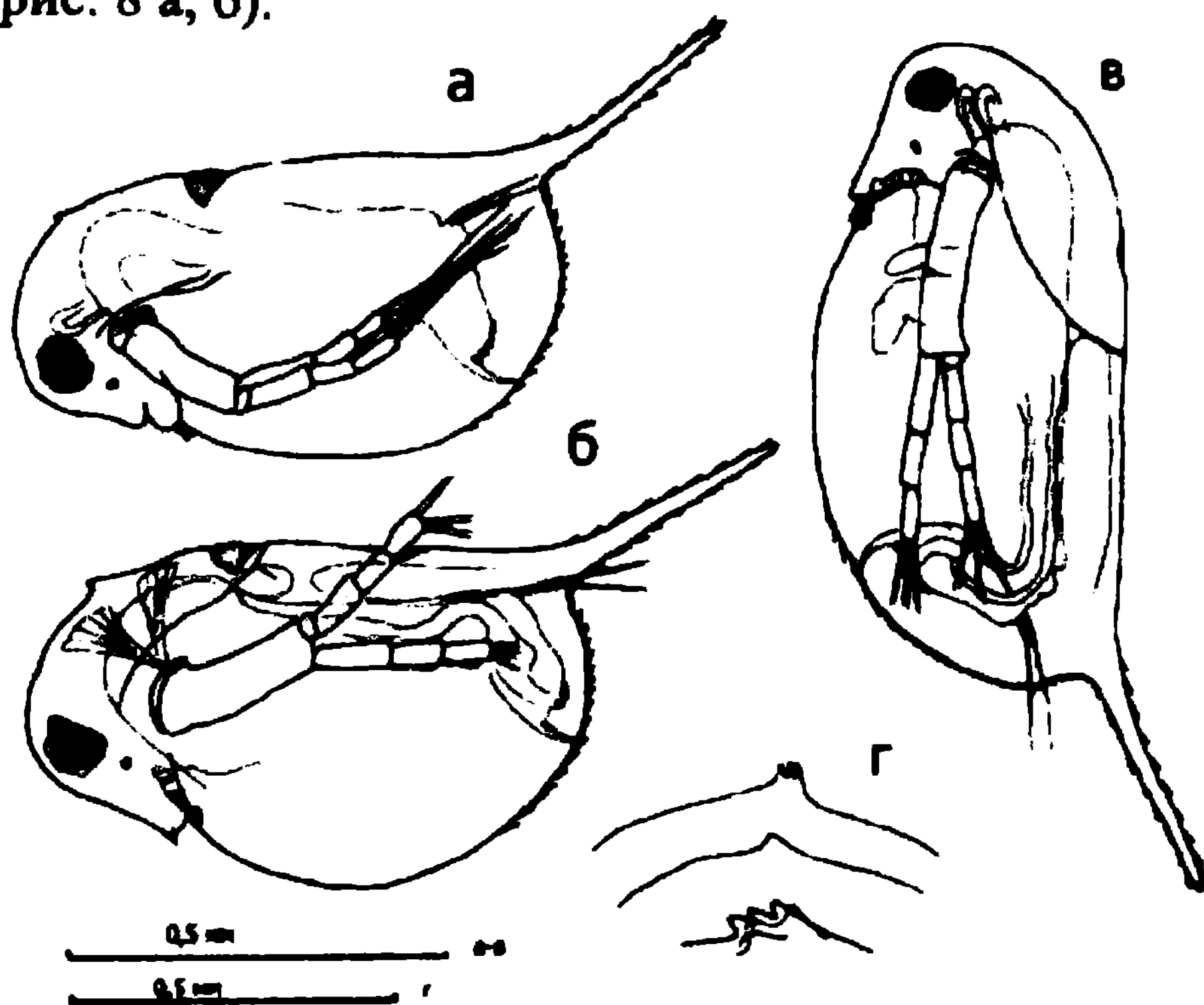


Рис. 8. Неполовозрелые *Daphnia curvirostris*: а — самец; б, в — самки; г — шейные шипики.

В популяции № 1 молодь в течение вегетационного периода (2004–2005 гг.) таких зубчиков не формировала (рис. 8 в). Только в начале сезона (20.02.2005 г.) обнаружены шейные шипики у 90% неполовозрелых самок и самцов разных возрастов. Шипик располагается на широком и высоком основании и, чаще, одиночный. У некоторых особей отмечено три и более шипиков, расположенных в одной плоскости или в разных плоскостях (рис 8 г). В популяции № 2 в 2005 г. шейные шипики формировали только особи, обитающие в углублении листового опада. В 2009 г. 50% самок и самцов 1-го и 2-го возрастов имели шипы. Шипик у молодки этой популяции — одиночный, маленький, находится непосредственно на головной капсуле (не имеет основания). Появление шейных шипиков ряд исследователей (Havel, Dodson, 1984; Havel,

1985) связывает с влиянием на них беспозвоночных хищников, например, личинок *Chaoborus*. В водоеме с популяцией дафний № 1 личинки *Chaoborus* не обнаружены, в водоеме № 2 личинки отмечены. По данным С.М. Глаголева (Glagolev, 1986), полученным при проведении экспериментов по влиянию личинок *Chaoborus* на дафний, молодь рачков с шипиками появляется как в присутствии, так и в отсутствии личинок. Подобные структуры отмечены у самцов и молоди ряда видов дафний в р. Латка (притоке Рыбинского водохранилища), где личинки *Chaoborus* отсутствовали или были малочисленны (Кирдяшева, 2004). В настоящее время ведутся исследования и других возможных причин формирования шейных шипиков у молоди дафний.

Следует отметить, что все дафнии в обеих популяциях были густо покрыты сувойками, а в популяции № 2 и другими эпибионтами неопределенной таксономической принадлежности.

Таким образом, наиболее изменчивым признаком у гамо- и партеногенетических *D. curvirostris* является относительная длина хвостовой иглы, наиболее стабильными — относительная длина головы и относительная высота створок.

В целом, изменчивость общей длины и длины тела низкая у гамогенетических особей, средняя — у партеногенетических самок.

Внутрипопуляционная изменчивость морфометрических признаков в популяции № 1 выше, чем в популяции № 2.

Заметная корреляция наблюдается: между относительной длиной головы и длиной тела всех самок, между относительной шириной створок и длиной тела гамогенетических самок, между относительной длиной хвостовой иглы и длиной тела у самок из популяции № 2 и самцов обеих популяций.

Межпопуляционная изменчивость *D. curvirostris* выше, чем внутрипопуляционная. Выявлены некоторые ранее недостаточно описанные особенности данного вида, которые должны учитываться при дальнейшей разработке систематики группы видов *D. curvirostris*.

Список литературы

- Андронникова И.Н. Основные итоги исследований ветвистоусых ракообразных гумифицированных водоемов // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 81–99.
- Бенинг А.Л. Кладоцера Кавказа. Тбилиси: Грузмедгиз, 1941. 384 с.

- Глаголев С.М. Род *Daphnia* // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2: Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1995. С. 48–58.
- Кирдяшева А.Г. Представители рода *Daphnia* нарушенной малой реки // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: Тез. докл II Всероссийской конф. Борок, 2004. С. 34–35
- Ривьер И.К. Особенности структуры популяции *D. pulex* (De Geer) во временных водоемах в районе Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 20. С. 21–25.
- Colborne J.K., Hebert P.D.N. The systematics of North American *Daphnia* (Crustacea: Anomopoda): a molecular phylogenetic approach // Phil. Trans R. Soc. Lon. V. 351. P. 349–360
- Glagolev S.M. Species composition of *Daphnia* in lake Glubokoe with notes on the taxonomy geographical distribution of some species // Hydrobiologia. 1986. V. 141. P. 55–82.
- Harding J.P. Crustacea: Cladocera // Res. Sci. Explor. Hidrobiol. Lac Taganyika. 1958. V. 3. P. 55–89.
- Havel J.E. Cyclomorphosis of *Daphnia pulex* spined morphs // Limnol. Oceanogr. 1985. V. 30(4). P. 853–861
- Havel J.E. Dodson S.I. *Chaoborus* predation on typical and spined morphs of *Daphnia pulex*: Behavior observations // Limnol. Oceanogr. 1984. V. 29 (3). P. 487–494.
- Hrbacek J. Systematics and biogeography of *Daphnia* species in the Northern temperate regions // Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 1987. V. 45. P. 44–48.
- Ishida S., Kotov A.A., Taylor D.J. A new divergent lineage of *Daphnia* (Cladocera: Anomopoda) and its morphological and genetical differentiation from *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 // Zool. J. Linn. Soc. 2006. V. 146 (3). P. 385–405.
- Kotov A.A., Ishida S., Taylor D.J. A new species in the *Daphnia curvirostris* (Cladocera: Anomopoda) complex from the eastern Palearctic with molecular phylogenetic evidence for the independent origin of nectateeth // J. Plankt. Res. 2006. V. 28 (11). P. 1066–1079.

NEW DATA ON THE MORPHOLOGY *DAPHNIA CURVIROSTRIS* EYLMANN (CLADOCERA: DAPHNIIDAE) IN TEMPORARY RESERVOIRS COASTAL RYBINSK RESERVOIR

A.G. Kirdyasheva

Institute for Biology of Inland Waters RAS, krylov@ibiw.yaroslavl.ru

The main morphological and morphometric characters of *Daphnia curvirostris* Eylmann, 1887 (Cladocera: Anomopoda: Daphniidae) from temporary water bodies in the vicinity of Rybinsk Water Reservoir are analyzed. Their variability was estimated within each population and between different populations. The relative length of caudal needle is the most variable character, while the relative height of head is the most stable character. Variability among populations is higher than that in each population.

ЗООПЛАНКТОН МИКРОКОСМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ

© 2010 г. А.В. Крылов, Д.В. Кулаков, И.В. Чалова, О.Л. Цельмович

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
1525742, п. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Показаны основные тенденции изменения химического состава воды и развития зоопланктона микрокосмов во время и после внесения продуктов жизнедеятельности птиц. По сравнению с контролем в опытных микрокосмах наблюдалась бóльшая концентрация биогенных, органических веществ и калия. Используемая в микрокосмах концентрация продуктов жизнедеятельности птиц вызывала хроническое токсическое воздействие. В период внесения продуктов в опытных микрокосмах независимо от наличия высших водных растений наблюдалась стимуляция зоопланктона. После прекращения поступления экскрементов показатели зоопланктона опытных микрокосмов без растений в большей степени соответствовали таковым в более трофных водах. При этом в опытных микрокосмах с ряской лишь часть показателей зоопланктона свидетельствовала об избыточном поступлении органических и биогенных веществ, а часть — скорее, об обратном процессе. Среди возможных причин формирования специфической структуры зоопланктона первостепенную роль играет ограниченное время воздействия, высшие водные растения и состав экскрементов птиц.

Изучение гидробиологического режима литоральной зоны водоемов и факторов среды, определяющих развитие в ней сообществ гидробионтов, являлось одной из научных проблем, привлекавших пристальное внимание Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского (Гидробиологический режим ..., 1976; Мордухай-Болтовской, 1974; Мордухай-Болтовской и др., 1958). Однако за рамками его внимания осталась жизнедеятельность позвоночных животных, изучение влияния которой — необходимое условие выявления всех факторов, играющих существенную роль в формировании биоресурсов и биологического разнообразия экосистем (Jones et al., 1994; Wright, Jones, 2004). В связи с этим представляет интерес изучение воздействия жизнедеятельности птиц, образующих

колонии в прибрежной зоне водоемов. В результате поступления продуктов их метаболизма в экосистеме в той или иной степени изменяются количество органических, биогенных и минеральных веществ (Hahn et al., 2007, 2008; Olson et al., 2005; Portnoy, 1990), структурно-функциональная организация сообществ гидробионтов (Головкин, 1970; Евдущенко, 1959; Чуйков, 1981; Longcore et al., 2006). Ранее авторами был изучен зоопланктон участков литоральной зоны водоемов, различающихся по трофическому статусу. Исследования проводили на Рыбинском водохранилище, оз. Чистое (бассейн Горьковского водохранилища, Ярославская обл., Некрасовский р-н), оз. Севан (Армения), малых озерах Пригорочное и Лакашинское (бассейн р. Оки, Рязанская обл., Спасский р-н). Было изучено влияние колониальных поселений речной крачки (*Sterna hirundo* L.), озерной или обыкновенной (*Larus rudibundus* L.) и армянской чайки (*L. armeniacus* Buturlin), серой цапли (*Ardea cinerea* L.) и смешанных колоний околотовных птиц: крачки черной (*Chlidonias niger* L.), белокрылой (*Ch. leucopterus* Temm.), белошекой (*Ch. hybrida* Pallas), речной (*Sterna hirundo*) (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2008, 2009; Крылов, Акопян, 2009; Кулаков и др., 2010 а, б). Были описаны черты структурной организации зоопланктона в зонах гнездовий, проявляющиеся независимо от трофического статуса водных объектов, а также специфические показатели, характерные для разных водных объектов. Было высказано предположение, что наблюдаемые отличия могут быть связаны с трофическим статусом водоемов, количеством гнездящихся птиц и степенью развития макрофитов. Снижение уровня воды в водохранилище и ограниченность времени сборов на других водоемах не позволили проследить изменения зоопланктона в местах гнездовий птиц после прекращения их активной жизнедеятельности.

Цель работы — экспериментальное изучение зоопланктона незарастающих и зарастающих макрофитами микрокосмов в период и после прекращения поступления продуктов метаболизма околотовных птиц.

Материал и методы исследования

Двенадцать лотков объемом 40 л заполнили отстоянной водопроводной водой, заселили зоопланктон, отловленный в 40 л воды природного водоема, в 6 лотков поместили по 82 г ряски. Через неделю адаптации провели первый отбор проб, после чего в 3 лотка

с ряской и в 3 лотка без ряски добавили продукты жизнедеятельности птиц (ПЖП). В предварительных экспериментах на лабораторной культуре *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg была определена концентрация ПЖП, вызывавшая стимуляцию плодовитости рачков. Максимальное количество потомства от одной самки в течение 7-ми суток отмечено при добавлении ПЖП в концентрации 1.0 г/л. Именно эта концентрация была использована при проведении исследований.

Таким образом, опыт состоял из 4-х серий в 3-х повторностях. Контрольными сериями служили лотки без ряски и с ряской, не испытывающие воздействия ПЖП, опытными — аналогичные лотки, испытывающие влияние ПЖП. Общая продолжительность эксперимента составила 12 недель, причем ПЖП поставляли в течение 6 недель. На протяжении всего времени эксперимента раз в неделю в микрокосмы добавляли по 100 мл хлореллы.

Зоопланктон отбирали 1 раз в неделю мерным сосудом объемом 1 л, процеживая через сеть с размером ячеек 64 мкм 5 л воды. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Всего было собрано и обработано 144 пробы (36 проб в каждой серии). Параллельно с отбором проб в одном варианте всех серий эксперимента отбирали воду для определения химических параметров по стандартным методикам, внесенным в Госреестр (Методика выполнения измерений биохимической..., 1997; Методика выполнения измерений массовой концентрации ионов аммония..., 1995; Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов..., 1995; Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрит-ионов..., 1995; Методика выполнения измерений массовых концентраций катионов..., 2007; Методика выполнения измерений массовых концентраций хлорид-ионов..., 2007; Методика определения..., 2007) и биотестирования на лабораторной культуре *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg (Методика определения токсичности..., 2007). Для того чтобы учесть стартовые различия количественных показателей зоопланктона в каждой серии опытов их анализ проводили не по абсолютным значениям в каждую дату наблюдений, а учитывали разницу от величин, зарегистрированных перед первым внесением ПЖП.

Результаты исследования

Химический состав воды в начале эксперимента во всех микрокосмах был достаточно однородным, хотя в присутствии ряски концентрации калия и нитрат-ионов была ниже в 3.5 и 10.0 раз соответственно. В течение эксперимента в обеих сериях контрольных микрокосмов концентрации всех исследованных компонентов химического состава воды изменялись незначительно. В контрольном микрокосме с ряской концентрации калия и нитрат-ионов, а также органического вещества (по ХПК) и БПК₅, были ниже, чем в контроле без ряски, а количество аммонийного азота не различалось (табл. 1).

Таблица 1. Средние величины химических параметров воды в разные периоды эксперимента (мг/дм³)

Серия	К	ХПК	БПК ₅	NH ₄ (N)	NO ₃ (N)
Во время внесения ПЖП					
I	3.0 (2.8–3.3)	21 (13–32)	2.5 (1.1–5.0)	0.10 (0.03–0.22)	0.14 (0.01–0.31)
II	1.8 (1.4–2.1)	13 (9–18)	2.4 (0.7–3.3)	0.08 (0.02–0.21)	0.04 (0.03–0.08)
III	16.5 (9–22.5)	49 (40–82)	4.4 (1.5–6.8)	0.96 (0.17–2.59)	0.49 (0.34–0.94)
IV	18.2 (9–23.3)	47 (38–69)	7.0 (1.7–11.9)	1.98 (0.36–4.17)	0.25 (0.06–0.71)
После прекращения внесения ПЖП					
I	2.8 (2.6–3.1)	23 (14–33)	2.9 (2.3–3.2)	0.08 (0.05–0.12)	0.13 (0.05–0.25)
II	2.8 (2.5–3.1)	17 (12–23)	1.8 (1.1–2.1)	0.14 (0.06–0.21)	0.11 (0.05–0.14)
III	21 (18–24)	45.4 (36.6–56.4)	2.4 (0.7–4.4)	0.44 (0.4–0.47)	1.74 (1.6–1.97)
IV	20 (16–23)	43.8 (35.5–61.2)	3.6 (2.2–6.8)	0.5 (0.43–0.65)	0.39 (0.14–0.65)

Примечание. * Здесь, в табл. 2 и на рис. 1–3: I — контрольные микрокосмы без ряски; II — контрольные микрокосмы с ряской; III — микрокосмы без ряски, испытывающие влияние продуктов жизнедеятельности птиц, IV — микрокосмы с ряской, испытывающие влияние продуктов жизнедеятельности птиц.

Уже через 2 часа после внесения ПЖП в опытных микрокосмах концентрация органического вещества возросла вдвое, величина БПК₅ — в 3–3.5 раза, а концентрация аммонийного азота увели-

чилась в микрокосме без ряски в 4 раза, в микрокосме с ряской — в ~ 30 раз. Спустя неделю в опытном микрокосме без ряски концентрация аммонийного азота увеличилась (по сравнению с исходной водой) в 90 раз, а в присутствии ряски — в 70 раз, составив соответственно 2.59 мг N/дм³ и 2.13 мг N/дм³. Количество органического вещества возросло на 100% в микрокосме без ряски и на 25% в микрокосме с ряской. При этом величина БПК₅ в микрокосме без ряски была в 2 раза меньше, чем с ряской.

В опытном микрокосме без ряски концентрация аммонийного азота варьировала, достигнув после последнего внесения 1.27 мг N/дм³. В микрокосме с ряской его концентрация увеличивалась с каждым внесением ПЖП, достигнув максимальной величины 4.17 мг N/дм³. Изменения количества нитрат-ионов в микрокосме без ряски носили характер, обратный изменениям аммонийного азота. В микрокосме с ряской во время внесения ПЖП концентрация нитрат-ионов в среднем была в 2 раза ниже, а после прекращения внесения ПЖП — в 4 раза ниже, чем в микрокосме без ряски. Концентрация аммонийного азота, напротив, во время внесения ПЖП в микрокосме с ряской была вдвое выше, чем в микрокосме без ряски.

Величины ХПК, БПК₅ и количество калия возрастали в обеих сериях опытных микрокосмов, достигнув максимальной величины при последнем внесении. Среднее за время добавления ПЖП количество органического вещества было практически одинаковым в обоих опытных микрокосмах. Вместе с тем, в микрокосме с ряской величина БПК₅ превышала таковую в микрокосме без ряски в 1.5 раза.

После прекращения воздействия ПЖП количество органического вещества уменьшилось незначительно, но величина БПК₅ в обеих сериях опытных микрокосмов снизилась почти вдвое.

В среднем за все время эксперимента в опытных микрокосмах количество органического вещества и концентрация калия были сопоставимыми, в то время как величина БПК₅ и концентрация аммонийного азота в микрокосме без ряски были ниже, чем в присутствии ряски, а концентрация нитрат-ионов — выше.

Независимо от присутствия высших водных растений в опытных микрокосмах, как в период внесения ПЖП, так и после его прекращения, наблюдалось достоверное снижение количества потомства от одной самки *Ceriodaphnia affinis* в течение 7-ми суток

(рис. 1). Это свидетельствует о хроническом токсическом воздействии, вызываемом продуктами жизнедеятельности птиц при их поступлении в микрокосмы. Интересно отметить два факта: в период после прекращения поступления ПЖП в контрольном микрокосме без растений количество потомства достоверно снижалось, в то время как во всех остальных сериях — увеличивалось; в присутствии ряски в контрольных и опытных микрокосмах количество молоди всегда было меньше, чем в аналогичных микрокосмах, свободных от водных растений.

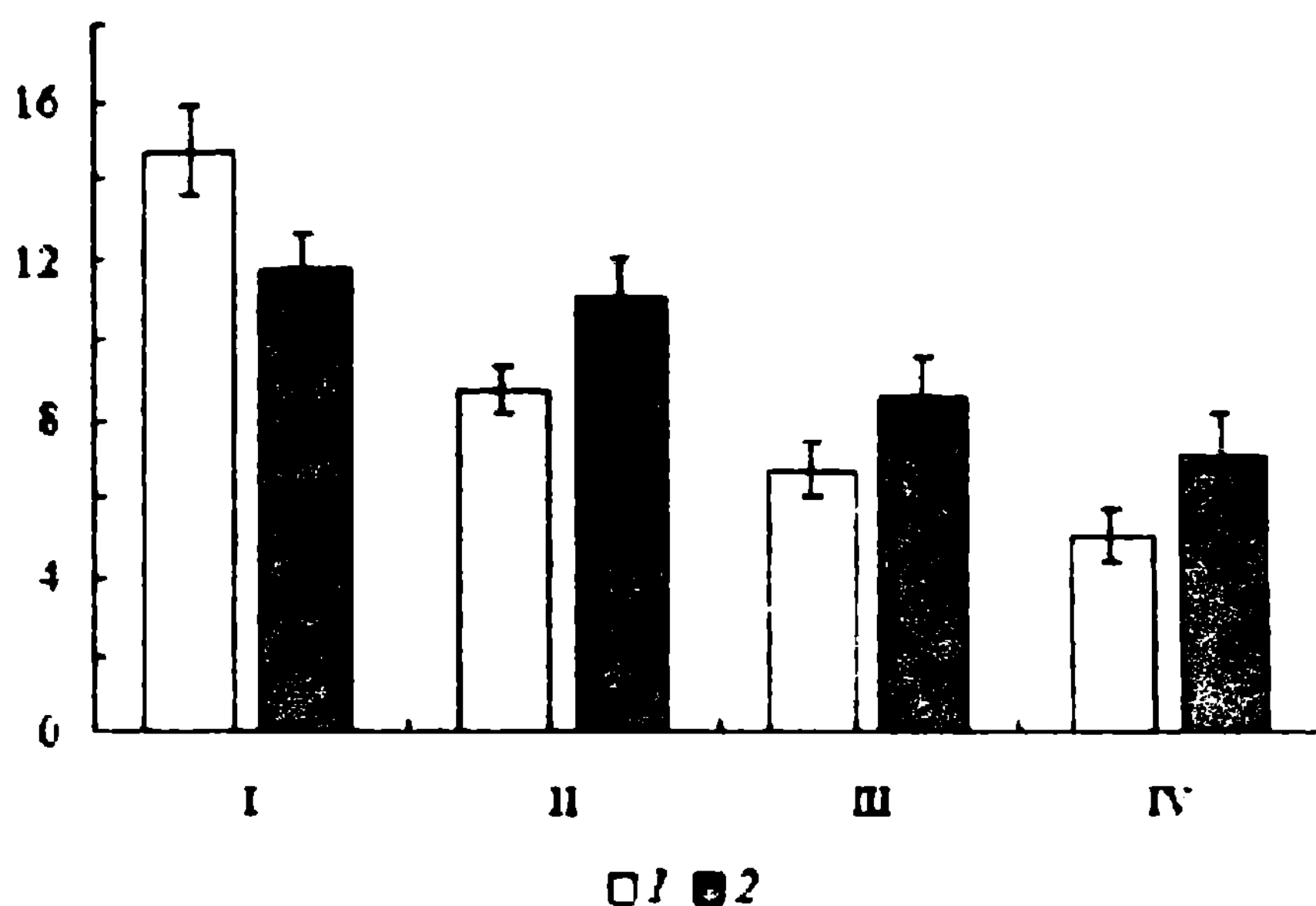


Рис. 1. Количество молоди ($M \pm m$) полученной в среднем от одной самки *Ceriodaphnia affinis* в период внесения продуктов жизнедеятельности птиц (1) ($n = 60$ для каждой серии) и в период после его прекращения (2) ($n = 50$ для каждой серии).

В среднем за одну съемку в период внесения ПЖП в микрокосмах без ряски число видов планктонных беспозвоночных увеличивалось за счет Cladocera и Rotifera несколько больше, чем в аналогичном контроле, не отмечено уменьшения количества видов Сopepoda, наряду с Rotifera сокращающих разнообразие в контрольной серии (рис. 2 а). В присутствии ряски изменение числа видов в обеих сериях имело сходный характер — снижалось разнообразие коловраток и веслоногих ракообразных, но в присутствии ПЖП уменьшение числа видов коловраток было менее выражено, чем в контроле.

В период после прекращения добавления ПЖП в зоопланктоне свободных от ряски микрокосмов уменьшалось число видов коловраток и веслоногих рачков, увеличивалось разнообразие ветвистых, причем в контроле эти тенденции были выражены сильнее (рис. 2 б). Среди ряски в зоопланктоне наблюдались аналогичные изменения, но в контрольных микрокосмах они были слабее.

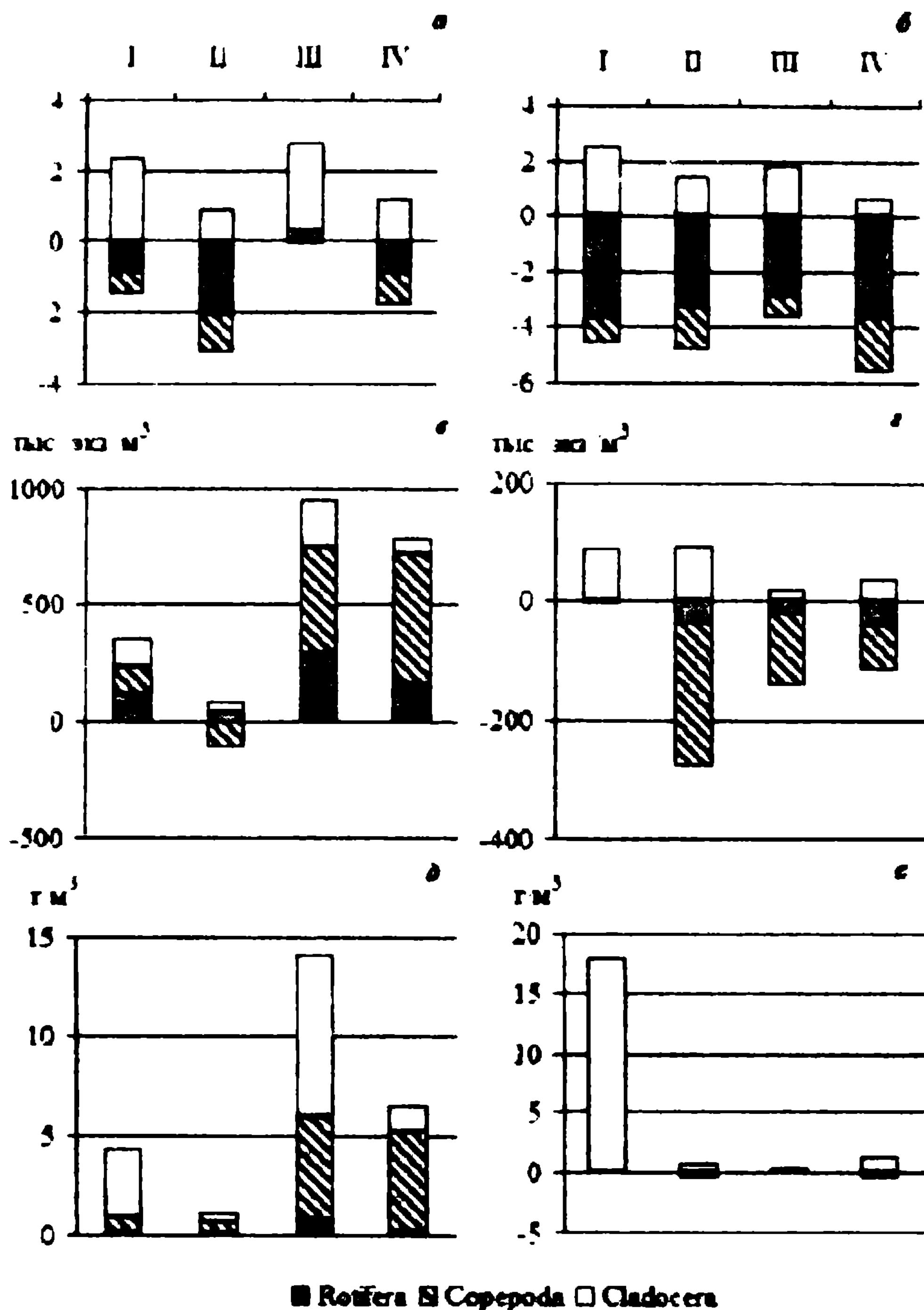


Рис. 2. Изменение числа видов (а, б), численности (в, г) и биомассы (д, е) зоопланктона относительно показателей в начале эксперимента в период поступления продуктов жизнедеятельности птиц (а, в, д) и после прекращения их поступления (б, г, е).

В период поступления ПЖП в опытных микрокосмах без ряски численность зоопланктона увеличивалась в среднем в 2.7 раза больше, чем в контроле (рис. 2 в). При этом в контроле максимально возрастала доля ветвистоусых рачков и несколько больше сокращалась доля веслоногих, а при поступлении ПЖП в большей степени увеличивалась доля коловраток (рис. 3 а). Среди доминан-

тов в обеих сериях отмечены науплиусы *Copepoda*, *Brachionus quadridentatus* (Hermann), *Lecane luna* (Müll.), *Eudiaptomus gracilis* (Sars), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller).

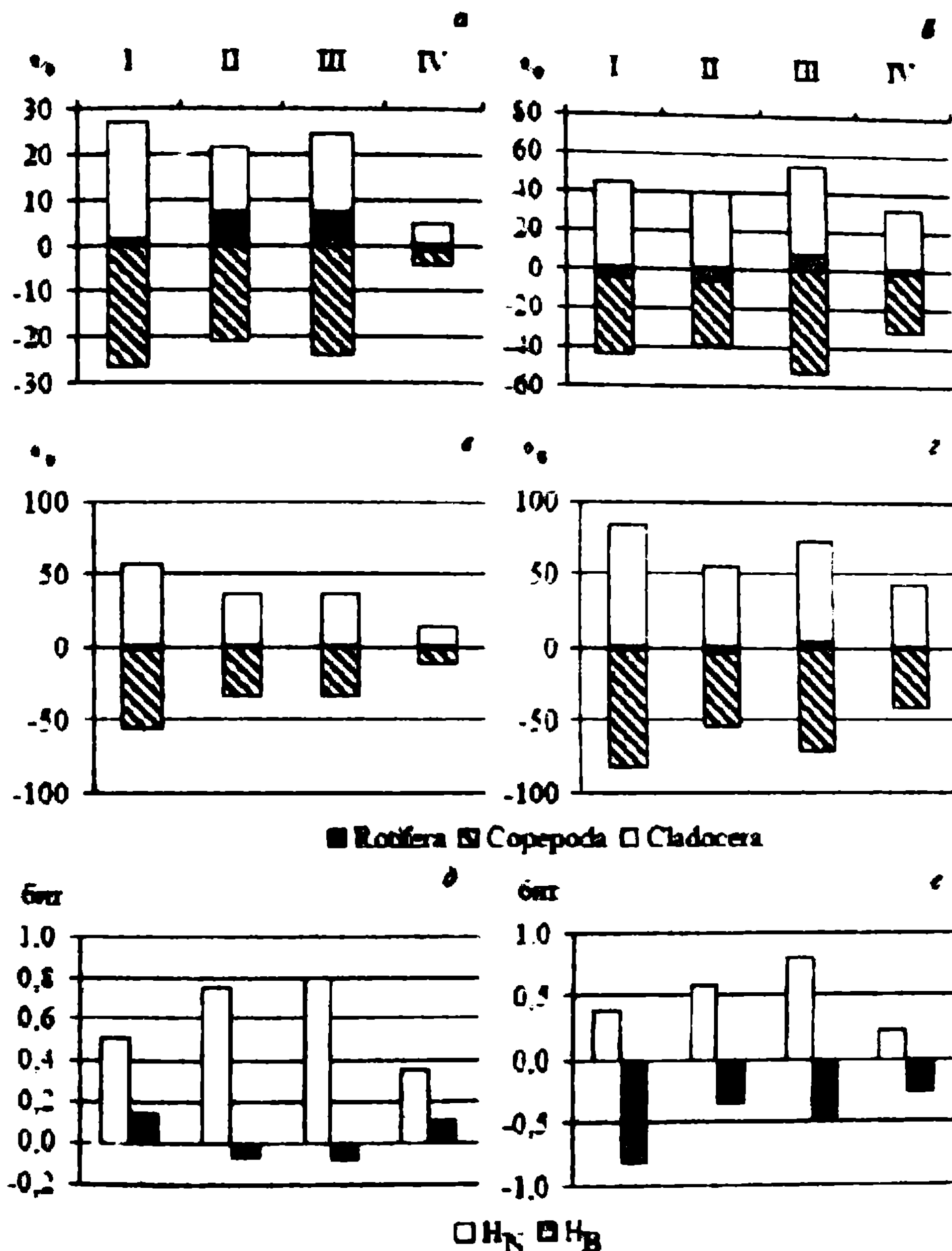


Рис. 3. Изменение доли таксономических групп в общей численности (а, б) и биомассе (в, г) зоопланктона, индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности (H_N) и биомассе (H_B) (д, е) относительно показателей в начале эксперимента в период поступления продуктов жизнедеятельности птиц (а, в, д) и после прекращения их поступления (б, г, е).

Необходимо сказать, что несмотря на отсутствие существенной разницы в видовом составе массово развивающихся организмов, зарегистрированы отличия в изменении числа доминантов относительно начальной даты наблюдений. Так, в контроле оно оста-

валось в среднем на одном уровне, а в присутствии ПЖП возрастало на 1 вид. В микрокосмах, испытывающих влияние ПЖП индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по численности, возрастал ~ в 2 раза больше, чем в контроле (рис. 3 д). Величина соотношения численности мирных и хищных зоопланктеров в опытных микрокосмах увеличивалась в 2.2 раза меньше, чем в контроле (табл. 2).

Таблица 2. Изменение соотношения численности мирных и хищных форм зоопланктеров ($N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$) и средней индивидуальной массы организмов (w) в экспериментальных микрокосмах относительно начальной даты наблюдения

Серия	$N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$	$w_{\text{общая}}$	w_{Rotifera}	w_{Copepoda}	$w_{\text{Cladocera}}$
В период внесения ПЖП					
I	0.99	0.0124	0.0017	0.0062	0.0283
II	-0.41	-0.0317	0.0017	-0.0049	0.0094
III	0.44	0.0149	0.0029	0.0111	0.0405
IV	0.11	0.0084	0.0020	0.0088	0.0213
После прекращения внесения ПЖП					
I	43.68	0.2091	-0.0198	0.0287	0.2101
II	-0.38	-0.0017	0.0010	0.0019	0.0088
III	-0.15	-0.0019	0.0004	0.0012	0.0219
IV	-0.54	-0.0087	0.0018	0.0073	0.0322

В контрольных микрокосмах с ряской численность зоопланктона уменьшалась, в условиях влияния ПЖП — увеличивалась (рис. 2 в). В контрольной серии возростала доля коловраток и ветвистоусых ракообразных, при влиянии ПЖП — только ветвистоусых, а сокращение доли веслоногих было в 5.6 раз меньше (рис. 3 а). Доминировали науплиусы и копеподиты веслоногих, *Testudinella patina* (Hermann), *Mytilina mucronata* (Müll.), *Brachionus quadridentatus* (Hermann), в отдельных случаях — *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) *Graptoleberis testudinaria* (Fischer). Число доминирующих видов в обеих сериях возрастало в среднем на 1 вид. Увеличение индекса Шеннона-Уивера в контрольных микрокосмах было выше, чем при поступлении ПЖП (рис. 3 д). Величина $N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$ в опытных микрокосмах возрастала, в то время как в контроле уменьшалась (табл. 2).

После прекращения добавления ПЖП во всех сериях опыта численность зоопланктона снижалась (рис. 2 г). Исключение наблюдалось лишь в контрольных микрокосмах без ряски, где сокращалась численность Rotifera, но возрастала общая численность

за счет увеличения плотности обеих групп Crustacea. В других сериях увеличивалась лишь численность Cladocera. Необходимо отметить, что в микрокосмах с ряской, куда ранее поступали ПЖП, изменения численности таксономических групп были менее выражены, чем в аналогичном контроле. В микрокосмах без ряски, ранее испытывающих влияние ПЖП, в большей степени, чем в контроле, возрастала доля коловраток и сокращалась доля веслоногих рачков (рис. 3 б). В микрокосмах с ряской, подвергавшихся влиянию ПЖП, увеличение доли ветвистоусых рачков и сокращение доли веслоногих было выражено в меньшей степени. В контрольных микрокосмах без ряски доминировали *Brachionus quadridentatus*, науплиусы веслоногих, *Chydorus sphaericus*; в микрокосмах, ранее испытывающих влияние ПЖП — науплиусы Copepoda и *Ch. sphaericus*; в контрольных микрокосмах с ряской — науплии и copepoditae Copepoda, *Ch. sphaericus*; в микрокосмах с ряской, подвергавшихся влиянию птиц — ювенильные веслоногие, *Cyclops vicinus* Uljanin и *Chydorus sphaericus*. В контроле без ряски изменения числа доминантов не отмечено, но в микрокосмах, в которые ранее поступали ПЖП, их количество возрастало в среднем на 1; в микрокосмах с ряской количество доминирующих видов увеличивалось, причем в контроле в среднем на 2 вида, а в микрокосмах, испытывавших воздействие ПЖП — на 1. В контрольных микрокосмах без ряски индекс Шеннона-Уивера увеличивался в меньшей степени, чем в микрокосмах с ПЖП, а в присутствии ряски — в большей, чем в аналогичном контроле (рис. 3 е). Величина $N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$ в опытных микрокосмах без ряски уменьшалась, а в контроле — возрастала; в обеих сериях микрокосмов с ряской $N_{Cladocera}/N_{Copepoda}$ сокращалось, причем в опытных это было выражено сильнее (табл. 2).

Максимальное увеличение биомассы зоопланктона в период добавления ПЖП наблюдалось в микрокосмах, подвергавшихся этому воздействию (рис. 2 д). В микрокосмах свободных от растений биомасса возрастала в 3.2 раза выше, чем в контроле, а в микрокосмах с ряской — в 6.1 раза. В контрольных микрокосмах увеличение доли ветвистоусых ракообразных и сокращение доли веслоногих было выражено в большей степени, чем в аналогичных микрокосмах с ПЖП (рис. 3 д). Состав доминирующих видов в сериях микрокосмов без ряски был сходным — *Eudiaptomus gracilis* (Sars), copepoditae Copepoda, *Daphnia longispina* O.F. Müller, *Chy-*

dorus sphaericus, а число доминантов относительно даты начала исследований не изменялось. В контрольных микрокосмах без ряски индекс Шеннона-Уивера увеличивался, в условиях влияния ПЖП — уменьшался, в то время как в присутствии растений наблюдалась обратная картина (рис. 3 д). В микрокосмах с ряской состав доминантов в основном был сходным и включал *Eudiaptomus gracilis*, *Cyclops vicinus*, копеподитов веслоногих, в отдельных случаях — *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *Graptoleberis testudinaria*, *Alona rectangula* Sars и *Acroperus harpae* Baird. В контроле число доминирующих видов сократилось в среднем на 1 вид, а в условиях влияния птиц оставалось неизменным. В обеих сериях опытных микрокосмов наблюдалось увеличение средней индивидуальной массы зоопланктеров в большей степени, чем в контрольных (табл. 2).

После прекращения добавления ПЖП в микрокосмах без ряски ранее подверженных влиянию птиц биомасса зоопланктона увеличивалась значительно меньше, чем в аналогичном контроле. Причем в контроле возрастала биомасса всех таксономических групп, а в микрокосмах, куда до этого поставлялись ПЖП — лишь *Cladocera* (рис. 2 е). В микрокосмах, испытывавших влияние ПЖП, несколько ниже было увеличение доли *Cladocera* и *Rotifera* и уменьшение доли *Coepoda* (рис. 3 з). В контрольной серии доминировали *Daphnia longispina*, *D. pulex* Leydig, *Chydorus sphaericus*, в отдельных случаях — *Coepoditae* *Coepoda* и *Brachionus quadridentatus*. В микрокосмах, куда ранее поставлялись ПЖП, массово развивались *Daphnia longispina*, копеподиты циклопов *Coepoda*, *Chydorus sphaericus*, *Cyclops vicinus*, в отдельных случаях — *Graptoleberis testudinaria*, *Bosmina longirostris* (O.F. Müller). Число доминирующих видов относительно начальной даты исследований в среднем оставалось неизменным. Средняя индивидуальная масса зоопланктеров в опытных микрокосмах уменьшалась, в то время как в контрольных — увеличивалась (табл. 2). Необходимо отметить, что при этом в микрокосмах, подвергавшихся воздействию ПЖП, возрастала средняя индивидуальная масса коловраток, а в фоновых — уменьшалась.

В присутствии ряски биомасса зоопланктона возрастала за счет *Cladocera*, причем в большей степени (в 2 раза) это было выражено в микрокосмах, ранее испытывающих влияние ПЖП (рис. 3 з). Однако здесь в меньшей степени увеличивалась их доля в общей био-

массе и уменьшалась доля веслоногих. В контрольных микрокосмах доминировали *Chydorus sphaericus*, *Cyclops vicinus*, nauplii и copepoditae Copepoda, в отдельных случаях — *Graptoleberis testudinaria*, *Alona rectangula*, *Acroperus harpae*; в микрокосмах, находившихся под влиянием птиц — *Daphnia longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Cyclops vicinus*, copepoditae Copepoda, в отдельных случаях — *Graptoleberis testudinaria* и *Testudinella patina*. Число доминантов в контрольных микрокосмах с ряской сокращалось в среднем на 1 вид, в микрокосмах, ранее испытывающих воздействие ПЖП, оставалось на одном уровне. Индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по биомассе, во всех сериях снижался, причем в микрокосмах, ранее испытывающих влияние ПЖП, это было менее выражено (рис. 3 e). Средняя индивидуальная масса зоопланктеров, а также отдельно коловраток и ветвистоусых рачков в опытных микрокосмах была ниже, чем в контрольных, а веслоногих ракообразных — выше (табл. 2). Средняя индивидуальная масса зоопланктеров обеих серий микрокосмов сокращалась, но в опытных это происходило в большей степени, чем в контроле (табл. 2). Однако в микрокосмах, подвергавшихся воздействию ПЖП, средняя индивидуальная масса организмов отдельных таксономических групп увеличивалась больше, чем в фоновых.

Обсуждение результатов

Проведение экспериментов с продуктами жизнедеятельности птиц в искусственных экосистемах весьма проблематично. Так, например, при изучении влияния экскрементов канадских гусей (*Branta canadensis* L.) было показано, что весомого изменения содержания форм и общего азота, и фосфора, а также хлорофилла «a» в экспериментальных мезокосмах не наблюдалось (Unckless, Makagewicz, 2007). Высказанное предположение, что поступающие питательные вещества быстро вступают в круговорот, или, находясь в неорганической мало растворимой форме, осаждаются, подтверждают и результаты некоторых исследований природных водоемов (Крылов и др., 2009; Gwiazda, 1996). Продукты жизнедеятельности птиц, добавляемые нами в микрокосмы, вызывали увеличение содержания биогенных веществ до величин, соответствующих грязным и очень грязным водам (Драчев, 1964), и превышающих аналогичные показатели, регистрируемые на участках природных водоемов, испытывающих влияние продуктов жизнедеятельности птиц.

В частности, в 2009 г. в защищенном мелководье Рыбинского водохранилища в зоне влияния колонии птиц сем. *Lagidae* содержание аммонийного азота не превышало 0.44 мг/дм^3 , а на мелководье оз. Чистое в зоне влияния колонии *Ardea cinerea* — 1.08 мг/дм^3 (неопубликованные данные). Следовательно, применяемое нами воздействие могло быть сильнее, чем в природе, что указывает на неудачно выбранную концентрацию или невозможность воспроизвести природную ситуацию в искусственной системе без грунтового комплекса, но может помочь сделать более однозначные выводы об изменении химических параметров воды и реакции зоопланктона на продукты жизнедеятельности птиц. В то же время, содержание органического вещества соответствует таковому на участках природных водоемов, испытывающих влияние птиц. Так, на мелководье Рыбинского водохранилища летом 2009 г. по нашим наблюдениям оно составляло $30\text{--}60 \text{ мг/дм}^3$.

О высокой концентрации ПЖП, вызывающей хроническое токсическое воздействие, свидетельствуют также и данные биотестирования, проведенного на *Ceriodaphnia affinis*. При этом важно отметить, что разовое воздействие ПЖП в концентрации 1 г/л вызывало стимуляцию размножения ракообразных, а долговременное — угнетение.

При сопоставимых количествах органического вещества в обоих опытных микрокосмах, большая величина БПК₅ в присутствии ряски позволяет предположить, что состав органического вещества неодинаков: в микрокосме с ряской органическое вещество менее стойкое к биохимическому окислению.

Различия в динамике концентраций аммонийного азота под воздействием ПЖП в микрокосмах с ряской и без нее, вероятно, обусловлены различным составом бактериопланктона. Процесс нитрификации в микрокосме без ряски начинается через неделю после первого внесения ПЖП, в то время как в микрокосме с ряской этот процесс отмечен лишь спустя месяц. В отсутствии ряски процесс снижения концентрации ионов аммония сопровождается ростом концентрации нитрат-ионов, особенно заметным после прекращения воздействия ПЖП. В микрокосме с ряской, напротив, снижение концентрации аммонийного азота не приводит к увеличению содержания нитратного азота, который, видимо, активно потребляется ряской.

После прекращения воздействия ПЖП происходит активная минерализация органических веществ, концентрация их снижается. Процессы нитрификации приводят к уменьшению содержания аммонийного азота. Низкая концентрация нитратного азота в микрокосмах с ряской (как под влиянием ПЖП, так и после его прекращения) позволяет предположить, что в естественных условиях при наличии высшей водной растительности потребление нитратного азота будет еще более активным.

Несмотря на то, что результаты опыта не позволили получить достоверные отличия между зоопланктоном контрольных и экспериментальных микрокосмов, выявлены основные тенденции изменения параметров при воздействии продуктов жизнедеятельности птиц. В период их поступления наблюдалась стимуляция развития зоопланктона опытных микрокосмов относительно контроля, кроме этого здесь возрастала доля коловраток в общей численности и биомассе сообщества. Такие изменения зоопланктона наблюдаются в природных водоемах на начальных стадиях эвтрофирования (Андроникова, 1996). При этом по сравнению с контролем в зоопланктоне опытных микрокосмов отмечено не просто сохранение комплекса доминирующих видов, но и увеличение их числа, повышение индексов Шеннона-Уивера, доли веслоногих ракообразных, средней индивидуальной массы организмов, снижение величины $N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$. Необходимо отметить, что изменения зоопланктона экспериментальных микрокосмов проявлялись независимо от наличия высших водных растений, но в их присутствии минимально изменялось соотношение таксономических групп, а увеличение индекса видового разнообразия было выражено слабее, чем в контроле.

Еще большее влияние присутствие высших водных растений оказывало в период после прекращения поступления ПЖП. В опытных микрокосмах без ряски большая часть изменений зоопланктона соответствовала параметрам при продолжающемся эвтрофировании: сокращалась общая численность, увеличивалась доля Rotifera в общей численности и биомассе, величина $N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Copepoda}}$, в значительно меньшей степени возрастала биомасса, снижалась средняя индивидуальная масса организмов. Одновременно часть изменений зоопланктона микрокосмов, ранее испытывающих влияние ПЖП, не соответствовала таковым при избыточном поступлении органических и биогенных веществ. В частности,

здесь увеличивалось число доминантов, в то время как в контроле оно оставалось неизменным, в большей степени возрастала доля *Soropoda* в общей численности, повышался индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по численности, в меньшей степени сокращался индекс, рассчитанный по биомассе. В опытных микрокосмах с ряской в этот период лишь часть показателей зоопланктона свидетельствовала об избыточном поступлении органических и биогенных веществ, а часть свидетельствовала, скорее, об обратном процессе. Так, по сравнению с контролем здесь в 2 раза больше увеличивалась биомасса зоопланктона и в 2.5 раза меньше снижалась его численность, в большей степени возрастала биомасса ветвистоусых рачков, но в меньшей — сокращалась численность веслоногих, изменялась доля таксономических групп и величина индексов Шеннона-Уивера, одновременно уменьшалась средняя индивидуальная масса зоопланктеров.

Среди множества возможных причин формирования столь специфичных показателей зоопланктона в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц выделим, на наш взгляд, две основные. Причем, на настоящий момент они основаны на анализе литературных данных и требуют дальнейшего глубокого исследования.

1. Ограниченное время поступления ПЖП, которое в природе зависит от сроков гнездования птиц. При поступлении значительного объема биогенных и органических веществ за короткий период, ограниченный в данном случае сроками гнездования птиц, возможно проявление только эффекта стимуляции развития гидробионтов. Такой эффект отмечен для зон смешения природных и сточных вод на малых водотоках (Крылов, 2005; Жгарева, 2007). В случае постоянного влияния избыточного количества органических и биогенных веществ в течение вегетационного периода даже на водотоках наблюдается деградация сообществ гидробионтов.

2. Специфическая реакция гидробионтов на продукты жизнедеятельности птиц. Так, Л.П. Брагинский (1957) исследовал влияние разных видов удобрений на развитие зоопланктона прудов. При использовании вико-овсяной смеси, навоза, минеральных азотных и азотно-фосфорных удобрений массовое размножение руководящих форм зоопланктона носило характер кратковременной вспышки. Когда в качестве удобрения использовали утиный помет, сообщество было количественно богатым в течение всего

периода наблюдений. При изучении влияния удобрения продуктами жизнедеятельности водоплавающих птиц на фитопланктон степных прудов Украины было показано, что в водоемах развивался эвгленово-протококковый фитопланктон, а развитие синезеленых не достигало количеств, характеризующих цветение воды (Евдущенко, 1959).

По всей видимости, это связано с изменением величины содержания азота, высокое количество которого отмечено в пище и экскрементах околотовтных птиц (Hahn et al., 2007). Так, позвоночные животные, используемые в пищу околотовтными птицами, содержали 104 ± 1.6 мг N г⁻¹ и 28.8 ± 2.8 мг P г⁻¹, а при смешанной диете, состоящей из равных долей позвоночных и беспозвоночных животных, были обнаружены концентрации 96.3 ± 7.78 мг N г⁻¹ и 19.0 ± 9.86 мг P г⁻¹. Концентрации веществ в экскрементах составляли от 12.5 мг N г⁻¹ до 241.3 мг N г⁻¹ (в среднем 103 ± 19.2 мг N г⁻¹) и от 13.1 мг P г⁻¹ до 143 мг P г⁻¹ (в среднем 47.2 ± 12.7 мг P г⁻¹). На примере ландшафтов северного Прикаспия было показано, что птицы играют весомую роль в формировании потоков азота (Кулакова, 2008). В частности, количество водорастворимого азота, поступающего с экскрементами и погадками колонии грачей, сопоставимо с количеством азота, поступающего из атмосферы, а количество общего азота превышает количество азота, попадающего за сезон в почвы лесных участков с опадом. Аналогичные данные получены при изучении потоков азота в наземных экосистемах, находящихся под влиянием колонии большого баклана (*Phalacrocorax carbo* L.) (Kameda et al., 2006). Наличие поселений птиц в прибрежье водоемов способствовало изменению природного фона соединений азота в воде, что наблюдалось, например, в Воронежском водохранилище и в ветландах штата Мэн (Строганова и др., 2001; Longcore et al., 2006). Следовательно, поступление азота с продуктами жизнедеятельности птиц может способствовать не просто увеличению его количества, но и изменению отношения азота и фосфора. Это выступает аналогом метода биогенного манипулирования, неординарность которого заключена в том, что оптимальная величина отношения достигается не за счет снижения фосфорной нагрузки, а за счет добавления в водоем соединений азота (Левич, 1995). Как показали модельные и экспериментальные исследования, при определенных отношениях азота к фосфору в среде био-

генная манипуляция приводит к подавлению цветения цианобактерий и доминированию протококковых зеленых микроводорослей.

Последствия изменения отношения азота и фосфора, которые быстро включаются в круговорот, могут способствовать и столь неоднозначной реакции зоопланктона, часть показателей которого свидетельствуют об улучшении качества среды при поступлении ПЖП. Однако в значительной мере реакция зоопланктона зависит от водных растений, наличие которых в большей степени способствует стимуляции сообщества в условиях влияния ПЖП как в период их поступления, так и после него. Необходимо учесть, что искусственно созданные в эксперименте условия без высших водных растений в природе не встречаются, а сами продукты жизнедеятельности птиц вызывают развитие макрофитов и, в частности, представителей сем. рясковых (Строганова и др., 2001; Хлызова, 1989, 1998; Хлызова, Агафонов, 2000).

Высокое содержание азота способно оказывать влияние и на содержание этого элемента в кормовых объектах зоопланктеров. Известно, что пищу с высоким содержанием азота предпочитают веслоногие ракообразные, в отличие от ветвистоусых, массово развивающихся при употреблении пищи, богатой фосфором (Andersen, Hessen, 1991; Sterner, Schulz, 1998). Именно поэтому в случае поступления ПЖП в зоопланктоне экспериментальных микрокосмов, а также природных водоемов, в том числе и высокопродуктивных (Крылов, Касьянов, 2008; Крылов и др., 2008, 2009; Крылов, Акопян, 2009; Кулаков и др., 2010 а, б), наблюдается высокое обилие *Copepoda*. В случае же антропогенного эвтрофирования, типичной причиной которого в пресноводных экосистемах выступает увеличение нагрузки соединениями фосфора (Левич, 1995), — *Cladocera*.

Высокое содержание азота в пище могло способствовать и увеличению средней индивидуальной массы веслоногих ракообразных опытных микрокосмов. Но это могло наблюдаться и за счет сокращения ювенильных рачков, которые в первую очередь элиминируются при отравлениях разного рода, в том числе, вероятно, и при отравлении нитритами и аммонием, образующимся при избыточном содержании азота. Оказалось, что в период поступления ПЖП в опытных микрокосмах без ряски численность и биомасса ювенильных веслоногих возрастала соответственно в 3.8 и 4.3 раза больше, чем в контроле. В фоновых микрокосмах с ряской в пери-

од поступления ПЖП наблюдалось сокращение численности науплиусов и копеподитов *Sorropoda*, в опытных — значительное увеличение. Биомасса в последних возрастала в среднем в 9.8 раз больше, чем в контроле. После прекращения поступления ПЖП в обеих сериях микрокосмов с ряской наблюдалось сокращение численности ювенильных веслоногих, но в опытных оно было в 3 раза меньше. Биомасса науплиусов и копеподитов веслоногих в контроле также уменьшалась. Однако в микрокосмах, ранее испытывающих влияние ПЖП — увеличивалась. Следовательно, водные растения усваивали избыточное количество азота, что препятствовало сокращению количества ювенильных веслоногих и способствовало увеличению средней индивидуальной массы *Sorropoda*.

Заключение

Полученные результаты указывают на весьма важную средо-преобразующую роль продуктов жизнедеятельности птиц, способных существенно влиять на химический и биологический режим водоемов. Однако мы должны отметить, что проведение экспериментов с ПЖП в микрокосмах имеет ряд ограничений. Эти искусственные системы характеризуются низким водообменом и отсутствием грунтового комплекса.

Продукты жизнедеятельности птиц, содержащие значительные количества калия, биогенных и органических веществ, при добавлении в микрокосмы вызывали существенное увеличение их концентраций. При этом в опытном микрокосме с ряской органическое вещество более подвержено биохимическому окислению, а процессы нитрификации протекали менее интенсивно. Нитратный азот активно использовался растениями, в результате его концентрация в течение всего эксперимента была существенно ниже, чем в микрокосме без ряски.

Использованные в микрокосмах концентрации ПЖП при долговременном воздействии вызывали хроническое токсическое загрязнение, наличие которого определено методом биотестирования на *Ceriodaphnia affinis*.

Однако при этом в опытных микрокосмах в период поступления ПЖП независимо от наличия высших водных растений наблюдалась стимуляция зоопланктона, который отличался от контроля высоким разнообразием, численностью, биомассой, числом доминантов, выравненностью, средней индивидуальной массой орга-

низмов, меньшей величиной отношения мирных и хищных форм. В период после прекращения поступления ПЖП показатели зоопланктона опытных микрокосмов без растений в большей степени соответствовали таковым более трофных вод, а в опытных микрокосмах с ряской лишь незначительная часть показателей зоопланктона свидетельствовала об избыточном поступлении органических и биогенных веществ, а большая часть — скорее, об обратном процессе. Среди возможных причин формирования специфической структуры зоопланктона в условиях влияния продуктов жизнедеятельности птиц первостепенную роль может играть ограничение времени их воздействия, а также состав экскрементов птиц, способствующий изменению отношения азота и фосфора в воде.

Благодарности

Выражаем благодарность сотрудникам Муниципального учреждения культуры «Ярославский зоопарк» и лаборатории экологии рыб ИБВВ РАН за помощь в проведении работы.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (09-04-00080-а).

Список литературы

- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. С-Пб.: Наука, 1996. 189 с.
- Брагинский Л.П.* Динамика прудового зоопланктона и ее изменения под влиянием удобрений. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев: 1957. 17 с.
- Драчев С.М.* Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.: Наука, 1964. 274 с.
- Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль: типография ЯПИ, 1976. 230 с.
- Головкин А.Н.* Гидрологические предпосылки увеличения продуктивности сообществ близ птичьих базаров Баренцева моря // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Тез. докл. II-го съезда ВГБО. Кишинев: Редакционно-издательский отдел АН Молдавской ССР, 1970. С. 84.
- Евдущенко А.В.* Удобрение степных прудов Украины посредством выращивания водоплавающей птицы и развитие фитопланктона // Тр. VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 81–85.
- Жгарева Н.Н.* Зоофитос // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. С. 249–268.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

- Крылов А.В., Касьянов Н.А.** Влияние колониальных поселений речной крачки на зоопланктон мелководий Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2008. № 2. С. 40–48.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А.** Зоопланктон зарастающих мелководий Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониальных поселений птиц // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Мат. Всерос. конф. с междунар. участием / ФГНУ «ГосНИОРХ». Вологда: ООО «Центр оперативной полиграфии Коперник», 2008. С. 173–176.
- Крылов А.В., Акопян С.А.** Особенности зоопланктона прибрежной зоны озера Севан // Биология внутр. вод. 2009. № 3. С. 68–72.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Касьянов Н.А., Цельмович О.Л., Папченков В.Г.** Зоопланктон защищенного зарастающего мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения птиц // Биология внутр. вод. 2009. № 2. С. 56–61.
- Кулаков Д.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.В., Корнева Л.Г., Малин М.И., Павлов Д.Д.** Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) // Поволжский экологический журнал. В печати.
- Кулаков Д.В., Иванчев В.П., Крылов А.В.** Влияние продуктов жизнедеятельности околоводных птиц на зоопланктон литорали малых озер (бассейн р. Оки) // Поволжский экологический журнал. В печати.
- Кулакова Н.Ю.** Роль зоогенного фактора в формировании потоков азота в ландшафтах северного Прикаспия (на примере Джаныбекского стационара) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Мат. 2-й Междунар. конф. / Саратовский гос. университет. Саратов: Изд-во Саратовского университета, 2008. С. 184–188.
- Левич А.П.** Экологические подходы к регулированию типов цветения эвтрофных водоемов // Доклады Академии наук. 1995. Т. 341. № 1. С. 130–133.
- Методика выполнения измерений биохимической потребности в кислороде после n-дней инкубации (БПК_{полн}) в поверхностных пресных, подземных (грунтовых), питьевых, сточных и очищенных сточных водах** ПНД Ф 14.1:2:3:4.123–97. М., 1997. 25 с.
- Методика выполнения измерений массовой концентрации ионов аммония в очищенных сточных водах фотометрическим методом с реактивом Несслера.** ПНД Ф 14.1.1–95. М., 1995. 12 с.
- Методика выполнения измерений массовых концентраций катионов калия, натрия, лития, магния, кальция, аммония, стронция, бария в пробах питьевых, природных, сточных вод методом капиллярного электрофореза с использованием системы капиллярного электрофореза «Капель».** ПНД Ф 14.1:2:4.167-2000. М., 2007. 27 с.

- Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрат-ионов в природных и сточных водах фотометрическим методом с салициловой кислотой. ПНД Ф 14.1:2.4–95. М., 1995. 9 с
- Методика выполнения измерений массовой концентрации нитрит-ионов в природных и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Грисса. ПНД Ф 14.1:2.3–95. М., 1995. 9 с.
- Методика выполнения измерений массовых концентраций хлорид-ионов, нитрит-ионов, сульфат-ионов, нитрат-ионов, фторид-ионов и фосфат-ионов в пробах природных, питьевых и очищенных сточных вод с применением системы капиллярного электрофореза «Капель». ПНД Ф 14.1:2.4.157-99. М., 2004. 32 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методика определения бихроматной окисляемости (химического потребления кислорода) в пробах природных, питьевых и сточных вод фотометрическим методом с применением анализатора жидкости «Флюорат-02». ПНД Ф 14.1:2.4.190-03. М., 2007. 22 с.
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. ФР.1 39.2007.03221. М.: АКВАРОС, 2007. 56 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Ч. 3. Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вып. 12. Вологда, 1974. С. 158–195.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Мордухай-Болтовская Э.Д., Яновская Г.Я. Фауна прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». М.-Л., 1958. Вып. 3. С. 142–194.
- Строганова Л.Н., Хлызова Н.Ю., Бугреева М.Н. Гидроэкологические проблемы Воронежского водохранилища: оценка роли антропогенных и биотических факторов в пространственно-временной миграции соединений азота и формировании статуса трофии водоема // Вестник Воронежского гос. университета. 2001. Сер. География, геоэкология. № 1. С. 104–114.
- Хлызова Н.Ю. Экологические особенности высшей водной растительности в водоемах бассейна реки Воронеж: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1989. 16 с.
- Хлызова Н.Ю., Агафонов А.А. Адвентивный компонент в составе водной флоры в водоемах лесостепной зоны бассейна Дона // Антропогенное влияние на флору и растительность: Матер. конф., посвященной памяти Н.С. Камышева. Липецк, 2000. С. 49–54.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоноч-

- ных встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981. № 3 С. 71–77.
- Andersen T., Hessen D.O.* Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1991. Vol. 36. P. 807–814.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M.* Estimating the contribution of carnivorous waterbirds to nutrient loading in freshwater habitats // *Freshwater Biology*. 2007. V. 52. P. 2421–2433.
- Hahn S., Bauer S., Klaassen M.* Quantification of allochthonous nutrient input into freshwater bodies by herbivorous waterbirds // *Freshwater Biology* 2008. V. 53. P. 181–193.
- Jones C.G., Lawton J. H., Shachak M.* Organisms as ecosystem engineers // *Oikos*. 1994. V. 69. P. 373–386.
- Gwiazda R.* Contribution of water birds to nutrient loading to the ecosystem of mesotrophic reservoir // *Ecologia polska*. 1996. V. XLIV № 3–4. P. 289–297.
- Kameda K., Koba K., Hobara S., Osono T., Terai M.* Pattern of natural ^{15}N abundance in lakeside forest ecosystem affected by cormorant-derived nitrogen / *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL)*, Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // *Hydrobiologia*. 2006. P. 69–86.
- Longcore J.R., Mc Auley D.G., Pendelton G.W., Bennatti C R., Mingo T.M., Stromborg K.L.* Macroinvertebrate abundance, water chemistry, and wetland characteristics affect use of wetlands by avian species in Maine / *Limnology and Aquatic Birds. Proceedings of the Fourth Conference Working Group on Aquatic Birds of Societas. Internationalis Limnologiae (SIL)*, Sackville, New Brunswick, Canada, August 3–7, 2003 // *Hydrobiologia*. 2006. P. 143–167.
- Olson M.H., Hage M.M., Binkley M.D., Binder J.R.* Impact of migratory snow geese on nitrogen and phosphorus dynamics in a freshwater reservoir // *Freshwater Biology*. 2005. V. 50. P. 882–890
- Portnoy J.W.* Gull contributions of phosphorus and nitrogen to a Cape Cod kettle pond // *Hydrobiologia*. 1990. V. 202. P. 61–69.
- Sterner R.W., Schulz K.L.* Zooplankton nutrition: recent progress and a reality check // *Aquatic Ecol.* 1998. V. 32. P. 261–279.
- Unckless R.L., Makarewicz J.C.* The impact of nutrient loading from Canada Geese (*Branta canadensis*) on water quality, a mesocosm approach // *Hydrobiologia*. 2007. V. 586. P. 393–401.
- Wright J.P., Jones C.G.* Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity // *Ecology*. 2004 Vol. 85, N 8. P. 2071–2081.

ZOOPLANKTON IN MICROCOSM'S UNDER THE INFLUENCE OF PRODUCTS OF PERIAQUATIC BIRDS VITAL ACTIVITY

A.V. Krylov, D.V. Kulakov, I.V. Chalova, O.L. Tselmovich

Institute for Biology of Inland Waters RAS, krylov@ibiw.yaroslavl.ru

The basic tendencies of change of water chemical composition and development of zooplankton in microcosm during the addition of the products of bird's vital activity (PBVA) and after it are shown. In comparison with the control in the experimental microcosms the greatest concentrations of biogenic and organic substances and potassium were observed. The concentration of PBVA, which was used in microcosms, has caused chronic toxic influence. During the addition of PBVA in the experimental microcosms the stimulation of development of zooplankton was observed irrespective of the presence of higher aquatic plants. After stoppage of birds' excrements addition the indices of zooplankton in experimental microcosms, without plants, in a greater degree corresponded to that in waters with high trophic level. Thus in experimental microcosms with duckweed (*Lemna*) only the part of zooplankton indices testified to effect of excess inflow of organic and biogenic substances and the other part testified to reverse process. Among the possible reasons of formation of specific structure of zooplankton time-limit of influence, higher aquatic plants and composition of bird's excrements are of primary importance.

УДК [574.583(28):591 + 574.587(28):591 + 581.9(28)] (470.324)

ЗАРАСТАНИЕ, ЗООПЛАНКТОН И МАКРОЗООБЕНТОС НИЗОВЬЕВ ПРИТОКОВ ДОНА И ХОПРА И ЗОН СМЕШЕНИЯ ИХ ВОД (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2010 г. *А.В. Крылов, **А.А. Прокин, ***Н.Ю. Хлызова,
*С.Э. Болотов, **Ю.К. Петрухин

**Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
1525742, п. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
krylov@ibiw.yaroslavl.ru*

*** Воронежский государственный университет
394006, г. Воронеж, Университетская площадь, 1, prokina@mail.ru*

**** Липецкий государственный педуниверситет
398020, г. Липецк, ул. Ленина, 42, khlyzova.59@mail.ru*

Приведены основные характеристики водной растительности, зоопланктона и макрозообентоса участков нижнего течения малых и средних рек Воронежской области. На основании полученных данных оценено экологическое состояние сообществ гидробионтов водотоков, протекающих на разных ландшафтах. Описаны зоны контакта притоков и приемников, где происходит смешение водных масс, формируются участки, отличающиеся по физическим параметрам воды и структуре сообществ.

Даже очень малые реки представляют собой сложные экосистемы с мозаикой самых разнообразных биотопов, среди которых наиболее часто рассматривались перекаты и плесы, рипаль и медиаль, а также участки, испытывающие антропогенное и зоогенное воздействие. Однако перечень интересных и важных участков водотоков гораздо шире. Так, каждая речная система объединяет сеть притоков разного порядка, в результате чего в устьевых областях, где происходит контакт вод притоков с водами приемника, возникают маргинальные участки. Исследование устьевых областей имеет непреходящее значение для изучения биологического режима и определения экологического состояния рек, а также их влияния на режим водотоков или водоемов-приемников. В условиях равнинных озеровидных водохранилищ устьевые области притоков — это обширные участки подпора речных вод, где проявляется краевой эффект, благодаря чему они выполняют важную роль буферной зоны между водами притоков и приемников (Крылов, 2005; Крылов и др.

2010). Сведения об устьевых участках притоков незарегулированных водотоков весьма ограничены. Среди таких исследований можно назвать подробную работу С.Д. Муравейского (1960), выполненную в первой половине прошлого столетия. При изучении планктона р. Керженец им было показано, что планктонные организмы, вносимые в главную струю, в большинстве случаев не влияют на планктон реки ниже устья притока. Но в тех местах, где воды рек непосредственно смешиваются, планктон специфичен, здесь наблюдается два течения — притока и главной реки, которые сталкиваясь, образуют нечто вроде омута с замедленным течением. Однако изучение биологического режима зон слияния притоков и незарегулированных водотоков-приемников практически не имело продолжения, хотя в результате исследований гидрологического режима продемонстрирован их высокий потенциал для формирования специфичных и высокопродуктивных биогидроценозов (Крыленко, 2009; Никитина, Чалов, 1988).

Наши исследования проведены на территории Воронежской области, где протекает 1197 водотоков суммарной длиной 9705 км (Дмитриева, 2008). Реки образуют в среднем 185 м речной сети на каждый км² площади области, что в среднем в 2.8 раза меньше, чем в среднем по России и свидетельствует о дефиците водных ресурсов. Кроме этого, в течение полувека на территории области исчез как минимум 31 водоток, что ставит перед исследователями дополнительные задачи, связанные с изучением гидрологического и биологического режима рек, данные о которых должны стать отправными точками в выработке подходов к охране и рациональному использованию водных ресурсов региона.

Цель работы — изучение степени зарастания, структуры и распределения зоопланктона и макрозообентоса в низовьях притоков Дона и Хопра и зонах смешения их вод на территории Воронежской области. Кроме этого, в задачи исследования входило описание особенностей развития сообществ гидробионтов рек на территориях водосборов, приуроченных к разным ландшафтам.

Материалы и методы

Зоопланктон собирали в августе – сентябре 2009 г. в устьевых областях 10 малых и средних рек, на 6 участках водотоков-приемников — реках Дон и Хопер и в 7 зонах контакта их вод.

Макрозообентос изучен в то же время в устьевых участках 9 рек и в 3 зонах их контакта с водотоками-приемниками.

Планктонных беспозвоночных собирали с помощью ведра объемом 5 л на медиали и рипали исследуемых участков, интегрально процеживая 40–100 л воды через газ с размером ячеек 64 мкм. Количественные пробы макрозообентоса отбирали ковшевым дночерпателем Петерсена с площадью захвата дна $1/40 \text{ м}^2$, по два отбора на 1 пробу (Жадин, 1960). В устьевых областях с выраженной асимметрией склонов сборы проводили по створу: левобережная рипаль — медиаль — правобережная рипаль, без асимметрии — в медиали и рипали с одного из берегов, либо, при слабо поперечно-дифференцированном русле — только в медиали.

Камеральную обработку проб проводили по стандартной методике (Методика изучения..., 1975). Зоопланктон оценивали по числу видов, численности, биомассе, доле таксономических групп в общей численности и биомассе, индексам видового разнообразия Шеннона-Уивера (рассчитанным по численности (H_N) и биомассе (H_B)), сапробности Пантле-Букк (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sladeček, 1971) (S), коэффициенту трофности (E) (Мязетс, 1980), а также доле индикаторов эвтрофных вод в общей численности зоопланктона (Σ , %) (Андроникова, 1996). Для выявления доминантной структуры макрозообентоса было проведено ранжирование видов по индексу плотности (Арабина и др., 1988), на основе 2-х доминирующих видов, по которым давали название сообществу (в данном случае — сезонному аспекту). При изучении структуры сообществ бентосных животных анализировали общее число видов (n), индекс информационного разнообразия сообществ Шеннона (бит/экз.) с учетом m_H , H_{max} , H_{min} (Odum, 1967), где m_H — стандартная ошибка индекса Шеннона, H_{max} — максимальное информационное разнообразие при данном наборе видов, бит/экз.; H_{min} — минимальное информационное разнообразие при данном наборе видов, бит/экз.; показатель доминирования Симпсона (Одум, 1975), S_4 — по численности, S_6 — по биомассе; α — показатель видового разнообразия Маргалефа (Margalef, 1968); параметр организации системы Фон Ферстера (F) (Селезнев, Силина, 2002) как показатель степени недониспользования сообществом информационных ресурсов (Прокин, Силина, 2007); B_x — доля «хищной» биомассы, состоящая из биомассы облигатных зоофагов и

$\frac{1}{2}$ биомассы факультативных хищников от общей биомассы сообщества.

В изучаемых устьевых областях проводились гидробиотанические исследования: 1) выявление флористического состава и 2) геоботаническое описание растительности, которое включало также глазомерную оценку степени, характера и типа зарастания. Степень зарастания русла определялась в процентах по следующей шкале: незарастающие (степень зарастания менее 1%), слабо зарастающие (1–10%), умеренно зарастающие (11–25%), сильно зарастающие (25–60%), очень сильно зарастающие (51–95%), полностью заросшие (100%). Характер зарастания определялся с учетом особенностей размещения растительных сообществ в водном объекте: сплошное зарастание — сообщества макрофитов занимают всю или почти всю площадь акватории; фрагментарное зарастание — характеризуется наличием отдельных участков растительности, удаленных друг от друга и разбросанных по акватории; прибрежное (бордюрное) зарастание — характеризуется расположением растительности в прибрежной полосе в виде бордюра. Тип зарастания определялся в зависимости от принадлежности доминанта фитоценоза к той или иной экологической группе: зарослевый тип формируется сообществами воздушно-водной растительности (высокотравными и низкотравными гелофитами); ковровый тип объединяет сообщества растений укореняющихся и неукореняющихся с плавающими на поверхности воды листьями; подводно-луговой тип образован сообществами укореняющихся растений с подводными и надводными генеративными органами (Хлызова, 1989). Обработка геоботанических описаний водной растительности проводилась в камеральных условиях на основе доминантно-детерминантного подхода (Миркин, 1965, 1968; Папченков, 2001; Хлызова, 2009). Латинские названия растений приводятся без указания авторов в соответствии с «Флорой...» П.Ф. Маевского (2006).

Параллельно с гидробиотаническими исследованиями, отбором проб зоопланктона и макрозообентоса измеряли скорость течения (с помощью поплавков) (v , м/с), температуру (T , °C) и электропроводность (q , мкСм/см) воды (с помощью кондуктометра Наппа HI 9033).

Расчет корреляционных связей выполнен с использованием программы Statistica 6.0 ($p < 0.05$).

Результаты исследования и их обсуждение

Проточные участки нижнего течения и устьев притоков. В 2009 г. изученные реки отличались крайне низким уровнем воды вследствие отсутствия весеннего половодья и небольшого количества атмосферных осадков в течение вегетационного периода. Воды рек имели высокую электропроводность, скорость течения варьировала от величин, характерных для участков с медленным течением до величин, соответствующих участкам с быстрым течением (табл. 1).

Водная растительность. Растительность нижнего течения и устьевых участков обследованных рек Воронежской области складывается сообществами, относящимися к следующим группам формаций: водных растений, свободно плавающих в толще воды (*Aquiherbosa genuina demersa natans*), водных растений укореняющихся (*Aquiherbosa genuina submersa radicans*), водных укореняющихся растений с плавающими на воде листьями (*Aquiherbosa genuina radicans folius natantibus*), водных растений неукореняющихся свободно плавающих на поверхности воды (*Aquiherbosa genuine eradicated natans*), низкотравных гелофитов (*Aquiherbosa helophyta humilis*), высокотравных гелофитов (*Aquiherbosa helophyta*).

Участие в формировании растительности приустьевых и устьевых участков рек сообществ водных и прибрежно-водных растений, относящихся ко всем этим группам формаций, было отмечено на всех реках Окско-Донской низменности — Савале, Усмани, Икорце, Хворостани; среди рек Мелового юга — только на Черной Калитве. Именно это обстоятельство и определяет высокую степень зарастания этих водотоков, а также разнообразие его характера и типов.

Наиболее сложная картина размещения растительности отмечена в нижнем течении и на устьевом участке р. Савалы. Общая степень зарастания этого водотока на отрезке около 2 км выше устья составляет 75–80%, то есть согласно принятой нами шкалы, по этому показателю нижнее течение реки может быть оценено как очень сильно зарастающее. Характер зарастания этого участка реки, определяемый особенностями размещения растительных сообществ, можно оценить как почти сплошной. Лишь узкие протоки с более высокой скоростью течения и большими глубинами остаются свободными от растительности. Основными типами зарастания здесь являются зарослевый, представленный ассоциациями высо-

котравных (ассоциации *Typhaetum angustifoliae*, *Typhaetum latifoliae*, *Phragmitetum australiae*, *Scirpetum lacustris*) и низкотравных (ассоциации *Butometum umbellatae*, *Beruletum erecti*, *Mentham aquaticae*, *Sagittarietum sagittifoliae*, *Sparganietum erecti*, *Glycerio-maximae*-*Sparganietum erecti*, *Scirpeta lacustris*-*Beruletum erecti*) гелофитов, и ковровый, объединяющий сообщества растений укореняющихся и неукореняющихся с плавающими на поверхности воды листьями (ассоциации *Nupharetum lutei*, *Potametum natantis*, *Stratiotetum aloidis*, *Hydrocharietum morsus-ranae*). Следует отметить, что в состав травостоя ценозов высокотравных гелофитов входит *Salvinia natans*, проективное покрытие которой составляет не более 2–5%.

Сообщества, образующие подводно-луговой тип зарастания в приустьевой части р. Савалы занимают незначительные площади и представлены преимущественно незначительными по площади ценозами, образованными *Potamogeton pectinatus*. По мере приближения к устью картина размещения растительных сообществ меняется. Почти сплошное зарастание исчезает, сменяясь бордюрным по право- и левобережью и подводно-луговым (ассоциации *Caulinietum minoris*, *Najadetum majoris*) в центральной части. Сообщества каулинии малой и наяды большой образуют практически чистые заросли, причем, по площади преобладают ценозы каулинии. Следует отметить, что в приустьевом и устьевом участках р. Савала не были зафиксированы сообщества *Elodea canadensis*, которые характерны для других рек Окско-Донской низменности.

Для р. Усмани на предустьевом участке характерно почти классическое поясное расположение растительности в соответствии с отметками глубин. В связи с этим характер зарастания этого водотока преимущественно бордюрный, в формировании которого принимают участие высокотравные (*Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia*) и низкотравные гелофиты (*Sparganium erectum*, *Butomus umbellatus*, *Sagittaria sagittifolia*). В виде фрагментов представлены сообщества погруженных укореняющихся растений (*Elodea canadensis*, *Batrachium circinatus*, *Potamogeton lucens*, *P. pectinatus*, *P. perfoliatus*), а также с плавающими на поверхности воды листьями (*Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Hydrocharis morsus-ranae*). Степень зарастания русла варьирует от 45 до 60%, то есть по этому показателю р. Усмань может быть отнесена к группе сильно зарастающих водных объектов.

Устьевой участок р. Икорец характеризуется незначительной шириной и высокой скоростью течения. Это определяет характер зарастания водотока, который представлен бордюрными зарослями *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha latifolia*. Здесь степень зарастания русла не превышает 25% (умеренно зарастающий водный объект). Выше по течению, где скорость снижается, и появляются сообщества погруженных в воду и с плавающими на поверхности воды листьями растений (*Potamogeton perfoliatus*, *P. pectinatus*, *Elodea canadensis*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*, *Hydrocharis morsus-ranae*), а также низкотравных гелофитов, степень зарастания возрастает до 50–60%. Предустьевой участок р. Икорец в годы с высоким половодьем испытывает влияние подпорных явлений со стороны Дона. Об этом свидетельствуют находки в нижнем течении Икорца плодов водяного ореха, чилима (данные предыдущих лет исследований).

Река Хворостань среди обследованных рек Окско-Донской низменности отличается самой низкой степенью зарастания устьевой части русла — 25–30%, и бедностью видового состава растений, образующих сообщества. Основную роль в формировании бордюрных зарослей играет *Bolboschoenus maritimus*; а непосредственно перед впадением в Дон располагаются ценозы *Nuphar lutea*. Сообщества погруженных растений (*Potamogeton crispus*, *P. perfoliatus*, *Elodea canadensis*), формирующих подводно-луговой тип зарастания, существенной роли в формировании растительности водотока не играют.

Среди обследованных устьевых участков рек Мелового юга Среднерусской возвышенности наиболее высокие показатели степени зарастания — 65–80% характерны для р. Черной Калитвы. Здесь, кроме бордюрного зарастания с доминантами *Phragmites australis*, *Scirpus lacustris*, *Typha angustifolia* и др., в русле реки отмечено образование сплавин, в состав которых входят *Agrostis stolonifera*, *Mentha aquatica*, *Berula erecta*, которые способствуют быстрому зарастанию и заболачиванию водотока. По нашим наблюдениям на других реках Мелового юга на территории Воронежской и Белгородской областей, этот процесс наиболее характерен для малых рек, а также фиксируется на плесах средних и даже в прибрежной части крупных водотоков. К числу других особенностей зарастания этого водотока следует отнести достаточно значительную роль в формировании растительного покрова зарослей

Salvinia natans, которая местами образует сплошные моновидовые заросли. Присутствие этого вида, выступающего в роли доминанта, указывает на наличие подпорных явлений со стороны Дона во время половодья, во время которых в Черную Калитву попадают спорокарпии этого водного папоротника.

Степень зарастания р. Толучеевки составляет 35–50%, причем основную роль в формировании зарослей играют сообщества *Rotamogeton pectinatus* и *Ceratophyllum demersum*. Оба вида являются устойчивыми к загрязнению воды и наличие их моновидовых зарослей указывает на высокую трофность. Наличие высокого содержания соединений азота можно предположить и в р. Матюшина, где в непересохших частях реки было отмечено сплошное зарастание, обеспеченное развитием представителей семейства *Lemnaceae*.

На р. Ведуга была зафиксирована типичная картина зарастания, свойственная рекам Известнякового севера Среднерусской возвышенности, текущими в каньонообразных узких долинах. Высокие побережья водотоков этой территории, по нашим наблюдениям в сопредельных Орловской и Липецкой областях, покрыты почти на всем протяжении небольшими лесками, сформированными североамериканским инвазивным видом *Acer negundo*, кроны которого нависают над водой и создают затенение. Однако не только снижение степени освещенности является причиной незначительного зарастания рек — не более 5%, Известнякового севера. Для водотоков этого регионального выдела характерны также значительные скорости течения, как на перекатах, так и на плесах, и мутность воды. К тому же, преобладающими грунтами являются гравийные и щебнистые, а наиболее заселяемые высшими водными растениями песчаные, песчано-илистые, песчано-глинистые грунты встречаются очень редко.

Зоопланктон. В планктоне обнаружено 34 вида беспозвоночных, среди которых 17 — коловраток, 7 — веслоногих и 10 — ветвистоусых ракообразных (табл. 2). В среднем в одной пробе отмечалось 6 видов (3 — Rotifera, 1 — Copepoda и 2 — Cladocera) (табл. 3). Наибольшее разнообразие зоопланктеров наблюдалось в реках Савала, Матюшина и Усмань, наименьшее — Потудань и Ведуга, а также в руч. Колодежанский.

Таблица 1. *Территории, **характеристики речной системы, физические параметры воды исследованных участков

Рекa	1	2	v, м/с	Q, мксм/см	T, °C	L, речной ссти, км	Количество притоков	S водосбора, км²
Протоочные участки нижнего течения и устьев рек								
Савала	2	4	0.15	1370	18.2	1141.0	130	7720
Хворостань	2	4	0.23	1060	18.3	221.0	21	1080
Икорес	2	5	0.30	990	19.0	448.0	62	1630
Потудань	3	2	0.50	780	16.0	165.0	17	2180
Толуческа	6	3	0.20	1300	16.7	462.0	29	5050
Руч. Колодежский	6	5	0.30	730	8.4	0.8	0	?
Ведуга	3	2	0.33	630	14.8	328.0	36	1570
Мятюнина	6	5	0.00	770	13.5	68.2	4	?
Усыаль	2	4	0.04	500	16.1	655.0	85	2840
Черная Калитва	4	3	0.11	1170	18.5	365.0	28	5750
Водотоки-присемики (в районе впадения притока)								
Хопер (Савала)	-	-	0.20	830	17.2	-	-	-
Дон (Хворостань)	-	-	0.20	540	19.0	-	-	-
Дон (Икорес)	-	-	0.15	560	19.9	-	-	-
Дон (Потудань)	-	-	0.35	510	17.3	-	-	-
Дон (Толуческа)	-	-	0.20	600	20.2	-	-	-
Дон (ручей)	-	-	0.20	540	18.0	-	-	-
Зоны контакта притоков и присемиков (вариант зоны контакта ***)								
Савала (1)	-	-	0.03	860	17.7	-	-	-
Хворостань (1)	-	-	0.07	870	17.9	-	-	-
Икорес (2)	-	-	0.01	770	20.1	-	-	-
Потудань (2)	-	-	0.10	530	17.0	-	-	-
Потудань (3)	-	-	0.00	550	17.1	-	-	-
Толуческа (2)	-	-	0.05	1300	17.2	-	-	-
Ручей (2)	-	-	0.12	560	17.4	-	-	-

Примечание * Территории области выделены по развитию природных процессов (1) и по результатам последствий хозяйственной деятельности человека на природную среду (2) (по: Смолянинов и др. 2007); ** по: Дымтриев, 2008; *** описание представлено ниже

[illegible]

Виды	Толученны			Потудань			Ручей			Савала			Икорец			Хворостань			Черная Калипта	Ведуга	Усыель	Матюшанка
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3				
<i>Eurytemora lamellatus</i> (O.F. Müller)						+				+											+	
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)		+	+							+				+			+		+			
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)								+														
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller)			+						+													
<i>P. laevis</i> Sars		+																				
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)		+																			+	
<i>Simosaphobus ventus</i> (O.F. Müller)								+													+	
<i>Cariodaphnia affinis</i> Lilljeborg		+																				
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller)									+													
<i>Boecknia longirostris</i> (O.F. Müller)																						
<i>B. coregoni</i> Baird																						
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)			+						+													
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lieven			+						+													
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)																						
Всего Rotifera	3	4	6	1	4	8	7	4	7	7	7	1	6	6	6	3	8	7	4	2	3	7
Всего Copepoda	0	1	1	0	2	2	3	0	3	0	0	2	2	2	2	0	2	0	0	0	3	4
Всего Cladocera	0	5	3	0	0	5	6	2	6	5	5	3	7	5	5	0	5	2	2	0	4	0
Всего	3	10	10	1	6	15	16	6	16	12	12	6	15	13	13	3	15	9	6	2	10	11

Примечание. * 1 — прыток; 2 — прымык в районе впадения прытока (Дон, Хопер); 3 — участок смешения вод прытока и прымыка.

Таблица 3. Показатели зоопланктона исследованных участков

Рекa	Число видов				Численность				Биомасса				H _K	H _B	S	Э, %	E	
	Rot*	Cope		Clad	Всего	Rot, %	Cope, %	Clad, %	Общая, экз./м³	Rot, %	Cope, %	Clad, %						Общая, г/м³
Проточные участки нижнего течения и устья рек																		
Савала	7	4	10	21	23.1	15.7	61.1	12960	0.2	1.2	98.5	2.2244	3.38	0.65	1.51	2.0	2.00	
Хворостань	3	0	0	3	100.0	0.0	0.0	100	100.0	0.0	0.0	0.0002	1.37	1.01	1.38	20.0	-	
Икорец	1	0	3	4	20.0	20.0	60.0	100	1.4	1.5	97.1	0.0029	2.32	1.07	1.33	0.0	0.66	
Потудань	1	0	0	1	100.0	0.0	0.0	80	100.0	0.0	0.0	0.0002	0.00	0.00	1.50	0.0	-	
Толучеевка	3	0	0	3	83.3	16.7	0.0	120	74.6	25.4	0.0	0.0002	1.79	1.21	1.74	50.0	-	
Руч. Колодежский	1	0	0	1	100.0	0.0	0.0	20	100.0	0.0	0.0	0.0001	0.00	0.00	0.00	0.0	0.00	
Велуга	2	0	0	2	100.0	0.0	0.0	300	100.0	0.0	0.0	0.0006	0.35	0.35	1.49	0.0	-	
Матюшина	7	4	0	11	57.5	42.5	0.0	8520	2.3	97.7	0.0	0.2045	2.42	0.72	1.66	1.7	3.50	
Усмань	3	3	4	10	13.8	76.9	9.2	1300	1.5	65.5	32.9	0.0099	2.12	3.11	1.63	0.0	0.86	
Черная Калитва	4	0	2	6	47.8	34.8	17.4	460	14.1	25.4	60.6	0.0026	2.65	2.30	1.53	0.0	2.00	
Водотоки-приемники (в районе впадения притока)																		
Хопер (Савала)	7	0	2	9	78.1	3.1	18.8	640	22.0	3.9	74.1	0.0011	2.23	2.14	1.63	0.0	3.5	
Дон (Хворостань)	8	2	5	15	43.3	44.4	12.2	1800	22.9	48.5	28.6	0.0079	3.18	3.53	1.65	31.1	6.9	
Дон (Икорец)	5	2	7	14	5.5	84.4	10.1	2180	1.0	79.3	19.7	0.0178	2.32	2.90	1.63	2.7	2.0	
Дон (Потудань)	4	2	0	6	39.1	60.9	0.0	460	15.9	84.1	0.0	0.0028	2.58	2.55	1.58	34.7	8.0	
Дон (Толучеевка)	4	2	5	11	59.4	18.8	21.9	640	35.8	30.4	33.7	0.0045	3.04	3.09	1.96	43.8	2.3	
Дон (ручей)	5	0	2	7	53.3	40.0	6.7	600	31.2	9.3	59.5	0.0027	2.69	2.15	1.88	36.70	12.5	
Зоны контакта притоков и приемников (вариант зоны контакта)																		
Савала (1)	7	0	5	12	42.4	6.1	51.5	660	3.4	0.8	95.8	0.0114	3.35	1.50	1.45	3.0	1.40	
Хворостань (1)	7	0	2	9	40.9	55.5	3.6	2200	16.3	61.9	21.8	0.0047	1.98	2.15	1.62	8.1	7.00	
Икорец (2)	6	2	5	13	7.3	76.6	16.1	2480	1.1	76.2	22.7	0.0219	2.32	2.79	1.60	1.6	1.71	
Потудань (2)	6	2	3	11	46.9	42.9	10.2	980	14.1	54.1	31.7	0.0041	3.10	3.19	1.63	26.5	6.00	
Потудань (3)	8	2	5	15	58.5	36.0	5.5	8440	28.3	50.3	21.4	0.0340	1.99	2.99	1.50	1.6	3.42	
Толучеевка (2)	6	2	5	13	70.5	11.4	18.2	880	5.6	3.7	90.7	0.0293	3.11	0.97	1.70	34.1	2.00	
Ручей (2)	7	3	6	16	33.9	53.2	12.9	1240	4.5	34.4	61.1	0.0244	3.25	2.24	1.64	11.2	3.10	

Примечание * Rot --- Rotifera, Cope --- Copepoda, Clad --- Cladocera

Максимальная численность зоопланктона зарегистрирована в реках Савала и Матюшина, в то время как на остальных водотоках она была в 1.5–648 ниже (табл. 3). Основу численности составляли коловратки (в среднем 69.1%), исключение наблюдалось в реках Савала, Икорец, где преобладали ветвистоусые рачки, и р. Усмань, где господствовали веслоногие. В число доминантов входили виды, связанные с зарослями макрофитов — *Euchlanis dilatata*, *E. meneta*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Megacyclops viridis*, индикаторы вод с высокой степенью органической нагрузки — *Brachionus quadridentatus* и *B. hilsoni*, а также *Mytilina mucronata*, *Trichotria truncata*, *Testudinella patina*, науплиусы и копепоиды циклопов, *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia affinis*. Величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности, варьировали в широких пределах, при этом минимальные обнаружены в реках Ведуга, Хворостань, Толучеевка, максимальные — Савала, Черная Калитва, Матюшина (табл. 3).

Наибольшей биомассой, превышающей этот показатель в остальных реках в 11–22000 раз, отличался зоопланктон р. Савала (табл. 3). В среднем основу биомассы составляли Rotifera (54.9%), однако в реках Савала, Икорец, Черная Калитва преобладали Cladocera, в реках Матюшина и Усмань максимальной доли достигали Copepoda. В состав доминантов входили *Brachionus quadridentatus*, *B. hilsoni*, *Euchlanis dilatata*, *Acroperus harpae*, *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*, *Alona rectangula*, *Ceriodaphnia affinis*, *Graptoleberis testudinaria*, науплиусы и копепоиды циклопов, *Eurytemora lacustris*, *Eucyclops serrulatus*, *Megacyclops viridis*. Индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по биомассе, указывал на низкую выравненность зоопланктона, исключение наблюдалось в реках Усмань и Черная Калитва (табл. 3). По величине индекса сапробности большая часть водотоков характеризовалась как β -мезосапробные, однако реки Хворостань, Икорец и Ведуга — как олигосапробные (табл. 3). Максимальная доля индикаторов эвтрофных вод обнаружена в реках Толучеевка и Хворостань, но в части исследованных водотоков их не отмечено вовсе (табл. 3). По величине коэффициента трофности реки Икорец и Усмань относились к мезотрофным, Савала, Матюшина и Черная Калитва — эвтрофным, на остальных водотоках коэффициент не рассчитывали в связи с отсутствием видов ракообразных (табл. 3).

Определенный интерес представляет ситуация на р. Матюшина, зоопланктон которой в 2009 г. отличался наибольшим числом видов, численностью и биомассой (лишь количество зоопланктона р. Савала было больше). Летом 2008 г. изучаемый участок характеризовался скоростью течения 0.1–0.25 м/с, температурой воды 15.3 °С, бобровые плотины обнаружены не были. В составе зоопланктона было отмечено 5 видов (2 — Copepoda и 3 — Cladocera), численностью 1.2 тыс. экз./м³, биомассой — 0.02 г/м³. Основу численности и биомассы составляли Cladocera (87.5 и 85.6% соответственно), доминировали *Pleuroxus aduncus* и *Chydorus sphaericus*. В 2009 г. водоток частично пересох, и представлял собой цепочку непроточных участков, сформированных бобровыми плотинами и наполняющихся за счет поступления грунтовых вод, о чем свидетельствует низкая, по сравнению с другими реками, температура воды. Относительно предыдущего года увеличивалось число видов (в 2.2 раза), численность (в 7.1 раза) и биомасса (в 8.3 раза) зоопланктона, основу численности составляли коловратки, биомассы — веслоногие ракообразные, доминировали *Mytilina mucronata* и *Euchlanis dilatata* (по численности), науплиусы циклопов и *Megacyclops viridis* (по численности и биомассе). Наблюдения авторов в бассейне Верхней Волги показали, что бобры избегают рек, пересыхающих в летний сезон (неопубликованные данные). Благодаря изучению р. Матюшина можно заключить, что бобры используют частично пересыхающие реки при наличии на их отдельных участках мощных выходов грунтовых вод. При этом в зоопланктоне преобразованных бобрами участков увеличивается число видов, численность и биомасса, ведущее положение по численности занимают Rotifera, по биомассе — Copepoda.

Полученные коэффициенты корреляции свидетельствуют, что большая часть показателей зоопланктона рек связана с длиной речной сети и количеством притоков (табл. 4). Необходимо отметить, что эти характеристики речной системы между собой также имеют тесную связь.

Однако известно, что биологический режим водотоков, как, впрочем, и абиотических параметров, во многом зависит от особенностей ландшафта водосборов. В Воронежской области по развитию природных процессов было выделено шесть типов территорий водосборных площадей (Смолянинов и др., 2007).

Таблица 4. Корреляционные зависимости показателей зооплаки от абиотических факторов среды

Показатель		ν	q	T	L речной сети	Кол-во притоков
ν		—	—	—	—	—
q		—	—	—	—	—
T		—	—	—	—	—
L речной сети		—	—	—	—	0.96
Количество притоков		—	—	—	—	—
S водосбора		—	—	—	—	—
Число видов	Rotifera	-0.71	—	—	0.82	0.77
	Copepoda	—	—	—	0.83	0.83
	Cladocera	—	—	—	0.84	0.82
	Общее	—	—	—	—	—
Численность	Rotifera	—	—	—	0.83	0.80
	Copepoda	—	—	—	0.91	0.91
	Cladocera	—	—	—	0.83	0.79
	Общая	—	—	—	0.85	0.83
Биомасса	Rotifera	—	—	—	0.82	0.77
	Copepoda	—	—	—	0.89	0.87
	Cladocera	—	—	—	0.82	0.78
	Общая	—	—	—	—	—
Доля в общей численности	Rotifera	—	—	—	-0.72	-0.77
	Copepoda	-0.69	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	—	0.69	0.75
Доля в общей биомассе	Rotifera	—	—	—	-0.75	-0.80
	Copepoda	-0.74	—	—	—	—
	Cladocera	—	—	—	0.73	0.82
H_N		-0.73	—	0.69	0.85	0.79
H_B		-0.80	—	—	—	—
S		—	—	—	—	—
$\Sigma, \%$		—	—	—	—	—

Примечание. «—» — отсутствие достоверной связи.

Территории I-го и II-го типов (по которым протекают р. Мань, Хворостань, Икорец, Савала) отличаются малой крутизной склонов и степенью развития почвенно-эрозионных процессов. На водосборах III–VI-го типов (реки Ведуга, Потудань, Черная, Толучеевка) отмечена относительно высокая крутизна склонов и слабая залесенность, что вызывает интенсивные почвенно-эрозионные процессы. Следовательно, наиболее благоприятная постановка для развития планктонных животных теоретически наблюдается в реках, протекающих по территориям I-го и II-го типов. И действительно, здесь, по сравнению с водотоками на других

риториях водосборов, в среднем отмечено максимальное число видов (в 1.8 раз), численность (> 800 раз) и биомасса (в 150 раз) зоопланктона, причем, наибольшего обилия достигали ветвистоусые ракообразные. Одновременно, в реках этой территории средняя величина индекса сапробности соответствовала олигосапробным условиям (1.46), в то время как в остальных — мезосапробным (1.60), величина коэффициента трофности была в 3.2 раза (1.2 против 3.9), а доля видов-индикаторов эвтрофных условий в 3.8 раз (5.5 против 20.9) меньше.

По результатам последствий хозяйственной деятельности человека на природную среду Воронежская область была разделена на пять типов территорий (Смольянинов и др., 2007). К сожалению, не проведено изучения водотоков на территории I-го типа. Территория II-го типа (по которому протекают реки Ведуга, Потудань) характеризуется высоким показателем эродированности почв, здесь небольшие показатели безвозвратных потерь водных ресурсов и загрязнения поверхностных вод. Территория III-го типа (реки Черная Калитва, Толучеевка) отличается наибольшим ухудшением качества земельных ресурсов. На территории IV-го типа (реки Усмань, Хворостань, Савала) низкий показатель эродированности почвы и площади оврагов. Территория V-го типа (р. Икорец) характеризуется крутыми склонами и ухудшением состояния водных ресурсов за счет сокращения подземного стока. Следовательно, наиболее благоприятными условиями для развития планктонных беспозвоночных характеризовались реки, протекающие по территории IV-го типа. Действительно, по сравнению с реками на других территориях водосборов здесь зоопланктон отличался большим числом видов (в 2.6–7.5 раз), численностью (в 21.1–25.2 раза) и биомассой (388–1960 раз), однако по средним величинам индекса сапробности различий не было. В зоопланктоне рек территории II-го типа не обнаружено видов-индикаторов эвтрофных вод, а в реках территории IV-го типа их доля в общей численности была в среднем в 3.8 раза меньше, чем в зоопланктоне рек территорий III-го и V-го типов. Нужно сказать, что основная причина отсутствия видов-индикаторов в зоопланктоне рек территории II-го типа, по всей видимости, была высокая скорость течения и, следовательно, общая бедность зоопланктона.

Макрозообентос. В бентосе обнаружено 86 таксонов макро-беспозвоночных, из которых 7 — Oligochaeta, 5 — Hirudinea, 11 — Bivalvia, 11 — Gastropoda, 2 — Crustacea, 50 — Insecta (табл. 5).

Среди насекомых наиболее разнообразны двукрылые (30 видов), в основном за счет хирономид (25). Кроме того, встречались поденки (3 вида), стрекозы (5), полужесткокрылые (1), ручейники (2), чешуекрылые (1), большекрылые (2), жесткокрылые (6). В среднем в одной пробе встречалось 4.5 вида. При этом минимальным разнообразием и количественными характеристиками характеризовалась р. Ведуга, относящаяся в ландшафтном отношении к Известняковому северу Среднерусской возвышенности (Мильков, 1897), в медиали которой вообще не было обнаружено донных макробеспозвоночных, а в рипали сообщество слагалось лишь 4-мя видами (табл. 6–8). Минимальное видовое разнообразие, численность и биомасса, а также невысокая доля моллюсков в сложении сообществ в целом характерны для рек данного ландшафтного выдела (неопубликованные данные 2008 г.). Он характеризуется максимальными в области отметками высот, и, соответственно, высоким уклоном русел и, как следствие, их каньонообразностью без выраженной поймы, при высокой скорости течения и мутности, которая определяется не только глинисто-известняковыми грунтами, но и активной эрозией водосборов, почти полностью находящихся в сельскохозяйственной эксплуатации.

Сообщества устьевых участков рек Мелового юга Среднерусской возвышенности как по правобережью (Потудань, Черная Калитва), так и по левобережью Дона (Толучеевка, Матюшина), напротив, характеризовались максимальным видовым разнообразием (в среднем 13.3 видов в пробе), которое достигало в медиали р. Толучеевка 27 видов (табл. 8). Обследованные сообщества рек Окско-Донской равнины характеризовались средними значениями (7.8) удельного видового разнообразия (Силина, 2006), причем достоверной разницы в разнообразии сообществ рек различных бассейнов (Икорец, Хворостань — притоки 1-го порядка, бассейн р. Дон, Усмань — приток 2-го порядка, бассейн р. Воронеж, Савала — приток 2-го порядка, бассейн р. Хопер) установлено не было.

Видовое разнообразие макрозообентоса рипали во всех случаях было выше, чем медиали, за исключением р. Толучеевка (табл. 8). Бóльшее разнообразие в медиали здесь определяется, вероятно, эффективным стимулирующим контролем со стороны хищных стрекоз (*Stylurus flavipes*), доминирующих здесь на мягких песчаных грунтах при высокой мутности воды, то есть в условиях неблагоприятных для развития крупных моллюсков.

[illegible]

[illegible]

Таксон	Ведуга		Потудань			Черная Калитва		Толучесвка		Икорей		Хворостань		Савала			Усмань			Матюшина	
	1	2	1	2	3	1	2	1	2	1	2	1	2л	2пр	3	1	2л	2пр	4	5	
Chironomidae																					
<i>Clinotanytus piagi</i> (Loew)																					
<i>Procladius choreus</i> Meigen																					
<i>P. ferrugineus</i> Kieff.																					
<i>Procladius</i> sp.																					
<i>Ablabesmyia monilis</i> (L.)																					
<i>Conchapelopia melanops</i> (Meigen)*																					
<i>Orthocladius</i> sp.																					
<i>Cricotopus</i> sp.																					
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i>																					
<i>Tanytarsus medius</i> Reiss et Fitt.																					
<i>T. lestaei</i> Goetgh.																					
<i>Paretanytarsus austriacus</i> (Kieff.)																					
<i>Microsectra</i> spp.																					
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt)																					
<i>Cryptochironomus gr. defectus</i>																					
<i>Harnischia</i> sp.																					
<i>Chironomus obscurus</i> Goetgh.																					
<i>Ch. gr. thummi</i>																					
<i>Chironomus</i> sp.																					
<i>Einfeldia</i> sp.																					
<i>Microtendipes gr. pedellus</i>																					
<i>Paratendipes gr. albinus</i>																					
<i>Lipiniella araneicola</i> Shilova																					
<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen)																					
<i>G. gripekoveni</i> (Kieffer)																					
<i>Synedotendipes impar</i> (Walker)																					

Значимые группы	Ведуга		Потудань		Черная Калинга		Толуческа		Икорец		Хворостань		Савала			Усмань			Мятошная		
	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2	1	2л	2лр	1	2л	2лр	1	4	5
Chironomidae		40		20	240	240	1120	2080		300	60	40	20	180	40	60	-	40	100	1920	
		50.0		2.7	66.6	66.6	39.0	68.0		37.5	6.7	4.9	7.7	22.5	9.5	15.8		15.4	3.0	88.1	
Прочие Insecta		-		160	460	-	120	120		-	-	200	80	320	120	20	40	100	480	180	
		-		21.6	22.3	-	4.2	3.9		-	-	24.4	30.8	40.0	28.6	5.3	28.6	38.5	14.2	8.3	
Σ N		80	160	740	3580	360	2880	3060	220	800	900	820	260	800	420	380	140	260	3380	2180	

Таблица 7. Биомасса (г/м²) / доля таксономических групп в общей биомассе (%) макрозообентоса исследованных рек

Группы	Ведуга		Потудань		Черная Калинга		Толуческа		Икорец		Хворостань		Савала			Усмань			Мятошная		
	2	1	2	3	1	2	1	2	1	3	1	2	1	2л	2лр	1	2л	2лр	1	4	5
Olig		-	0.08	0.27	0.21	41.55	0.64	4.12	-	3.36	-	7.24	0.08	0.11	-	1.04	-	-	-	-	0.01
		-	0.2	<0.1	7.9	14.3	2.4	13.9	0.6	0.6	-	1.3	1.8	<0.1	-	0.1	-	-	-	-	0.1
Hirud.		0.10	2.27	7.38	-	-	1.74	1.34	0.43	-	-	-	-	0.50	-	-	-	-	-	2.66	4.44
		0.1	6.5	0.4	-	-	6.5	4.5	6.7	-	-	-	-	0.3	-	-	-	-	-	11.6	41.1
Bivalv.	3.93	145.74	6.32	1578.2	2.23	241.79	2.37	3.65	-	367.76	-	520.0	2.13	142.61	440.0	970.0	0.03	-	-	13.18	0.06
	93.6	96.7	18.2	91.3	83.8	83.2	8.9	12.3	-	64.6	-	94.6	48.8	93.0	75.0	99.1	6.0	-	-	57.5	0.6
Gastr.	0.25	4.82	24.71	114.35	-	2.71	2.65	5.68	5.82	197.84	32.72	19.96	0.10	4.30	140.83	7.86	0.46	6.81	1.46	-	-
	5.9	3.2	71.1	6.6	-	0.9	9.9	19.2	90.2	34.7	99.6	3.6	2.3	2.8	24.0	0.8	92.0	94.3	6.4	-	-
Crust.		-	-	0.60	-	-	3.19	-	0.20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
		-	-	<0.1	-	-	12.0	-	3.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chiron.	0.02	-	0.03	1.06	0.22	0.30	1.32	4.41	-	0.60	0.12	0.07	0.04	0.17	0.11	0.05	-	0.05	0.13	1.33	
	0.5	-	0.1	<0.1	8.3	0.1	4.9	14.9	-	0.1	0.4	<0.1	0.9	0.1	<0.1	<0.1	-	0.7	0.6	12.3	
mp. Ins.		-	1.33	26.05	-	4.41	14.77	10.42	-	-	-	2.46	2.02	5.69	5.54	0.08	0.01	0.36	5.49	4.95	
		-	3.8	1.5	-	1.5	55.4	35.2	-	-	-	0.5	46.2	3.7	0.9	<0.1	2.0	5.0	23.9	45.9	
Σ B	4.20	150.7	34.7	1727.9	2.7	290.7	26.7	29.6	6.5	569.6	32.8	549.7	4.3	153.4	586.5	979.0	0.5	7.2	22.9	10.8	

Таблица 8. Структурные характеристики исследованных сообществ макрозообентоса

Река	Ведуга		Потудань			Черная Калитва		Толучесская		Икорец	
	1	2	1	2	3	1	2	1	2	1	3
Сообщество (р)	бентоса нет!	<i>R. morini</i> (8.87)+ <i>Anisus</i> sp. (2.24)	<i>T. tumida</i> (52.91)+ <i>P. inflatum</i> (15.15)	<i>P. inflatum</i> (43.54)+ <i>L. ovata</i> (28.21)	<i>T. tumida</i> (283.55)+ <i>B. tentaculata</i> (134.96)	<i>P. inflatum</i> (11.57)+ <i>T. tubifex</i> (3.55)	<i>E. tetraedru</i> (190.73)+ <i>T. tumida</i> (97.98)	<i>D. caspius</i> (48.85)+ <i>S. flavipes</i> (29.46)	<i>C. pinguis</i> (76.60)+ <i>L. variegatus</i> (28.99)	<i>L. naticoides</i> (11.63)+ <i>V. viviparus</i> (10.05)	<i>V. viviparus</i> (163.11)+ <i>T. tumida</i> (116.62)
n	0	4	5	10	36	6	20	27	16	5	9
H±	0	2.00±	2.16±	2.68±	4.42±	2.35±	3.04±	3.64±	2.64±	2.04±	2.79±
m		0.02	0.06	0.05	0.02	0.04	0.04	0.03	0.03	0.06	0.04
H _{max}	0	0.29	0.22	0.13	0.13	0.14	0.11	0.12	0.06	0.17	0.11
H _{max}		2.00	2.32	3.32	5.17	2.58	4.32	4.57	4.00	2.32	3.17
F	0	0	0.07	0.19	0.14	0.09	0.30	0.23	0.34	0.12	0.12
a	0	0.68	0.79	1.36	4.28	0.85	2.49	3.26	1.87	0.74	1.20
C ₁	0	0.25	0.25	0.22	0.07	0.22	0.23	0.14	0.28	0.29	0.18
C ₆	0	0.88	0.86	0.28	0.62	0.71	0.70	0.31	0.18	0.35	0.47
B ₁ , %	0	0	0.07	6.53	1.66	0	1.35	62.77	53.98	6.67	0.09

Продолжение табл. 8

Река	Хворостань		Савала				Усмань			Матюшина	
	1	2	1	2л	2пр	3	1	2л	2пр	4	5
Сообщество (р)	<i>L. naticoides</i> (163.7)+ <i>Ch. obtusidens</i> (1.09)	<i>T. tumida</i> (203.96)+ <i>L. naticoides</i> (87.3)	<i>E. virgo</i> (10.07)+ <i>R. morini</i> (6.53)	<i>U. protractus</i> (52.92)+ <i>E. virgo</i> (16.00)	<i>U. protractus</i> (134.16)+ <i>V. viviparus</i> (118.32)	<i>T. tumida</i> (52.01)+ <i>V. viviparus</i> (13.91)	<i>C. nana</i> (87.18)+ <i>T. tumida</i> (77.46)	<i>L. naticoides</i> (6.08)+ <i>E. rivularis</i> (0.77)	<i>B. tentaculata</i> (19.47)+ <i>P. pennipes</i> (3.63)	<i>Euglesa</i> sp. (184)+ <i>S. sordida</i> (47.45)	<i>P. choreus</i> (48.86)+ <i>S. sordida</i> (12.47)
n	5	9	6	17	9	4	8	3	8	10	12
H±	0.61±	2.24±	2.14±	3.68±	2.85±	1.81±	2.57±	1.38±	2.78±	1.31±	1.03±
m	0.05	0.05	0.07	0.03	0.04	0.06	0.05	0.06	0.04	0.03	0.04
H _{max}	0.05	0.11	0.18	0.22	0.19	0.16	0.18	0.12	0.25	0.03	0.06
H _{max}	2.32	3.17	2.58	4.09	3.17	2.00	3.00	1.58	3.00	3.32	3.58
F	0.74	0.29	0.17	0.06	0.10	0.09	0.14	0.13	0.04	0.60	0.71
A	0.59	1.19	0.90	2.39	1.32	0.59	1.18	0.40	1.26	1.11	1.43
C ₁	0.83	0.33	0.29	0.08	0.16	0.31	0.21	0.43	0.15	0.60	0.75
C ₆	0.99	0.90	0.39	0.83	0.38	0.67	0.30	0.98	0.77	0.40	0.27
B ₁ , %	0	0.46	7.55	1.99	0.52	0	<0.0001	2.00	5.54	35.43	97.59

В отношении общей численности сообществ также следует отметить ее более высокие значения в реках мелового юга Средне-русской возвышенности (в среднем 1853 экз./м²), по сравнению с реками Окско-Донской равнины (в среднем 460 экз./м²). Тенденция

в отношении увеличения численности от медиали к рипали прослеживается везде, кроме рек Хворостань и Усмань с наименьшими скоростями течения, где в медиали доминировали брюхоногие моллюски (*Lithoglypus naticoides*), а в рипали — менее реофильные насекомые, в том числе и *r*-стратеги — мокрецы *Probezzia seminigra* и *Macropoeza albitarsis*. Нужно отметить, что высокий вклад насекомых не из числа хирономид (за счет *Sialis*, *Ephoron*, *Platycnemis* и др.) в общую численность является характерной чертой сообществ Окско-Донской равнины (табл. 6), медленно текущие реки которой благоприятны для развития слабореофильных и даже лимнофильных видов Insecta. Численное доминирование хирономид и олигохет характерно для наиболее южных и трофных рек — Черная Калитва и Толучеевка, а также сильно заиленной медиали (практически сапропель) р. Савала (табл. 6). В остальных случаях наиболее многочисленными в сообществах макрозообентоса устьевых участков рек являются мелкие брюхоногие (*Lithoglypus* или *Theodoxus*) или двустворчатые (*Pisidium* или *Rivicoliana*) моллюски.

Величины общей биомассы сообществ в большинстве случаев определяются развитием различных видов крупных двустворчатых моллюсков сем. Unionidae и поэтому мало зависят от ландшафтной приуроченности устьевых участков. В отсутствие крупных двустворчатых на мягких песчаных грунтах могут доминировать крупные закапывающиеся стрекозы-засадчики сем. Gomphidae (р. Толучеевка), на сильно заиленных могут достигать высокой биомассы роющие поденки *Ephoron virgo* (р. Савала), на ракуше — брюхоногие моллюски (табл. 7).

В отношении участия значимых групп в формировании макрозообентоса несколько особняком стоят сообщества пересыхающей бессточной р. Матюшина, недавно заселенной бобрами. В бобровом пруду с чистым песчаным грунтом (целенаправленная расчистка бобрами) по численности и биомассе доминировали мелкие двустворчатые р. *Euglesa*, а на заиленном участке ниже пруда по численности — хирономиды, а по биомассе — прочие насекомые за счет *Sialis sordida* и нескольких видов жуков. Нахождение в сообществе бобрового пруда двух видов — *Planorbis planorbis* и *Scirtes* sp. — типичных консортов рясковых (Прокин и др., 2008), которые образовывали на его поверхности сплошной ковер, свидетельствуют о том, что в условиях постоянной расчистки песчаного дна основная часть поступающей при жизнедеятельности бобров

органики аккумулируется ряской и сообществами ее населяющими, демонстрируя эффект «второго дна» (Жгарева, 2007). В то же время постоянные обитатели реки из числа более или менее реофильных форм встречены на участке ниже пруда, который во время наших исследований являлся своеобразным «рефугиумом» для реофилов.

По структурным показателям сообщество р. Матюшина выглядят наименее благополучными. Здесь отмечено низкое информационное разнообразие ($H = 1.03-1.31$) при максимальном недоиспользовании информационных ресурсов ($F = 0.60-0.71$), обеспечивающихся достаточно высоким видовым разнообразием и численностью (табл. 8). Такая ситуация вызвана зоогенным изменением сукцессионной стадии, когда в значительно измененных гидробиоценозах получили преимущество r -стратеги (эвглесиды и хирономиды), дающие высокие вспышки численности и соответственно определяющие высокие концентрации ее доминирования ($C_d = 0.60-0.75$).

В других случаях оптимизация структуры сообществ достаточно велика, т.к. недоиспользование информационных ресурсов, как правило, не превышает 30% (табл. 8). Наблюдаются лишь 3 случая относительной разбалансировки структуры, когда недоиспользование информационных ресурсов превышает данную величину — рипаль р. Черная Калитва (сообщество *Eiseniella tetraedra* + *Tumidiana tumida*), рипаль р. Толучеевка (сообщество *Clinotanypus pinguis* + *Lumbriculus variegatus*) и меднали р. Хворостань (*Lithoglyphus naticoides* + *Chironomus obtusidens*) (табл. 8). Следует отметить, что во всех данных «неблагополучных» сообществах в комплекс доминантов входят хирономиды или олигохеты, характеризующиеся вспышками численности и определяющие высокие концентрации доминирования (до 0.83 в медиали р. Хворостань), как и в «бобровой» р. Матюшина. В отличие от последней, зоогенное вмешательство в гидробиоценозы не является здесь причиной ситуации, корни которой следует искать, скорее всего, в локальном эвтрофировании рек.

Для абсолютного большинства обследованных участков рек можно констатировать увеличение информационного разнообразия при уменьшении степени недоиспользования информационных ресурсов от медиали к рипали. Это, как и ранее описанные тенденции в изменении видового разнообразия и количественных характери-

стик сообществ, характеризует рипаль как область более благоприятную для развития сообществ макрозообентоса по сравнению с медиалью, по крайней мере, на территории Воронежской области, где данная зона характеризуется бóльшим биотопическим разнообразием и соответственно емкостью.

Из различий в сложении структуры рек мелового юга Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнины следует отметить, пожалуй, лишь встречаемость в доминантном комплексе сообществ рек первой *Pisidium inflatum*, второй — *Viviparus viviparus* и *Lithoglyphus naticoides*. Такие различия в ландшафтно-географическом распределении доминирующих видов моллюсков могут иметь значение для прогнозирования медицинской и ветеринарной ситуации, связанных с ними паразитарных заболеваний, например, «чернопятнистой» болезни рыб, имеющей на территории области смешанную природу (Прокин и др., 2009).

Зоопланктон водотоков-приемников в районах впадения притоков. На большинстве исследованных участков рек Дон и Хопер скорость течения была менее 0.25 м/с, лишь участок р. Дон в районе впадения р. Потудань имел быстрое течение воды (табл. 1). Электропроводность воды р. Дон на всех участках варьировала в узких пределах, максимальные величины зафиксированы в р. Хопер.

В планктоне исследованных участков обнаружено 37 видов беспозвоночных, среди которых 20 коловраток, 5 веслоногих и 12 ветвистоусых ракообразных (табл. 2). В среднем в одной пробе фиксировалось 10 видов: 6 — Rotifera, 1 — Copepoda и 3 — Cladosea (табл. 3). Наибольшее разнообразие обнаружено на участках Дона в районе впадения рек Хворостань и Игорец, наименьшее — в районе впадения р. Потудань и руч. Колодежанский.

Максимальная численность зоопланктона зарегистрирована в р. Дон в районе впадения рек Игорец и Хворостань, минимальная — в районе впадения р. Потудань (табл. 3). Основу численности составляли коловратки (в среднем 46.5%), хотя на участке впадения рек Игорец, Потудань и Хворостань преобладали веслоногие ракообразные. Среди доминирующих по численности видов отмечены *Brachionus hilsoni*, *B. calyciflorus*, *Euchlanis dilatata*, *Mytilina mucronata*, ювенильные циклопы, *Alona rectangula*, *Graptoleberis testudinaria*. Величина индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности, характеризовала относительно высокую выравненность зоопланктона (табл. 3).

Наибольшая биомасса зоопланктеров зафиксирована также в р. Дон в районе впадения р. Икорец, минимальная — в р. Хопер в районе впадения р. Савала (табл. 3). Основу биомассы на большинстве участков составляли веслоногие ракообразные (в среднем 42.6%). Исключение наблюдалось в р. Дон в районе впадения руч. Колодежанский, а также в р. Хопер в районе впадения р. Савала, где господствовали *Cladocera*. Среди доминирующих видов зарегистрированы *Brachionus calyciflorus*, науплиусы и копеподиты циклопов, *Eurytemora lacustris*, *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Alona rectangula*, *Chydorus sphaericus*, *Simocephalus vetulus*. Величина индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе, также указывала на относительно высокую выравненность зоопланктона (табл. 3).

Все исследованные участки рек-приемников по индексу сапробности характеризовались как β -мезосапробные, а по величине коэффициента трофности Дон в районе впадения рек Икорец и Толучеевка, Хопер в районе впадения р. Савала — как эвтрофные, остальные — гипертрофные (табл. 3). Максимальная доля индикаторов эвтрофных вод зарегистрирована в Дону в районе впадения р. Толучеевка, в р. Хопер их не обнаружено (табл. 3).

К сожалению, не удалось обнаружить четких данных о длине речной сети и площади водосборов рек Дон и Хопер на исследуемых участках. Анализ влияния имеющихся параметров среды показал, что разнообразие ветвистоусых рачков зависело от температуры воды ($r = 0.90$), а их биомасса снижалась при увеличении скорости течения ($r = -0.82$).

Участки смешения вод притоков и рек-приемников. В ходе исследований выявлено несколько вариантов зон смешения вод притока и реки-приемника. Когда скорость течения вод впадающей реки была меньше скорости течения вод принимающей, зона контакта имела минимальную ширину, а большую долю, судя по электропроводности, занимали воды приемника (рис. а, табл. 1). Судя по характеру зарастания этих участков высшей водной растительностью, которая была представлена обширными «подводными лугами», сложенными индикаторами песчаных донных отложений — *Caulinia minor* и *Najas major*, в формировании в зоне смешения вод мощного конуса выноса, представленного легко перемещаемым водой песком, принимают участие как приток, так и река-приемник.

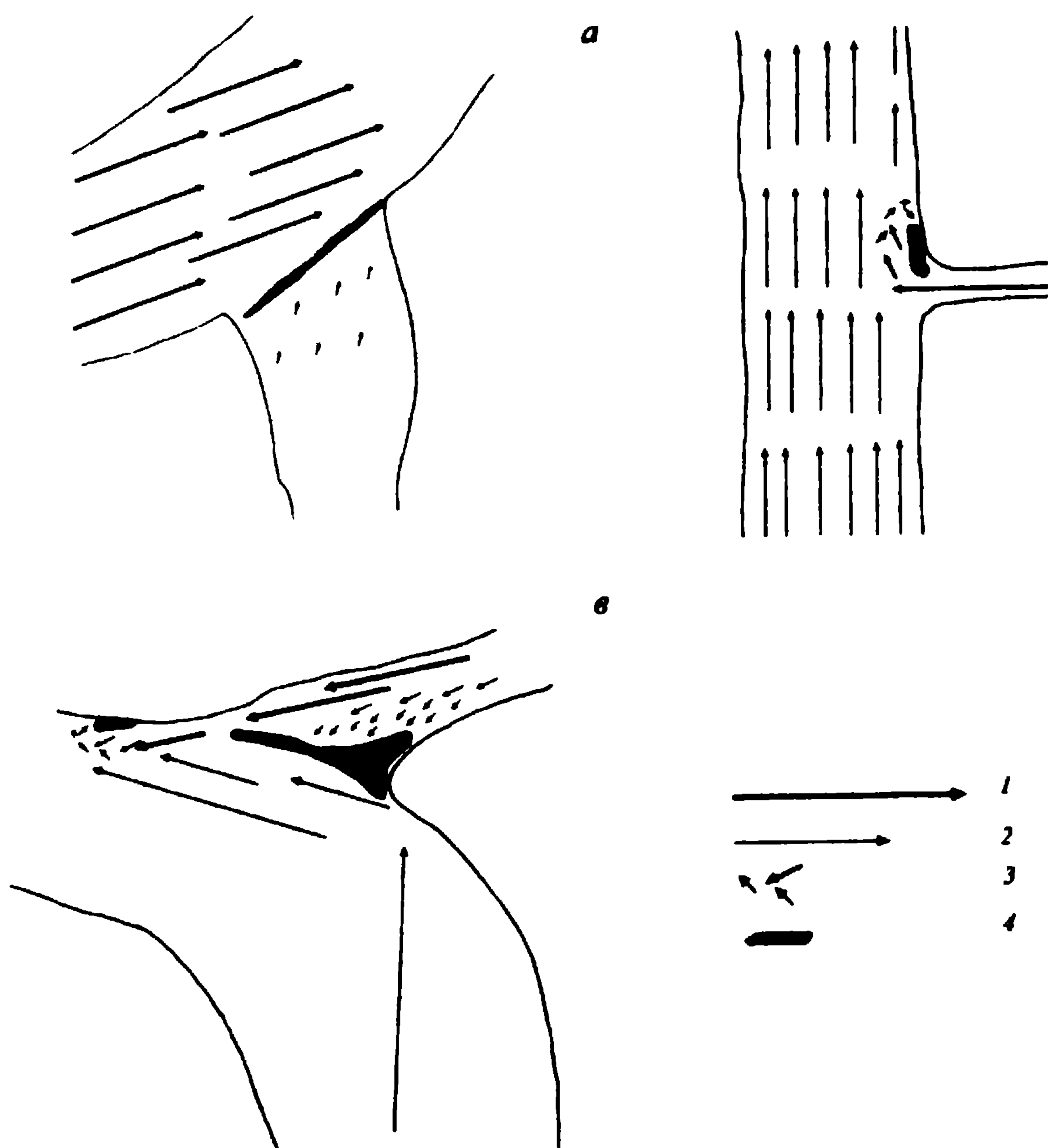


Рис. Варианты зон контакта вод притоков и приемников. 1 — скорость течения > 0.31 м/с, 2 — $0.15\text{--}0.3$ м/с, 3 — $0.05\text{--}0.14$ м/с; 4 — границы зоны контакта.

В других случаях скорость течения вод притока была значительно больше, чем приемника, в результате чего струя относительно далеко проникала в акваторию принимающего водотока, в котором ниже по течению создавалась «гидрологическая тень», характеризующаяся промежуточной электропроводностью, снижением скорости течения относительно граничащих систем, круговым движением смешанных водных масс и наличием водной растительности, представленной преимущественно низкотравными гелофитами с незначительным участием погруженных растений

(рис. б). В третьем случае из-за особенностей морфометрии приемника в устьевой области притока на границе слияния их вод образовывались наносы, формирующие четко выраженный участок, характеризующийся промежуточной электропроводностью воды, высокой степенью зарастания водной растительностью (на таких участках фиксируются сообщества, сформированные погруженными формами кубышки желтой и стрелолиста обыкновенного с высоким участием низкотравных гелофитов), снижением скорости течения относительно граничащих водотоков (рис. в). Этот участок занимал не всю площадь устья, часть потока шла с высокой скоростью и ниже ее впадения образовывалась зона контакта, описанная во втором варианте. Температура воды в зонах контакта, как правило, была выше, чем в притоках, но несколько ниже, чем в приемниках (табл. 1).

Зоопланктон. В планктоне зон смешения обнаружено 45 видов беспозвоночных, среди которых 25 — коловраток, 6 — веслоногих и 14 — ветвистоусых ракообразных (табл. 2). В среднем в одной пробе отмечено 13 видов (7 — Rotifera, 2 — Copepoda и 4 — Cladocera) (табл. 3).

Максимальная численность зоопланктеров наблюдалась в зонах контакта вод Дона и рек Потудань, Хворостань, Икорец, минимальная — Хопра и Савала (табл. 3). В зонах смешения вод р. Дон с реками Потудань и Толучеевка основу численности составляли коловратки, с руч. Колодежанский, реками Хворостань и Икорцем — веслоногие ракообразные, Хопра и Савалы — ветвистоусые. Среди доминирующих по численности видов отмечены *Brachionus quadridentatus*, *B. calyciflorus*, *Euchlanis dilatata*, *Eosphora najas*, *Laliniuaria ismailovensis*, ювенильные циклопы, *Acroperus harpae*, *Alona rectangula*, *Simoccephalus vetulus*. Величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по численности, характеризовали относительно высокую выравненность зоопланктона (табл. 3).

Наибольшая биомасса беспозвоночных отмечена при контакте Дона с реками Потудань (3-й вариант контакта), Икорец и Толучеевка, наименьшая — с реками Хворостань и Потудань (2-й вариант контакта) (табл. 3). Основу биомассы при слиянии Дона с реками Хворостань, Икорец и Потудань составляли Copepoda, на остальных участках — Cladocera. Среди доминирующих по биомассе видов отмечены *Euchlanis dilatata*, науплиусы и копеподиты циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*, *Macrocyclus albidus*,

Mesocyclops leuckarti, *Acroperus harpae*, *Alona rectangula*, *Simocephalus vetulus*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Sida crystallina*. Величины индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе, на большинстве участков характеризовали относительно высокую выравненность зоопланктона, исключение наблюдалось в районе слияния рек Хопер и Савала, Дон и Толучеевка (табл. 3).

Все участки характеризовались, как β -мезосапробные, кроме зоны контакта рек Хопер и Савала, где величина индекса соответствовала олигосапробным водам (табл. 3). По коэффициенту трофности все участки относились к мезотрофным, лишь в районе слияния рек Дона и Хворостань — к гипертрофным (табл. 3). Максимальная доля индикаторов эвтрофных вод отмечена при слиянии с Доном рек Потудань и Толучеевка (табл. 3).

Анализ связей количественных показателей зоопланктона и изученных параметров среды показал, что численность *Cladocera* снижалась при увеличении скорости течения ($r = -0.84$), а доля *Rotifera* в общей численности зоопланктона определялась температурой воды ($r = -0.85$).

Макрозообентос. В трех обследованных зонах контакта рек: Потудань-Дон, Икорец-Дон, Савала-Хопер, выявлено 42 вида, из которых 3 — *Oligochaeta*, 4 — *Hirudinea*, 5 — *Bivalvia*, 7 — *Gastropoda*, 3 — *Crustacea*, 20 — *Insecta* (табл. 5). Среди насекомых наиболее разнообразны двукрылые (15 видов), в основном за счет хирономид (11). Кроме того, встречались стрекозы (2), ручейники (2), чешуекрылые (1).

Так как каждая из рассмотренных зон контактов относится к определенному нами варианту таких зон, представляется целесообразным рассмотреть их отдельно.

Сообщество *Tumidiana tumida* + *Viviparus viviparus*, формирующееся на конусе выноса р. Савала в Хопер (1-й вариант контакта), характеризуется крайне низкими значениями видового разнообразия, численности и структурных характеристик сообществ (табл. 6–8), сравнимыми с обедненными сообществами рек известнякового севера Среднерусской возвышенности и наиболее неустойчивыми разбалансированными сообществами устьевых участков рек других ландшафтных зон Воронежской области. Вероятно, такая ситуация объясняется постоянным «омоложением» сукцессионной стадии сообщества на участке постоянного накопления транспортируемой течением взвеси, подобно известной ситуации

под обрывистыми берегами рек, в отличие от которой насекомые *r*-стратеги не способны здесь к заселению биотопа, на котором закрепляются лишь наиболее обычные и эврибионтные на данном участке реки виды. Сложный профиль конуса выноса и его значительная протяженность предполагает и возможное наличие других, более благоприятных для развития бентоса, участков, для поиска которых необходимы исследования пространственного распределения сообществ.

Сообщество *Viviparus viviparus* + *Tumidiana tumida* в зоне контакта рек Икорец и Дон (2-й вариант контакта), характеризуется средними для рек Окско-Донской равнины показателями разнообразия, обилия и структуры сообществ (табл. 6–8). Данное сообщество несколько богаче в видовом отношении, многочисленнее и разнообразнее «медвального» сообщества в устье р. Икорец и значительно превосходит его в отношении общей биомассы за счет концентрации здесь *Unionidae*. Вероятно, на быстром течении и при высокой мутности в стрекне устьевой части реки крупные фильтраторы-униониды чувствуют себя угнетенно, тогда как в образующейся зоне контакта, наоборот, получают преимущества в фильтрации, замедляющейся при впадении в Дон воды Икорца.

Сообщество *Tumidiana tumida* + *Bithynia tentaculata* в зоне контакта рек Потудань и Дон (3-й вариант контакта), характеризуется максимальным видовым разнообразием (табл. 8), крайне высокой общей численностью, сравнимой лишь с макрозообентосом более южных рек — Черная Калитва, Толучеевка и «бобровой» Матюшина (табл. 6), и максимальной общей биомассой (табл. 8). Здесь отмечены все характерные для пресноводного макрозообентоса значимые группы, из которых в сложение общей численности сообщества максимальный вклад вносят *Gastropoda*, прочие *Insecta* и *Chironomidae*. В сложении биомассы сообщества основную роль играют двустворчатые моллюски (91.3%). Данное сообщество характеризуется максимальными из зарегистрированных в устьевых областях рек значениями информационного ($H = 4.42$) и видового ($\alpha = 4.28$) разнообразия, при средне-низком недониспользовании информационных ресурсов ($F = 0.14$) в условиях почти полного отсутствия контроля сообщества со стороны хищных беспозвоночных ($B_x = 1.66\%$). В сравнении с макрозообентосом устьевого участка р. Потудань сообщество в зоне контакта с р. Дон характеризуется в 3 раза более высоким видовым разнообразием, в 2 раза болсс

высоким информационным, в 4–20 раз более высокой численностью и в 10–50 раз более высокой биомассой.

Сравнительный анализ зоопланктона исследованных участков. Всего в составе зоопланктона обнаружено 68 видов беспозвоночных, среди которых 42 — коловраток, 9 — веслоногих и 17 — ветвистоусых ракообразных. Наибольшее число видов отмечено в зонах смешения вод притоков с реками-приемниками, наименьшее — в проточных участках устьев рек. Основу видового разнообразия составляли Rotifera, причем в реках-приемниках и зонах смешения вод их доля незначительно увеличивалась (соответственно с 51.4 до 54.1 и 55.6%), при этом несколько снижалась доля Copepoda (с 20 до 13.5 и 13.3%) и возрастала доля Cladocera (с 19.4 до 22.2 и 25.2%).

В среднем в одной пробе с проточных участков устьев притоков обнаружено минимальное число видов, максимальное — в зонах смешения вод притоков и приемников, где наблюдалось увеличение разнообразия всех таксономических групп. В устьях притоков была выше доля видов Copepoda (в среднем 17.7% против 12.9 и 12.4 соответственно в водотоке-приемнике и в зоне смешения вод), а ветвистоусых — меньше (в среднем 3.7% против 6.6 и 8.4). Лишь в проточном участке р. Савала число видов было больше, чем в Хопре и в зоне смешения их вод.

Минимальные численности и биомассы зоопланктона зафиксированы в устьях притоков, исключение наблюдалось лишь в р. Савала, где количество зоопланктона было максимальным по сравнению с Хопром и зоной контакта их вод. Причина такого распределения — обильные заросли макрофитов и самая низкая, чем на других притоках, скорость течения воды в устье реки. Слабая проточность и высокая плотность воды (здесь зафиксирована максимальная электропроводность воды) не позволяли водам реки смешиваться с водами приемника. В результате в зоне их контакта основную долю занимали воды Хопра — разница между водами самой реки и зоны смешения составляла 530 мкСм/см, в то время как на других реках — 100–250 мкСм/см, а между водами водотока приемника и зоны смешения — 30 мкСм/см, на других реках — 50–600 мкСм/см. В зонах смешения притоков с Доном численность зоопланктона всегда была выше, чем в граничащих системах: в 2.1–105.5 раз (в среднем в 33.4 раза) по сравнению с проточными участками устьев и в 1.1–18.3 раза (в среднем в 3.9 раза) относительно

участков принимающей реки. Кратность увеличения численности зоопланктеров на этих участках возрастала при повышении разницы между скоростями течения в граничащих водотоках и в зоне смешения их вод ($r = 0.97$). Необходимо отметить, что это было справедливо и для кратности увеличения численности отдельных таксономических групп (для коловраток — $r = 0.96$, для веслоногих — $r = 0.97$, для ветвистоусых ракообразных — $r = 0.98$) и доли веслоногих ракообразных в общей численности ($r = 0.93$). Именно поэтому в зоне слияния рек Савала и Хопер, где скорость течения на проточном участке устьевой области была меньше, чем в водотоке-приемнике, наблюдалось исключение. Какая-либо закономерность изменения выравниваемости зоопланктона по численности отсутствовала: в одних случаях была максимальной в зонах контакта (в зоне контакта Дона с реками Потудань (2-й вариант зоны контакта), Толучеевка и руч. Колодежанский), в других случаях наибольшие индексы Шеннона-Уивера наблюдались в приемнике (Дон в районе впадения рек Хворостань, Потудань (3-й вариант зоны контакта)). В р. Игорец, на участке Дона в районе ее впадения и в зоне контакта их вод индекс имел одинаковые значения, и лишь в устье р. Савала его величина была максимальной.

Биомасса зоопланктона в зонах смешения вод притоков и приемников также была выше, чем в проточных участках устьев в 7.4–305.5 раз (в среднем 106.4 раза) и водотоках-приемниках в 1.2–12.0 раз (в среднем в 5.8 раз). При этом на двух реках зафиксированы исключения: в зоне слияния рек Савала и Хопер биомасса была ниже, чем в проточной части ее устья, а в зоне слияния рек Хворостань и Дон — ниже, чем в приемнике. О возможных причинах такого распределения в р. Савала мы писали выше, а в случае с р. Хворостань причиной могла стать максимальная скорость течения в зоне контакта граничащих водотоков. Кратность увеличения биомассы коловраток, веслоногих ракообразных и доли *Sopropoda* в общей биомассе возрастала при повышении разницы между скоростями течения в граничащих водотоках и в зоне смешения их вод (соответственно $r = 0.99$, 0.97 , 0.96), а кратность увеличения доли ветвистоусых рачков повышалась при возрастании разницы температуры воды исследованных участков ($r = 0.82$). Наибольшие индексы Шеннона-Уивера, рассчитанного по биомассе, регистрировались на участках приемников, лишь в зонах контакта Дона с

р. Потудань и руч. Колодежанский были зафиксированы наибольшие величины.

Максимальные индексы сапробности практически во всех случаях наблюдались на участках Дона, минимальные — в зонах контакта (рек Хопер и Савала, Дон и Потудань (3-й вариант зоны контакта), Толучеевка, ручей Колодежанский), в ряде случаев наименьшие величины были отмечены в устьях рек (Хворостань, Икорец, Потудань). В зонах контакта вод была ниже доля индикаторов эвтрофных вод, исключение наблюдалось лишь в реках Хопер, Икорец и Потудань, где доля индикаторов была минимальной. Величина коэффициента трофности в зонах контакта в большинстве случаев была меньше, чем в приемниках, но, как правило, выше, чем в проточных участках устьев.

Заключение

В составе зоопланктона исследованных участков водотоков обнаружено 69 видов беспозвоночных, среди которых 49 — колероваток, 9 — веслоногих и 17 — ветвистоусых ракообразных. Большую роль в формировании зоопланктона играют характеристики речной системы — длина речной сети и количество притоков. Экологическое состояние водотоков и характеристики сообществ гидробионтов также тесно связаны с ландшафтом бассейна, а в ряде случаев выступают критерием для оценки состояния наземных экосистем (Маргалев, 1992). Наибольшее влияние на зоопланктон исследованных малых и средних рек Воронежской области оказывает крутизна склонов, почвенно-эрозионные процессы и ухудшение качества земельных ресурсов на площадях их водосборов.

В составе макрозообентоса устьевых участков рек и зон их контакта с водотоками-приемниками в 2009 г. зарегистрировано 100 видов животных, из которых 9 ранее не отмечалось на территории Центрального Черноземья (ЦЧР). Из впервые зарегистрированных видов наибольший интерес вызывает обнаружение в р. Толучеевка понто-каспийских эстуарных ракообразных *Corophium maeoticum* и *Dikerogammarus caspius*. Важной представляется и находка *Dreissena bugensis* в зоне контакта рек Потудань и Дон. Этот моллюск, до сих пор не отмечавшийся для ЦЧР, ранее регистрировался нами лишь в русле р. Дон на юг от г. Павловск (неопубликованные данные).

Рассматривая фаунистические особенности макрозообентоса устьевых участков малых и средних рек на территории Воронежской области можно выделить виды с максимальной частотой встречаемости в пробах: *Lithoglyphus naticoides* (54.5%) и *Tumidiana tumida* (50.0%), а также виды которые встречаются более чем в 25% (*Tubifex tubifex*, *Pisidium inflatum*, *Theodoxus fluviatilis*, *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata*, *Clinotanypus pinguis*, *Polypedilum* gr. *pubeculosum*) или 20% проб (*Cincinna klinensis*, *Lymnaea ovata*, *Sialis sordida*, *Problezzia seminigra*). При этом следует отметить, что виды *Pisidium inflatum*, *Viviparus viviparus*, *Cincinna klinensis*, *Lymnaea ovata* и *Sialis sordida* принадлежат родам, представленным на территории Воронежской области несколькими видами, а их полная или почти полная (р. *Sialis*) уникальность в составе исследуемой фауны, вероятно, является ее характерной чертой. Также фаунистической особенностью макрозообентоса исследованных устьевых участков следует считать представленность мокрецов (Diptera, Ceratopogonidae) исключительно трибой Sphaetomatini подсем. Palpomyinae. Следует также упомянуть находки видов, редких на территории ЦЧР: *Epitheca bimaculata*, *Clinotanypus pinguis*, *Lipiniella araenicola*, *Mallochohelea inermis*, *Macropenza albitarsis*.

Несомненно, важным результатом данных рекогносцировочных исследований являются выявленные отличия в видовом разнообразии и показателях обилия рек различных ландшафтно-географических районов Воронежской области: известнякового севера Среднерусской возвышенности, мелового юга Среднерусской возвышенности и Окско-Донской равнины. Максимальным удельным разнообразием и численностью характеризуются реки мелового юга, минимальным — известнякового севера, реки Окско-Донской равнины занимают промежуточное положение. Кроме того, реки данных районов имеют отличия в составе доминантных комплексов, в том числе и среди моллюсков, имеющих паразитологическое значение.

Биомасса макрозообентоса в исследуемых реках складывается преимущественно крупными двустворчатыми моллюсками сем. Unionidae, что определяет необходимость постоянного мониторинга состояния их популяций и охраны.

На территории равнинной Воронежской области рипаль характеризуется как наиболее благоприятная зона для развития сообществ макрозообентоса по сравнению с медиалью.

Особый интерес представляют зоны контакта вод притоков и приемников, где происходит смешение водных масс, формируются маргинальные участки, отличающиеся по физическим параметрам воды и структуре сообществ. В наших исследованиях выделено три варианта зон смешения водных масс.

1). При условии незначительной скорости течения широкого и зарастающего макрофитами русла притока большая часть водной массы зоны контакта состоит из вод приемника, температура воды ниже, чем в малой реке. Водная растительность представлена крупными по площади «подводными лугами», образованными зарослями погруженных укореняющихся растений. Количество зоопланктона меньше, чем в проточном участке устья, но больше, чем в принимающем водотоке. При равных скоростях течения притока и приемника зона контакта их вод характеризуется максимальными скоростями течения по сравнению с другими вариантами зон слияния, а количество зоопланктона уступает аналогичным показателям в приемнике. Макрозообентос характеризуется крайне низкими значениями видового разнообразия, численности и структурных характеристик сообществ, находящихся в условиях постоянного стрессирующего воздействия активной седиментации. Вероятно, сообщества в условиях подобной зоны контакта вод притока и приемника демонстрируют свойства экоклина.

2). Если скорость течения вод притока значительно больше, чем приемника, в принимающей реке создается «гидрологическая тень», характеризующаяся промежуточной электропроводностью, снижением скорости течения относительно граничащих систем, круговым движением смешанных водных масс и наличием водной растительности, представленной преимущественно низкотравными гелофитами. Зоопланктон отличается от граничащих систем большим числом видов, численностью и биомассой. Макрозообентос характеризуется средними показателями разнообразия, обилия и структуры сообществ, которые несколько богаче в видовом отношении, многочисленнее и разнообразнее сообществ устья притока и могут значительно превосходить его в отношении общей биомассы за счет концентрации *Unionidae*, получающих преимущества в фильтрации, замедляющейся при впадении в приемник воды притока.

3). Благодаря наносам могут формироваться четко выраженные участки, воды которых имеют промежуточную электропроводность, высокую степень зарастания водной растительностью (на

таких участках фиксируются сообщества, сформированные погруженные формы кубышки желтой и стрелолиста обыкновенного с высоким участием низкотравных гелофитов), снижение скорости течения. Зоопланктон в наибольшей степени отличается от граничащих водотоков. Макрозообентос таких участков в сравнении с сообществами притоков характеризуется более высокими видовым и информационным разнообразием, численностью и биомассой, демонстрируя в данном случае четкий «опушечный эффект».

Полученные результаты — лишь начало исследований зон контакта притоков и незарегулированных водотоков-приемников. Безусловно, нам не удалось описать всего разнообразия вариантов возникающих маргинальных участков, представить закономерности изменения их гидрологического и биологического режима в течение вегетационного периода, что не позволило провести их окончательную классификацию. Очевидно, что сообщества гидробионтов зон контакта разнотипных водных масс отличаются по ряду показателей, причем большая их часть свидетельствует о них, как об участках, имеющих высокий потенциал для формирования богатого биоразнообразия и биоресурсного потенциала водотоков-приемников, а также самоочищения контактирующих рек. Нужно сказать, что обнаруженные зависимости развития зоопланктона низовьев водотоков и характеристик речной системы (длина речной сети, количество притоков), косвенно указывают, что, возможно, одну из ключевых ролей в формировании биологического режима рек играет количество маргинальных участков, образуемых в зонах контакта главной реки и ее притоков.

Благодарности

Авторы благодарят за помощь в определении материала Н.И. Зеленцова, Н.Н. Жгареву, А.А. Боброва (ИБВВ РАН) и М.В. Чертопруда (МГУ), за помощь в проведении полевых исследований М.И. Чубирко (Федеральная служба по надзору в сфере защиты прав потребителей и благополучия человека по Воронежской области), Д.В. Транквилевского (ФГУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Воронежской области»), А. Карогодину (ВГУ), А.В. Черевичко (Псковское отделение ФГНУ «ГосНИОРХ»), А.С. Мараёва (ИБВВ РАН).

Работа выполнена при финансовой поддержке

РФФИ (08-04-99024-р_офи) и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие».

Список литературы

- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. С.-Пб.: Наука. 1996. 189 с.
- Арабина И.П., Савицкий Б.П., Рыдний С.А.* Бентос мелиоративных каналов Полесья. Минск: Ураджай, 1988. 40 с.
- Дмитриева В.А.* Гидрологическая изученность Воронежской области. Каталог водотоков. Воронеж: Издат.-полиграф. центр Воронежского гос. ун-та, 2008. 225 с.
- Жадин В.И.* Методы гидробиологического исследования. М., 1960. 192 с.
- Жгарева Н.Н.* Фауна зарослей // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 249–268.
- Крыленко И.Н.* Математическое моделирование подпорных явлений в узле слияния рек Сухона и Юг // Вестник Московского университета. Серия 5: География. 2009. № 1. С. 53–58.
- Крылов А.В.* Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Крылов А.В., Цветков А.И., Малин М.И., Романенко А.В., Поддубный С.А., Отюкова Н.Г.* Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 65–75.
- Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части России: Учеб. пособие для биол. фак. ун-тов, пед. и сельхоз. вузов. 10-е изд., испр. и доп. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской.* М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мильков Ф.Н.* Региональные особенности и зонально-морфологические варианты речных долин среднерусской лесостепи // Долинно-речные ландшафты среднерусской лесостепи. Воронеж: изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1987. С. 34–42.
- Миркин Б.М.* Об экологической классификации пойменных лугов // Бот журн. 1965. Т. 50, № 3. С. 324–334.
- Миркин Б.М.* Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов // Бот журн. 1968. Т. 53, № 6. С. 767–768.
- Муравейский С.Д.* Животный планктон реки Керженца // Реки и озера. М.: Гос. изд-во географ. лит-ры, 1960. С. 308–326.
- Мязметс А.Х.* Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Никитина Н.А., Чалов Р.С.* Узлы слияния рек и их морфологические типы // Геоморфология. 1988. № 4. С. 64–70.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Папченков В.Г.* Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.

- Прокин А.А., Силина А.Е.* Материалы к изучению террасных водоемов Усманского бора (III): макрозообентос // Тр. Воронеж. гос. запов. Вып. XXIV. Воронеж: ВГПУ, 2007. С. 300–367.
- Прокин А.А., Дубов П.Г., Негроров В.В.* Водные макробеспозвоночные в составе консорциев рясковых (Lemnaceae) водоемов бассейна малой лесной реки в среднерусской лесостепи // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана: лекции и матер. докл. Всеросс. школы-конф., Борок, 18–21 ноября. Ярославль: ООО «Принтхаус», 2008. С. 234–238.
- Прокин А.А., Крылов А.В., Слынько Ю.В., Тютин А.В., Касьянов А.Н., Романенко А.В., Ворошилова И.С., Транквиловский Д.В., Слынько Е.Е., Петрухин Ю.К., Степкин Ю.И., Чубирко М.И.* Некоторые итоги изучения биологических ресурсов и разнообразия малых и средних рек Донского бассейна на территории Воронежской области // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: матер. Междунар. науч.-практ. конф. и X зоол. конф. Минск: ООО «Мэджик», ИП Варакин, 2009. Ч. 2. С. 131–134.
- Селезнев Д.Г., Силина А.Е.* Описание программы статистической обработки данных и расчетов биотических индексов для гидробиологических мониторинговых исследований // Гидробиологические исследования водоемов Среднерусской лесостепи. Тр. лаб. биоразнообразия и мониторинга наземн. и водн. экосист. Среднерусской лесостепи: сектор гидробиол. мониторинга / Биоцентр ВГУ «Веневитиново». Т. 1. Воронеж: изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2002. С. 229–235..
- Силина А.Е.* Разнообразие и устойчивость донных зооценозов и оценка качества воды водоемов юга Воронежской области // Состояние и проблемы экосистем среднерусской лесостепи. Тр. биол. учеб.-науч. центра Воронеж. гос. ун-та «Веневитиново». Вып. 20. Воронеж: изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2006. С. 115–145.
- Смолянинов В.М., Дегтярев С.Д., Щербинина С.В.* Эколого-гидрологическая оценка состояния речных водосборов Воронежской области. Воронеж: «Истоки», 2007. 133 с.
- Хлызова Н.Ю.* Экологические особенности высшей водной растительности водоемов бассейна реки Воронеж: автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Днепропетровск, 1989. 16 с.
- Хлызова Н.Ю.* Водные сообщества // Растительные сообщества Липецкой области (Кадастр). Воронеж: ИПЦ ВГУ, 2009. С. 105–159.
- Margalef R.* Perspectives in ecological theory. London, 1968. 112 p.
- Odum E.P.* The strategy of ecosystem development // Science. 1967. Vol. 164. P. 262–270.
- Pantle R., Buck H.* Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, N 18. S. 604.

Sladeček V System of Water Quality from the Biological Point View // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. N 7. Stuttgart, 1971. S. 1–218.

OVERGROWING, ZOOPLANKTON AND MACROZOOBENTHOS OF DOWNSTREAMS OF TRIBUTARIES OF THE RIVERS DON AND HOPER, AND ZONES OF MIXING OF THEIR WATERS (VORONEZH REGION)

A.V. Krylov, A.A. Prokin, N.Yu. Hlysova, S.E. Bolotov, Yu.K. Petruhin

Institute for Biology of Inland Waters RAS, krylov@ibiw.yaroslavl.ru

The basic characteristics of aquatic vegetation, zooplankton and macrozoobenthos of downstream sites of small and medium rivers of the Voronezh region are presented. Based on the obtained data the ecological conditions of aquatic organisms' communities in the watercourses, running on different landscapes, is estimated. The zones of contact of tributaries and water inlets, where the mixture of water mass take place, and the sites, which differed in water physical conditions and structure of communities are formed, are described.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (TURBELLARIA) И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛОЙ РЕКИ

© 2010 г. Е.М. Коргина

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н*

Приводится видовой состав и распределение турбеллярий по продольному профилю малого притока Рыбинского водохранилища в течение многолетнего периода. Дано видовое сходство комплексов плоских червей характерных для различных биотопов.

Введение

Свободноживущие плоские черви (Turbellaria) — обычные представители водных биоценозов, играющие, порой, значительную роль в их функционировании. Благоприятными условиями развития турбеллярий, особенно для фитофильных теплолюбивых видов, являются прибрежные зарослевые ценозы, где они могут развиваться в массовом количестве. В малом водотоке существует ряд других биотопов, приуроченных к жизни определенной группы видов турбеллярий. К сожалению, изученность этой группы животных недостаточна, поэтому полученные новые данные о значимости этих организмов в биоценозе интересны для гидробиологов.

Материал и методы исследования

Река Ильдь — приток второго порядка Волжского плеса Рыбинского водохранилища, относится к категории средне-малых рек (Рохмистров, Наумов, 1984). Общая площадь ее водосбора составляет 240 км², длина — 46 км, лесистость — 33%, заболоченность — 2%. Бассейн реки находится в подзоне южной тайги с уплощенным рельефом. Большую часть водосборной площади реки занимают сельскохозяйственные угодья. У истока и в верхней трети водотока — травяные болота. Малые реки Верхнего Поволжья в преобладающем большинстве представляют собой типичные равнинные реки с широкими пойменными долинами и спокойным течением, русла рек извилистые, относительно устойчивые (Экологическое состояние..., 2003).

Водоток имеет практическое значение для сельского населения, т.к. является основным источником водоснабжения. Сельскохозяйственные угодья и фермы, расположенные на берегах, подвергают ее воды эвтрофированию и, как следствие, способствуют зарастанию, составляющему в среднем 62% (Экологическое состояние..., 2003).

Реку Ильдъ можно отнести к рекам со средней минерализацией воды. В целом химический состав и качество воды в реке можно считать типичными для малых водотоков лесной зоны лишь на тех участках, где наблюдается высокая скорость течения. Мелиорация водосбора, антропогенное загрязнение и зоогенное зарегулирование стока приводит к увеличению содержания органических и биогенных веществ (Экологическое состояние..., 2003).

Наблюдения проводили 3–5 раз в течение вегетационных периодов (май–октябрь) 2002–2006 гг. на 5 постоянных станциях. Станция 1 расположена в заболоченных верховьях реки, на берегу расположена животноводческая ферма, а берега используются в качестве пастбищных и сенокосных угодий; наблюдается сплошное зарастание кубышкой, имеются заросли хвоща и ряски; дно — илистое с большим количеством растительных остатков; глубины на участках отбора проб 0.3–0.8 м. Станция 2 расположена в 7 км от истока, где построена плотина, образовавшая достаточно глубокий водоем (~ 2.5 м), впоследствии заселенный бобрами; у берега заросли осоки, стрелолиста, хвоща, ежеголовника, частухи, кубышки, рдеста плавающего, элодеи, нитчатки и ряски; грунт илисто-глиняный с растительными остатками; глубина участков отбора проб 0.4–0.7 м. В отдельные года проточный участок реки, где расположена ст. 3 (среднее течение), оказывается в подпоре бобрового пруда; выше по течению имеется выход холодных ключей; отмечены заросли стрелолиста, роголистника, хвоща, элодеи, ряски; грунт — заиленный песок, глубина 0.5–1.0 м. Чуть ниже по течению от ст. 4 периодически возникают небольшие бобровые плотины, частично регулируемые сток; кроме этого, периодически поступают сточные воды сыроваренного завода; степень зарастания незначительная, отмечены куртины кубышки, роголистника, встречаются ежеголовник, стрелолист, нитчатка, ряска; дно песчано-каменистое с валунами, кое-где имеется наиллок; глубина 0.3–0.5 м. Станция 5 расположена в нижнем течении реки, но выше зоны подпора речных вод. Река на этом участке отличается от других, напоминая,

скорее горную речку с каменистыми перекатами и быстрым течением; дно песчано-каменистое с большими валунами; достаточно большие заросли шелковника, рдеста пронзенолистного, встречаются также роголистник, кубышка, камыш, сусак, уруть, осока, ежеголовник, мох, нитчатка и ряска.

Качественные и количественные пробы отбирали по стандартной методике (Иванов и др., 1981; Коргина, 1982), для количественного учета профильтровывали 50 л воды. Просмотрено 220 качественных и количественных проб. Черви определялись живыми. Параллельно измеряли температуру воды.

Результаты исследования и их обсуждение

В течение исследуемого периода в р. Ильдъ было обнаружено 33 вида турбеллярий из 5 отрядов и 9 семейств (табл.).

Таблица. Видовой состав и встречаемость турбеллярий

Виды	Станции					Встречаемость, %
	1	2	3	4	5	
Отр. Catenulida						
Сем. Stenostomidae						
<i>Stenostomum leucops</i> (A. Duges, 1928)	+	+	+	+	+	95.5
<i>S. unicolor</i> O. Schmidt, 1848	+	+	-	-	-	9.1
Отр. Macrostomida						
Сем. Macrostomidae						
<i>Macrostomum rostratum</i> (Papi, 1951)	+	+	+	-	+	72.7
<i>M. distinguendum</i> (Papi, 1951)	+	+	-	+	-	40.9
<i>M. orthostylum</i> (M. Braun, 1885)	-	-	-	-	+	4.5
Сем. Microstomidae						
<i>Microstomum lineare</i> (Müller, 1774)	+	+	+	+	+	81.8
Отр. Lecithoepitheliata						
Сем. Prorhynchidae						
<i>Prorhynchus stagnalis</i> M. Schultze, 1851	-	+	-	-	-	9.1
Отр. Tricladida						
Сем. Planariidae						
<i>Polycelis tenuis</i> Ijima, 1884	-	+	+	+	+	81.8
Отр. Neorhabdocoela						
Сем. Polycistididae						
<i>Gyratrix hermaphroditus</i> Ehrenberg, 1831	+	+	+	+	+	95.5
Сем. Provorticidae						
<i>Provortex pallidus</i> Luther, 1948	-	-	-	-	+	9.1
Сем. Dalyelliidae						
<i>Microdalyellia armigera</i> (O. Schmidt, 1861)	+	+	-	-	+	22.7
<i>M. brevispina</i> (Hofsten, 1911)	+	+	+	+	-	27.3
<i>M. brevimana</i> (Beklemishev, 1921)	+	+	-	+	+	36.4
<i>M. nanella</i> (Beklemishev, 1921)	+	+	-	-	-	18.2

Виды	Станции					Встречаемость, %
	1	2	3	4	5	
<i>M. picta</i> (O. Schmidt, 1848)	+	-	-	-	+	13.6
<i>Gieysztoria expedita</i> (Hofsten, 1907)	+	+	-	-	-	18.2
<i>G. cuspidata</i> (O. Schmidt, 1861)	-	+	-	-	-	4.5
<i>Castrella truncata</i> (Abildgaard, 1789)	+	+	-	-	+	40.9
Сем. Typhloplanidae						
<i>Castrada hofmanni</i> Braun, 1885	-	+	-	+	-	4.5
<i>C. granea</i> (Braun, 1885)	+	-	-	-	-	4.5
<i>Strongylostoma elongatum</i> Hofsten, 1907	-	+	-	-	-	13.6
<i>S. radiatum</i> (Müller, 1774)	+	+	+	-	-	18.2
<i>Rhynchomesostoma rostratum</i> (Müller, 1774)	+	+	-	-	-	9.1
<i>Olisthanella truncula</i> (Schmidt, 1858)	+	+	+	-	+	27.3
<i>O. obtusa</i> (M. Schultse, 1851)	+	+	+	+	-	13.6
<i>O. palmeni</i> Nasonov, 1917	-	-	-	+	+	4.5
<i>Mesostoma ehrenbergii</i> Foske, 1836	+	-	-	-	-	9.1
<i>M. lingua</i> (Abildgaard, 1789)	+	-	-	-	-	4.5
<i>Bothromesostoma personatum</i> (Schmidt, 1848)	+	-	-	+	-	18.2
<i>B. essenii</i> Braun, 1885	+	-	-	-	-	9.1
<i>Phaenocora rufodorsata</i> (Sekera, 1904)	+	-	-	-	-	4.5
<i>P. typhlops</i> (Vejdovsky, 1880)	+	+	+	-	-	13.6
<i>P. unipunctata</i> (Orsted, 1843)	-	-	+	-	-	9.1

Два отряда — *Lecithoepitheliata* и *Tricladida* — имеют по одному представителю, соответственно из сем. *Prorhynchidae* — *Prorhynchus stagnalis* и сем. *Planariidae* — *Polycelis tenuis*. Самым многочисленным был отр. *Neorhabdocoela*, который насчитывал 25 видов червей. Наиболее встречаемые были *Stenostomum leucops* и *Gyratrix hermaphroditus* (95.5%), частыми — *Microstomum lineare*, *Polycelis tenuis*, *Macrostomum rostratum* (72.7–81.8%), нередкими — *M. distinguendum* (40.9%), *Microdalyellia brevimana* (36.4%), *Castrella truncata* (40.9%). Единично отмечены *Macrostomum orthostylum*, *Gieysztoria cuspidata*, *Castrada hofmanni*, *C. granea*, *Olisthanella palmeni*, *Mesostoma lingua*, *Phaenocora rufodorsata* (4.5%).

В пространственном отношении наибольшее количество видов за исследуемый период отмечалось на станциях верхнего течения реки — 1 и 2, соответственно 24 и 22 вида. По всей видимости, основные причины видового богатства этих участков — температура воды и содержание питательных веществ. Так, в течение всего периода исследования наибольшая температура воды летом (23.0–23.3 °C) отмечалась на ст. 2, где зарегулирование реки способствовало снижению проточности, увеличению глубин и, как следствие, более интенсивному прогреванию и менее выраженному остыва-

нию водных масс по сравнению с другими станциями. На ст. 1 также наблюдалась замедленная проточность, дополнительное поступление органических веществ. Исключение составляла ситуация в 2002 г., когда летом этот участок пересох и только в первой декаде октября здесь появилась вода, и был обнаружен единственный вид — *Castrella truncata*. Бедными были станции 3 и 4, где за время исследования обнаружено всего по 11 видов. Особенно выделялась ст. 4, где в 2002, 2004 и 2006 гг. насчитывалось всего 3–4 вида. Наиболее стабильное положение по количеству видов плоских червей занимала ст. 5.

В межгодовой динамике наибольшее количество видов на исследуемых станциях реки выявлено в 2003 г. — 21 вид, наименьшее в 2002 г. — 12 видов. Причиной снижения видового разнообразия в 2002 г., как уже отмечалось выше, могла стать маловодность реки и температура воды: верховья реки пересыхали, а уже к первой декаде октября вода в реке остыла до 2.0–3.5 °С, в то время как в 2003 г. летние температуры были относительно невысокими, но осень была теплой и температура воды была выше в 3–4 раза по сравнению с другими периодами исследования.

Среди исследуемой фауны турбеллярий различных биотопов по показателю фаунистического сходства — индексу Серенсена — наиболее близкими оказались станции верховья (1 и 2): величина индекса составила 58.6%, т.к. большинство видов, населяющие эти биотопы, — фитофильные и относятся к семействам Turbellariidae и Dalyelliidae (табл.)

Наименьшее сходство фауна червей имела при сравнении ее на совершенно разных биотопах: между станциями 1 и 4 и 1 и 5, где величина индекса видового сходства составляла соответственно 29.6 и 32.1%. Объясняется это тем, что на станциях 4 и 5 насчитывалось в два раза меньше видов, чем на ст. 1, а фитофильный комплекс отсутствовал. Общими для этих трех станций из тифлопланид были только *Olisthanella truncula* и *O. obtusa*.

Выводы. Таким образом, фауна ресничных червей исследованного малого водотока насчитывает 33 вида из 5 отрядов и 9 семейств, большинство из них являются типичными для Верхнего Поволжья (Коргина, 2002).

Выделены доминирующие виды, которые являются характерными и для других водотоков региона: *Stenostomum leucops*, *Mac-*

rostomum rostratum, *Microstomum lineare*, *Gyratrix hermaphroditus*, *Polycelis tenuis* и *Castrella truncata*.

Максимальное число видов отмечалось на малопроточном участке, заросшем водной растительностью; видовое разнообразие существенно снижалось на участках с высокой скоростью течения и с малой степенью зарастания макрофитами.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие».

Список литературы

- Иванов А.В., Полянский Ю.И., Стрелков А.А. Большой практикум по зоологии беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 504 с.
- Коргина Е.М. Динамика численности турбеллярий в пруду // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1982. № 54. С. 26–29.
- Коргина Е.М. Обзор фауны турбеллярий Верхневолжского бассейна // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 8. С. 1019–1024.
- Рохмистров В.Л., Наумов С.С. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья // Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье. Ярославль: ЯГПИ, 1984. С. 53–64.
- Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. 390 с.

STRUCTURE AND SPACIAL DISTRIBUTION OF TURBELLARIANS WORMS IN A SMALL RIVER

Ye.M. Korgina

Institute for Biology of Inland Waters RAS

The species composition, structure and spacial distribution were studied in a small river — inflow of the Rybinsk reservoir during the 5th year the period. The species of similarity of the turbellarian complexes peculiar to various biotopes were shown.

СОПОСТАВИМОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ СБОРА ЗООПЛАНКТОНА В РАВНИННОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2010 г. В.И. Лазарева

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН,
Россия, 152742. Борок, Ярославская обл., laz@ibiw.yaroslavl.ru*

На большом объеме материала из Рыбинского водохранилища выполнен сравнительный анализ оценок обилия зоопланктона в сборах планкточерпателем Богорова, планктобатометром ДК, а также сетями Джели и Апштейна. По общей численности и биомассе, численности большинства массовых видов летнего зоопланктона не выявлено достоверных различий между сборами сетью Джели и большим планктобатометром ДК. Это дает основание рекомендовать малую сеть Джели как второе основное орудие сбора зоопланктона в Волжских водохранилищах наряду с планктобатометром.

Введение

Универсального метода сбора зоопланктона не существует. В известной монографии И.А. Киселева (1969) описанию способов отбора проб посвящен большой раздел. Обыкновенно тот или иной метод подбирают в соответствии с задачей исследования и специфическими условиями полевых работ. Для тотального лова озерного планктона в качестве основного орудия рекомендуют малую планктонную сеть Джели (Методические рекомендации..., 1984), удобную для работы с небольшой лодки и с берега. На волжских водохранилищах при работе с судна с той же целью применяли большой планкточерпатель Богорова (50 л), а с 1960-х гг. используют тяжелые планктобатометры Дьяченко-Кожевникова (ДК) объемом 5 и 10 л (Луферова, Монаков, 1966; Методика изучения..., 1975). Все три орудия не идеальны.

Существует обширная литература по сравнению оценок обилия планктона, собранного сетями, планкточерпателями и батометрами разной конструкции (Воронина, 1959; Дьяченко, 1960, 1963; Киселев, 1969; Павельева, Сорокин, 1972). Отмечают (Павельева, Сорокин, 1972), что численность планктона в пробах, собранных батометром, выше, чем в пробах, собранных сетью и планкточерпателем. Однако бывает, что сеть улавливает зоопланктон лучше

или, по крайней мере, не хуже чем батометр (Лазарева, 1991; Воронина, 1959). Вероятно, это определяется конструкционными особенностями сравниваемых приборов, а также концентрацией и агрегированностью сестона.

В условиях Рыбинского водохранилища Н.М. Воронина (1959) считала «вполне представительными» сборы зоопланктона сетью даже в период цветения воды. Спустя почти полвека и учитывая 25-летний опыт работы разными орудиями сбора планктона, я склонна согласиться с этим заключением. Список видов, полученный при анализе проб, собранных сетью всегда более полный, чем при работе батометром. Поэтому обычно для описания видового состава рекомендуют отбор проб сетями (Методика изучения..., 1975). Достоинство сети — простота и удобство работы, возможность быстро профильтровать достаточно большой объем (150–300 л и более), облавливать весь столб воды от дна до поверхности и производить вертикальные, горизонтальные и фракционные ловы одним и тем же орудием.

Батометр вырезает фиксированный объем воды с фиксированного горизонта, что представляет несомненное его достоинство. К недостаткам планктобатов относятся их громоздкость, большой вес, продолжительное время (> 30 мин) облова столба воды в глубоких водоемах и малый (< 50 л) объем профильтрованной воды в мелководных. С целью уменьшения времени отбора одной интегральной (тотальной) пробы этим батометром и большим планкточерпателем Богорова в условиях Рыбинского водохранилища было предложено облавливать столб воды с интервалом 2 м (Луферова, Монаков, 1966; Методика изучения..., 1975). Однако высота цилиндра большого батометра ДК 35 см, с открытыми крышками 75 см и при отборе проб через 2 м на каждом из горизонтов не облавливается слой воды 1.3–1.5 м. Фактически мы получаем фракционный лов.

Смена методов сбора и анализа материала сопровождает каждое серьезное изменение задачи исследования. Поэтому сравнивать оценки обилия зоопланктона в сборах разными орудиями приходится относительно часто. Для уравнивания результатов ловов сетью и батометром в глубоких водоемах было предложено удваивать численность зоопланктона в пробах, собранных сетями (Павельева, Сорокин, 1972). Но использование постоянного коэффициента пересчета не получило распространения среди гидробиоло-

гов. На практике оказалось, что значения коэффициента в значительной мере варьируют для сетей и батометров разной конструкции, а также в различных водоемах. Вероятно, гораздо более продуктивным, следует считать рекомендованный И.А. Киселевым (1969) подбор такой конструкции количественной планктонной сети, которая в условиях однотипных водоемов давала бы оценки численности и биомассы зоопланктона, сравнимые с полученными при работе зачерпывающими орудиями.

Цель настоящей работы — анализ сопоставимости результатов сборов пелагического планктона в Рыбинском водохранилище разными орудиями лова.

Материал и методы

В 2003–2005 гг. в дополнение к мониторингу структуры, численности и биомассы зоопланктона в водохранилищах Волги возникла необходимость изучения динамики видового богатства сообщества, выявления новых, в том числе чужеродных форм, и наблюдения за натурализацией последних. Новая задача потребовала более полного учета состава и встречаемости малочисленных видов зоопланктона, в особенности крупных и подвижных. Проблему решали, во-первых, расширением сети станций наблюдения в открытом водохранилище (> 20), дополнительным сбором материала в литорали, заливах и устьях рек и применением планктонных сетей Джеди и Апштейна в качестве дополнительных орудий сбора планктона. Последнее позволило увеличить объем профильтрованной воды с 40–60 л (батометр) до 150–300 л (сеть). Известно, что по мере возрастания объема пробы увеличивается вероятность выявления редких и малочисленных форм (Песенко, 1982; Лазарева, 1993). Отбор проб большого объема — обычный прием, который используют при описании видового состава зоопланктона и его изменений (Киселев, 1969; Методика изучения..., 1975).

Во-вторых, по архивным материалам 1961–1962 гг для Рыбинского водохранилища (шесть «стандартных» станций) был выполнен сравнительный анализ оценок численности и биомассы зоопланктона в сборах планкточерпателем Богорова (50 л) и планктобатометром ДК (10 л). Пробы отбирали через каждые 2 м от поверхности до дна, сборы зоопланктона со всех горизонтов на одной станции объединяли, концентрировали через сито № 70 (диагональ ячеи 120 мкм) и обрабатывали как одну интегральную пробу. Сбо-

ры обработаны А.В. Монаковым (архив лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН).

Летом 2003 и 2005 гг. подобное сравнение проводили в параллельных сборах 10-литровым планктобатометром ДК с сетями Джсди (малая модель с диаметром входного кольца 12 см и ситом № 70 с диагональю ячеей 120 мкм) и Апштейна (метровая сеть с диаметром входа 18 см и ситом № 47 с диагональю ячеей 213 мкм). Пробы отбирали по всей акватории водохранилища (6–15 станций), включая прибрежную зону, фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проводили под микроскопом МБС-9 в камере Богорова. Малочисленные виды с длиной тела > 0.4 мм просчитывали в трети, в половине или в целой пробе.

Достоверность различия средних значений численности и биомассы зоопланктона оценивали по критерию Стьюдента. Частотное распределение значений большинства параметров биологических сообществ обычно далеко от нормального (Шитиков и др., 2005). Поэтому дополнительно рассчитывали ранговую статистику Манна-Уитни (Nonparametric Mann-Whitney Test).

Влияние на оценку численности и биомассы зоопланктона смены орудия лова, а также сезонных различий в составе сообщества и экологических условий года выявляли методами регрессионного анализа. Использовали пошаговый метод (forward selection procedure). Вклад независимых переменных в вариации зависимых оценивали по коэффициенту детерминации (R^2) согласно рекомендациям (Sokal, Rohlf, 1995).

Результаты исследования и их обсуждение

Сборы зоопланктона сетями, планкточерпателями и батометрами с последующей фильтрацией через сито одинаково квалифицируются как «сетной» планктон (Киселев, 1969). Поскольку в большинстве случаев пробы концентрировали с использованием сита № 70 (исключение — сеть Апштейна), различия численности зоопланктона определялись преимущественно техникой отбора и лабораторной обработки проб.

На глубоких стратифицированных участках водохранилища сравнение численности видов зоопланктона в сборах батометром ДК и метровой сетью Апштейна показало очень большие различия в основном в пользу сети. Так, в июне 2003 г. в пришлозовом участке водохранилища (глубина 16 м) численность коловраток *Sopo-*

chilus sp. (диаметр колонии 600–800 мкм) в сборах сетью была в 500 раз выше по сравнению со сборами планктобатором (табл. 1). Крупные рачки *Leptodora kindtii* Focke, *Limnosida frontosa* Sars, *Heteroscope appendiculata* Sars, *Bythotrephes longimanus* Leydig батором вообще не улавливались, тогда как в пробах, собранных сетью, количество *Leptodora kindtii* превышало 1 тыс. экз./м³. Лишь мелких коловраток рода *Polyarthra* сеть не улавливала, так как ячей сита № 47 пропускает животных длиной менее 200 мкм. Большие различия между тотальным и послойным (фракционным) ловом планктона в глубоких водоемах отмечают и другие исследователи (Грезе, Карпова, 1941; Павельева, Сорокин, 1972). Основная их причина — неравномерное вертикальное распределение массовых видов.

Таблица 1. Численность некоторых видов зоопланктона в сборах планктобатором ДК и сетью Апштейна в Рыбинском водохранилище в июне 2003 г.

Вид	Длина тела, мкм	Численность, экз./м ³	
		Сеть	Батометр
Коловратки			
<i>Conochilus</i> sp. (колонии)	600—800	47000	70
<i>Keratella quadrata</i>	150—180	31000	3500
<i>Asplanchna priodonta</i>	300—600	900	10
<i>A. henrietta</i>	300—400	3100	22
<i>Bipalpus hudsoni</i>	400—450	1550	0
<i>Polyarthra</i> sp.	90—120	0	800
Крупные ракообразные			
<i>Leptodora kindtii</i>	1500—9000	1130	0
<i>Heterocope appendiculata</i>	1200—2100	70	0
<i>Limnosida frontosa</i>	900—1300	111	0
<i>Bythotrephes longimanus</i>	1500—2000	22	0

Примечание. Сеть (сито № 47 с диагональю ячеек 213 мкм): расчетный объем профильтрованной воды 400 л — тотальный, вертикальный лов от дна до поверхности; батор (10 л): объем воды 80 л — послойный лов от поверхности до дна с интервалом 2 м с последующей фильтрацией через сито №70.

Сопоставление тотальных сборов малой сетью Джели (модель с тканевым конусом высотой 12 см, конусом из сита высотой 45 см и площадью входного кольца 0.0105 м²) и большим планктобатором ДК не выявило достоверных различий в оценках общей численности и биомассы, количества кладоцер и копепод, а также большинства массовых видов летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища (табл. 2).

Таблица 2. Статистический анализ различий численности и биомассы зоопланктона в сборах планктобатометром ДК и малой сетью Джеди в Рыбинском водохранилище в июле 2005 г.

Таксон	Численность, тыс. экз./м ³		<i>t</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
	Сеть (<i>n</i> = 7)	Батометр (<i>n</i> = 6)				
Cladocera	27±11	16±7	0.76	0.46	15.0	0.39
Copepoda	62±10	71±6	-0.73	0.48	15.0	0.39
Rotifera	22±8	16±4	0.64	0.53	19.0	0.78
Veliger <i>Dreissena</i>	6±2	7±1	-0.19	0.85	20.0	0.87
<i>Daphnia galeata</i>	13±5	7±2	1.02	0.33	18.0	0.67
<i>Limnosida</i>	4±3	2±2	0.32	0.75	18.0	0.67
<i>Leptodora</i>	0.7±0.2	0.3±0.06	1.98	0.07**	8.5	0.07**
<i>Bythotrephes</i>	0.2±0.05	0.1±0.03	2.37	0.04*	6.0	0.03*
<i>Heteroscope</i>	0.05±0.02	0.02±0.005	1.45	0.18	15.0	0.39
<i>Cyclops vicinus</i>	0.03±0.01	0.04±0.02	-0.19	0.85	20.0	0.89
<i>Mesocyclops</i>	39±5	44±4	-0.78	0.45	14.0	0.32
<i>Eudiaptomus</i>	10±3	8±2	0.75	0.47	18.0	0.67
<i>Conochilus</i>	14±8	7±5	0.67	0.52	20.5	0.94
<i>N</i> _{общ} , тыс. экз./м ³	111±19	103±11	0.32	0.76	18.0	0.67
<i>B</i> _{общ} , г/м ³	3.2±0.96	2.2±0.72	0.85	0.41	14.0	0.32

Примечание Сеть (сито № 70 с диагональю ячеек 120 мкм) — тотальный, вертикальный лов от дна до поверхности; батометр (10 л) — послонный лов от поверхности до дна с интервалом 1 м с последующей фильтрацией через сито № 70.

Здесь и в табл. 3–5 численность и биомасса: среднее ± ошибка, *n* — количество проб, *t* — критерий Стьюдента, *U* — ранговый критерий Манна-Уитни, *p* — уровень значимости.

Различия достоверны: * — с вероятностью > 95%, ** — с вероятностью ~ 90%.

Лишь при отборе проб батометром с интервалом 2 м (фракционный лов) и лабораторной обработке материалов разными специалистами получены достоверные различия в оценке обилия коловраток в пользу батометра (табл. 3). Сеть Джеди фактически всегда достоверно лучше планктобатометра улавливала крупные и подвижные виды рачков *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, *Heteroscope appendiculata*, *Cyclops vicinus* Uljanin.

Принято считать, что планктонные сети с большим входным отверстием и редким ситом лучше улавливают крупные подвижные формы зоопланктона по сравнению с приборами, имеющими небольшой вход. Однако сравнительные ловы ракообразных сетью Апштейна с относительно большой ($S = 0.0254 \text{ м}^2$) площадью входного отверстия и сетью Джеди с малой площадью входа ($S = 0.0105 \text{ м}^2$) неожиданно показали обратное. В условиях водохранилища крупные кладоцеры достоверно лучше улавливались малой

сетью с плотным ситом, нежели большой сетью с редким ситом (табл. 4).

Таблица 3. Статистический анализ различий численности и биомассы зоопланктона в сборах планктобатометром ДК и малой сетью Джеди в Рыбинском водохранилище в августе 2003 г.

Таксон	Численность, тыс. экз./м ³		<i>t</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
	Сеть (<i>n</i> = 15)	Батометр (<i>n</i> = 13)				
<i>Cladocera</i>	10±3	8±2	1.05	0.30	68.5	0.18
<i>Copepoda</i>	33±5	28±5	0.67	0.51	79.0	0.39
<i>Rotifera</i>	9±5	29±7	-2.24	0.03*	49.0	0.03*
<i>Daphnia galeata</i>	4.5±1.4	2.2±0.7	1.35	0.19	83.0	0.50
<i>Limnoscida</i>	0.3±0.15	0.2±0.12	0.69	0.50	85.0	0.56
<i>Leptodora</i>	0.3±0.17	0.07±0.03	1.40	0.17	54.0	0.05*
<i>Bythotrephes</i>	0.1±0.04	0.09±0.05	0.55	0.59	72.0	0.24
<i>Heterocope</i>	0.02±0.003	0.003±0.003	2.64	0.01*	26.0	< 0.001*
<i>Cyclops vicinus</i>	0.1±0.08	0.01±0.005	1.20	0.24	51.0	0.03*
<i>N</i> _{общ} , тыс. экз./м ³	52±8	62±11	-0.76	0.45	91.0	0.76
<i>B</i> _{общ} , г/м ³	1.1±0.15	0.9±0.28	0.53	0.60	66.5	0.15

Примечание. Сеть (сито № 70 с диагональю ячеи 120 мкм) — тотальный, вертикальный лов от дна до поверхности, пробы обработаны автором; батометр (10 л) — послойный лов от поверхности до дна с интервалом 2 м с последующей фильтрацией через сито № 70, пробы обработаны — Н.К. Овчинниковой.

Таблица 4. Статистический анализ различий численности наиболее крупных видов зоопланктона в сборах малой сетью Джеди и метровой сетью Апштейна в Рыбинском водохранилище в июле 2005 г.

Таксон	Численность, тыс. экз./м ³		<i>t</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
	Сеть Джеди (<i>n</i> = 12)	Сеть Апштейна (<i>n</i> = 11)				
<i>Daphnia galeata</i>	6±1	2±0.5	2.61	0.02*	33.0	0.04*
<i>Limnoscida</i>	3±2	1±0.9	0.86	0.40	27.0	0.02*
<i>Leptodora</i>	0.7±0.1	0.2±0.09	2.92	0.008*	18.0	0.003*
<i>Bythotrephes</i>	0.2±0.04	0.09±0.04	1.38	0.18	35.0	0.06**
<i>Heterocope</i>	0.1±0.06	0.09±0.06	0.22	0.83	55.0	0.50
<i>Cyclops vicinus</i>	0.3±0.18	0.05±0.02	1.33	0.20	56.0	0.54
<i>Megacyclops</i>	0.1±0.06	0.09±0.06	0.22	0.83	55.0	0.50

Примечание. Сеть Джеди (сито № 70 с диагональю ячеи 120 мкм), сеть Апштейна (сито № 47 с диагональю ячеи 213 мкм) — везде тотальный, вертикальный лов от дна до поверхности.

Причины этого окончательно выяснить не удалось. Но есть предположение, что ракообразные чувствуют сопротивление воды, которое возникает при протягивании сети Апштейна из-за большо-

го диаметра входного и нижнего ее колец. Возможно, наиболее подвижные рачки успевают уйти из зоны облова.

Согласно И.П. Дьяченко (1960, 1963), большой планкточерпатель Богорова (50 л) улавливает в 5 раз больше планктона по сравнению с сетью Джеди (сито № 64, другие особенности конструкции не указаны) и в 1.3–3 раза меньше по сравнению с 10-литровым планктобатометром ДК. Сравнение архивных материалов по численности и биомассе зоопланктона на «стандартных» станциях Рыбинского водохранилища в июле – сентябре 1961 г. (планкточерпатель) и в те же сроки в 1962 г. (планктобатометр) показало различия менее чем вдвое (табл. 5). Общая биомасса зоопланктона и численность кладоцер вообще достоверно не различались, остальные показатели были значимо выше в сборах планкточерпателем, а не батометром.

Таблица 5. Статистический анализ различий численности и биомассы зоопланктона в сборах планкточерпателем Богорова и планктобатометром ДК в Рыбинском водохранилище в июле – сентябре 1961–1962 гг.

Таксон	Численность, тыс. экз./м ³		<i>t</i>	<i>p</i>	<i>U</i>	<i>p</i>
	Планкточерпатель (<i>n</i> = 57)	Батометр (<i>n</i> = 41)				
Cladocera	9±1	10±2	–0.69	0.49	1100.0	0.62
Copepoda	22±3	9±1	3.16	0.01*	836.5	0.02*
Rotifera	54±10	25±5	2.46	0.02*	800.5	0.01*
<i>N</i> _{общ}	84±12	45±6	2.67	0.01*	866.5	0.04*
<i>B</i> _{общ} , г/м ³	0.35±0.04	0.3±0.04	0.72	0.47	1134.0	0.81

Примечание. Планкточерпатель Богорова — 50 л, сито № 64 с диагональю ячеи 130 мкм; батометр — 10 л с последующей фильтрацией через сито № 70 с диагональю ячеи 120 мкм; в обоих случаях послойный лов от поверхности до дна с интервалом 2 м, пробы обработаны А.В. Монаковым.

Поскольку сравнивали сборы планктона в разные годы, была сделана оценка влияния на численность и биомассу особенностей сезонного цикла развития зоопланктона (фактор «месяц»), разницы условий обитания год от года (фактор «год») и способа отбора проб (фактор «прибор»). Пошаговый регрессионный анализ показал, что основной вклад (13–17%) в вариации обилия сообщества давали первые два фактора (табл. 6). Смена орудия лова обуславливала всего 2% изменений биомассы и 4% численности, в обоих случаях в пользу планкточерпателя. Таким образом, в начале 1960-х гг. на «стандартных» станциях Рыбинского водохранилища не выявлено статистически значимого изменения обилия зоопланктона при сме-

не орудия отбора проб с планкточерпателя на планктобатометр. Анализ многолетней динамики зоопланктона на «стандартных» станциях также не выявил заметного скачка численности и биомассы в этот период (Лазарева и др., 2001).

Таблица 6. Регрессионный анализ (пошаговый метод) влияния на численность и биомассу зоопланктона на «стандартных» станциях в Рыбинском водохранилище времени отбора проб (месяц), условий года и орудия отбора проб (май – октябрь 1961–1962 гг.).

Показатель	Фактор	R частный	R^2 частный, %	F	p
$N_{\text{общ}}$	Месяц	-0.46	16	27.4	< 0.001*
	Прибор	-0.23	4	8.0	< 0.01*
	Год	-0.26	1	2.6	0.11
$B_{\text{общ}}$	Месяц	-0.38	9	14.7	< 0.001*
	Год	-0.21	4	7.1	< 0.01*
	Прибор	-0.27	2	3.9	0.05*

Примечание. R — коэффициент корреляции, R^2 — коэффициент детерминации, доля объясненной фактором дисперсии показателя; F — критерий Фишера, сила влияния фактора; * — влияние фактора значимо с вероятностью > 95%.

Выводы

1. Подобрана конструкция планктонной сети, позволяющая получить данные по количеству зоопланктона, хорошо сопоставимые с таковыми в пробах, собранных большим батометром ДК.

2. Сравнительный анализ уловистости зоопланктона четырьмя приборами дает основания рекомендовать малую сеть Джеди (модель с тканевым конусом высотой 12 см, конусом из сита № 70 высотой 45 см и площадью входного кольца 0.0105 м²) как второе основное орудие сбора зоопланктона в Волжских водохранилищах наряду с планктобатометром ДК. Во всех случаях, когда необходимо наиболее полно учесть видовой состав планктона и обилие редких малочисленных форм, предпочтительнее использовать сеть Джеди.

3. В водохранилищах различия в инструментах и технологии отбора проб зоопланктона не служат непреодолимым препятствием для сопоставимости данных по его численности и биомассе. В большинстве случаев оценки общего количества зоопланктона достоверно не различаются.

Список литературы

- Воронина Н.М.* Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всес. гидробиол. общества. М.: Изд-во АН СССР. 1959. С. 249–278.
- Грезе Б.С., Карпова К.И.* О планктоне оз. Тургояк // Тр. Уральского отд. Всесоюзн. ин-та озерн. рыбн. хоз-ва. 1941. Т. 3. С. 38–46.
- Дьяченко И.П.* Предварительные результаты сравнительных исследований орудий лова планктона // Биология внут. вод. Информ. бюл. 1960. № 8–9. С. 79–83.
- Дьяченко И.П.* Сравнительный анализ уловистости планктоночерпателя системы Богорова и планктонобатометра // Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 29–34.
- Киселев И.А.* Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. т. 1. 658 с.
- Лазарева В.И.* Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления. Дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 1991. 198 с.
- Лазарева В.И.* Число видов и таксономическое разнообразие в сообществах зоопланктона малых озер, подверженных закислению // Зооценозы водоемов бассейна верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–19.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.* Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001. № 4. С. 62–73.
- Луферова Л.А., Монаков А.В.* Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 40–55.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов.* М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция.* Л.: Гос. ин-т озер. и реч. рыбного хоз-ва, Зоол. ин-т АН СССР, 1984. 34 с.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И.* Оценка уловистости зоопланктона различными орудиями лова // Биология внутр. вод. Информ. бюл. 1972. № 15. С. 75–78.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 286.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. М.: Наука, 2005. Т. 1. 281 с., Т. 2. 337 с.
- Sokal R.R., Rohlf F.J.* Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 3d ed. N.Y.: W.H. Freeman & Co, 1995. 850 p.

THE COMPARABILITY OF VARIOUS METHODS OF ZOOPLANKTON SAMPLING IN THE PLAIN RESERVOIR

V.I. Lazareva

Institute for Biology of Inland Waters RAS, laz@ibiw.yaroslavl.ru

Based upon the large body of data obtained at studies in the Rybinsk Reservoir a comparative analysis of the assessments of zooplankton ability was carried out. The zooplankton was sampled using Bogorov sampler, planktobathometer DK, as well as by Juday and Apshtein nets. No significant differences in the total number and biomass between samples collected using Juday net and large planktobathometer DK were revealed. This allows for the recommendation to use small Juday net as the secondary main device for zooplankton sampling in the Volga River reservoirs along with planktobathometer.

МЕЗОФАУНА ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ РЕК БАССЕЙНА ОЗЕРА ЭЛЬТОН (ВОЛГОГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2010 г. *В.И. Лазарева, *В.А. Гусаков, **Т.Д. Зинченко, **Л.В. Головатюк

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия, 152742. Борок, Ярославская обл., laz@ibiw.yaroslavl.ru

**Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003. Тольятти, ул. Камзина 10

В августе 2008 г. изучена мезофауна пяти малых рек бассейна оз. Эльтон с минерализацией ~ 9–30 г/л. Идентифицировано 24 вида из 8 таксономических групп, принадлежащих, преимущественно, к галофильному и галобионтному комплексам организмов. Впервые в бассейне озера зарегистрированы 10 видов (*Nais elinguis*, *Keratella tropica*, *Synchaeta pectinata*, *Euchlanis pyriformis*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia setosa*, *Paracyclops fimbriatus*, *Cletocamptus confluens*, *Candona marchica*, *Limnocythere dubiosa*). Отмечена недостаточная изученность гидрофауны высокоминерализованных рек региона.

Введение

Континентальные водоемы с высоким уровнем минерализации широко распространены в аридных зонах мира, их сообщества интенсивно изучают в связи с выявлением экологических адаптаций к специфическим условиям повышенной концентрации ряда ионов (Балушкина и др., 2007; Алимов, 2008; Williams, 2002). Мезо- и полигалинные речные системы встречаются гораздо реже, чем озера и их население изучено крайне недостаточно. Вместе с тем, исследования соленых рек представляют значительный интерес для оценки особенностей биологии и экологии ряда эврибионтных видов, а также галотолерантных и галофильных форм, многие из которых редки или имеют ограниченное распространение (Williams, 1987). Известно, что в небольшом диапазоне изменения уровня минерализации существенное влияние на состав беспозвоночных в малых реках оказывают скорость потока, содержание биогенных элементов, характер донных отложений и степень зарастания макрофитами (Williams, 1988, 1991). В сильно минерализованных реках на адаптивные возможности гидробионтов значительное влия-

ние, помимо указанных факторов, имеет ионный состав воды (Романенко, 2004).

Приэльтонье представляет один из уникальных природно-территориальных комплексов бассейна Нижней Волги. Интерес к изучению экологии планктонных и донных сообществ водоемов этого региона возник в начале XX-го века, когда по материалам экспедиционных исследований были выделены виды, относящиеся к галоксенам, галофилам и галобиям (Бенинг, Медведева, 1926). В настоящее время особую важность приобрели фаунистические исследования водотоков аридной зоны Приэльтонья, объединенных в широкий спектр экосистем, называемых «водно-болотные угодья» (ВБУ), «в которых вода является основным фактором, определяющим экологические характеристики территории и, в первую очередь, условия жизни растений и животных» (Водно-болотные..., 2005). В последние годы опубликованы сведения о фаунистических исследованиях донных макробеспозвоночных, населяющих реки Приэльтонья (Зинченко и др., 2009, 2010а, б; Зорина, Зинченко, 2009), тогда как сообщество мейобентоса до сих пор не изучалось. Некоторые данные о современном составе зоопланктона водотоков бассейна оз. Эльтон имеются в отчете результатов экспедиционных исследований водно-болотных угодий природного парка «Эльтонский», организованных Н.С. Калюжной в рамках проекта PIN-MATRA (Отчет..., 2003).

В настоящей работе мы приводим краткий обзор беспозвоночных мезофауны мезогалинных рек бассейна оз. Эльтон, многие из которых впервые найдены в регионе. Результаты настоящих исследований не претендуют на полноту фаунистического состава мезофауны соленых рек, однако они включают новые сведения о биологии и распространении ряда широко известных и более редких видов, что представляет исключительный интерес для оценки экологического состояния и биоразнообразия высокоминерализованных рек аридной зоны юга России.

Район, материал и методы исследования

Озеро Эльтон является крупнейшим самосадочным водоемом Европы. Котловина озера расположена на территории бессточной Боткульско-Булухнинской опустыненной депрессии, входящей в состав Прикаспийской низменности. Район исследования находится в Волгоградской области, в 110 км восточнее р. Волги (рис.).

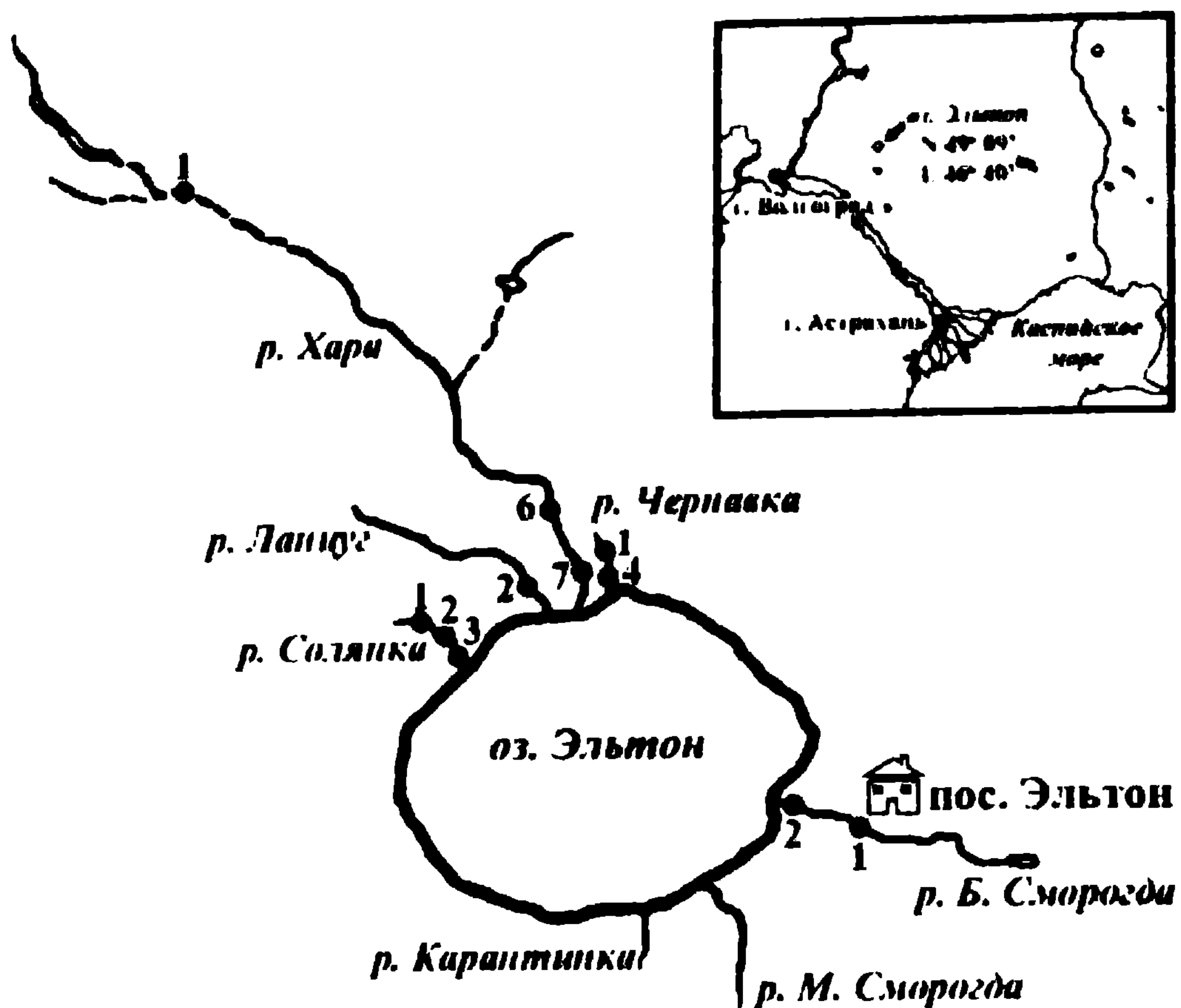


Рис. Схема района исследований. 1–7 — номера станций (см. табл. 1).

Площадь озера — около 180 км^2 , максимальная длина — 18 км, ширина — 13.5 км. Рельеф окружающей территории — плоский, равнинный. Наиболее высокая точка — находящаяся недалеко от озера гора Улаган, вершина которой возвышается над уровнем моря на 68 м. Поверхность самого оз. Эльтон, лежащая на отметке ~ 15 м ниже уровня моря — самая низкая точка региона. Типичными зональными ландшафтами, окружающими озеро, являются опустыненные степи. Климат района резко континентальный, засушливый. Среднегодовая температура примерно $+7^\circ\text{C}$. Самый жаркий месяц — июль (средняя температура около $+25^\circ\text{C}$), но абсолютный максимум ($+45^\circ\text{C}$) зафиксирован в августе; самый холодный месяц — январь (в среднем -11°C), абсолютный минимум (-36°C) отмечен в декабре и январе. Среднее количество осадков составляет 280–300 мм/год, что в 2.0–2.5 раза меньше, чем испаряемость с открытой водной поверхности, которую обеспечивают имеющиеся тепловые ресурсы (Климатические данные..., 1951; Водно-болотные угодья..., 2005; География..., 2005 и др.).

В гидрографическом отношении Приэльтонье относится к Прикаспийскому бессточному бассейну со слабо развитой речной

сетью. Площадь водосбора оз. Эльтон составляет 1365 км². Котловина самого озера заполнена рапой, имеющей соленость более 200 г/л. Окружающие озеро водоемы представлены впадающими в него немногочисленными малыми реками, временными пересыхающими водотоками, лиманами, искусственными прудами (запрудами), родниками. Подавляющее большинство из них имеет в разной степени минерализованную воду, что обуславливается преобладанием на водосборе соленосных и карбонатных осадочных пород, солонцов и солончаков (Водно-болотные угодья..., 2005).

Общая протяженность впадающих в оз. Эльтон семи рек (Хара, Ланцуг, Большая и Малая Сморогда, Солянка, Чернавка и Карантинка) составляет около 128 км. Это — типичные равнинные водотоки с ассиметричными долинами, извилистыми руслами и медленным течением воды. По берегам развиты густые заросли тростника и рогоза, а спускающиеся балки заняты древесно-кустарниковой растительностью. Долины некоторых рек (Хара, Ланцуг, Солянка, Чернавка) местами (главным образом, в среднем течении) сильно врезаны в подстилающие породы и напоминают каньоны. В питании рек основную роль играют подземные воды и атмосферные осадки. Максимальный сток приурочен к периоду весеннего снеготаяния, зимой он практически отсутствует, а летом и осенью определяется интенсивностью выпадения дождей. Вода в реках соленая, преимущественно хлоридного типа с минерализацией в различные годы от 7 до 32 г/л (Водно-болотные угодья..., 2005; Некруткина, 2006; Макаров, Маталин, 2009 и др.).

Рекогносцировочные исследования проводились на пяти реках (см. рис.). Самая крупная из них р. Хара имеет протяженность 59.5 км (вместе с притоками) и площадь водосбора 177.0 км². Длина и водосбор основного русла и рукавов р. Б. Сморогда равны 24.0 км и 130.0 км², р. Ланцуг — 21.0 км и 126.0 км², р. Солянка 8.0 км и 17.8 км², р. Чернавка — 3.3 км и 18.4 км² (Водно-болотные угодья..., 2005). Материал был собран 13–14 августа 2008 г. Во всех водотоках исследовали устьевые участки и, в отдельных случаях, среднее и верхнее течение. Отбирали 50–100 л воды (в зависимости от глубины) и фильтровали через сито с ячеей 72 мкм. Фиксацию проб производили 4% раствором формальдегида. Камеральную обработку выполняли по методике, принятой для сборов зоопланктона (Методика изучения..., 1975). Основные характеристики станций отбора проб приведены в табл. 1.

Таблица 1. Основные морфометрические, гидрологические и гидрохимические характеристики исследованных участков

Река	Солянка			Ланцут			Хара			Чернавка		Б. Сморогда	
Местоположение	Верхнее течение	Среднее течение	Устье	Устье	Верхнее течение	Среднее течение	Устье	Верхнее течение	Среднее течение	Устье	Среднее течение	Устье	Устье
№ станции	1	2	3	2	1	6	7	1	1	4	1	2	2
Ширина реки, м	5	3	5	30	3	50	25	1	1	5	4	80	80
Глубина, м	0.1	0.2	0.1	1.1	0.05	0.4	0.5	0.15	0.2	0.75	0.2	0.5	0.5
Течение, м/с	0	0.4	0	0	0	0	0	0.2	0	0.4	0	0	0
Прозрачность, см	До дна	До дна	До дна	50	До дна	20	До дна	До дна	До дна	До дна	До дна	До дна	До дна
Температура воды, °С	30.2	22.6	26	21	32	22.8	21.7	18.5	24.2	21.8	24.2	26.5	26.5
Кислород, % насыщения	150	95	103	50	140	122	131	83	111	83	111	131	131
pH	7.9	7.5	7.8	7.58	9.17	8.6	7.8	7.8	8.3	8.06	8.3	8.4	8.4
Минерализация, г/л	28.6	27.6	28.5	12.9	11.5	9.1	13.8	28.7	9.7	29.5	9.7	10.3	10.3

Наиболее высокий уровень минерализации в период исследований отмечен в реках Солянка и Чернавка, наименьший — в реках Хара и Б. Сморогда (химический анализ выполнен аккредитованной гидрохимической лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды» г. Самара).

В процессе обработки материала были обнаружены организмы из всех основных сообществ водных беспозвоночных, включая макрозообентос и фауну зарослей. Такое «смешивание» гидробионтов из разных экологических групп характерно при работе на мелких водоемах, где границы между биотопами часто бывают весьма условными. В настоящей статье мы рассматриваем только представителей пелагической и донной (придонной) мезофауны, которые в более глубоких водоемах традиционно изучаются в составе сообществ зоопланктона и мейобентоса. Сведения о ряде других выявленных в реках организмах (в том числе и в результате специальных исследований макрозообентоса) были опубликованы ранее (Zinchenko, Golovatyuk, 2009; Зинченко, Головатюк, 2009; Зинченко и др., 2010 а, б).

Результаты исследования и их обсуждение

Наблюдения, проведенные в 1910–20-х годах, позволили выявить в водоемах бассейна оз. Эльтон около 50 видов и родов беспозвоночных. Основную долю указанных и описываемых организмов составляли пелагические, донно-пелагические и донные коловратки и низшие ракообразные. Наряду с реками, исследованиями были охвачены и некоторые пресные водоемы, внесшие заметный дополнительный вклад в общее число обнаруженных гидробионтов (Бенинг, Медведева, 1926). По результатам работ 2003 г. и с учетом полученных ранее данных в водоемах бассейна озера отмечено более 170 видов беспозвоночных (Отчет..., 2003). Около половины фаунистического списка организмов составили водные насекомые, коловраток указано 6 видов, низших ракообразных — около 30. В соленых реках, впадающих в озеро, в 2003 г. было обнаружено 57 видов и форм гидробионтов.

Результаты наших исследований позволили идентифицировать 24 вида беспозвоночных мезофауны, относящихся к семи крупным таксономическим группам, а также ряд форм надвидового ранга (табл. 2). В число последних входят, главным образом, ювенильные особи, выяснить видовую принадлежность которых не представляется возможным. Большинство обследованных участков рек не отличалось высоким таксономическим разнообразием (менее 10 таксонов). Наиболь-

шее количество видов и форм (12–15) зарегистрировано в верховьях и среднем течении р. Хара и в р. Б. Сморогда. Основу видового состава формировали коловратки, циклопы, гарпактициды и остракоды.

Ниже рассматривается состав выявленных таксономических групп мезофауны, и даются основные экологические характеристики обнаруженных представителей в сравнении с известными литературными данными.

Круглые черви (Nematoda)

Ранее представители данной систематической группы для района исследований не указывались. «Планктонная» методика отбора проб не позволила в достаточной мере оценить состав нематод и в наших сборах. Обнаружены лишь единичные особи (преимущественно молодь) из нескольких семейств и родов (см. табл. 2), для точного определения которых требуется дополнительный материал. Самыми многочисленными были черви *Monhystrella* sp. (до 680 экз./м³ в истоке р. Хары).

Три идентифицированных рода относятся к сем. Monhysteridae и включают преимущественно мелкие (с длиной тела менее 0.5–1.0 мм) виды. Род *Geomonhystera* состоит, в основном, из почвенных форм, встречающихся и в водоемах, рода *Diplolaimelloides* и *Monhystrella* — из червей, населяющих морские и внутренние соленые водоемы. Последний включает также эвригалинные виды и представителей пресных вод и термальных источников (Freshwater nematodes..., 2006). Во внутренних водоемах России и сопредельных государств из каждого указанного рода до настоящего времени зарегистрировано по 1–2 вида (Гагарин, 1993). Ни один из представителей рассмотренных родов не отмечается в списке гидробионтов Волгоградской области (Горелов, 2002).

Малощетинковые черви (Oligochaeta)

В материале отмечены единичные экземпляры вида из семейства Naididae — *Nais elinguis* (см. табл. 2). Червь является космополитом, встречается как в пресных, так и в полигалинных (до 23 г/л) водах, бывает обилен в сильно загрязненных органикой биотопах, но фиксируется и в быстротекущей холодной воде родников и ручьев. Хорошо плавает при помощи боковых движений тела, в связи с чем иногда попадает в планктонных пробах (Чекановская, 1962; Brinkhurst, Jamieson, 1971; Timm, 2009 и др.). Ранее для водоемов бассейна оз. Эльтон не указывался. Был отмечен в составе фауны больших рек Волгоградской области (Горелов, 2002).

Река	Солянка			Ланцут			Хара			Чернавка		Б. Сморогда	
	Верхнее течение	Среднее течение	Устье	Устье	Верхнее течение	Среднее течение	Устье	Верхнее течение	Среднее течение	Устье	Среднее течение	Устье	Устье
Станция	1	2	3	2	1	6	7	1	1	4	1	2	2
<i>Diacyclops bisetosus</i> (Rehberg, 1880)				+		+	+						
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)				+									
<i>Metacyclops minutus</i> (Claus, 1863)			+							++		+	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)													
Calanoida													
<i>Arctodiaptomus salinus</i> (Daday, 1885)		+				+							
Harpacticoida													
<i>Cletocamptus confluentis</i> (Schmeil, 1894)											+		++
<i>Cletocamptus retrogressus</i>													
Schmankevitch, 1875	+	+	+	+	++	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nitocra lacustris</i> (Schmankevitch, 1895)		+			++	+							
<i>Schizopera paradoxa</i> (Daday, 1903)													
Ostracoda													
<i>Ostracoda</i> (juv.) (indefin.)													
<i>Camdona marchica</i> Hartwig, 1899													
<i>Cyclocypris ovum</i> (Jurine, 1820)													
<i>Cyprideis littoralis</i> (Brady, 1868)													+
(=Cyprideis torosa (Jones, 1850) ?)													+
<i>Cyprinotus salinus</i> (Brady, 1868)	++	+	+				+			+		++	++
(=Heterocypris salina (Brady, 1868) ?)													
<i>Limnocythere dubiosa</i> Daday, 1903													
Всего таксонов:	5	7	3	6	12	12	7	7	15	10	15	12	12

Примечание. + — малочислен (< 1 тыс. экз./м³), ++ — среднее обилие (1-10 тыс. экз./м³), +++ — многочислен (> 10 тыс. экз./м³).

Из других мелких представителей олигохет (которые могут быть отнесены к мезофауне) в водоемах Приэльтона ранее были зарегистрированы два вида наидид: *Paranais litoralis* (Müller, 1784), обитающий в пресных водах пруда Чапаевский (минерализация 0.4 г/л), и *Nais communis* Pignet, 1906, найденный в бентосе р. Хара (Отчет..., 2003; Зинченко и др., 2010б). Оба вида космополиты (Timm, 2009). *P. litoralis* относится к типичным галофилам. Он встречается в водоемах с уровнем минерализации от 0.5 до 30 г/л, обитает в литорали морей, эстуариях впадающих в них рек и внутренних солоноватых водоемах. Для европейской части России и сопредельных государств известен из всех окружающих морей, включая Каспий (Чекановская, 1962; Giege, Pfannkuche, 1982; Тимм, 1987; Попченко, 1988 и др.). Находки вида в пресных водоемах могут указывать на локальное соляное «загрязнение» (поступление солей из почвы, соленых источников и т.п.) (Тимм, 1987; Timm, 2009), что, вероятно, и объясняет его обитание в пруду Чапаевском. *N. communis* широко распространен в самых разнообразных водоемах и биотопах, включая пресные и солоноватые воды (Чекановская, 1962). В р. Хара вид обитает при солености до 14 г/л (Зинченко и др., 2010б).

Коловратки (Rotifera)

В исследованных реках обнаружено 5 видов коловраток, один представитель группы определен только до рода (см. табл. 2). Наиболее широко распространен и многочислен (до 12.6 тыс. экз./м³) *Brachionus plicatilis* Müller, 1786 (= *Brachionus mülleri* Ehrenberg, 1834), который встречен фактически во всех обследованных биотопах, исключая устье р. Солянка. Как типичный представитель соленых водоемов и водотоков в бассейнах озер Эльтон и Баскунчак указан в работе А.Л. Бенинга и Н.Б. Медведевой (1926). Там же приведено описание морфологии и экологии вида, а также ссылки на сведения о его находках в северном Каспии, Арале, лиманах Кубанской области и в других соленых и солоноватых водоемах. Согласно сводке Л.А. Кутиковой (1970), *B. plicatilis* относится к эвригалинным видам, максимальная численность которых наблюдается в соленых водах (галобионт). Вид обычен в прибрежье морей и океанов (Черное, Азовское, Атлантика), но единично встречается в пресных реках с повышенной минерализацией воды. В Арале был обычным при солености 8–25 г/л до разделения озера на два сест-

ринских водоема (Большой и Малый Арал) в середине 80-х годов XX-го века, к 2002 г. при солености до 70 г/л остался единственным видом из прежнего комплекса зоопланктона (Аладин и др., 2004). Один из немногих видов зоопланктона, обитающих в пелагиали меромиктического мезогалинного (17 г/л) оз. Шира (Хакасия) (Zadereev, Tolomeev, 2002; Ануфриева, 2006). Ранее не был указан в списке видов зоопланктона малых рек и озер Волгоградской области (Горелов, 2002).

В 2003 г. как доминант зоопланктона в реках Ланцуг, Б. Сморогда и Солянка был отмечен *Brachionus urceus* (Linnaeus, 1758) (= *Brachionus urceolaris* Müller, 1773) (Отчет..., 2003), чрезвычайно вариабельный эвригалинный вид (Кутикова, 1970). Ранее его лишь единично регистрировали в родниках у р. Хара (Бенинг, Медведева, 1926). В августе 2008 г. этот вид нами не обнаружен, в сообществе коловраток доминировал *B. plicatilis*.

Прочие зарегистрированные нами виды коловраток были немногочисленны (30–400 экз./м³), большая их часть обнаружена в пробах из р. Хара (соленость 9–13 г/л). Только *Synchaeta pectinata* найдена в устье р. Ланцуг при солености 12.9 г/л (см. табл. 1, 2). Из форм, определенных нами до ранга вида, *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 (= *Brachionus pala* Ehrenberg, 1838) ранее указывали для водоемов р. Хара (Бенинг, Медведева, 1926) и малых рек Волгоградской области (Горелов, 2002). Три вида — *Keratella tropica*, *Euchlanis pyriformis* и *S. pectinata* — для исследованных рек приведены впервые.

Тепловодная коловратка *K. tropica* обычна для экваториальной области всех частей света (Кутикова, 1970). По-видимому, эвригалинный вид. *K. tropica* известна из Арала, где обитала при солености 8–10 г/л до середины 70-х годов прошлого века (Аладин и др., 2004), реки Волги (Волга..., 1978), озер Волгоградской области (Горелов, 2002), а в теплом 1989 г. найдена в загрязненных участках Рыбинского водохранилища при минерализации воды менее 300 мг/л (Ривьер, 1990). Этот вид указан для многих пресных и солоноватоводных речных эстуариев Европы, в последнее время описан как инвазионная форма для эстуария р. Шельды (минерализация < 3 г/л) (Нидерланды) (Azemar et al., 2007).

Распространенная по всему свету *S. pectinata* встречается в пресных и солоноватых водах (Кутикова, 1970). Она известна из эстуар-

ных экосистем Балтики с соленостью < 5 г/л (Кутикова, Николаева, 2002; Науменко, 2006), обитала в Арале до середины 70-х годов XX-го века, когда соленость его вод не превышала 11 г/л (Аладин и др., 2004). Вид указан для побережья Черного моря и классифицирован как пресноводный, солоноватоводный и морской (fresh, brackish, marine) в базе данных WoRMS (2009). В континентальных мезогалинных водоемах ранее эту коловратку не находили.

Сравнительно редкий *E. pyriformis* обнаружен единично в зарослях тростника в среднем течении р. Хара при солености 9 г/л. Преимущественно пресноводный вид (галоксен) (Кутикова, 1970; Кутикова, Николаева, 2002), отмечен в побережье опресненной (< 300 мг/л) Куршской лагуны Балтийского моря (Науменко, 2006), а также в больших реках (водохранилищах) Волгоградской области (Горелов, 2002).

Ветвистоусые раки (Cladocera)

Представители этой группы ракообразных в исследованных реках были немногочисленны (< 200 экз./м³) и в конце лета представлены лишь тремя видами (см. табл. 2). Палеарктическая бентосная *Alona rectangulara* обнаружена в трех биотопах (в реках Хара и Б. Сморогда) при минерализации воды ~ 10 – 12 г/л. Ранее вид единично находили в опресненных водоемах бассейнов озер Эльтон и Баскунчак (Бенинг, Медведева, 1926). Н.Н. Смирнов (1971) и D. Flössner (1972) относят *A. rectangulara* к эвригалинным видам, обычным в пресноводных реках и озерах, но многочисленным также в олиго- и мезогалинных водах (до 14 г/л), в том числе в Северном Каспии и побережье Балтийского моря. Те же местообитания (fresh- и brackish-water) приведены в базе данных WoRMS (2009). До середины 1970-х годов *A. rectangulara* обитала в Арале при минерализации 8–14 г/л (Аладин и др., 2004). Она отмечена также в побережье мезогалинных (до 28 г/л) оз. Шира (Хакасия) и водохранилища на р. Шаган в Казахстане (Стуге и др., 2001; Ануфриева, 2006). В списке водной фауны Волгоградской области *A. rectangulara* указана только для крупных водохранилищ и озер (Горелов, 2002).

Эвритопная *Bosmina longirostris* единично найдена нами в устье р. Хара при солености 13.8 г/л. Ранее в реках бассейна оз. Эльтон вид не находили, но отмечали для водоемов вблизи оз. Баскунчак (Бенинг, Медведева, 1926; Отчет..., 2003). В списке

зоопланктона водоемов Волгоградской области *B. longirostris* указана для водохранилищ и озер, но не приведена для малых рек (Горелов, 2002). Вид широко распространен в литорали и пелагиали водохранилищ Волги, в некоторых из них (Иваньковское) входит в состав доминантов пелагического зоопланктона (Волга..., 1978; Экологические проблемы..., 2001). Он относится к числу наиболее обычных в водоемах мира (космополит) (Flössner, 1972; Смирнов и др., 2007). В заливах Балтики *B. longirostris* отмечена до минерализации 6 г/л (Flössner, 1972; Науменко, 2004), она приведена в списках зоопланктона Арала до его обсыхания и оз. Чаны при солёности воды 6–10 г/л (Аладин и др., 2004; Ермолаева, Бурмистрова, 2005). Среди мезогалинных водоемов (17–28 г/л) *B. longirostris* указана для литорали озер Шира и Шунет (Хакассия), а также водохранилища на р. Шаган (Казахстан) (Стуге и др., 2001; Ануфриева, 2006). Она обитает также в прибрежье Чёрного моря и Северной Атлантике, представлена как морской вид (marine) в базе данных WoRMS (2009).

Ювенильные и взрослые особи крупной (длина тела до 0.7 мм) литорально-фитофильной *Ceriodaphnia setosa* в небольшом количестве (200 экз./м³) найдены нами в среднем течении р. Б. Сморогда при солёности 9.7 г/л. Вид не указан ни в одном из списков зоопланктона водоемов Волгоградской области (Бенинг, Медведева, 1926; Горелов, 2002; Отчет..., 2003). Из рода *Ceriodaphnia* во всех этих работах для высокоминерализованных рек и озер приведена *C. reticulata* (Jurine, 1820), в том числе в массе (9 тыс. экз./м³) она обнаружена в р. Солянка (Отчет..., 2003). Вместе с тем, в числе местообитаний *C. setosa* отмечены северо-запад Казахстана и Западная Сибирь (Определитель..., 1995), а также Нижняя Волга (Волга..., 1978). Отсюда следует, что его находка в реках бассейна оз. Эльтон не является сенсацией. Согласно сводке D. Flössner (1972), вид обитает в пресных и олигогалинных водоемах, но сведения о нем отсутствуют в базе данных (WoRMS, 2009).

Циклопы и каляниды (Copepoda: Cyclopoida, Calanoida)

В исследованных реках обнаружено 5 видов бентосных и планкто-бентосных циклопов и только в среднем течении р. Хара найден эвпланктонный представитель сем. Diaptomidae — *Arctodiaptomus* (*Rhabdodiaptomus*) *salinus* (= *Diaptomus salinus* (Daday, 1885)) (см. табл. 2). В августе отмечены все стадии развития рачка:

науплиусы, копеподиты и взрослые самцы (длина тела 1 мм), численность — < 200 экз./м³. *A. salinus* — крупный рачок (длина взрослых особей 0.7–2 мм), типичный представитель соленых и солоноватых вод (галобионт), доминирует при солености 25–40 г/л, обычен в Каспийском и Аральском морях, соленых озерах Керченского полуострова и юга Сибири, морских озерах-лагунах Крыма (до солености 160 г/л), но изредка встречается и в пресных водах (Боруцкий и др., 1991; Ануфриева, 2006; Шадрин и др., 2008). В Арале до 60-х годов XX века был одним из доминантных видов зоопланктона, его численность резко снизилась после интродукции в озеро балтийской салаки в 1954–59 гг. (Аладин и др., 2004). Доминантный вид зоопланктона в пелагиали мезогалинных (17–22 г/л) озер Шира и Шунет в Хакасии (Ануфриева, 2006). В водоемах с соленостью > 50 г/л представляет основной компонент пелагической трофической сети (Gulati, Van Donk, 2002).

Ранее в бассейне оз. Эльтон *A. salinus* был отмечен в небольшом количестве (в р. Б. Сморогда и лужах вблизи озера) и подробно описан в работе А.Л. Бенинга, Н.Б. Медведевой (1926). В той же статье указаны его находки в массе в р. Горькая, принадлежащей бассейну оз. Баскунчак. В 2003 г. он обнаружен в р. М. Сморогда и прудах, расположенных в верховьях рек бассейна оз. Эльтон (Отчет..., 2003). Южнее на территории Казахстана обычен и многочислен (до 198 тыс. экз./м³ и 78% численности планктонных ракообразных) в мезогалинном (9–23 г/л) водохранилище на р. Шаган (Стуге и др., 2001). В списке видов зоопланктона малых рек и озер Волгоградской области *A. salinus* не указан (Горелов, 2002).

Среди циклопоидных копепод в исследованных реках чаще всего встречались *Megacyclops viridis* и *Metacyclops minutus*, оба вида были сравнительно многочисленны — до 1.4 и 6.4 тыс. экз./м³ копеподитов 3–5 стадий и взрослых особей соответственно. Очень мелкий (длина половозрелых особей 1.2–1.5 мм) *M. viridis* (= *Acanthocyclops viridis* Jurine, 1820) обнаружен в р. Ланцут и всех точках отбора проб на реках Хара и Б. Сморогда при минерализации воды 9–14 г/л. В истоке р. Хара и среднем течении р. Б. Сморогда в августе зарегистрированы самки с яйцами и большое количество (> 4 тыс. экз./м³) науплиусов, предположительно, тоже этого вида. В тех же реках высокую численность *M. viridis* (= *Cyclops viridis* Jurine, 1820), отмечали в начале прошлого века (Бенинг, Медве-

дева, 1926). Вид зарегистрирован в мезогалинном (9–28 г/л) водохранилище на р. Шаган (Казахстан) (Стуге и др., 2001). В списке зоопланктона водоемов Волгоградской области *M. viridis* для малых рек не указан, отмечен морфологически близкий *Megacyclops gigas* (Claus, 1857) (Горелов, 2002).

Согласно сводке В.И. Монченко (1974), *M. viridis* представляет исключительно вездесущий, эвритопный и эвригалинный вид, который встречен в водах озер с минерализацией до 20 г/л (оз. Иссык-Куль, озера Анталии). Вид часто встречается в прибрежье и пелагиали опресненных и олигогалинных заливов Балтики (Науменко, 2004, 2006), указан в списке зоопланктона Арала до начала его усыхания при солености 8–10 г/л (Аладин и др., 2004), однако сведения о нем отсутствуют в базе данных WoRMS (2009). *M. viridis* широко распространен фактически во всех водохранилищах Волги (Волга..., 1978; Экологические проблемы..., 2001), он также обычен, хотя и не многочислен, в прибрежье и пелагиали мало минерализованных (< 50 мг/л) болотных водоемов (Лазарева, 1994).

Бентосный галофил *M. minutus* (= *Cyclops minutus* (Claus, 1863), = *Cyclops diaphanus* Fischer, 1853) обычен для солоноватых водоемов Евразии южнее 55° с.ш., отмечен в водах с соленостью до 20 г/л (Монченко, 1974). Систематическое положение вида сильно запутано. По мнению В.И. Монченко (1974) *C. diaphanus* — не валидный вид и его находки без морфологического описания трудно отнести к известным видам этого и близких (*Microcyclops*, *Dia-cyclops*) родов. Поэтому краткое упоминание в работе А.Л. Бенинга и Н.Б. Медведевой (1926) находок *C. diaphanus* в трех местах в окрестностях озер Эльтон и Баскунчак лишь с некоторой долей вероятности можно относить к *M. minutus*. В современных фаунистических работах для рек и озер региона вид не отмечен (Горелов, 2002; Отчет..., 2003).

Остальные три вида циклопов — *Paracyclops fimbriatus*, *Dia-cyclops bisetosus* и *Acanthocyclops americanus* — обнаружены в отдельных пробах в количестве < 600 экз./м³ (см. табл. 2). Бентосный эврибионт и галобионт *D. bisetosus* (= *Acanthocyclops bisetosus* Rehberg, 1850) широко распространен по всей Евразии, встречается в постоянных и временных водоемах с минерализацией от 10 мг/л до 58 г/л, в том числе отмечен для залива Сиваш и Черного моря (Монченко, 1974), а также для мезогалинного (9–28 г/л) водохра-

нилища на р. Шаган (Казахстан) (Стуге и др., 2001). В р. Б. Сморогда и водоемах окрестностей оз. Баскунчак *D. bisetosus* (= *Cyclops bisetosus* Rehberg, 1850) отмечен как «наиболее распространенный» вид циклопов (Бенинг, Медведева, 1926). Однако в Приэльтонье в последние годы вид найден нами только в р. Ланцуг (см. табл. 2), а в 2003 г. отмечен для р. Солянка (Отчет..., 2003).

Планкто-бентосные *A. americanus americanus* и *P. fimbriatus* относятся к эвригалинным видам, обитающим преимущественно в пресных (fresh) водах (Монченко, 1974; WoRMS, 2009). Оба вида широко распространены в водохранилищах Волги (Волга..., 1978; Экологические проблемы..., 2001), *P. fimbriatus* зарегистрирован также в мезогалинном водохранилище на р. Шаган (Казахстан) (Стуге и др., 2001). В Приэльтонье его ранее не находили (Бенинг, Медведева, 1926; Отчет..., 2003). В списке зоопланктона Волгоградской области для больших и малых рек, а также озер указан *A. americanus* (Горелов, 2002). В бассейне оз. Эльтон прежде его единично регистрировали в р. Б. Сморогда (Отчет..., 2003). Нами он обнаружен только в среднем течении р. Хара при минерализации 9 г/л. В работах А.Л. Бенинга (1926) и А.Л. Бенинга, Н.Б. Медведевой (1926) для водоемов окрестностей озер Эльтон и Баскунчак *A. americanus* не указан, приведены сведения о находке вблизи р. М. Сморогда близкого вида *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) (= *Cyclops vernalis* Fischer, 1853). Последнего считают исключительно пресноводным (галоксен), его находки в солоноватых водах (до 3 г/л), скорее всего, случайны (Бенинг, Медведева, 1926; Монченко, 1974).

Гарпактициды (Copepoda: Harpacticoida)

Из четырех выявленных в исследованных реках гарпактицид наиболее распространенными были *Cletocamptus retrogressus* и *Nitocra lacustris* (см. табл. 2). Первый не обнаружен только в одной пробе (в устье р. Б. Сморогда), второй вид найден в исследованных реках (кроме р. Ланцуг) хотя бы на одной из станций. Численность рачков всех видов в большинстве случаев не превышала 10–560 экз./м³. Самая высокая плотность зафиксирована у *Cletocamptus confluens* в устье р. Б. Сморогда (8.2 тыс. экз./м³) и у *C. retrogressus* и *N. lacustris* в истоке р. Хара (5.5 и 4.3 тыс. экз./м³ соответственно). Популяции указанных трех видов были представлены разновозрастными и разнополыми особями, включая самок с

яйцевыми мешками. У четвертого рачка — *Schizopera paradoxa* — найдены только взрослые самки и самцы.

Среди всех идентифицированных видов в бассейне оз. Эльтон прежде не указывался *S. confluens*. Не отмечен он и в списке гидрофауны Волгоградской области (Горелов, 2002). Рачок имеет весьма широкое распространение. Из всех континентов пока не обнаружен в Северной и Южной Америке и Антарктиде. Основная часть находок вида сосредоточена в Европе, вдоль средиземноморского побережья Африки и побережья Индии (Боруцкий, 1952; Dussart, 1967; Mielke, 2000). В пределах бывшего СССР известен для Каспийского и Аральского морей, соленых озер в устьях рек Кубани, Дона и Дуная (Боруцкий, 1952, 1974) и, судя по приведенной в работе W. Mielke (2000) карте, для Прибалтики и Украины. *S. confluens* — галофил (возможно, и галобионт), но встречается и в опресненных водах. В. Dussart (1967) приводит для него следующий диапазон солености — 0.5–60 г/л. В базе WoRMS (2009) позиционируется как морской и солоноватоводный (marine, brackish). Рачок довольно изменчив. Описан ряд его подвидов, различия между которыми связаны, вероятно, именно с соленостью водоемов (Боруцкий, 1952). W. Mielke (2000) предполагает, что *S. confluens* может в действительности представлять из себя комплекс морфологически сходных видов.

Родственный предыдущему виду *S. retrogressus* (= *Wolterstorffia blanchardi* Richard, 1889) фиксировался в водоемах Приэльтона с самых первых подробных исследований гидрофауны (Бенинг, 1926; Бенинг, Медведева, 1926). В литературе, как и в нашей работе, отмечается, что это, по-видимому, одна из самых распространенных и массовых копепод окрестностей оз. Эльтон. Помимо изученных нами водотоков, указывался ранее еще для р. М. Сморогда (Бенинг, Медведева, 1926). *S. retrogressus* принадлежит к настоящим галобионтам, встречается в водоемах с соленостью до 120 г/л (Dussart, 1967) и, даже, до 200 г/л, как следует из приведенной W. Mielke (2001) цитаты одной из работ (с которой нам не удалось ознакомиться). Типичные местообитания вида — морская литораль и высокоминерализованные внутренние водоемы. Находки в пресных водах и в условиях слабой минерализации редки и ограничиваются единичными особями (Бенинг, Медведева, 1926; Боруцкий, 1952). Ареал рачка охватывает Европу, Среднюю,

Западную и Юго-Западную Азию, Северную Африку (Бенинг, Медведева, 1926; Боруцкий, 1952; Dussart, 1967, Mielke, 2001). В бывшем СССР указывается, помимо морских лиманов, для многих соленых и горько-соленых озер, в том числе — непосредственно для оз. Эльтон (Боруцкий, 1952). Здесь необходимо отметить, что указание в приведенном источнике на обитание *C. retrogressus* в оз. Эльтон (не исключено, что наше замечание справедливо и для других озер) следует относить именно к окружающим озеро водоемам и водотокам. В рапе самого озера, концентрация солей в которой летом достигает 250–350 г/л (что много даже для *C. retrogressus*), обнаружены только два вида жгутиковых водорослей из родов *Dunaliella* и *Asteromonas* (Бенинг, Медведева, 1926 и др.). Очевидно, распространение *C. retrogressus* ограничивается зоной контакта речных вод с рапой в устьевых областях, где сохраняется приемлемая для рачка соленость. Сразу подчеркнем, что приведенные рассуждения должным образом относятся и к рассматриваемым ниже видам — *N. lacustris* и *Sch. paradoxa*, обитание которых в оз. Эльтон (и других подобных) также отмечается Е.В. Боруцким (1952).

Второй по встречаемости в нашем материале вид гарпактицид *N. lacustris* (= *Nitocra simplex* Schmeil, 1894) ранее регистрировался в р. Б. Сморогда (Бенинг, Медведева, 1926). Рачок относится, по видимому, к стеногалинным формам, галобионт. Обитает, главным образом, во внутренних соленых водоемах, в пресных — редок, малочислен (Бенинг, Медведева, 1926; Боруцкий, 1952; Dussart, 1967). Верхний предел концентрации солей, когда вид еще встречается в водоеме, очевидно, не на много превышает «морской» уровень (~ 30 г/л) (Dussart, 1967). При близкой (максимальной для исследованных рек) солености обнаружен и нами в реках Солянка и Чернавка (см. табл. 1, 2). *N. lacustris* широко распространен в Палеарктике и, возможно, является космополитом (Боруцкий, 1952).

Относительно прежних находок в Приэльтонье четвертого обнаруженного нами вида гарпактицид — *Sch. paradoxa* — существует некоторая неясность. В работах 1920-х годов (Бенинг, 1926; Бенинг, Медведева, 1926) отмечается находка в р. Б. Сморогда рачка *Schizopera longicauda* var. *clandestina* Klie, 1925 и указывается, что его определение проведено Е.В. Боруцким. Вместе с тем, в дальнейшем в своем определителе Е.В. Боруцкий (1952) в качестве об-

наруженного в районе оз. Эльтон приводит вид *Sch. paradoxa*, а среди известных на тот момент мест распространения *Sch. clandestina* (Klie, 1925) (= *Sch. longicauda* var. *clandestina*) им даются только соленые водоемы Германии. Исходя из этого, можно предположить, что первоначальное определение *Sch. longicauda* var. *clandestina* из окрестностей оз. Эльтон позже было уточнено на *Sch. paradoxa*. Если эта наша догадка верна, то *Sch. paradoxa* был встречен в рассматриваемом районе в широком диапазоне минерализации — от пресной лужи (Бенинг, Медведева, 1926) до солености в ~ 29 г/л (см. табл. 1, 2). А.Л. Бенинг (1926) причислил его к галобионтам (галобиям). Есть сомнения по поводу морфологического сходства-различия *Sch. paradoxa* и других близких видов рода, в связи с чем остаются неясности по его распространению; указывается для Южного Поволжья (озера Эльтон и Баскунчак) и Средней Азии (Киргизия) (Боруцкий, 1952). В списке гидрофауны Волгоградской области отмечается для больших рек и озер, без указания конкретных местообитаний (Горелов, 2002). В базе WoRMS (2009) *Sch. paradoxa* фигурирует только как морской вид. Результаты цитируемых выше источников и наши исследования показывают, что рачок встречается и во внутренних солоноватых водоемах.

Кроме обнаруженных нами и рассмотренных выше, в водоемах бассейна оз. Эльтон ранее фиксировался еще ряд видов гарпактицид: *Nitocra hibernica* (Brady, 1880) (= *Nitocra inuber* (Shmankevich, 1875)), *Nitocra divaricata* Chappuis, 1923 (= *Nitocrella divaricata* (Chappuis, 1923)), *Nannopus palustris* Brady, 1880, *Bryocamptus minutus* (Claus, 1863) и *Canthocamptus staphylinus* (Jurine, 1820) (Бенинг, 1926; Отчет..., 2003). *N. hibernica* указан в работе А.Л. Бенинга (1926) в общем списке (галоксенов), что не позволяет получить представление о реальных местах его обитания в Приэльтонье. Как ни странно, но в другой более подробной статье, основанной, видимо, на том же самом материале (Бенинг, Медведева, 1926), данный вид не отмечается. Однако, очевидно, именно эта находка под синонимом *N. inuber* приводится для оз. Эльтон в первом определителе гарпактицид Е.В. Боруцкого (1931) и в Отчете... (2003), как вид, выявленный «до настоящих исследований». Следует отметить, что в дальнейшем в более новом и подробном определителе Е.В. Боруцкого (1952) этот рачок для рассматриваемого

района ни под одним из синонимов снова не указывается. Таким образом, остается некоторая неопределенность: где в окрестностях озера был найден *N. hibernica* и был ли найден вообще? Если находка все же имела место, то, скорее всего, не в изучаемых реках, так как *N. hibernica* — пресноводный вид (Боруцкий, 1952). Хотя он и регистрировался в морях (Черном, Азовском, Каспийском), но также лишь в опресненных участках (Боруцкий, 1974).

Nitocra divaricata, *N. palustris* и *C. staphylinus* отмечены в Отчете... (2003) и фигурируют как виды, «выявленные до настоящих исследований» (без указания конкретных мест находок). К сожалению, мы пока не смогли ознакомиться со всеми источниками, приведенными в данной работе в списке литературы. Поэтому, можем только предполагать, что *N. divaricata* и *C. staphylinus*, как представители пресноводной фауны (Боруцкий, 1952; Dussart, 1967) были, скорее всего, обнаружены в каких-либо немногочисленных в Приэльтонье пресных водоемах (прудах, временных лужах с талой водой, колодцах и т.п.). *N. palustris* — морской вид (Боруцкий, 1952; Dussart, 1967; WoRMS, 2009) сходный по биологии с рассмотренными выше видами из р. *Cletocamptus* — мог быть найден и в реках, впадающих в озеро. В качестве единственного обнаруженного в результате собственных наблюдений вида гарпактицид в Отчете... (2003) выступает *B. minutus*. Причем, он указывается для всех исследованных водоемов — от прудов с минерализацией 0.3 г/л до рек (Большая и Малая Сморогда, Ланцуг, Хара, Солянка, Чернавка), где соленость в момент изучения достигала 35.6 г/л (Отчет... 2003). Это, казалось бы, ставит данный вид (подобно *C. retrogressus*) в ряд наиболее распространенных (и, вероятно, массовых) рачков бассейна оз. Эльтон. Однако, факт отсутствия *B. minutus* и в более ранних исследованиях, и в нашем материале требует, по-видимому, дополнительного изучения возможности его обитания в рассматриваемых реках. Являясь космополитом, *B. minutus* встречается как в пресных, так и солоноватых водоемах (Боруцкий, 1952; Dussart, 1967 и др.), но указаний на обнаружение вида при минерализации, достигающей 30–35 г/л (помимо приведенных в Отчете... (2003)), нам не встречалось.

Ракушковые раки (Ostracoda)

Из пяти выявленных в материале представителей данной таксономической группы самое большое число видов (четыре) зарегистри-

стрировано в р. Б. Сморогда, в остальных — один-два или ни одного (р. Ланцут) (см. табл. 2). Во всех реках (кроме р. Ланцут) найден только один вид — *Cyprideis littoralis*. Максимальную численность (1.8 тыс. экз./м³) рачок, представленный многочисленной молодью, самцами и самками (с яйцами и без) имел в верховьях р. Солянка. Обнаруженный в реках Хара и Б. Сморогда *Cyprinotus salinus* достигал в устье последней плотности 28.7 тыс. экз./м³, уступая в развитии только науплиусам циклопов среди всех остальных выделенных представителей мезофауны исследованных водотоков (см. табл. 2). Самцы у данного вида неизвестны (Бронштейн, 1947; Семенова, 2007). Популяция состояла из молодежи и самок, в том числе — имеющих яйца. Численность остальных трех видов была не высока (< 200 экз./м³). У *Cyclocypris ovum* (р. Б. Сморогда) были зафиксированы взрослые самки и самцы. Встреченные единично в реках Б. Сморогда и Хара *Candona marchica* и *Limnocythere dubiosa* ранее в водоемах окрестностей оз. Эльтон не указывались. Первый вид был представлен самцами и самками (с яйцами), у второго обнаружены только самки, несущие яйца.

Голарктический рачок *C. marchica* — широко распространенный вид. Заселяет самые разнообразные водоемы — от грунтовых вод до крупных озер и литорали морей (Бронштейн, 1947; Meisch, 2000; Семенова, 2007). В России и сопредельных государствах известен от Прибалтики до Средней Азии и Зауралья (Семенова, 2007), обнаружен в Аральском море (Шорников, 1974). В Волгоградской области прежде отмечался только в больших реках (Горелов, 2002). Данная остракода — галофил. В основном встречается в пресных и олигогалинных водоемах с минерализацией до 4 г/л (Шорников, 1974). В р. Б. Сморогда зафиксирован при ~ 10 г/л (см. табл. 1, 2). Согласно С. Meisch (2000) в литературе есть указания на обитание *C. marchica* (= *Pseudocandona marchica* (Hartwig, 1899)) при солености 21.5 г/л.

Limnocythere dubiosa — сравнительно редкий палеарктический вид. Известен из оз. Иссык-Куль, соленых озер Крыма, грунтовых вод Средней Азии, Аральского моря (Бронштейн, 1947; Шорников, 1974; Семенова, 2007). В гидрофауне Волгоградской области до наших исследований не указывался (Горелов, 2002). Один из немногих представителей р. *Limnocythere*, принадлежащий к солоноватоводной фауне (Бронштейн, 1947; Семенова, 2007). Е.И. Шор-

ников (1974) определяет его как галобионта. В истоке р. Хара встречен при солености 11.5 г/л (см. табл. 1, 2). В палеолимнологии раковины *L. dubiosa* считаются индикаторами диапазона минерализации от < 1 до 35 г/л (Yu et al., 2001).

Космополит и убиквист *C. ovum* — один из самых распространенных и обычных ракушковых рачков Европы, Азии и ряда других регионов. Обладает широкой толерантностью к основным факторам среды, за счет чего встречается в самых разнообразных биотопах (Бронштейн, 1947; Meisch, 2000; Семенова, 2007 и др.). Обнаружен в Балтийском море при солености до 6.4 г/л (Бронштейн, 1947). Это значение цитируется и во многих других источниках как известный предел уровня минерализации, при котором встречен данный вид (Meisch, 2000 и др.), что, скорее всего, не соответствует действительности. Наглядным подтверждением служит регистрация *C. ovum* в р. Б. Сморогда при ~ 10 г/л (см. табл. 1, 2). В Отчете... (2003) рачок указан как вид, «выявленный до настоящих исследований». В каком конкретно литературном источнике, и при каких условиях он впервые упоминается в рассматриваемом районе, установить не удалось.

Имеющий самую высокую встречаемость в нашем материале *C. littoralis* прежде указывался для впадающих в оз. Эльтон рек (Малая и Большая Сморогда, Чернавка) З.С. Бронштейном (1947) и (вероятно, с опорой на данные из этого же источника) в Отчете (2003). Рачок обитает в различных пресных водоемах, но предпочитает солоноватые, являясь, таким образом, галофилом. В Волгоградской области отмечался в больших реках и озерах (Горелов, 2002), без указания места обитания. Принадлежит к голарктическому комплексу, известен из многих внутренних водоемов Европы и Азии, а также большинства окружающих и внутренних морей (включая Каспийское и Аральское) (Бронштейн, 1947, Семенова, 2007 и др.). Среди некоторых специалистов статус *C. littoralis* в качестве самостоятельного вида подвергается сомнению. Существует близкий вид *Cyprideis torosa* (Jones, 1850), отличающийся от первого только наличием на раковине бугорчатых возвышений (у *C. littoralis* они отсутствуют) (Бронштейн, 1947). Во многих водоемах совместно встречаются рачки с обоими типами раковин, а также и переходные формы. Исходя из этого, С. Meisch (2000), к примеру, считает *C. littoralis* синонимом *C. torosa* (что отражено

нами в табл. 2). Возможно, форма раковин имеет зависимость от минерализации водоемов. Этому вопросу в работе С. Meisch (2000) посвящен обширный литературный обзор. По некоторым данным, приведенным в обзоре, до солености ~ 5 г/л преобладает форма «*littoralis*», а при более высоком уровне начинает доминировать «*torosa*». Тем не менее, вопрос пока решен не до конца и требует дополнительных исследований. Если согласиться с принадлежностью *C. littoralis* и *C. torosa* к одному виду, то рачок, согласно обзору С. Meisch (2000), выдерживает соленость до 60 г/л. Оптимум его развития лежит в пределах 2–16.5 г/л. Вероятно, еще одной морфотформой *C. littoralis* является и обнаруженный в массе в оз. Иссык-Куль *Cyprideis pedaschenkoi* (Daday, 1909) (Бронштейн, 1947). Рассмотренные виды (формы одного вида?) р. *Cyprideis* могут достигать в водоемах большого количества, постепенно формируя на дне значительные скопления раковин (Бронштейн, 1947 и др.). Обилие таких остатков наблюдалось нами и в пробах из исследованных рек Приэльтона.

Достигавшая в нашем материале наибольшей численности остракода *C. salinus* ранее отмечалась З.С. Бронштейном (1947) в тех же реках, где была обнаружена нами (Б. Сморогда и Хара) (см. табл. 1, 2), а также в р. Чернавка. Несмотря на это, в Отчете... (2003) в списке гидрофауны водоемов бассейна оз. Эльтон вид не упоминается, а для Волгоградской области указывается только для больших рек (Горелов, 2002). Для данного рачка также имеется определенная «путаница» в систематике, вызванная неоднократными переименованиями и самого вида, и изменениями его родовой принадлежности, и заметной морфологической изменчивостью, в результате которой отличающиеся формы описывались как новые виды. В итоге, в одном из последних обзоров-определителей (Meisch, 2000) *C. salinus* не упоминается совсем, даже в категории синонимов. Тем не менее, в данной работе рассматривается вид *Heterocypris salina* и, с большой вероятностью, именно к нему и отнесен *C. salinus*. Хотя С. Meisch (2000) не проводит прямую параллель между этими двумя представителями, а мы не имеем всего набора публикаций, позволяющих проследить цепочку «превращения» *C. salinus* в *H. salina*, но по списку других приведенных синонимов и литературному обсуждению можно сделать вывод об их идентичности (что мы, оставляя некоторую долю сомнения, и до-

пускаем (см. табл. 2)). К *H. salina* данным автором отнесены и другие близкие к *C. salinus* формы, ранее бывшие отдельными видами (в частности, *Cyprinotus inaequalis* Bronshtein, 1947). Принимая во внимание обобщенные данные можно констатировать, что *C. salinus* (= *H. salina*?) — широко распространенный в Голарктике рачок, населяющий самые разнообразные водоемы (от ключей и колодцев до морской литорали). По отношению к солености, очевидно, галофил (по мнению З.С. Бронштейна (1947) *C. salinus* является галобионтом, но относится это исключительно к *C. salinus*, без учета других форм, объединяемых С. Meisch (2000) в *H. salina*). Он успешно развивается при минерализации 1–20 г/л, но наиболее благоприятные условия обитания находятся в пределах солености 5–10 г/л (Meisch, 2000). Вероятно, поэтому и зарегистрирован нами только в биотопах, где минерализация не превышала 11.5 г/л (см. табл. 1, 2). Напомним, что ранее вид отмечался и в р. Чернавка (где мы зафиксировали соленость до 29.5 г/л), без указания условий его обитания (Бронштейн, 1947).

Из других ракушковых рачков (не обнаруженных нами) в водоемах Приэльтонья ранее указывались *Ilyocypris biplicata* (Koch, 1838) (Бронштейн, 1947) и *Cyclocypris laevis* (Müller, 1785), *Cypria ophthalmica* (Jurine, 1820) (Отчет..., 2003). Первый вид был отмечен в р. Б. Сморогда, а два других указываются как виды, выявленные «до настоящих исследований». Водоемы и характер биотопов, где были найдены *C. laevis* и *C. ophthalmica*, не установлены (в литературе данные не приводятся). *Ilyocypris biplicata* известен из Голарктики, экваториальных областей, Австралии. Относится, видимо, к теплолюбивому комплексу. В европейской части России встречается в центральных областях и южнее, тогда как в более северных регионах и восточной Сибири вид не обнаружен (Бронштейн, 1947; Семенова, 2007 и др.). Населяет различные водоемы. В качестве индикатора солености близок к *L. dubiosa* (< 1–35 г/л), хотя может выносить, по-видимому, и значительно более высокие концентрации (Yu et al., 2001). *Cyclocypris laevis* и *C. ophthalmica* — одни из наиболее обычных ракушковых рачков, встречающихся в самых разнообразных водоемах. Первый — голарктический вид, убикист, второй — космополит, также населяющий разнообразные биотопы (Бронштейн, 1947; Meisch, 2000; Семенова, 2007 и др.). Находки *C. laevis* известны из водоемов с соленостью 8.4 г/л

(Meisch, 2000); вид регистрировался в Балтийском и Аральском морях (Бронштейн, 1947). В Балтике при 6.4 г/л отмечен и *C. orthalmica*. Рачок может, очевидно, переносить соленость до 25 г/л (Бронштейн, 1947; Meisch, 2000).

Заключение

Таким образом, в результате проведения рекогносцировочных исследований высокоминерализованных рек бассейна оз. Эльтон идентифицировано 24 вида организмов мезофауны, среди которых значительная часть относится к космополитам и формам, сравнительно широко распространенным в водоемах Европы и Азии. Стоит отметить все еще недостаточную изученность гидрофауны высокоминерализованных рек Приэльтонья. Фактически не рассмотренными остаются такие группы организмов мезофауны, как плоские, круглые и кольчатые черви, тихоходки, водяные клещи. Даже в составе относительно исследованных таксонов (коловратки и низшие ракообразные) зарегистрированы виды, новые для бассейна озера и водоемов Волгоградской области.

Впервые для гидрофауны Приэльтонья выявлены 10 видов: олигохета *N. elinguis*, коловратки *K. tropica*, *S. pectinata* и *E. pyriformis*, кладоцеры *B. longirostris* и *C. setosa*, циклоп *P. fimbriatus*, гарпактицида *C. confluens*, остракоды *C. marchica* и *L. dubiosa*. Беспозвоночные мезофауны, обнаруженные в реках в конце лета 2008 г., преимущественно относились к галофильным и галобионтным видам. Наиболее распространенными оказались коловратка *B. plicatilis*, циклоп *M. viridis*, гарпактициды *C. retrogressus* и *N. lacustris*, остракода *C. littoralis*. Высокой численностью (более 1 тыс. экз./м³) характеризовались эвригалинные циклопы *M. viridis* и *M. minutus*, галофильные остракоды *C. littoralis* и *C. salinus*, галобионтная коловратка *B. plicatilis* и гарпактициды — галофил *C. confluens* и галобионт *C. retrogressus*.

Наличие многочисленных водоемов с комплексом разнообразных абиотических факторов, среди которых определяющим служит уровень минерализации воды, ставит Приэльтонье в ряд уникальных полигонов природно-территориального комплекса аридной зоны бассейна Нижней Волги, важных для изучения экологических особенностей редких и широко распространенных галотолерантных и галофильных видов. Описание двух новых для науки видов комаров-звонцов по результатам сборов макрозообен-

тоса в 2006–08 гг. (Зорина, Зинченко, 2009; Зинченко и др., 2009) и находки в мезофауне в 2008 г. ранее не известных для бассейна оз. Эльтон видов, позволяют надеяться, что дальнейшие планомерные исследования специфичных биотопов помогут выявить в окружающих водоемах новые и редкие формы гидробионтов, а также провести окончательную идентификацию сомнительных таксонов.

Благодарности

Авторы выражают глубокую благодарность директору В.Д. Гердту и сотрудникам природного парка «Эльтонский» за помощь в проведении исследований, а также Л.М. Семеновой (ИБВВ РАН) за консультации по определению некоторых видов остракод.

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие».

Список литературы

- Алимов А.Ф. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с морфометрией и минерализацией вод // Биология внутр. вод 2008. № 1. С. 3–8.
- Аладин Н.В., Плотников И.С., Смуров А.О., Гонтар В.И. Роль чужеродных видов животных в экосистеме Аральского моря // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 275–296.
- Ануфриева Т.Н. Таксономическая структура зоопланктона минерализованных озер Хакассии // Вестник Красноярского гос. ун-та. Сер. Естественные науки. 2006. № 5. С. 69–73.
- Балушкина Е.В., Голубков С.М., Голубков М.С., Литвинчук Л.Ф. Структурно-функциональные характеристики экосистем малых соленых озер Крыма // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 11–19.
- Бенинг А.Л. О микрофауне некоторых водоемов окр. Эльтона и Баскунчака // Русск. гидробиол. ж. 1926. Т. 5. № 3–4. С. 45–48.
- Бенинг А.Л., Медведева Н.Б. О микрофауне водоемов окрестностей Эльтона и Баскунчака // Изв. Краевед. ин-та изуч. Южно-Волж. обл. при Сарат. гос. ун-те. Т. 1. 1926. С. 47–85.
- Боруцкий Е.В. Пресноводные и солоноватоводные Naupacticoidea СССР // Определители организмов пресных вод СССР. А Пресноводная фауна. Вып. 3. Л.: Всесоюз. объедин. рыб. хоз-ва, 1931. 246 с.
- Боруцкий Е.В. Naupacticoidea пресных вод // Фауна СССР Ракообразные Т. 3. № 4. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 426 с.
- Боруцкий Е.В. Подкласс Веслоногие, Copepoda // Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность, 1974. С. 134–178.

- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А., Кос М.С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л. Наука, 1991. 504 с.
- Бронштейн З.С. Ostracoda пресных вод // Фауна СССР. Ракообразные. Т. 2., № 1 М., Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 371 с.
- Водно-болотные угодья Приэльтонья. Волгоград: ГУ Природный парк «Эльтонский» 2005. 27 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран (отряды Monhysterida, Acanthoimida, Chromadorida, Euphorida, Mononchida). С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. 352 с.
- География и экология Волгоградской области: учебное пособие для средней школы. Волгоград. Перемена, 2005. 260 с.
- Горелов В.П. Систематический список свободноживущих видов водных беспозвоночных, встречающихся в водоемах различного типа на территории Волгоградской области // Рыбохозяйственные исследования в бассейне Волго-Донского междуречья на современном этапе. С.-Пб.: ООО «Квинта Северо-Запад», 2002. С. 197–238.
- Ермолаева Н.И., Бурмистрова О.С. Влияние минерализации на зоопланктон оз. Чаны // Сибирский экологический журн. 2005. № 2. С. 235–247.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Оценка биоразнообразия и структурных компонентов донных сообществ соленых рек Приэльтонья // Мат. V Поволжской гидроэкол. конф. Казань, 2009. С. 187–188.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Абросимова Э.В. Экологическая характеристика *Cricotopus salinophilus* (Diptera, Chironomidae) из соленых рек бассейна оз. Эльтон // Изв. Самарского НЦ РАН. 2010а. Т. 12, № 1. С. 196–200.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Выхристюк Л.А., Шитиков В.К. Разнообразие и структура сообществ макрозообентоса высокоминерализованной реки Хара (Приэльтонье) // Поволжский экол. журн. 2010б. (в печати).
- Зинченко Т.Д., Макарченко М.А., Макарченко Е.А. Новый вид рода *Cricotopus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразийский энтомол. журн. Т. 8. Прил. 1. 2009. С. 83–88.
- Зорина О.В., Зинченко Т.Д. Новый вид рода *Talutarsus* van der Wulp (Diptera, Chironomidae) из солёной реки бассейна озера Эльтон (Волгоградская область, Россия) // Евразийский энтомол. журн. Т. 8(1). 2009. С. 105–110.
- Климатические данные для междуречья Волги и Урала. Л.: Гидрометеиздат, 1951. 86 с.
- Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.
- Кутикова Л.А., Николаева Н.И. Каталог видов коловраток (Rotifera) пре-

- сных вод Северо-Запада России. 2002. URL: <http://www.zin.ru/books/roicatalog/> (дата обращения: 30.12.2009).
- Лазарева В.И. Трансформация сообществ зоопланктона малых озер при закислении // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. С.-Пб.: Наука, 1994. С. 150–169.
- Макаров К.В., Маталин А.В. Локальная фауна жуужелиц (Coleoptera, Carabidae) как объект изучения (на примере карабидофауны Приэльто-нья) // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сборник, по-свящ. 75-летию академика Ю.И.Чернова. Москва, София: Товарищес-тво научных изданий КМК, PENSOFT, 2009. С. 353–374.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монченко В.І. Щелепнороті циклопоподібні циклопи (Cyclopidae) // Фауна України. Т. 28. Вып. 3. Киев: Наукова Думка, 1974. 451 с.
- Науменко Е.Н. Структура и функционирование эстуарных экосистем. Зоопланктон // Закономерности гидробиологического режима водо-емов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 141–145.
- Науменко Е.Н. Зоопланктон прибрежной части Куршского залива. Кали-нинград: Изд-во Атлантического науч.-исслед. ин-та рыбного хоз-ва и океанографии, 2006. 178 с.
- Некруткина Ю.А. Природный парк «Эльтонский»: природно-рекреационный потенциал // Биоразнообразие и проблемы природо-пользования в Приэльтонье. Волгоград: ПриТерра, 2006. С. 91–96.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России. С.-Пб.: Зоол. ин-т РАН. 1995. Т. 2. 628 с.
- Отчет о проведении полевых работ по изучению водно-болотных угодий природного парка «Эльтонский», организованных в рамках проекта PIN-MATRA «Институциональное обеспечение рационального ис-пользования водно-болотных угодий Волгоградской области». Волго-град: Волгоградское отд. ГосНИОРХ, 2003. 41 с.
- Попченко В.И. Водные малощетинковые черви (Oligochaeta limicola) Се-вера Европы. Л.: Наука, 1988. 287 с.
- Романенко В.Д. Основы гидроэкологии. Киев: Генеза, 2004. 662 с.
- Семенова Л.М. Каталог Ostracoda (Crustacea) пресных водоемов России и сопредельных государств. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. 148 с.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. Т. 1. Вып. 2. Л.: Наука, 1971. 531 с.
- Смирнов Н.Н., Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. Систематика Cladocera: современное состояние и перспективы развития // Ветви-стоусые ракообразные: систематика и биология. Мат. Всерос. школы-конф. Борок. 8–12 окт. 2007 г. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 5–73.

- Стуге Т.С., Крупа Е.Г., Матмуратов С.А. Состояние сообщества планктонных ракообразных в водоемах зоны семипалатинского испытательного полигона (лето 2000 г.) // Вестн. Нац. ядерного центра Респуб. Казахстан. 2001. Вып. 3. С. 98–102.
- Тимм Т. Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин. Валгус, 1987. 299 с.
- Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.
- Шадрин Н.В., Батогова Е.А., Коне́йка А.В. *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885) (Copepoda, Diaptomidae) // Морской эколог. журн. 2008. Т. 7. № 2. С. 86–90.
- Шорников Е.И. Подкласс Ракушковые, Ostracoda // Атлас беспозвоночных Аральского моря. М.: Пищевая промышленность, 1974. С. 180–198.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Azemar F., Van Damme S., Meire P., Tackx M. New occurrence of *Lecane decipiens* (Murray) and some other alien rotifers in the Schelde estuary (Belgium) // Belg. J. Zool. 2007. V. 137. N 1. P. 75–83.
- Brinkhurst R.O., Jamieson B.G.M. Aquatic Oligochaeta of the World. Edinburgh. Oliver & Boyd, 1971. 860 p.
- Dussart B.H. Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. Tome 1 Calanoides et Harpacticoides. Paris: Editions N. Boubée & Cie, 1967. 500 p.
- Giere O., Pfannkuche O. Biology and ecology of marine Oligochaeta, a review // Oecoenogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1982. V. 20. P. 173–308.
- Gulati R.D., Van Donk E. On the differences between trophic structure food-web in fresh-water, brackish-water and saline-water ecosystems // 8th Int. Conf. Salt Lakes 23–26 July 2002. Zhemchuzhny, Republic of Khakasia. Abstr. 2002. P. 41.
- Flössner D. Kiemen- und Blattfüsser, Brachiopoda Fischlause, Brachiura. Jena: Springer-Verlag, 1972. 501 s.
- Freshwater nematodes: ecology and taxonomy. Wallingford, Oxfordshire: CABI Publishing, 2006. 752 p.
- Meisch C. 2000 Freshwater Ostracoda of Western and Central Europe // Süßwasserfauna von Mitteleuropa. Bd. 8. Crustacea: Ostracoda. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 2000. 522 p.
- Mielke W. A new record of *Cletocamptus confluens* (Schmeil 1894) (Copepoda Harpacticoida) from a small pond in north-west Namibia // Tropical Zoology 2000 V. 13. P. 129–140.
- Mielke W. *Cletocamptus retrogressus* (Copepoda: Harpacticoida) from irrigation and drainage ditches of the Rhone Delta (Camargue, France), a redescription // Vie et Milieu. 2001. V. 51. P. 1–9.

- Timm T.* A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia*. 2009. V. 66. P. 1–235.
- Zadereev Ye.S., Tolomeev A.P.* The Formation of the vertically stratified Distribution of Zooplankton in Shira Lake // 8th Int. Conf. Salt Lakes 23–26 July 2002. Zhemchuzhny, Republic of Khakasia. Abstr. 2002. P. 69.
- Williams W.D.* Salinization of rivers and streams: an important environment hazard // *Ambio*. 1987, V. 16. P. 180–185.
- Williams W.D.* Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes // *Hydrobiologia*. 1988. V. 381. P. 191–201.
- Williams W.D.* Chinese and Mongolian saline lakes: limnological overview // *Hydrobiologia*. 1991. V. 1. P. 39–66.
- Williams W.D.* Environmental threats to salts lakes and the likely status of inland saline ecosystems 2025 // *Environ. Conserv.* 2002. V. 29. P. 154–167.
- World Register of Marine Species (WoRMS) // URL: <http://www.marinespecies.org> (дата обращения: 30.12.2009).
- Yu G., Harrison S.P., Xue B.* Lake status records from China: Data Base Documentation // Technical Reports – Max-Planck-Institute für Biogeochemie 4. 2001. 243 p. URL: http://www.bridge.bris.ac.uk/projects/GLSDB/report_4.pdf (дата обращения: 21.01.2010).
- Zinchenko T.D., Golovatyuk L.V.* Responds of the river chironomid communities (inflows of the hypersaline lake Elton, the Low Volga, south of Russia) to high mineralization // Abstract. 17 Int. Sympos. on Chironomidae. Nankai University, Tianjin, China. 5–10 July. 2009. P. 88–89.

MESOFAUNA OF SALT RIVERS OF THE EL'TON LAKE BASIN (VOLGOGRAD REGION)

***V.I. Lazareva, *V.A. Gusakov, **T.D. Zinchenko, **L.V. Golovatyuk**

** Institute for Biology of Inland Waters RAS, laz@ibiw.yaroslavl.ru*

*** Institute of Ecology of the Volga river basin, RAS*

The mesofauna of five small rivers of the El'ton Lake basin with a mineralization ~9–30 g/L is investigated in August 2008. The 24 species, mainly belonging to halophilic and halobiontic complexes of organisms, out of 8 taxonomic groups are identified. For the first time 10 species (*Nais elinguis*, *Keratella tropica*, *Synchaeta pectinata*, *Euchlanis pyriformis*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia setosa*, *Paracyclops fimbriatus*, *Cletocamptus confluentis*, *Candona marchica*, *Limnocythere dubiosa*) are registered in the lake basin. The insufficient level of scrutiny of a hydrofauna of salt rivers in the region is scored.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛОЙ РЕКИ ИЛЬД В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

© 2010 г. С.Н. Перова

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

Исследован таксономический состав и структура макрозообентоса малой реки Ильд. Выявлено 206 видов и форм донной фауны, среди которых преобладают амфибиотические насекомые. Анализ структурно-функциональных характеристик донного населения показал их закономерные изменения от верхнего к нижнему участкам водотока в зависимости от изменяющихся условий среды. Вдоль продольного профиля реки увеличивается видовое богатство и разнообразие макрозообентоса, постепенно снижается его средняя биомасса, средняя численность изменяется в широких пределах. Состав и структура донного населения р. Ильд определяются многими изменяющимися факторами, основные из которых: скорость течения, характер грунтов, антропогенное и зоогенное воздействие.

Введение

Река Ильд приток р. Сутки, впадающей в Рыбинское водохранилище, протекает по территории Некоузского района Ярославской области. Ее длина 46 км, площадь водосбора 240 км² (Цельмович, Отюкова, 2003; Отюкова и др., 2007). Верховья сильно заболочены. Большую часть водосборной площади составляют сельскохозяйственные угодья. Для реки характерно заселение речным бобром и наличие созданных им запруд. В результате река испытывает зоогенное и точечное антропогенное воздействие. Кроме того, химический состав воды и состояние сообществ гидробионтов зависят от особенностей гидрологического режима малой реки в течение вегетационного периода и его межгодовых вариаций. Влияние этих факторов на зоопланктон неоднократно обсуждалось в литературе (Завьялов и др., 2005; Крылов, 2005; Отюкова и др., 2007). Несмотря на имеющиеся публикации (Щербина, Перова, 2004, 2005; Перова, 2008), донные сообщества р. Ильд остаются еще малоизученными. Цель работы — изучение таксономического состава и струк-

туры макрозообентоса и их изменений вдоль продольного профиля р. Ильд.

Материал и методы исследования

Материал собирали в разные сезоны вегетационных периодов 2005–2007 гг. на пяти станциях, расположенных в верховьях, среднем и нижнем участках течения реки, выше зоны подпора речных вод в устьевой области. Отбор проб макрозообентоса осуществляли штанговым дночерпателем с площадью сечения $1/400 \text{ м}^2$ и трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского с площадью сечения $1/200 \text{ м}^2$, по 4–12 подъемов на каждой станции. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеек 200–220 мкм. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975) с некоторыми уточнениями и дополнениями (Щербина, 1993). Всего обработано 48 количественных проб макрозообентоса. Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовали следующие показатели: количество видов (S), частота встречаемости (P , %), численность (N , экз./ м^2), биомасса (B , г/ м^2), индексы видового разнообразия Шеннона-Уивера по численности (H_N , бит/экз.) и биомассе (H_B , бит/г) (Shannon, Weaver, 1949).

Результаты исследования

В составе донных сообществ р. Ильд было зарегистрировано 206 видов и форм макробеспозвоночных, среди которых преобладали гетеротопы (141 вид), представленные личинками, куколками и имаго амфибиотических насекомых из отрядов двукрылых (85), ручейников (21), поденок (12) жуков (14), стрекоз (3) веснянок (1), вислокрылок (1), клопов (2) и бабочек (2) (табл. 1). Среди представителей отряда Diptera большинство составляли личинки семейства Chironomidae — 72 вида, из них к подсемейству Tanypodinae относилось — 17, Orthocladiinae — 12, Diamesinae — 1, Prodiamesinae — 1, Chironominae — 41 (триба Chironomini — 30, триба Tanytarsini — 11). Среди личинок хирономид отмечено 20 видов, встречающихся редко и единично, один из них — *Epoicocladus flavens* Malloch впервые указан для бассейна Верхней Волги (табл. 1) (Шилова, 1976, 2000). Гомотопная фауна (65 видов) представлена моллюсками (37), олигохетами (17), пиявками (8), клещами (2) и водяным осликом (1).

Таблица 1. Таксономический состав макрозообентоса р. Ильд

Таксон	Станции				
	1	2	3	4	5
MOLLUSCA					
<i>Lymanaea peregra</i> (Mueller)	-	-	+	-	-
<i>L. ovata</i> Draparnaud	-	+	-	-	-
<i>Viviparus viviparus</i> Linnaeus	+	+	-	-	-
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus)	-	-	+	-	-
<i>Cincinna depressa</i> C. Pfeiffer	-	+	-	+	-
<i>C. pulchella</i> Studer	-	+	-	-	-
<i>Valvata planorbulina</i> Paladillhe	-	+	+	-	-
<i>Hippeutis fontana</i> Lightfoot	-	+	-	-	-
<i>Acroloxus lacustris</i> Linnaeus	-	-	+	+	-
<i>Anisus albus</i> (O.F. Mueller)	-	-	+	+	-
<i>A. contortus</i> (Linnaeus)	-	+	+	+	-
<i>A. draparnaldi</i> Sheppard	-	-	-	-	+
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus)	+	-	-	-	-
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus)	+	-	-	+	-
<i>Amesoda draparnaldi</i> (Clessin)	+	-	+	-	+
<i>A. scaldiana</i> (Normand)	-	-	+	+	-
<i>A. solida</i> (Normand)	-	+	+	+	-
<i>Nucleocyclus nucleus</i> Studer	+	-	+	-	-
<i>Parasphaerium nitidum</i> (Clessin in Westerlund)	+	-	+	-	-
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	-
<i>Roseana rosea</i> (Scholtz)	-	-	+	-	-
<i>Pisidium amnicum</i> (Müller)	-	-	+	-	-
<i>P. inflatum</i> Muchfeld in Porro	+	-	-	-	-
<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	-	+	+	-	+
<i>E. ponderosa</i> Stelfox	-	+	+	-	-
<i>Euglesa</i> sp.	-	+	+	-	-
<i>Costopisidium crassum</i> (Stelfox)	+	+	+	+	+
<i>Cingulopisidium nitidum</i> (Jenins)	-	+	+	+	-
<i>Cyclacalyx scholtzi</i> (Clessin)	-	-	+	+	-
<i>Henslowiana henslowana</i> (Sheppard)	-	-	-	-	+
<i>H. suecica</i> (Clessin)	-	+	+	-	+
<i>H. (Arcteuuglesa) ruui</i> (Timm)	-	+	-	-	-
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm)	-	+	+	+	+
<i>Pulchelleuglesa pulchella</i> (Jennys)	-	-	+	-	-
<i>Conventus conventus</i> Clessin	-	+	+	+	-
<i>Europisidium tenuilineatum</i> (Stelfox)	-	-	+	+	-
<i>Pisidiidae</i> gen. sp.	-	+	+	-	-
OLIGOCHAETA					
<i>Nois elinguis</i> Mueller	-	-	-	+	-
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)	-	-	-	+	-
<i>Limnodrilus profundicola</i> Piguot	+	-	-	-	-
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede	+	+	+	+	+
<i>L. claparedeanus</i> Ratzel	+	-	-	-	-
<i>L. udekemianus</i> Claparede	+	+	+	+	-
<i>Tubifex ignotus</i> (Stolc)	-	-	+	+	-
<i>T. newaensis</i> (Michaelsen)	-	-	+	-	+

Таксон	Станции				
	1	2	3	4	5
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	+	+	+	+	+
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen)	-	+	+	+	+
<i>Psammoryctides moravicus</i> (Hrabe)	-	-	+	+	-
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	+	-	-	+	+
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Mueller)	+	+	-	-	+
<i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede	-	-	-	-	+
<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffmeister	+	-	-	-	-
<i>Lumbriculidae</i> gen.sp.	+	-	-	-	-
<i>Enchytraeidae</i> gen. sp.	-	-	-	-	+
HIRUDINEA					
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus)	+	-	-	-	+
<i>Glossiphonia complanata</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	-
<i>G. concolor</i> (Apathy)	+	-	-	-	-
<i>G. heteroclita</i> Linnaeus	+	-	-	-	-
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein)	-	-	+	-	-
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+
<i>E. nigricollis</i> (Brandes)	-	-	-	+	-
<i>Haemopsis sanguisuga</i> (Linnaeus)	-	-	+	-	-
CRUSTACEA					
<i>Asellus aquaticus</i> Linnaeus	+	+	+	+	-
ACARIFORMES					
<i>Acari</i> gen. sp.	-	+	-	-	+
<i>Hydrachna geographica</i> Mueller	-	+	-	-	-
INSECTA					
Odonata					
<i>Calopteryx splendens</i> Harris	-	-	-	-	+
<i>Inschura pumilio</i> (Charpentier)	-	+	-	-	-
<i>Somatochlora metallica</i> (van der Linden)	-	-	-	+	-
Heteroptera					
<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> Fieber	-	-	-	+	-
<i>Sigara</i> sp.	-	+	-	-	-
Ephemeroptera					
<i>Caenis horaria</i> Linnaeus	-	+	+	+	+
<i>C. rivulorum</i> Eaton	-	-	-	-	+
<i>C. robusta</i> Eaton	-	-	-	-	+
<i>Cloeon dipterum</i> Linnaeus	-	-	+	+	-
<i>C. pennulatum</i> (Eaton)	-	-	+	-	-
<i>Ephemerella vulgata</i> Linnaeus	-	-	+	+	+
<i>Ephemerella ignita</i> (Poda)	-	-	-	-	+
<i>Baetis tricolor</i> (Tschernova)	-	-	-	+	-
<i>B. vermus</i> (Curtis)	-	-	-	-	+
<i>Paraleptophlebia submarginata</i> Stephens	-	-	+	-	-
<i>Baetidae</i> gen. sp.	-	-	-	-	+
<i>Ephemeroptera</i> gen. sp.	+	-	-	+	-
Plecoptera					
<i>Plecoptera</i> gen. sp.	-	-	-	-	+
Coleoptera imago					
<i>Hydraena</i> sp.	-	-	-	-	+
<i>Limnebius</i> sp.	+	-	-	-	-

Таксон	Станции				
	1	2	3	4	5
<i>Nebrioporus assimilis</i> (Paykull)	-	-	+	-	-
Coleoptera larvae					
<i>Agabus striolatus</i> Gyllenhal	+	-	-	-	-
<i>Brychius elevatus</i> Panzer	-	-	-	-	+
<i>Elodes</i> sp.	-	+	-	-	-
<i>Gyrinus</i> sp.	-	-	-	+	-
<i>Haliphys laminatus</i> Schaller	-	-	+	-	-
<i>Hydroporus</i> sp.	-	-	-	+	-
<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus)	+	-	-	-	-
<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius)	-	-	+	+	-
<i>Limnius</i> sp.	-	-	-	-	+
<i>Oreoclochilus vilosus</i> O.F. Mueller	-	-	-	-	+
<i>Oulimnius</i> sp.	-	-	-	-	+
Lepidoptera					
<i>Acentria ephemerella</i> Denis et Schiffermüller	+	-	-	-	-
<i>Elophilia nymphaeata</i> Linnaeus	-	-	-	+	-
Trichoptera					
<i>Cyrnus flavidus</i> MacLeay	-	-	+	-	-
<i>Holocentropus pilicornis</i> Stephens	+	+	-	-	-
<i>Hydropsyche angustipennis</i> (Curtis)	-	-	-	-	+
<i>H. pellicidula</i> (Curtis)	-	-	-	-	+
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> (Pictet)	-	-	-	-	+
<i>Lasiocephala basilis</i> (Kolenati)	-	-	-	-	+
<i>Limnephilus borealis</i> Zetterstedt	-	-	+	-	-
<i>L. flavicornis</i> Fabricius	+	-	+	-	-
<i>L. politus</i> MacLachlan	-	-	+	-	-
<i>L. rhombicus</i> Linnaeus	-	+	+	-	-
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> (Retzius)	-	-	+	-	-
<i>Beraeodes minutus</i> (Linnaeus)	-	-	+	-	-
<i>Anabolia soror</i> MacLachlan	-	+	-	+	+
<i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens)	-	+	+	+	+
<i>Goera pilosa</i> (Fabricius)	-	-	-	-	+
<i>Notidobia ciliaris</i> Linnaeus	-	-	+	-	+
<i>Oecetis</i> sp.	-	-	-	+	-
<i>Molanna angustata</i> Curtis	-	+	+	+	-
<i>Lepidostoma hirtum</i> Fabricius	-	-	-	-	+
<i>Seriatoma personatum</i> (Kirby et Spence)	-	-	-	-	+
Megaloptera					
<i>Stalis sordida</i> Klingstedt	-	+	+	+	-
Diptera					
Ceratopogonidae					
<i>Bezzia flavicornis</i> Staeger	-	-	-	-	+
<i>Mallochabelea inermis</i> Kieffer	-	-	+	-	-
<i>Probezzia seminigra</i> (Panzer)	-	+	+	+	-
<i>Ceratopogonidae</i> gen. sp.	-	+	+	+	+
Limoniidae					
<i>Dicranota bimaculata</i> Schummel	-	-	-	-	+
<i>Pilaria discicollis</i> (Meigen)	-	-	+	+	+
Scathophagidae					

Таксон	Станции				
	1	2	3	4	5
<i>Coniosternum obscurum</i> Fallen	+	-	-	-	-
Simuliidae					
<i>Simuliidae</i> gen. sp.	-	-	-	+	+
Stratiomyidae					
<i>Ophlodontha viridula</i> (Fabricius)	+	-	-	-	-
Tabanidae					
<i>Chrysops caecutiens</i> (Linnaeus)	-	-	-	-	+
<i>Tabanus cordiger</i> Meigen	-	-	-	-	+
<i>Tabanus</i> sp.	-	-	-	-	+
<i>Tabanidae</i> gen. sp.	-	-	-	-	+
Chironomidae					
Подсем. Tanypodinae					
<i>Ablabesmyia</i> gr. <i>monilis</i> (Linnaeus)	-	-	+	+	+
<i>A. phatta</i> (Eggert)	-	-	+	-	-
<i>Anatopynia plumipes</i> Fries	+	-	-	-	-
<i>Apsectrotanypus trifascipennis</i> Zetterstedt	+	-	-	-	-
<i>Arctopelopia griseipennis</i> (Van der Wulp)*	-	-	-	+	-
<i>Clynotanypus nervosus</i> Meigen	-	+	+	-	-
<i>Derotanypus</i> sp. *	+	-	-	-	-
<i>Natarsia punctata</i> Fabricius*	-	-	+	+	-
<i>Procladius choreus</i> (Meigen)	+	+	+	+	+
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	+	+	+	+	+
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	-	+	+	-	-
<i>Procladius</i> sp.	+	-	-	+	-
<i>Psectrotanypus varius</i> (Fabricius)	-	-	+	+	+
<i>Thienemannimyia</i> gr. <i>lentiginosa</i> (Fries)	-	-	-	-	+
<i>Trissopelopia</i> sp. Kieffer	-	-	+	+	-
<i>Zavreliomya melanura</i> (Meigen)*	-	-	+	-	-
<i>Xenopelopia falcigera</i> (Kieffer)*	-	-	+	+	+
<i>Tanypodinae</i> gen.sp.					
Подсем. Diamesinae					
<i>Potthastia gaedii</i> (Meigen)*	-	-	-	-	+
Подсем. Prodiamesinae					
<i>Prodiamesa olivacea</i> (Meigen)	-	-	+	-	-
Подсем. Orthocladiinae					
<i>Corynoneura scutellata</i> Winnertz	-	-	-	+	+
<i>Cricotopus algarum</i> Kieffer	-	-	-	+	-
<i>C. gr. sylvestris</i> Fabricius	-	-	-	+	-
<i>Eukiefferiella</i> gr. <i>coerulescens</i> Thienemann	-	-	-	+	+
<i>Eukiefferiella</i> sp.	-	-	+	-	-
<i>Epoicocladius flavens</i> Malloch**	-	-	-	+	-
<i>Nanocladius</i> gr. <i>bicolor</i> (Zetterstedt)	-	-	+	+	+
<i>Orthocladius</i> gr. <i>saxicola</i> (Kieffer)	-	-	-	-	+
<i>Orthocladius</i> sp.	-	-	-	+	-
<i>Psectrocladius psilopterus</i> Kieffer	-	-	-	+	-
<i>Synorthocladius semivirens</i> Kieffer*	-	-	-	-	+
<i>Orthocladiinae</i> gen.sp.					
Подсем. Chironominae					
Триба Chironomini					
<i>Chironomus anthracinus</i> Zetterstedt	+		-		-

Таксон	Станции				
	1	2	3	4	5
<i>Ch. cingulatus</i> (Meigen)	+	-	-	-	-
<i>Ch. melanotus</i> Keyl	+	-	-	-	-
<i>Ch. melanescens</i> Keyl	+	-	-	+	-
<i>Ch. parathummi</i> Keyl	+	+	-	-	-
<i>Ch. sp.</i>	+	-	-	+	-
<i>Cryptochironomus obreptans</i> Walker	-	-	-	-	+
<i>C. redekei</i> Kruseman	-	+	-	-	+
<i>C. psittacinus</i> (Meigen)*	-	+	-	-	-
<i>C. gr. defectus</i> Kieffer	-	-	+	-	-
<i>Cryptochironomus sp.</i>	-	-	-	+	-
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards)*	-	+	-	-	-
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	-	+	-	-	-
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt)*	-	-	-	-	+
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger)	-	-	+	+	-
<i>Endochironomus dispar</i> (Meigen)*	-	+	-	-	-
<i>E. donatorius</i> Shilova	-	+	-	-	+
<i>E. impar</i> (Walker)	+	-	-	-	-
<i>E. tendens</i> Fabricius	-	+	-	-	-
<i>Glyptotendipes barbipes</i> Staeger*	-	+	-	-	-
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)	+	+	+	+	+
<i>Parachironomus arcuatus</i> Goetghebuer	-	-	-	+	-
<i>P. viliosus</i> (Goetghebuer)	-	-	-	+	-
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen)	-	-	+	+	+
<i>Pentapedilum exectum</i> Kieffer	-	-	+	+	-
<i>P. sordens</i> (Van der Wulp)	-	-	-	+	-
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	-	+	+	-	+
<i>P. convictum</i> (Walker)	-	-	+	-	-
<i>P. pedestre</i> (Meigen)*	-	+	-	-	-
<i>P. scalaenum</i> Schrank	-	-	+	+	+
Триба <i>Tanytarsini</i>					
<i>Cladotanytarsus gr. mancus</i> (Walker)	-	-	-	+	+
<i>Micropsectra curvicornis</i> Tshernovskij*	-	-	-	-	+
<i>M. viridicutellata</i> Goetghebuer*	-	-	-	+	-
<i>M. gr. praecox</i>	+	-	-	-	-
<i>Paratanytarsus austriacus</i> Kieffer*	-	-	-	+	-
<i>P. confusus</i> Palmen*	-	-	-	+	-
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> Goetghebuer*	-	-	-	+	+
<i>Tanytarsus gr. gregarius</i> (Kieffer)	+	+	-	-	+
<i>T. gr. lestagei</i> Goetghebuer	+	-	-	-	-
<i>T. pallidicornis</i> (Walker)*	-	-	-	+	-
<i>Tanytarsus sp.</i>	-	-	-	+	-

Примечание. «+» — вид присутствует; «-» — вид отсутствует; * — виды, встречающиеся редко и единично (Шилова, 1976, 2000); ** — вид впервые отмечен для бассейна Верхней Волги.

Состав и структура донного населения на исследованных станциях существенно различались. Станция 1 расположена в верховье реки (в ~ 2.5 км от истока) выше п. Новый Некоуз, водосбор-

ная площадь здесь значительно заболочена, берега мелиорированы, вблизи находится свиноферма, сточные воды которой поступают в реку. Глубина в местах отбора проб составляла от 0.3 до 1.2 м. Для этого участка реки характерны сплошные заросли кубышки, листья которой иногда полностью покрывают поверхность воды. Течение очень слабое или полностью отсутствует. Донные отложения представлены серым илом с глиной и большим количеством растительных остатков. Кроме того, в составе донных отложений встречаются многочисленные створки раковин мертвых моллюсков сем. Pisidiidae. На ст. 1 обнаружено 50 видов донных макробеспозвоночных, среди которых наиболее представлены личинки хирономид (17), олигохеты (9) моллюски (9) и пиявки (5) (табл. 1). Видовое разнообразие, оцененное по индексу Шеннона в среднем составляло 2.93 бит/экз. или 1.49 бит/г, и наиболее высоко было в летний период (табл. 2).

Таблица 2. Разнообразие макрозообентоса р. Ильд

№ станции	Показатель	Лето 2005 г.	Осень 2005 г.	Весна 2006 г.	Лето 2006 г.	Среднее за сезон
1	S	11	8	11	16	12
	H _N	2.94	2.68	2.65	3.45	2.93
	H _B	2.53	1.09	1.71	2.41	1.49
2	S	14	11	14	11	13
	H _N	0.98	1.77	3.40	2.17	2.08
	H _B	0.55	2.17	2.94	2.40	2.02
3	S	3	18	21	13	14
	H _N	1.5	2.81	3.50	3.27	2.77
	H _B	1.15	1.93	3.32	2.23	2.16
4	S	35	21	9	10	19
	H _N	3.40	3.52	2.50	2.52	2.98
	H _B	2.84	2.46	1.90	2.47	2.42
5	S	13	27	11	5	14
	H _N	1.20	4.18	2.81	2.21	2.60
	H _B	2.14	3.26	2.46	0.94	2.20

Макрозообентос был обилен по количественным характеристикам. Основу высокой численности составляли личинки хирономид и олигохеты (табл. 3). Среди хирономид доминировали β -мезосапробы — *Chironomus melanescens* ($P = 33\%$) и *Ch. melanotus* ($P = 33\%$). Из олигохет наиболее многочисленны были *Limnodrilus hoffmeisteri* ($P = 44\%$), *L. udekemianus* ($P = 67\%$) и *Tubifex tubifex* ($P = 67\%$) — типичные обитатели загрязненных органикой вод.

Основную долю от общей биомассы — 67.8% — составляли моллюски-сферииды (табл. 4), среди них наиболее часто встречались *Sphaerium corneum* ($P = 33\%$) и *Parasphaerium nitidum* ($P = 44\%$). Значительную роль в структуре численности и биомассы играли 5 видов пиявок, из них по частоте встречаемости лидировали *Helobdella stagnalis* ($P = 78\%$), *Glossiphonia complanata* ($P = 78\%$) и *Erpobdella octoculata* ($P = 33\%$).

Таблица 3. Средняя численность (экз./м²) макрозообентоса р. Ильд

Группа	Станции				
	1	2	3	4	5
MOLLUSCA	463 (14.8)	1738 (7.0)	2056 (34.5)	638 (5.1)	400 (6.4)
OLIGOCHAETA	863 (27.5)	19588 (78.1)	1644 (27.6)	2125 (17.1)	313 (5.0)
HIRUDINEA	388 (12.4)	25 (0.0)	100 (1.7)	350 (2.8)	88 (1.4)
INSECTA	138 (4.4)	619 (2.5)	756 (12.7)	856 (6.9)	1550 (24.9)
Chironomidae	1225 (39.1)	2988 (11.9)	988 (16.7)	8425 (67.7)	3869 (62.1)
Vana	56 (1.8)	131 (0.5)	413 (6.8)	50 (0.4)	13 (0.2)
Всего	3133	25089	5957	12444	6233

Примечание. В скобках — % от общей численности.

Отмечены единичные экземпляры личинок насекомых, а также водяной ослик. В целом видовой состав и обилие донного населения в этом участке реки характерны для вод сильно загрязненных органическим веществом.

Станция 2 расположена в 7 км от истока у д. Калистово. На этом участке была построена плотина, образовавшая достаточно глубокий водоем (~ 2.5 м), впоследствии заселенный бобрами. Здесь встречаются различные типы грунтов: серый ил, песчаный серый ил, заиленный песок с глиной. В составе донных отложений присутствует большое количество растительных остатков. Глубина в местах отбора проб изменялась от 0.5 до 1.5 м. В составе макрозообентоса выявлено 58 видов, большинство из них - личинки хирономид (17) и моллюски (19). Видовое разнообразие наиболее высоко было весной (3.4 бит/экз.; 2.94 бит/г), средние значения индекса Шеннона были ниже, чем на ст. 1 в верховье реки (табл. 2). На ст. 2 наблюдалось очень высокое обилие донного населения: средняя численность — свыше 25 тыс. экз./м² (табл. 3), средняя биомасса — 63.12 г/м² (табл. 4), в результате массового развития олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri*.

Таблица 4. Средняя биомасса (г/м²) макрозообентоса р. Ильд

Группа	Станции				
	1	2	3	4	5
MOLLUSCA	47.14 (67.8)	2.48 (4.0)	17.79 (30.4)	10.02 (23.7)	0.97 (11.7)
OLIGOCHAETA	1.93 (2.8)	45.02 (71.3)	8.63 (14.8)	2.08 (4.9)	1.11 (13.4)
HIRUDINEA	5.00 (7.1)	2.60 (4.1)	6.23 (10.7)	11.70 (27.6)	0.48 (5.8)
INSECTA	1.89 (2.7)	6.20 (9.8)	18.75 (32.1)	10.29 (24.3)	4.60 (55.6)
Chironomidae	13.43 (19.3)	5.48 (8.7)	0.99 (1.7)	8.02 (19.0)	1.10 (13.3)
Varia	0.18 (0.3)	1.33 (2.1)	6.04 (10.3)	0.21 (0.5)	0.02 (0.2)
Всего:	69.57	63.12	58.43	42.32	8.27

Примечание. В скобках — % от общей биомассы.

В июне 2005 г. отмечены наиболее высокие значения численности и биомассы *L. hoffmeisteri* — 68.5 тыс. экз./м² и 145.7 г/м². Такое высокое обилие этого вида-индикатора полисапробных условий свидетельствует о сильном загрязнении донных отложений этого участка реки органическими веществами. Наиболее часто встречались хирономиды *Procladius ferrugineus* ($P = 56\%$), *Clynotanypus nervosus* ($P = 67\%$) и *Microtendipes pedellus* ($P = 44\%$), моллюски-пизидииды *Costopisidium crassum* ($P = 78\%$), *Pseudeupera subtruncata* ($P = 67\%$), *Euglesa ponderosa* ($P = 33\%$), из других групп донного населения — водяной ослик *Asellus aquaticus* ($P = 56\%$), личинки цератопогонид ($P = 67\%$) и вислоккрылки *Sialis sordida* ($P = 33\%$) (табл. 1).

На ст. 3, расположенной в 15 км от истока у д. Данилово, за счет большего уклона русла увеличивается проточность. Дно покрыто песками различной степени заиленности, встречаются камни и глина. Водная растительность представлена зарослями элодеи, кубышки и хвоща. Глубина составляла 0.3–1.5 м. Донное население этого участка реки отличается высоким видовым богатством — 84 вида макробеспозвоночных (табл. 1). Большинство из них составляли амфибиотические насекомые (46), среди которых преобладали личинки хирономид (23) и ручейников (10). Моллюски (26 видов) были наиболее представлены, по сравнению с другими участками реки. Видовое разнообразие донного населения, оцененное по индексу Шеннона наиболее высоко было весной, его средние значения выше, чем на ст. 2 (табл. 2). По численности лидировали моллюски и олигохеты (табл. 3), по биомассе — моллюски и личинки насекомых (табл. 4). Основной вклад в общую биомассу вносили крупные личинки поденки *Ephemera vulgata* ($P = 55\%$), вислоккрыл-

ки *Sialis sordida* ($P = 55\%$), ручейников из рода *Limnephilus*, моллюски *Parasphaerium nitidum* ($P = 27\%$), *Pisidium amnicum* ($P = 36\%$), *Nucleocyclus nucleus* ($P = 27\%$) и нескольких видов из рода *Amesoda*, а также пиявки *Glossiphonia complanata* ($P = 36\%$) и *Erpobdella octoculata* ($P = 45\%$), отличающиеся высокой индивидуальной массой. Часто встречались мелкие моллюски-пизидииды *Costopisidium crassum* ($P = 55\%$) и *Pseudeupera subtruncata* ($P = 64\%$). Личинки хирономид были немногочисленны и представлены мелкими зарослевыми формами. Из них наиболее обычны были *Microtendipes pedellus* ($P = 55\%$) и *Clynotanypus nervosus* ($P = 36\%$). На этой станции впервые для бассейна Верхней Волги была отмечена личинка ортокладиины *Epoicocladius flavens*, живущая под крыловыми чехликами и среди жабр личинок поденок, в основном из рода *Ephemera*. Среди олигохет, также как и на выше-расположенных станциях, преобладали полисапробы — *Limnodrilus udekemianus* ($P = 64\%$), *L. hoffmeisteri* ($P = 64\%$) и *Tubifex tubifex* ($P = 45\%$), однако их численность и биомасса были значительно меньше.

Станция 4 расположена в 25 км от истока у д. Рогопивец, возле которой есть небольшие бобровые плотины, частично зарегулировавшие сток. Участок проточный, но периодически находится в подпоре бобровых плотин. Кроме того, здесь в реку поступают залповые сбросы сточных вод сыроваренного завода, расположенного в 3–4 км выше. Донные отложения — заиленный песок, камни и серый ил, для этого участка реки характерна сильная зарастаемость кубышкой. Здесь отмечено высокое видовое богатство макрозообентоса — 84 вида, (от 3 до 44 в каждой пробе). Наиболее представлены были насекомые (57 видов), особенно личинки и куколки хирономид (36), а также моллюски (14) (табл. 1). На ст. 4 отмечено наибольшее число видов хирономид из подсемейств Chironominae (18) и Orthocladiinae (9), большинство из которых β -мезосапробы, что свидетельствует об улучшении качества воды и грунтов по сравнению с вышерасположенными участками. Максимальное видовое разнообразие (3.4–3.5 бит/экз.) отмечено летом и осенью (табл. 2). Основу довольно высокой численности составляли личинки хирономид (табл. 2), основную долю от общей биомассы — крупные личинки насекомых, моллюски и пиявки (в основном *Erpobdella octoculata*, $P = 50\%$) (табл. 4). Наиболее часто

встречались моллюски *Pseudeupera subtruncata* ($P = 60\%$), *Sphaerium corneum* ($P = 40\%$), олигохеты *Limnodrilus udekemianus* ($P = 60\%$), *Tubifex tubifex* ($P = 50\%$) личинки вислоккрылки *Sialis sordida* ($P = 60\%$), хирономид *Procladius choreus* ($P = 60\%$), *P. ferrugineus* ($P = 40\%$), *Microtendipes pedellus* ($P = 40\%$), *Paratendipes albimanus* ($P = 40\%$), *Pentapedilum exectum* ($P = 40\%$).

Станция 5, расположенная в 40 км от истока у д. Марьино, в нижнем течении реки, но выше зоны подпора, характеризуется высокой проточностью (перекат) и отсутствием бобровых плотин. Донные отложения — песок и камни различных размерных фракций, часто встречаются заросли шелковника. В составе донного населения обнаружено 75 видов. Максимальное видовое богатство отмечено для личинок насекомых (57), из которых преобладали хирономиды (24) и другие двукрылые (9), ручейники (10) и поденки (7); олигохет отмечено 8 видов, моллюсков — 7 (табл. 1). Средние значения индекса Шеннона (самые высокие, по сравнению с другими участками реки) наиболее велики были осенью (табл. 2). По видовому составу и количественным характеристикам макрозообентоса ст. 5 существенно отличалась от других исследованных участков, что, по-видимому, связано с высокой скоростью течения и преобладанием здесь каменистых грунтов. Донное население представлено в основном мелкими формами, приспособленными и к высокой проточности воды: личинками двукрылых из семейств Chironomidae, Ceratopogonidae, Simuliidae, Tabanidae, Limoniidae, ручейников *Notidobia ciliaris*, *Lepidostoma hirtum*, *Lastocephala basilis*, *Hydropsyche angustipennis*, поденок рода *Caenis*, а также *Ephemerella ignita*, *Leptophlebia marginata*, *Cloeon pennulatum*, жуков сем. Elmidae. Моллюски встречались значительно реже, чем на станциях расположенных выше по течению, и в небольшом количестве. Олигохеты также были немногочисленны, и, кроме повсеместно распространенных видов, встречались β -мезосапробы *Tubifex newaensis* ($P = 33\%$), *Stylodrilus heringianus* ($P = 33\%$) и *Lumbriculus variegatus* ($P = 33\%$), предпочитающие чистую воду и хорошие кислородные условия. Фауна хирономид представлена подсемействами Chironominae (12 видов), Tanypodinae (6), Orthocladiinae (5) и Diamesinae (1), среди которых преобладали β -мезосапробы (табл. 1). Средняя численность макрозообентоса на ст. 5 была высокой, основную долю в ней составляли мелкие фор-

мы личинок хирономид и других насекомых (табл. 3). Крупные личинки насекомых с большой индивидуальной массой, например, поденки *Ephemera vulgata* и комара-болотницы *Dicranota bimaculata* встречались редко и единично, поэтому средние значения общей биомассы макрозообентоса были самые низкие, по сравнению с другими участками реки (табл. 4)

Обсуждение результатов

Как известно, основную роль в распределении сообществ гидробионтов играют абиотические факторы среды, среди которых ведущее положение занимает скорость течения, которая закономерно изменяется по продольному профилю водотоков в течение вегетационного периода и во многом определяет остальные физико-химические характеристики (Экосистема..., 2007). Река Ильд, как и другие малые реки отличаются высокой гетерогенностью среды, формируемой относительно частыми изменениями в результате естественных (связанных с особенностями русла реки и климатических особенностей вегетационного периода), антропогенных (эвтрофирование, загрязнение, зарегулирование русла) и зоогенных (жизнедеятельность бобров) факторов. В р. Ильд отмечены высокие характеристики, по которым определяют содержание органического вещества (цветность, перманганатная и бихроматная окисляемость, БПК₅). По химическому составу воды только участки реки с высокой проточностью можно считать типичными для малых рек лесной зоны, относящихся к категории чистых или умеренно загрязненных вод. В местах зарегулирования стока р. Ильд в результате антропогенной и зоогенной деятельности отмечено высокое содержание органического вещества, характерное для грязных или очень грязных вод (Цельмович, Отюкова, 2003; Отюкова, 2008). По-видимому, эти факторы в значительной степени определяют состав и обилие макрозообентоса на исследованных участках водотока.

Анализ таксономического состава и количественных показателей развития донных сообществ малой р. Ильд показал закономерные изменения их структурно-функциональных характеристик в зависимости от изменяющихся условий среды. Вдоль продольного профиля реки наблюдается увеличение видового богатства и разнообразия донной фауны: общее число обнаруженных таксонов увеличивается от верховья к среднему участку водотока, особенно

заметно возрастает число видов личинок насекомых (табл. 1). Наибольшее количество видов в пробе отмечено в среднем участке реки на ст. 4., где периоды высокой проточности чередуются с регулированием бобровыми плотинами, а максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона — в нижнем течении на перекате (ст. 5) (табл. 2). Сезонная динамика показателей видового богатства и разнообразия по станциям неодинакова. В верховье на ст. 1 наибольшее видовое богатство и разнообразие наблюдалось летом, ниже по течению на ст. 2 — весной и летом, в среднем течении на ст. 3 — весной, на ст. 4 расположенной ниже — летом и осенью, в нижнем течении на ст. 5 — осенью (табл. 2).

Общепризнано, что видовой состав сообщества может быть показательным по отношению к качеству воды. Важное индикаторное значение имеют подсемейства хирономид, особенно *Tanypodinae*, многие представители которых приспособлены к высокой степени загрязнения органическим веществом, а также *Orthocladiinae* и *Diamesinae*, личинки которых — типичные обитатели чистых вод (Балушкина, 1976). Анализ таксономического состава хирономид изученных участков р. Ильд показал, что на станциях 1 и 2, загрязненных органическим веществом, в донных сообществах отмечены только представители подсемейств *Tanypodinae* и *Chironominae*, многие из которых α -мезосапробы и полисапробы. Представители подсемейств *Orthocladiinae* и *Diamesinae*, считающиеся индикаторами чистых вод, на станциях 1 и 2 не встречались. В среднем участке реки (станции 3 и 4) наблюдалось высокое видовое богатство хирономид (большинство из которых — β -мезосапробы) и появление в составе макрозообентоса ортокладиин, что свидетельствует об улучшении качества воды в результате усиления проточности и идущих процессов самоочищения. В нижнем течении на перекате (ст. 5), благодаря высокой скорости течения и отсутствию близкорасположенных источников антропогенного и зоогенного загрязнения, условия среды были благоприятны для реофильных, стенокисибиионтных и оксифильных видов личинок хирономид, поденок, ручейников и других насекомых-индикаторов чистых вод, которыми и было в основном представлено донное население этого участка.

Вдоль продольного профиля реки изменяются и количественные характеристики макрозообентоса: средняя за сезон числен-

ность колеблется в широких пределах, а средняя биомасса постепенно снижается от верхнего к нижнему участкам реки (табл. 3, 4). На станциях, расположенных в верхнем и среднем течении обилие макрозообентоса очень высоко, что можно объяснить влиянием антропогенного загрязнения (стоки свинофермы и сыроваренного завода) и бобровых плотин, значительно снижающих проточность и способствующих сильному заилению. В результате воздействия этих факторов улучшаются трофические условия для развития донного населения из-за высокого содержания органического вещества в воде. Высокое обилие макрозообентоса объясняется доминированием полисапробных видов хирономид и олигохет. Чем дальше вниз по течению, тем более заметно становится влияние проточности на состав и структуру донных сообществ. Так в среднем участке реки (ст. 4.) доля полисапробных видов олигохет и хирономид в общей численности и биомассе макрозообентоса значительно ниже, чем на предыдущих станциях. В нижнем течении на ст. 5, расположенной на перекате, при довольно высокой численности макрозообентоса, его средняя биомасса была в несколько раз меньше, чем на вышерасположенных участках реки (табл. 3, 4).

Для сообществ макрозообентоса малой реки Ильд характерно отсутствие стабильной однородной пространственной организации, их распределение по продольному профилю в основном соответствует положениями концепции «динамики пятен» (Pringle et al., 1988; Townsend, 1989), образующих реобиом, как и в крупных речных системах (Богатов, 1994, 1995). Расположенные случайным образом «рефугиумы-пятна» играют существенную роль в формировании видового разнообразия конкретных рек, во многом обеспечивая их уникальность и связь отдельных биотопов. Несмотря на их случайное расположение, по мере продвижения от истоков к устью количество и разнообразие таких рефугиумов закономерно увеличивается, и, следовательно, увеличивается вероятность появления новых групп организмов. В реобиоме по мере продвижения водной массы от истока к устью реки происходят закономерные изменения качества среды обитания гидробионтов, которые в свою очередь отражаются на структурно-функциональных особенностях сменяющих друг друга сообществ и экосистем, в соответствии с концепцией речного континуума, рассматривающего речную систему как некую целостность (Vannote et al., 1980). Структура и рас-

пределение донного населения р. Ильд, на наш взгляд, в наиболее общих чертах соответствует основным положениям концепции речного континуума.

Наиболее мощные и масштабные изменения среды обитания гидробионтов в малой реке происходят при влиянии точечного источника загрязнения и жизнедеятельности бобров, которая способна даже «перекрывать» (нивелировать) последствия антропогенного загрязнения. (Экосистема..., 2007). По-видимому, одна из причин увеличения видового богатства и количественного обилия макрозообентоса — влияние жизнедеятельности бобров, так как наибольшее число видов (при высокой численности и биомассе) отмечено в среднем участке реки, где периодическое повышение проточности чередуется с зарегулированием бобровыми плотинами. Жизнедеятельность бобров, способствует повышению видового разнообразия и обилия макрозообентоса (как и большинства групп гидробионтов) и, таким образом, повышает биоресурсный потенциал малой реки с точки зрения интенсификации самоочищения.

Выводы. Донная фауна р. Ильд богата и разнообразна. Выявлено 206 видов донных макробеспозвоночных, среди которых преобладают гетеротопы, представленные различными стадиями развития амфибиотических насекомых. Наиболее значимые различия по составу и структуре донного населения вдоль продольного профиля р. Ильд обусловлены скоростью течения и типом субстрата. Антропогенное воздействие в верхнем и среднем участках реки проявляется в увеличении обилия некоторых видов донного населения — типичных обитателей эвтрофных водоемов. Жизнедеятельность бобров приводит к увеличению видового разнообразия и обилия макрозообентоса. В соответствии с условиями среды, от верхнего участка реки к нижнему изменяется структура средней численности и биомассы донного населения: уменьшается доля гомотопной фауны — моллюсков и олигохет и увеличивается роль гетеротопов — личинок насекомых. Постепенное увеличение видового богатства и разнообразия макрозообентоса вдоль продольного профиля реки и максимальные значения этих показателей в среднем участке свидетельствуют о наличии «пятен — рефугиумов», играющих важную роль в поддержании биологического разнообразия речных экосистем. Высокое видовое богатство и разнообразие макрозообентоса р. Ильд характерно для малых рек притоков верх-

неволжских водохранилищ, что позволяет считать их естественным биофондом видового разнообразия и источником пополнения фауны более крупных водоемов и водотоков.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Динамика генофондов», подпрограмма «Биологическое разнообразие».

Список литературы

- Батушкина Е.В. Хирономиды как индикаторы степени загрязнения вод // Методы биологического анализа пресных вод. Л. Зоол. ин-т АН СССР, 1976. С. 106–118.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестник ДВО РАН. 1995. №3. С. 51–61.
- Завьялов Н.А., Крылов А.В., Бобров А.А., Иванов В.К., Дзебуадзе Ю.Ю. Влияние речного бобра на экосистемы малых рек. М.: Наука, 2005. 186 с.
- Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Отюкова Н.Г., Цельмович О.Л., Крылов А.В. Влияние количества атмосферных осадков и зарегулирования стока на химический состав воды и зоопланктон малой реки // Биология внутр. вод, 2007. №3. С. 48–55.
- Отюкова Н.Г. Гидрохимический аспект экологического состояния малой реки Ильдь // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докл. Всеросс. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. Изд-во ООО «Принтхаус», 2008. С. 208–210.
- Перова С.Н. Структура макрозообентоса р.Ильд // Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана. Лекции и материалы докл. Всеросс. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. Изд-во ООО «Принтхаус», 2008. С. 226–228.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Гидрохимическая характеристика р. Ильдь // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 51–60.
- Шилова А.И. Хирономиды Рыбинского водохранилища Л. Наука, 1976. 251 с.
- Шилова А.И. Хирономиды бассейна Верхней Волги // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 241–251.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. С. 108–144.

Щербина Г.Х., Перова С.Н. Структура макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области, пресекаемых нефтепроводом // Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, биология, охрана. Тез. докл. Всеросс. конф. Борок, 2004. С. 103–104.

Щербина Г.Х., Перова С.Н. Структура макрозообентоса некоторых малых рек Ярославской области // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005 С. 397–412.

Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2007. 372 с.

Pringle C.M., Naiman R.J., G. Bretschko, J.R. Karr, M.W. Oswood, J.N. Webster, R.L. Welcomme, Winterbourn M.J. Patch dynamics in lotic systems the stream as a mosaic // J.N. Am. Benthol. Soc. 1988, Vol. 7. No. 4. P. 503–524

Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana, University of Illinois Press, 1949. 117 p.

Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J.N. Am. Benthol. Soc., 1989. Vol. 8. No 1. P. 36–50.

Vannote R.L., Minchall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C.T. The river continuum concept // Can.J.Fish. Aquat. Sci., 1980. Vol. 37. No.1 P. 130–137.

TAXONOMICAL COMPOSITION AND STRUCTURE OF MACROZOOBENTHOS IN A SMALL RIVER ILLD UNDER CHANGING ENVIRONMENTAL CONDITIONS

S.N. Perova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, perova@ibiw.yaroslavl.ru

The taxonomical composition and structure of macrozoobenthos in a small river Ild have been studied. 206 species and forms of the bottom fauna have been found among which amphibiotic insects prevail. The analysis of structural and functional characteristics of the bottom population shows their consistent variations from upstream to downstream parts of the river depending on changing environmental conditions. Along the longitudinal profile of the river richness and diversity of macrozoobenthos increases, its average biomass decreases gradually and the average abundance varies in a wide range. The composition and structure of the bottom population in a small river Ild is determined by many varying factors among which the basic are current velocity, type of grounds, anthropogenic and zoogenic effect.

БОСМИНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ

© 2010 г. И.К. Ривьер

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
rivier@ibiw.yaroslavl.ru

В состав массовых видов босмин пелагиали Рыбинского водохранилища — *Eubosmina longispina* и *E. coregoni* — в настоящее время включился ранее редкий вид того же подрода — *E. crassicornis*. Вид имеет другую, чем у первых двух, округлую без отростков форму раковины и иную экологию. В Шекснинском плесе, имеющем наиболее антропогенно нарушенную среду, *E. crassicornis* в последние годы выступает доминирующим видом. Интенсивное развитие г. Череповца и его металлургической промышленности вызывает не только эвтрофирование, но и изменение химизма близлежащих акваторий, в частности, повышение их минерализации. У *E. longispina* в Главном плесе регистрируется изменчивость, выражающаяся в измельчании особей и изменении формы тела. На отдельных акваториях одновременно наблюдаемые виды имеют разную структуру популяций, связанную с биологией и экологией вида, а также антропогенным воздействием.

Введение

Представители подрода *Eubosmina* — *E. coregoni* и *E. longispina* — массовые виды рачков пелагиали Рыбинского водохранилища. В 50–70-х гг. прошлого столетия они образовывали около 60% всей биомассы зоопланктона (Рыбинское водохранилище, 1972). Босмины были основной пищей (до 70–90% веса пищевого комка) массовых пелагических рыб: синца и снетка (Иванова, 1982).

В 1952–1963 гг. численность *E. longispina* достигала 40–60 тыс. экз./м³, *E. coregoni* ~ 200 тыс. экз./м³, причем в теплые маловодные годы *E. coregoni* было больше в 4–5 раз (Семенова, 1968). *E. longispina* преобладала в Шекснинском и Главном плесах, *E. coregoni* — в Волжском и Моложском.

В 1972–1974 гг. в связи с жарким засушливым периодом среднесезонные количества *E. longispina* снизились до 0.3–0.5 тыс. экз./м³ (Ривьер и др., 1982). Затем, с начала 1980-х гг., регистрировался подъем численности *E. longispina* в среднем по водохранилищу до 10–13 тыс. экз./м³ в начале лета. *E. longispina*, как крупный рачок, формировала в первую половину лета основу биомассы зоопланктона (Ривьер, 2000). В последние годы *E. longispina* (менее *E. coregoni*) — существенные компоненты в пище пелагических рыб. В июне–июле при максимальном развитии этих видов, босмины составляют в пище синца 50%, ряпушки — 25%, тюльки и уклейи около 10%. В августе, в период минимума босмин, их активно выедает лишь ряпушка. В сентябре, в период второго пика босмин, они составляют до 100% в пищевом комке синца, 94% — плотвы, 70% — уклейи и около 40% — тюльки (Кияшко, Слынько, 2003).

Представитель другого подрода — *Bosmina longirostris* — доминирует в Угличском и Иваньковском водохранилищах, откуда выносятся со стоком в Волжский плес Рыбинского водохранилища (Иваньковское водохранилище ..., 1978; Ривьер, 1993), где развивается в больших количествах в прибрежной зоне. В районе устья р. Мологи *B. longirostris* исчезает из сообщества.

E. coregoni — доминирующий вид в первые десятилетия существования Рыбинского водохранилища, вселенец из Белого озера. С начала 1980-х гг. численность вида снизилась.

Eubosmina crassicornis за весь период наблюдений за зоопланктоном (с начала 1950-х до конца 1990-х гг.) была редким видом. В монографии «Рыбинское водохранилище» (1972) *E. crassicornis* вообще не упомянута. В период 1990-х гг. этот вид был встречен и приведен как планктический (Экологические проблемы Верхней Волги, 2001). При трехкратном обследовании всего водоема в 2000 г. максимальное количество *E. crassicornis* составляло около 1 тыс. экз./м³ и было несравненно ниже численности доминанта — *E. longispina* — 7 тыс. экз./м³ (Крылов и др., 2003). Имеются данные, что *E. crassicornis* в 1997–2004 гг. в отдельных точках водоема достигала 5–6 тыс. экз./м³ и до 5% от общего количества рачков (Лазарева, 2005).

При обследовании Рыбинского водохранилища в июне 2007 г. были получены данные, свидетельствующие о вспышке численно-

сти *E. crassicornis* (до 42 тыс. экз./м³) в Шекснинском плесе; при этом количество других босмин было невелико.

В задачи настоящих исследований входило выяснение современного распределения и уровня развития босмин, доли их в зоопланктоценозах. Изучались факторы, влияющие на интенсивное размножение *E. crassicornis*. Рассматривалась структура различных видов в различных акваториях в близкие сроки. Изучена морфологическая изменчивость доминанта *E. longispina*. Прослежены реакции босмин на абиотические и биотические факторы для выяснения причин смены доминантов среди этих массовых видов зоопланктона.

Материал и методы

Материал был собран по всему Рыбинскому водохранилищу (19 станций) 7–10 июня 2007 г. (в период первого максимума развития зоопланктона). Обширные качественные пробы собирались сетью Джеди ($d = 35$ см) от дна и до поверхности (3 подъема) для достоверного изучения биоразнообразия зоопланктона, структуры популяций босмин, их изменчивости. Количественные пробы ($v = 10$ дм³) брались на ходу судна при его скорости около 3.8 км/час на пути в 150–400 м в верхнем 6-ти метровом слое. По ходу судна (на одной станции) бралось 5 таких проб, которые сливались в одну интегрированную ($v = 50$ дм³). Такой метод позволяет избежать влияния пятнистости распределения зоопланктона, особенно в штилевую погоду (Ривьер, Литвинов, 2008). Материал был собран в течение четырех суток при неменяющейся ветреной (3–4 балла), пасмурной погоде, что позволяет с достаточной долей достоверности провести сравнение количества особей и характер структуры популяций на отдельных акваториях. Всего собрано и обработано 37 проб.

Количественные пробы обрабатывались по общепринятой методике (Методика изучения..., 1975). Отдельно учитывалась молодь и половозрелые рачки среди планктонных ракообразных. Для выявления видового состава 200–500 экземпляров зоопланктеров (коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных) из качественной пробы определялись до вида; рассчитывалась представленность (%) отдельных видов, как среди всего зоопланктона, так и в различных группах. Для рассмотрения структуры популяции босмин на одной станции у 50 особей определялась длина тела, пол,

стадия зрелости рачка, количество зародышей. Устанавливались минимальные и максимальные размеры особей, максимальная и минимальная плодовитость, размер особи при наступлении половозрелости, а также количество морфологически уклоняющихся особей.

Для выяснения распределения и уровня развития босмин в прошлые годы привлечены материалы автора за 1989 г. (31 проба) и за 2001 г. (30 проб), собранные на тех же станциях.

В 2007 г. на каждой станции измеряли глубину, температуру, прозрачность, цветность, электропроводность, скорость и направление ветра (табл. 1).

Таблица 1. Гидрометеорологические характеристики на Рыбинском водохранилище в период экспедиции 7–10 июня 2007 г.

Станция			Время	Ветер		Глубина, м	Температура, °С		Электропроводность, МкСм/см		Прозрачность, см	Цветность, град
№	Координаты			Напр.	м/с		Пов.	Дно	Пов.	Дно		
	в.д.	с.ш.										
1	58°04'35	38°17'81	10 ⁰⁰	ССВ	4.8	13.0	17.4	16.9	221	221	140	45
2	58°12'84	38°27'54	11 ⁴⁰	ССВ	7.0	15.0	17.1	16.7	209	208	130	48
3	58°22'73	38°23'18	13 ²⁰	ССВ	6.0	7.9	16.5	16.5	181.7	181.6	120	65
4	58°23'00	38°38'00	15 ²⁵	ССВ	6.2	14.0	16.7	16	204.6	201.2	150	50
5	58°21'72	38°47'08	16 ⁴⁵	С	6.0	6.0	17.2	17.2	194	194	180	50
6	58°09'13	38°47'74	18 ²⁵	ССЗ	6.0	18.0	17.4	17.4	203	203	130	
7	58°21'68	38°29'76	09 ²⁰	ЗСЗ	5.8	6.0	16.0	16.0	192	192	140	48
8	58°31'43	38°19'98	11 ⁰⁵	СЗ	4.8	10.0	16.1	15.9	189	190	150	50
9	58°40'34	38°17'03	13 ⁰⁰	СЗ	12.0	12.0	16.3	15.7	183	184	130	-
10	58°52'61	38°06'47	14 ³⁰	С	7.0	6.0	17.6	17.6	156	156	120	85
11	59°00'97	37°52'66	16 ³⁰	ССЗ	9.6	11.0	17.7	17.7	176	176	110	85
12	59°07'08	37°39'74	19 ⁰⁰	СЗ	7.0	6.0	19.1	19.1	240	240	80	45
13	59°06'10	38°01'73	08 ²⁰	СЗ	3.2	10.0	18.3	18.3	165	165	140	48
14	59°07'08	37°56'27	11 ³⁰	СЗ	2.1	4.0	18.3	18.2	204	210	120	48
15 ^a	59°06'74	37°46'99	12 ³⁰	СЗ	2.0	6.0	17.6	17.3	237	245	90	90
14 ^b	59°06'45	37°47'87	13 ³⁰	СЗ	1.5	6.0	17.6	17.5	229	230	90	90
15	59°06'73	37°43'67	15 ³⁰	СЗ	1.3	7.0	17.8	17.6	216	215	90	90
16	58°31'36	37°31'97	08 ⁰⁰	СВ	3.2	12.0	18.1	17.9	178	180	110	90
17	58°27'19	37°37'83	09 ³⁰	СВ	3.0	10.0	18.0	17.4	176	172	135	90
18	58°24'02	37°44'35	10 ³⁰	СВ	4.0	14.0	17.5	16.9	168	170		85
19	58°19'36	37°56'89	12 ¹⁵	ССВ	4.0	11.0	17.4	16.8	175	180	100	80

Результаты исследования и их обсуждение

Видовой состав босмин и особенности их морфологии

В Рыбинском водохранилище обычны 4 вида босмин, относящиеся к двум под родам: *Bosmina* (*B. longirostris*) и *Eubosmina* (*E. longispina*, *E. coregoni* и *E. crassicornis*).

Bosmina longirostris относится к под роду *Bosmina* благодаря своей морфологии и требованиям к среде. Этот вид лишен цикломорфоза, имеет маленькое мукро, короткий рострум, овальную раковину (рис. 1). Особое строение важного органа — когтя постабдомена — устройства для чистки фильтрационного аппарата, наличие трех типов шипиков-зубчиков характеризует этот вид как прибрежный, приспособленный к обитанию во взмучиваемой среде мелководий, где присутствует большое количество минеральных частиц разного размера (рис. 2, 3).

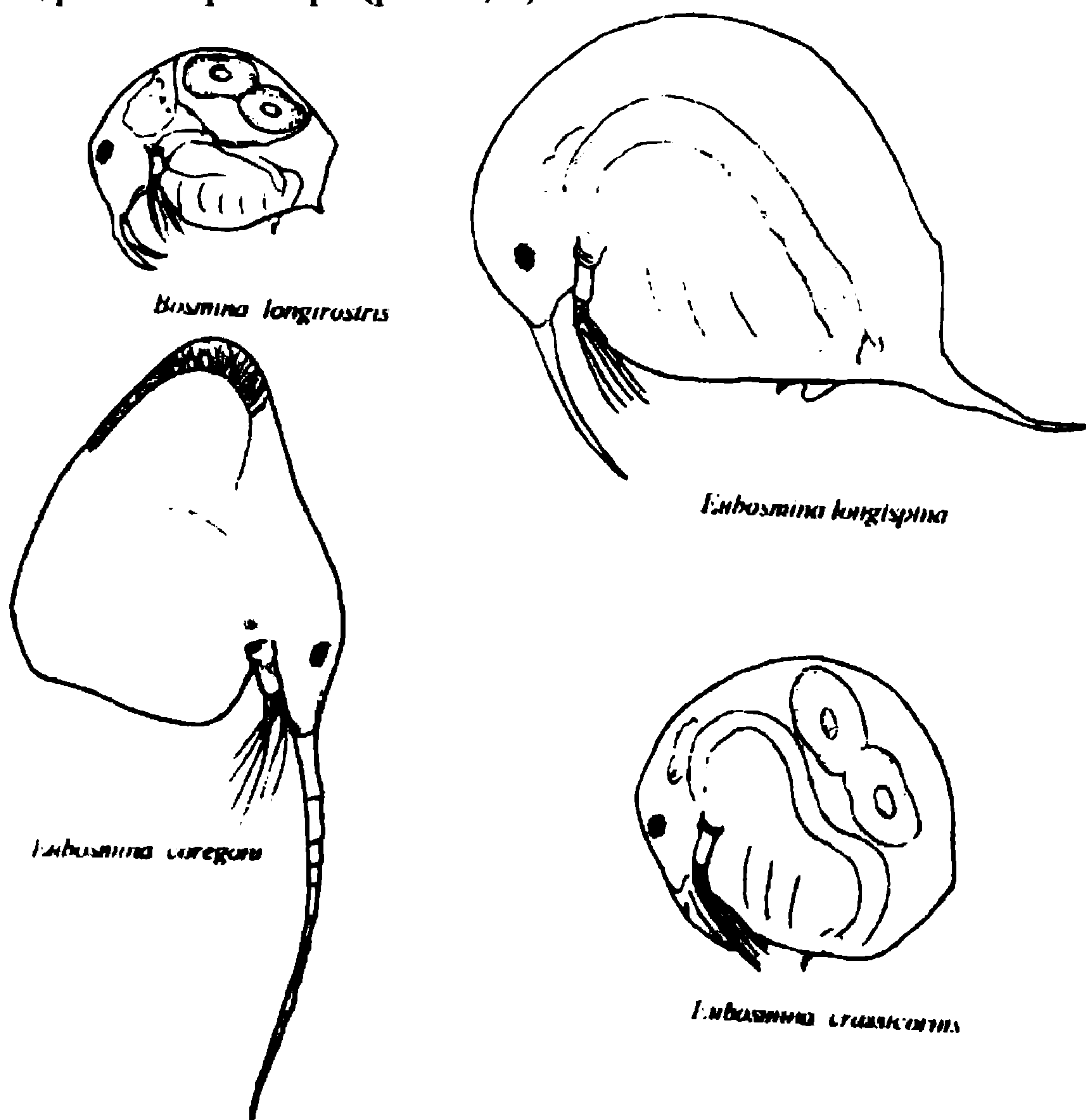


Рис. 1. Представители р. *Bosmina* в Рыбинском водохранилище.



А

Б



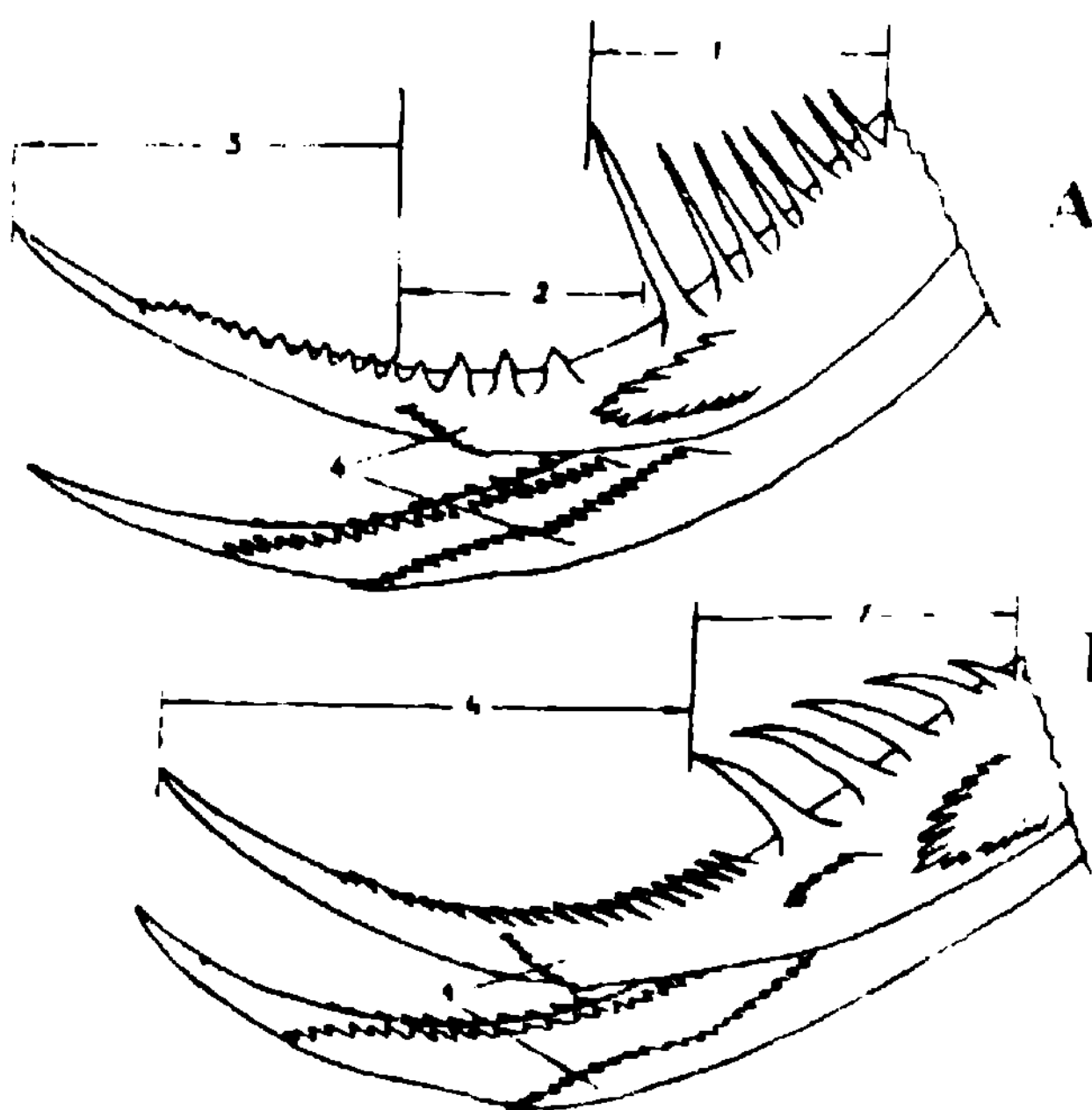
В



Г

Рис. 2. Строение когтей постабдомена различных видов босмин (по Ривьер, 1989); увеличение $\times 2000$

А — *Bosmina longirostris*, Б — *Eubosmina longispina*, В — *Eubosmina coregoni*, Г — *Eubosmina crassicornis*



А

Б

Рис. 3. Схема строения когтя постабдомена в подроде *Bosmina* (А) и подроде *Eubosmina* (Б).

1 — крупные шипы для удаления частиц из пищедобывающих аппаратов грудных ножек, 2-3 — уменьшающийся ряд крупных низких шипов у *Bosmina longirostris*, 4 — ряды мелких гребешков на внутренних и внешних сторонах когтей для расчесывания щетинок фильтрационного аппарата

На когте постабдомена *B. longirostris* имеются крупные длинные прямые зубцы (их 6), а затем короткие, плотные уменьшающиеся к концу когтя зубчики, которые служат для удаления засо-

ряющих частиц разного размера из фильтрационного аппарата грудных ножек. Зазубренные ряды гребешков по обеим сторонам когтей служат для «расчесывания» пищедобывающих щетинок фильтрующего аппарата при их слипании (Ривьер, 1989).

Три других вида босмин относятся к подроду *Eubosmina*, обитают в пелагиали и имеют иное, более простое вооружение коготков постабдомена: один ряд крупных изогнутых зубцов (их от 12 до 5) для чистки пищедобывающего аппарата, а затем имеются те же гребешки для «расчесывания» его щетинок (рис. 2, 3).

Систематика Bosminidae, основанная на строении когтя постабдомена, расположении головных пар, подтверждена и на генетическом уровне. Показано существование подродов *Eubosmina* и *Bosmina*, значительно эволюционно отстоящих друг от друга (Taylor et al., 2002).

E. coregoni, в отличие от всех 4 видов, обладает хорошо выраженным цикломорфозом — увеличением поверхности тела с помощью разрастания рострума и самой раковины для пребывания популяции в оптимальных слоях воды при уменьшении ее плотности по мере возрастания температуры. Максимальный размер *E. coregoni* в период исследований составлял 0.725 мм; минимальный размер половозрелой самки 0.525 мм; рострум в период наблюдений был длиннее тела и составлял в среднем 120% его длины; размер партеногенетического яйца, поступившего в выводковую сумку 0.15 мм.

E. longispina — типичный обитатель пелагиали крупных озер Северо-Запада: Ладожского, Онежского, имеющих мало-минерализованную воду. Вид имеет характерный облик типичного пелагобионта: тонкую обширную раковину, большой рострум, длинное мукро, как бы продолжение нижнего спрямленного края раковины. Форма тела не подвержена цикломорфозу. У новорожденных и молодых рачков относительная длина мукро больше, чем у взрослых особей. Общая длина тела (без мукро) до 0.97 мм; минимальный размер половозрелой самки 0.45 мм; размер новорожденного рачка 0.225 мм. В Рыбинском водохранилище первые вылупления *E. longispina* из зимних яиц наблюдаются в первых числах мая при температуре 6–10 °C (рис. 1).

E. crassicornis — не изученный в Рыбинском водохранилище вид. Рачок относится к подроду *Eubosmina* и имеет типичное для

пелагобионтов строение когтя постабдомена (крупные изогнутые зубцы, их 6–7 и двухсторонние ряды «гребешков») (рис. 2, 3). Однако форма тела и толщина хитина раковины значительно отличаются этот вид от всех представителей рода. *E. crassicornis* лишена мукро, ее рострум не выдается за нижний край раковины и прижат к ней. По этим признакам *E. crassicornis* не похожа на пелагобионта. Но по имеющимся в литературе данным и результатам наших наблюдений является обитателем открытой воды и не встречается в прибрежье.

E. crassicornis широко распространена в северных водоемах, в тундре, Карело-Кольском, прибалтийском регионах (Пидгайко, 1984). Однако она не встречается в болотных, мягких с минерализацией 12–50 мг/л и пониженным рН водах (Лазарева, 1991). В оз. Валдайское (минерализация около 135–150 мг/л) *E. crassicornis* относится к доминирующим видам, составляя до 18% численности ракообразных в эпилимнионе (Авинский, 1982). В произведенных этим автором экспериментах *E. crassicornis* при 20 °С достигала половозрелости в среднем за 7.8 суток, тогда как более теплолюбивая *Daphnia cucullata* за 9.4 сут. По исследованиям В.П. Семенченко (1992) *E. crassicornis*, в отличие от дафний и диафанозомы, обладает более широким размерным диапазоном потребляемых водорослей, у нее более широкий спектр питания. Тонкие фильтраторы дают максимальный прирост при размере пищевых частиц 5–20 мкм, тогда как *E. crassicornis* продолжает интенсивно наращивать численность и при размере клеток до 30–50 мкм.

В Волжском каскаде *E. crassicornis* рассматривается как северный вселенец (Дзюбан, 1983).

Максимальные размеры партеногенетических самок *E. crassicornis* в Рыбинском водохранилище по материалам, собранным в июне 2007 г. — 0.725 мм, новорожденных особей — 0.25 мм, половозрелой особи — 0.4525 мм, партеногенетического яйца — 0.15 мм.

Распределение, уровень развития, требование к условиям среды

В период исследований (7–9 июня) прогрев воды был относительно низким. В Волжском плесе (станции 1, 2) — 17.1–17.2 °С, в Главном — 16.1–16.7 °С, в Приплотинном — 17.4 °С, в средних участках Шекснинского плеса (станции 9–15) — 16.3–17.7 °С, в устьевых участках рек (Сити, Суды, Ягорбы — станции 3–5, 7, 8) —

прогрев был выше, до 18.1–19.1 °С; в Моложском плесе температура была около 18.0 °С (табл. 1).

Прозрачность воды в общем коррелировала с прогревом, что зависит от интенсивности развития фитопланктона. Высокие величины (150–180 см) отмечены в Главном плесе, где температура была минимальной, наименьшие — в устьях рек в черте города (р. Суда — 80 см, р. Кошта — 90 см), а также в русле р. Шексны в пределах города (90–100 см). Низкая прозрачность в реках в черте города связана с поступлением сточных вод, для которых характерно большое количество взвеси, бактерий, водорослей. Выше города (ст. Кобачино) при температуре 18 °С сохранялась высокая прозрачность — 140 см, что определяется поступлением чистых вод из приплотинного участка Шексинского водохранилища (табл. 1).

Исследования были проведены в период первого максимума развития зоопланктона. Необычайно высокие температуры воздуха в мае (до 29 °С) способствовали быстрому развитию коловраток, что укоротило срок их вегетации. 7–9 июня в составе зоопланктона уже доминировали ракообразные, среди них — босмины, что позволило проследить распределение, уровень развития, структуру популяций, изменчивость, биологические особенности босмин в период их максимального развития.

В Волжском плесе (ст. 1) доминировала обычная здесь *B. longirostris*, образуя основу численности всего зоопланктона. На ст. Молога (акватория слияния моложских и волжских вод) зоопланктон иной, доминировала *E. longispina*, достигшая своей максимальной численности (45.5 тыс. экз./м³); количество приносимой сюда волжским потоком *B. longirostris* снизилась до 11 тыс. экз./м³ (табл. 2).

В центре водохранилища (Главный плес, станции Наволок, Всехсвятское, Средний Двор) массовым видом оставалась типичная для открытых центральных акваторий водохранилища *E. longispina*. В незначительных количествах (до 2 тыс. экз./м³) встречена *E. crassicornis*, еще менее здесь прибрежной *B. longirostris*, *E. coregoni* встречалась единичными экземплярами (табл. 2; рис. 4).

Рассматривая распределение босмин вверх по Шексинскому плесу, можно констатировать очевидный процесс: снижение коли-

чества *E. longispina* и возрастание количества *E. crassicornis*. Количество всех ветвистоусых, в том числе и босмин, резко снижалось в наиболее загрязненных участках в пределах г. Череповца. Даже выше города (ст. Кобачино) отмечена бедность зоопланктона, однако и здесь среди босмин доминировала *E. crassicornis*, заносимая сюда из ниже лежащих участков потоками при работе плотины и интенсивном судоходстве (табл. 2; рис. 4).

Таблица 2. Представленность и численность босмин в Рыбинском водохранилище в июне 2007 г.

Плеса, станции	<i>E. crassicornis</i>	<i>E. longispina</i>	<i>E. coregoni</i>	<i>B. longirostris</i>
Волжский:				
Коприно (1)	<u>0.6*</u>	<u>2.25</u>	<u>2.0</u>	<u>68.4</u>
	0.04	4.5	2.5	16.0
Молога (2)	<u>1.2</u>	<u>37.6</u>	<u>3.5</u>	<u>20.2</u>
	0.5	45.5	1.5	11.0
Главный:				
Наволоок (3)	<u>0.6</u>	<u>19.0</u>	<u>0.6</u>	<u>0.3</u>
	0.3	10.0	0.3	0.3
Всехсвятское (4)	<u>0.3</u>	<u>10.1</u>		<u>0.9</u>
	0.01	23.0	0	0.5
Средний Двор (8)	<u>2.0</u>	<u>21.0</u>		<u>2.0</u>
	2.0	27.0	0	0.01
Шекснинский:				
Мякса (10)	<u>12.0</u>	<u>28.1</u>		<u>1.9</u>
	3.5	8.0	0	0.5
Любец (11)	<u>70.0</u>	<u>7.2</u>	<u>1.8</u>	
	41.0	1.0	0.02	0
Устье р. Кошта (15)	<u>37.3</u>	<u>1.8</u>		
	14.0	2.2	0	0
Ваганиха	<u>17.5</u>	<u>3.0</u>	<u>0.1</u>	
	21.0	3.5	0.04	0
Выше р. Ягорба (14)	<u>1.7</u>	<u>1.25</u>	<u>1.25</u>	
	0.35	0.02	0.02	0
Кабачино (13)	<u>2.0</u>	<u>0.7</u>	<u>0.6</u>	
	4.0	1.0	1.0	0

Примечание. Над чертой — доля (%); под чертой — численность, тыс. экз./м³; в скобках — № станций.

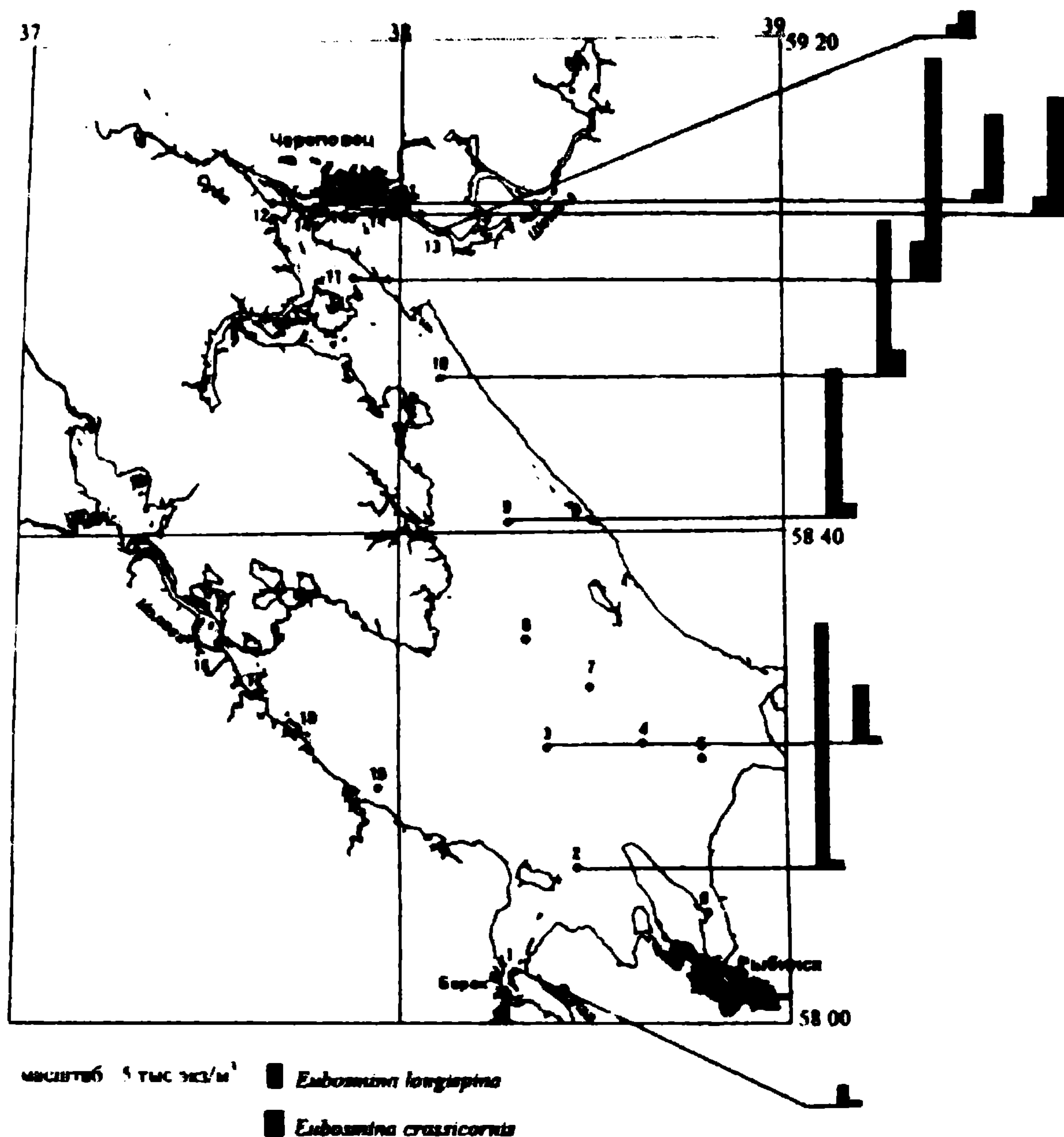


Рис. 4. Распределение *Eubosmina longispina* (1) и *E. crassicornis* (2) в Рыбинском водохранилище в июне 2007 г. Цифры — номера станций.

Исследования зоопланктона Рыбинского водохранилища, произведенные 21–28 июня 2001 г. (табл. 3), охватывали ту же акваторию, что и в 2007 г, однако были взяты пробы и выше плотины Шекснинской ГЭС. Наибольшее количество *E. crassicornis* было зарегистрировано также на ст. Любец (15.5 тыс. экз./м³), где располагается зона повышенной трофности, совпадающая с зоной седиментации. Здесь постоянно наблюдается повышенное количество бактерио- и фитопланктона, простейших и зоопланктеров (Ривьер, Литвинов, 1996).

В 2001 г. количество обычного доминанта среди босмин — *E. longispina* повсюду в Главном, Шекснинском и Моложском плесах превосходило остальные 3 вида. Только в черте города количество босмин снизилось. *E. crassicornis* выше Череповца и выше плотины отсутствовала (табл. 3).

Таблица 3. Численность (тыс. экз./м³) отдельных видов босмин в Рыбинском водохранилище 21–28 июня 2001 г.

Плеса, станции	<i>E. crassicornis</i>	<i>E. longispina</i>	<i>E. coregoni</i>	<i>B. longirostris</i>
Волжский:				
Глебово	2.1	7.8	7.5	3.4
Коприно	1.1	0.7	1.8	2.4
Главный:				
Горькая соль	3.3	57.0	4.8	30.2
Всехсвятское	2.1	11.8	0	3.2
Бабы горы	6.8	43.0	3.4	8.6
Центральный мыс	4.0	21.5	1.0	5.2
Приплотинный:				
Волково	0.5	5.0	0	12.5
ГЭС	0.7	28.0	1.5	48.2
Моложский:				
Брейтово	6.7	44.7	1.7	50.0
Первомайские острова	0.8	10.0	0	8.3
Шекснинский:				
Мякса	7.5	31.1	1.1	0.7
Любец	15.5	37.7	28.3	10.0
Кобачино	0	5.5	2.0	0
Выше плоти- ны Шекснин- ской ГЭС	0	9.7	0.75	0

Если рассмотреть распределение босмин в водохранилище 20 лет назад (табл. 4), то *E. crassicornis* встречалась в малом числе только в Волжском плесе (1.2 тыс. экз./м³), откуда выносились единичными экземплярами в Главный. Исследования были произведены на спаде развития босмин, однако приведенные материалы свидетельствуют о только начавшемся процессе появления в водохранилище *E. crassicornis*. Требования *E. crassicornis* к условиям сре-

ды (согласно простой округлой форме тела) должны быть несколько иными, чем у *E. longispina* и *E. coregoni*, имеющих большие раковины и отростки на них (рис. 1).

Таблица 4. Численность (тыс. экз./м³) босмин в Рыбинском водохранилище в июле 1989 г.

Плеса, станции	<i>E. crassicornis</i>	<i>B. longirostris</i>	<i>E. longispina</i>	<i>E. coregoni</i>
Волжский:				
Коприно	0.8	0	0.8	0.4
Шуморовские острова	1.2	0	2.5	15.0
Главный:				
Молога	0.04	0	2.1	0.36
Гаютино	0	0.2	1.2	0.1
Городок	0.03	0	8.1	0.3
Шекснинский:				
Любец	0	0	4.2	32.5
Ваганиха	0	0.02	0.04	6.0
Ягорба	0	7.5	0	0.1
Торово	0	13.8	0.03	5.0
Устье р. Кошты	0	0.1	0	0
Кобачино	0	0	0	0.6

Для выяснения плавучести босмин было экспериментально установлено время их оседания в воде разной плотности: дистиллированной, 200 мг/л — обычная средняя минерализация вод водохранилища и 800 мг/л минерализация, характерная для акватории промзоны г. Череповца. Сравнивалось время оседания фиксированных формалином рачков двух доминирующих видов: *E. crassicornis* и *E. longispina*, наиболее различающихся морфологически.

Эксперименты требуют тщательного подбора материала: рачки должны иметь одинаковую длину раковины, быть без яиц и зародышей в выводковой сумке, с захлопнувшимися створками раковины, со спрятанным постабдоменом и одинаковым наполнением кишечника, без каких либо прилипших к раковине частиц. Эксперименты проводились при температуре 18–20 °С. Время оседания (секунды) в столбе воды высотой 10 см при разной минерализации и разных размерах рачка прямо пропорционально плавучести рач-

ков; чем медленнее оседает рачок, тем больше его плавучесть (табл. 5).

Таблица 5. Среднее время оседания (сек) рачков *Eubosmina crassicornis* и *E. longispina* в столбе воды (10 см)

Минерализация, мг/л	Длина тела, мм	Время оседания, сек	
		<i>E. crassicornis</i> , n=37	<i>E. longispina</i> n=43
0	0.55	81	—
	0.57	69	—
	0.6	70	90
	0.65	—	70
	0.72	—	67
200	0.4–0.45	95	100
	0.5–0.55	90	160
	0.6	97	112
	0.7	—	90
	0.75	—	94
	0.8	—	125
800	0.45–0.48	121	—
	0.5–0.55	106	125
	0.6	115	100
	0.65	—	120
	0.7	—	155
	0.75	—	179

Несмотря на колебания в отдельных размерных группах, прослежена определенная закономерность: наименьшая плавучесть в дистиллированной воде у *E. crassicornis*, она несколько ниже, чем у *E. longispina*. При 200 мг/л время оседания (плавучесть) у *E. longispina* определенно выше, чем у *E. crassicornis*. При минерализации 800 мг/л плавучесть *E. crassicornis* становится такой, как у *E. longispina* в условиях минерализации 200 мг/л, у последней она в среднем возрастает по сравнению с дистиллированной водой почти вдвое (76 и 136 сек/0.1 м), у *E. crassicornis* несколько меньше (с 71 до 114 сек/0.1 м).

Несомненно, что полученные цифры носят ориентировочный характер. Однако позволяют получить некоторое подтверждение гипотезы, что отсутствие отростков у *E. crassicornis*, увеличивающих у *E. longispina* и цикломорфных босмин плавучесть рачка, позволяющую им удерживаться в толще воды — оптимальных усло-

виях среды (для потребления пищи и размножения), компенсируется у округлой *E. crassicornis* условиями самой среды, ее большей плотностью (более низкой температурой, большей минерализацией и наличием проточности). Проточность в Шекснинском плесе по руслу р. Шексны наблюдается постоянно и, несомненно, играет большую роль в поддержании организмов в толще воды, чем в Главном (Буторин, Литвинов, 1963).

Распространение *E. crassicornis* на обширных акваториях Шекснинского плеса, образование плотных скоплений, не отмечавшихся ранее, — свидетельство сложившегося здесь для этого вида комплекса благоприятных условий среды. До сих пор антропогенное влияние рассматривается как повышение трофии — эвтрофирование, либо токсическое воздействие. Однако для вспышки численности вида необходим комплекс благоприятных условий, целый ряд факторов. В нашем случае можно с уверенностью констатировать, что повышение минерализации среды и плотности фитопланктона, а также невысокий прогрев и наличие проточности способствовали массовому размножению *E. crassicornis*.

Структура популяций босмин в июне 2007 г.

Структура популяций босмин оценивалась по размерному составу, величине рачка при наступлении половой зрелости. Самцы не были обнаружены, все популяции пелагических босмин были представлены партеногенетическими самками. Изучение структуры популяций босмин совместно с получением сведений по численности и представленности в сообществе, а также при учете факторов среды позволяет более объективно оценить состояние вида на данной акватории. Имея сведения по биологии и экологии вида возможно подойти к характеристике качества воды.

Почти одновременный сбор материала (в течение трех суток) позволяет произвести сравнение разных популяций одного вида и популяций различных видов по их структуре и интенсивности размножения.

Популяции массового олигосапроба *E. longispina* были изучены на станциях в Главном плесе: Всехсвятское (гл. 14 м), Волково (гл. 18 м) на русле р. Шексны и в центре плеса на пойме ст. Наволок (гл. 8 м) при температуре 16.5–17.4 °С. Это открытые участки Главного плеса, на 70–80 км удаленные от источника загрязнения — г. Череповца. *E. longispina* здесь самый многочисленный вид:

23 тыс. экз./м³ и 1.23 г/м³ (ст. Всехсвятское), 30.0 тыс. экз./м³ (ст. Волково) и 10 тыс. экз./м³ (ст. Наволок) (рис. 4).

Молодь в районе русловых участков составляла 66–68% популяции, на пойме у Наволок несколько меньше — около 50% (рис. 5).

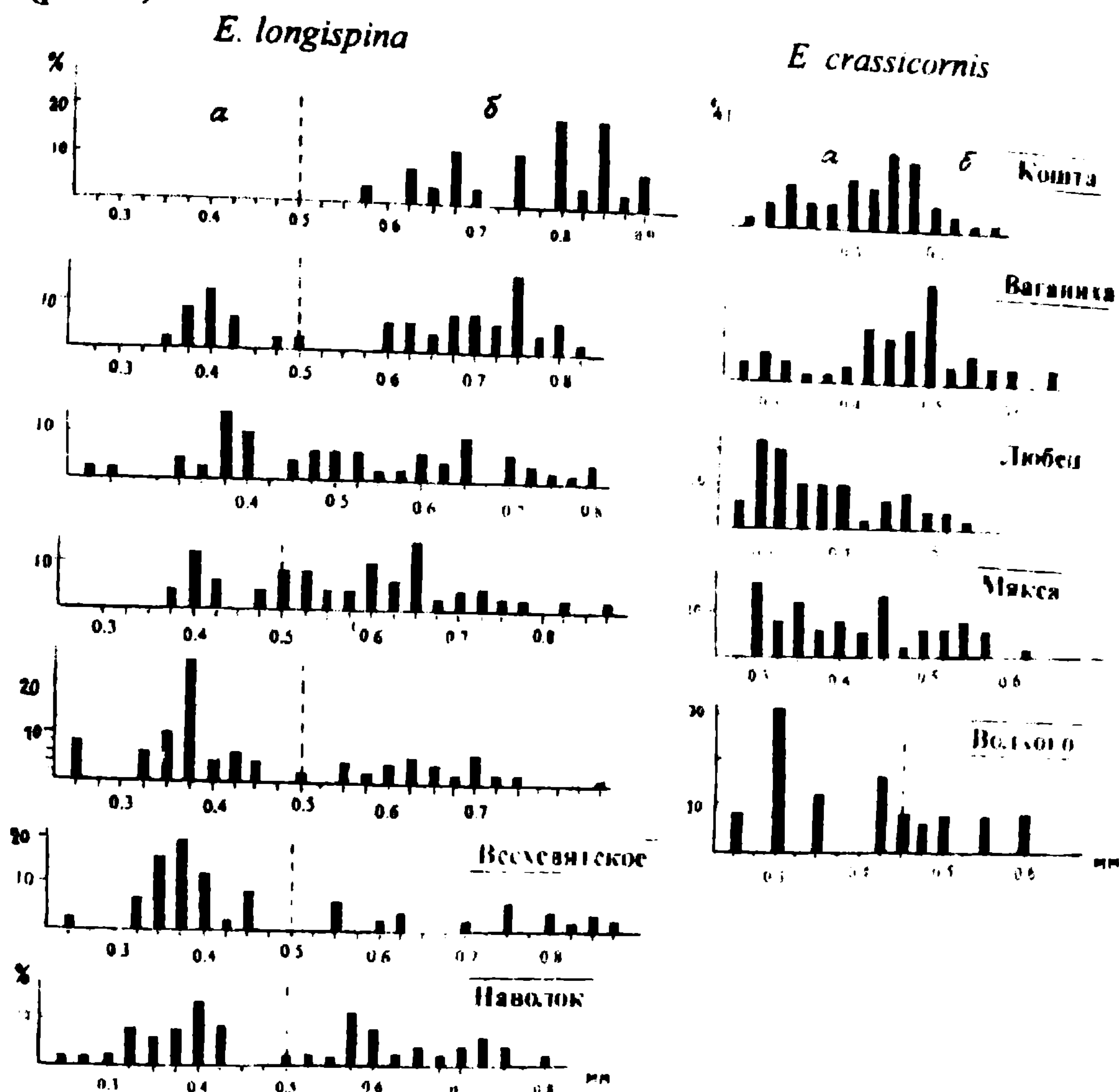


Рис. 5. Структура популяций босмин в Рыбинском водохранилище. По оси ординат — отдельные размерные группы (в %); по оси абсцисс — длина тела босмин, мм; а — молодь, б — половозрелые особи.

Новорожденные рачки (имеют размер 0.18–0.225 мм) при такой интенсивности размножения (около 70% молоди) они составляют в популяции 6–8%. Отчетливо видно, что рачки размером 0.25–0.3 мм отсутствуют, а в популяции накапливаются особи размером 0.35–0.4 мм. Видимо, в первую постэмбриональную линьку рачки прирастают около 0.1 мм, а затем приросты уменьшаются. Линька перед созреванием самок и при первом отрождении молоди

сопровождается большим приростом (рис. 5). Взрослые размножающиеся самки имеют различные размеры. Каждое отрождение молоди у ветвистоусых сопровождается линькой и некоторым приростом. У *E. longispina* взрослые особи в 3—4 раза крупнее новорожденной молоди. Размножающиеся самки имеют размеры от 0.5 до 0.875—0.9 мм.

При рассмотрении структуры популяций *E. longispina* на станциях, расположенных вверх по руслу р. Шексны, по направлению к источнику загрязнения — г. Череповцу, отмечены значительные изменения (рис. 5). Так, в районе ст. Мякса интенсивность размножения резко снизилась (молоди всего 34%), новорожденных не обнаружено, половозрелых самок много, большинство из них среднего размера (0.6—0.65 мм). Количество крупных самок убывало постепенно, что характерно для еще развивающихся популяций.

На ст. Любец численность *E. longispina* всего 1.8 тыс. экз./м³. Однако здесь присутствуют новорожденные рачки и молоди здесь половина популяции. Отмечен также эффект большого прироста при I-ой линьке, а среди молоди также доминируют рачки 0.375—0.4 мм, как и во всех рассмотренных популяциях (рис. 5).

Структура неполовозрелой части популяции у о-ва Ваганиха оказалась очень сходной с той, которая наблюдалась на ст. Мякса, однако популяция здесь старше, — преобладают крупные самки. Размножение, несомненно, угнетено, молоди всего 32%, новорожденные отсутствуют, общая численность босмин 3.5 тыс. экз./м³.

В наиболее загрязненном участке (реки Кошта и Шексна, станции 14, 15) берега (около 2 км) заняты складированным под открытым небом автометаллоломом, и показатели среды здесь наиболее отклоняются от нормы (электропроводность — 245 мкСм/см, прозрачность — 90 см); количество *E. longispina* всего 2.2—0.02 тыс. экз./м³. В обширной качественной пробе было найдено несколько десятков крупных рачков размером 0.575—0.9 мм. Преобладали самки 0.8—0.85 мм без лиц, не найдено ни новорожденных рачков, ни молоди, ни молодых половозрелых самок. Популяция имела все признаки старой, отмирающей под воздействием неблагоприятных факторов среды (рис. 5).

Структура популяции *E. crassicornis* как представленность и численность вида, имеют противоположные характеристики по сравнению с *E. longispina* в тех же точках наблюдения. Числен-

ность *E. crassicornis* до низовьев Главного плеса остается низкой (табл. 2, рис. 4). В открытых участках Шекснинского плеса (ст. Всехсвятское) она не встречена, у д. Волково — единичными экземплярами. На участке у пос. Мякса (численность 3.5 тыс. экз./м³) размножение *E. crassicornis* шло интенсивно, молодь преобладала (70%). Новорожденная молодь у этого вида более крупная, чем у *E. longispina*, около 0.275 мм, а плодовитость несколько ниже (максимальная у обоих видов — 8 яиц, средняя у *E. longispina* — 5; у *E. crassicornis* — 4). Характер роста молоди, видимо, тоже несколько отличается. У *E. crassicornis* при преобладании молоди, среди нее наиболее многочисленны особи 0.3–0.35 мм. Половозрелость наступает при размере самки 0.45 мм, в половозрелой части популяции преобладают самки размером 0.475–0.525 мм.

На ст. Любец, где численность *E. crassicornis* максимальна и она доминирует в планктоне (70% представленности), популяция находится в самых оптимальных условиях развития. Молоди здесь 82%, новорожденных — 6%, половозрелых самок — 18% (рис. 5).

У о-ва Ваганиха и в р. Кошта, где у *E. longispina* регистрировались явные черты угнетения (отсутствие новорожденных и преобладание старой части популяции), у *E. crassicornis* наблюдалось интенсивное размножение. В р. Кошта 70% популяции — неполовозрелые особи; присутствовали новорожденные; наибольшее количество среди половозрелой части популяции составляли молодые самки, только что приступившие к размножению (размером 0.475–0.5 мм) (рис. 5).

Третий вид массовых пелагических босмин Рыбинского водохранилища *E. coregoni* в небольшом количестве (0.86 тыс. экз./м³) обнаружена лишь на русле р. Мологи вблизи Дарвинского заповедника. Популяция состояла из молоди (54%) и половозрелой части, включающей в небольшом количестве старых крупных самок с относительно более коротким рострумом. Преобладание молоди и длинный размерный ряд взрослых особей свидетельствует о благополучном состоянии популяции *E. coregoni* в этой акватории водоема (рис. 6).

Если рассматривать структуру популяции *E. longispina*, *E. coregoni* и *E. crassicornis*, то можно заметить более длинный размерный ряд у половозрелых особей первых двух видов. Так, при нача-

ле размножения, имея длину тела около 0.5 мм, размножающиеся особи первых двух видов достигают размеров 0.9, 0.725 мм, т.е. длина впервые размножающейся самки составляет 55–66% от размера в ее предельном возрасте. У *E. crassicornis* при поступлении в выводковую сумку яйца первого помета длина самки составляет 0.45 мм, а предельный размер особи всего 0.65 мм — т.е. около 70%. Размерный ряд половозрелых самок *E. longispina* достигает 13 (в среднем 11) групп, у *E. coregoni* — 9, у *E. crassicornis* — всего 6 (в среднем — 3.6). Прирост самки связан с отрождением молоди и линькой раковины. Он приблизительно равен 0.025 мм. Длинный размерный ряд у *E. longispina*, определяемый приростами при очередном отрождении помета, свидетельствует о больших потенциальных возможностях к наращиванию численности у этого вида.

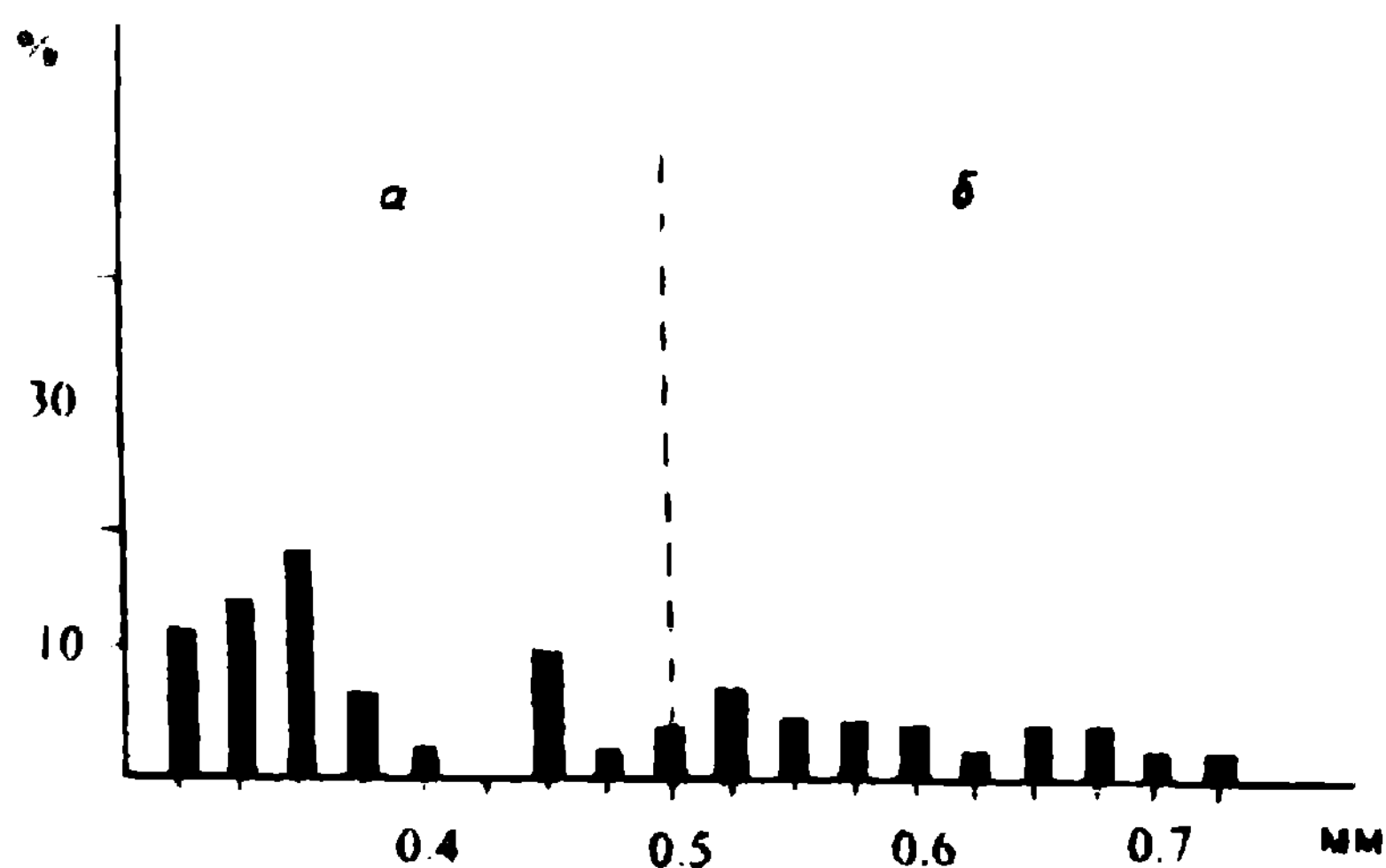


Рис. 6. Структура популяции *E. coregoni* на русле Мологи в Моложском плесе в июне 2007 г. Обозначения те же, что на рис. 5.

Снижение количества *E. longispina* и исчезновение молоди в наиболее загрязненных акваториях (станции Ваганиха, Кошта) связано с гибелью молоди, возможно, и в эмбриональном состоянии. Старые крупные самки с пустыми выводковыми сумками и отсутствие молоди и молодых половозрелых самок на ст. Кошта — свидетельства глубокого изменения структуры популяций, угнетения вида, нарушений процесса овогенеза и эмбриогенеза.

Изменчивость

Специальных работ, посвященных изменчивости босмин в изучаемом водоеме, нет. Известно, что *E. coregoni gibbera*, поступающая из оз. Белого на протяжении речной части Шекснинского водохранилища утрачивает свойство образовывать высокий горб на раковине, как это характерно для летних босмин озера. В Сизьмен-

ском расширении встречается обычная и для Рыбинского водохранилища *E. coregoni coregoni* (Ривьер, 1982). Эта морфа встречена при исследованиях в 2007 г. в Волжском, а более — в Моложском плесе, где она насчитывала на ст. Брейтово — 1.5 тыс. экз./м³ и на русле р. Мологи в пределах Дарвинского заповедника — 0.86 тыс. экз./м³.

E. crassicornis в период исследований в 1989, 2001 и 2007 гг. имела повсюду округлую раковину без мукро и укороченный, типичный рострум.

Наибольшая изменчивость прослежена у самого массового вида — *E. longispina*. В большом количестве обнаружены различные отклонения от типичной формы — особей с длинным рострумом и увеличенным мукро, до резко отличных форм с редуцированным мукро и рострумом (рис. 7).



Рис. 7. Изменчивость *Eubosmina longispina* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в июне 2007 г.

Рострум у уклоняющихся форм имеет разную длину и форму. Еще более изменяется мукро, его ветви, каждая могут иметь раз-

ную длину и форму или обе укорочены и закруглены. Однако мукро всегда имеется. Максимальная длина (без мукро) типичной партеногенетической самки *E. longispina* до 0.925 мм; обычная — 0.85 мм; уклоняющихся особей — 0.725 мм (максимальная длина), обычная 0.6–0.625 мм. Уклоняющихся особей можно различить среди новорожденных по измененному мукро. Они отличаются также меньшим числом шипиков на когтях постабдомена. Если типичные с хорошо выраженными признаками летние взрослые самки *E. longispina* имеют 10–12 зубчиков, то уклоняющиеся — 6–8.

Корреляции между длиной мукро и рострума не прослежено. Изменения носят постепенный, но беспорядочный характер. Может быть укорочена и иногда закруглена одна ветвь мукро, при этом рострум остается нормальным. Рострум может быть в 3 раза укорочен, но мукро относительно длинное. Встречены особи с короткими, закругленными ветвями мукро и нормальным (относительно длины тела) рострумом. Единично отмечены особи с редуцированным рострумом и мукро (рис. 7). Укорочение рострума наблюдается в 12% случаев, мукро — в 88% (среди уклоняющихся форм). Имеются все стадии укорочения, закругления мукро, но не наблюдается постепенного укорочения рострума. Наибольшее число уклоняющихся форм встречено в Главном плесе, где численность *E. longispina* максимальна. Так, на ст. Измайлово (ст. 7) среднее количество уклоняющихся особей составляло 4.3% от всех *E. longispina*. В Приплотинном участке (ст. 6, Волково) уклоняющиеся составляли 2.2%.

E. longispina, в отличие от *E. coregoni*, не обладает сезонными изменениями очертаний раковины. Ареал *E. longispina* находится в пределах мало-и среднеминерализованных вод, глубоких водоемов Северо-Запада с медленным весенним прогревом. Вид относится к северо-западному лимнофаунистическому комплексу (Пидгайко, 1984).

Для видов, обладающих цикломорфозом, влияние изменения плотности воды в связи с минерализацией, наблюдается в естественных условиях. Е.Ф. Мануйловой (1948, 1964) был прослежен природный эксперимент в оз. Балхаш: исчезновение цикломорфных изменений у дафний в связи с повышением солености, минерализации воды: появление летом круглоголовых форм при максимальной солености. Однако надо полагать, что укорочение отрост-

ков раковины у *E. longispina*, лишенной цикломорфоза, иное явление, чем у видов-пелагиобитов, обладающими сезонными изменениями. Однако оно тоже должно зависеть от плотности водной среды.

Повышение минерализации воды Рыбинского водохранилища доказано многолетними наблюдениями (Законов, Литвинов, 2005). Наиболее высокая и устойчивая в течение года естественная минерализация наблюдается в Главном плесе. Это связано с инертностью его водной массы, с меньшим влиянием здесь паводковых вод речных плесов. Постоянный приток минерализованных вод антропогенного происхождения по руслу Шексны, несомненно, способствует постепенному возрастанию минерализации Главного плеса. Даже в начале лета, в период исследований по руслу Шексны в пределах плеса (станции Всехсвятское, Волково, Измайлово) регистрировались значительные величины электропроводности — 203–192 мкСм/см. Минерализация в Главном плесе в последнее десятилетие — более 200 мг/л, средняя величина около 190 мг/л, тогда как в середине 1980-х гг. максимальные величины были менее 180, а средние около 160 мг/л, причем более всего в 2.6 раза возросли концентрации хлоридов, что служит индикатором промышленного загрязнения (Законнова, Литвинов, 2005).

Заключение

В Рыбинском водохранилище наблюдается массовое развитие ранее редкого вида босмин — *E. crassicornis*. Основные скопления этого вида приурочены к Шекснинскому плесу. В Главном плесе продолжает доминировать обычный вид *E. longispina*. Наблюдается постепенное замещение второго вида первым вдоль русла Шексны вплоть до верховьев Шекснинского плеса.

Максимальная численность *E. longispina* в июне 2007 г. составляла 45.5 тыс. экз./м³ (ст. Молога); в Главном плесе средняя — около 25 тыс. экз./м³. Максимальная численность *E. crassicornis* — 41 тыс. экз./м³ (ст. Любец); средняя в Шекснинском плесе около 20 тыс. экз./м³.

Отмечены изменения в структуре популяций босмин. В наиболее загрязненных акваториях в пределах г. Череповца популяции *E. longispina* представлены только старыми самками с пустыми выводковыми сумками, тогда как у *E. crassicornis* на этих же станциях популяции имеют нормальное строение: преобладает молодь, при-

сутствуют новорожденные, самки несут яйца и эмбрионы в выводковых сумках.

В Главном плесе, где численность *E. longispina* максимальна, а *E. crassicornis* встречается единичными экземплярами, наблюдалась изменчивость формы тела у *E. longispina*. Она выражалась в укорочении ветвей мукро, реже укорочении рострума, у единичных экземпляров наблюдается укорочение того и другого. Изменчивость регистрировалась у 2.2–4.3% особей на отдельных станциях.

Известно, что *E. longispina* и *E. crassicornis* имеют разное морфологическое строение раковины и неодинаковые требования к среде. Эвтрофирование, повышение минерализации, связанные с антропогенным загрязнением стоками промзоны г. Череповца, а также наблюдающаяся проточность по руслу р. Шексны создали более благоприятные условия для массового развития *E. crassicornis*, и, наоборот, усиливающееся влияние промстоков угнетает развитие олигосапроба — *E. longispina*.

Возможно, изменчивость *E. longispina*, проявляющаяся в укорочении типичных для вида-пелагобионта длинных мукро и рострума связано с возрастанием общей минерализации вод Рыбинского водохранилища, с возрастанием роли хлоридов, что служит индикатором загрязнения водоема промышленными стоками г. Череповца.

Список литературы

- Авинский В.А. Зоопланктон мезотрофных озер Северо-запада как кормовая база сиговых и возможности его обогащения: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. 1982. 24 с.
- Буторин Н.В., Литвинов А.С. О течениях в Рыбинском водохранилище // Биотические аспекты изучения водохранилищ. Тр. ИБВВ. Вып. 6(9). М.-Л, 1963. С. 270–303.
- Дзюбан Н.А. Зоопланктон // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 119–130.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетняя изменчивость гидрохимических характеристик вод Главного плеса Рыбинского водохранилища // Современные проблемы исследования водохранилищ. Матер. Всероссийской научно-практической конференции. Пермь, 2005. С. 93–97.
- Иванова М.Н. Питание: состав пищи молоди и взрослых рыб // Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск, 1982. С. 60–70.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. С. 174–194.

- Кияшко В.И., Слынько Ю.В.** Структура пелагических скоплений рыб и современная трофологическая ситуация в открытых плесах Рыбинского водохранилища после вселения черноморско-каспийской кильки // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок, 2003. С. 253–272.
- Крылов А.В., Добрынин А.Э., Кияшко В.И.** Зоопланктон Рыбинского водохранилища как кормовая база рыб-планктофагов // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок, 2003. С. 174–179.
- Лазарева В.И.** Зоопланктон малых рек Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1991. 27 с.
- Лазарева В.И.** Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод. Рыбинск, 2005. С. 182–224.
- Мануйлова Е.Ф.** К изучению изменчивости *Cladocera*. I. Изменчивость *Daphnia* в оз. Балхаш // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 5. 1948. С. 595–606.
- Мануйлова Е.Ф.** Ветвистоусые рачки фауны СССР. Л., 1964. С. 284–286.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Пидгайко М.Л.** Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 203 с.
- Ривьер И.К.** Современное состояние зоопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Вып. 43(46). 1982. С. 104–111.
- Ривьер И.К.** Сравнительная морфология некоторых представителей сем. *Bosminidae* // Зоол. журн. 1989. Т. 58. Вып. 6. С. 141–146.
- Ривьер И.К.** Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. С-Пб., 1993. С. 205–233.
- Ривьер И.К.** Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль, 2000. С. 175–194.
- Ривьер И.К.** Воздействие стоков промзоны г. Череповца на качество воды и экологию зоопланктеров-доминантов пелагиали Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Вып. 4. Т. 1. Ярославль, 2008. С. 83–94.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.** Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Т. 45(48). Л., 1982. С. 69–87.

- Ривьер И.К., Литвинов А.С. Экологический подход к районированию водохранилищ Верхней Волги в зонах поступления сточных вод // Водные ресурсы. 1996. Т. 23. № 1. С. 91–105.
- Рыбинское водохранилище. Л. 1972. 363 с.
- Семенова Л.М. Некоторые данные по биологии *Bosmina coregoni* Baird. в Рыбинском водохранилище // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 17 (20). 1968. С. 21–27.
- Семенченко В.П. Закономерности функционирования ветвистоусых ракообразных при различных температурах и трофических условиях: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Минск. 1992. 45 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль. 2001. 427 с.
- Taylor D.J., Ishikane Ch R., Haney R.A. The systematics of Holarctic bosminids and a revision that reconciles molecular and morphological evolution // Limnol. Oceanogr. 2002. 47(5). P. 1486–1495.

BOSMINIDS OF RYBINSK RESERVOIR: DISTRIBUTION, LEVEL OF DEVELOPMENT STRUCTURE OF POPULATIONS, POLYMORPHISM

I.K. Rivier

Institute for Biology of Inland Waters RAS, rivier@ibiw.yaroslavl.ru

At present in the pelagal bosminids compositions — *Eubosmina longispina* and *E. coregoni* include formerly rare species — *E. crassicornis*. This species has another body-form — circular shell without mucro and very short rostrum than *E. longispina* and *E. coregoni*. *E. crassicornis* is the zooplankter — dominant in the Sheksna part — the most antropogenic disturbed zone of the Rybinsk reservoir. An intensive development of Cherepovets and its metallurgy industry influences not only eutrophication but changes of the chemical composition of water and stable increases in water mineralization. Polymorphism of *E. longispina* (changes of the body form and decrease of body length) was registered in the Main part of the reservoir. Bosminids have various structure of populations in different parts of the reservoir. The disturbance of the populations structure of bosminids depends on biology, ecology of species and antropogenic influence.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПЛАНКТОННОЙ ОСТРАКОДЫ *NOTODROMAS MONACHA* (O.F. MÜLLER) (CRUSTACEA, OSTRACODA)

© 2010 г. Л.М. Семенова

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

В течение 1986–87 гг. и 1993–94 гг. в литорали Рыбинского водохранилища проведены наблюдения за многолетней динамикой численности, структурой популяции планктонной остракоды *Notodromas monacha* (O.F. Müller). Выявлено, что данный вид является stenothermo-теплолюбивым с двумя генерациями в течение вегетационного периода. Пики численности отмечены в июне (10–15 тыс. экз./м³) и июле–августе (4–10 тыс. экз./м³). В лабораторных условиях изучены постэмбриональное развитие и другие параметры жизненного цикла рачка. Продолжительность личиночного развития составляет в среднем 36.5 дней, продолжительность жизни половозрелых особей: 20 дней самцы, 28 — самки. В течение этого времени одна самка выметывает в среднем 100 яиц за 5–10 кладок.

Введение

Notodromas monacha (O.F. Müller), 1776 — голарктический вид северного происхождения. Отмечен преимущественно в водоемах постоянного типа, а также в прудах и реках. В хорошо изученных водохранилищах Верхней и Средней Волги распространен повсеместно, коэффициент встречаемости соответственно составляет 44–65% и 38–45%. Несмотря на довольно высокую встречаемость нотодром не является доминирующим, его среднегодовая плотность в этих водоемах не превышает 1.5–3.7% общей численности остракод, что соответствует 1.7–3.5 тыс. экз./м³ с биомассой 0.09–0.95 г/м³ (Семенова 1985, 1993). Основные границы ареала *N. monacha* тесно связаны с хорошо прогреваемыми участками, наличием растительности и небольшими глубинами (0.5–2.0 м). Но и здесь ему отведены только вторые-четвертые места после *Cyclocypris laevis*, *Dolerocypris fasciata*, *Cypridopsis vidua*. На этих биотопах в период расцвета его плотность составляет 5–15 тыс. экз./м³.

биомасса — 0.32–2.75 г/м³, что соответствует 23–35% всего состава остракод.

Notodromas monacha ведет преимущественно планктонный образ жизни, плавая у самой поверхности воды брюшком вверх (подобно *Scapholeberis* Schoedler, Cladocera). Это связано с питанием рачков. Основной тип питания нотодрома — тонкая фильтрация (Storch, 1926). Впоследствии было показано, что рачки способны к грубой фильтрации и сгрызанию корма (Луферова, 1970).

Материал и методы исследования

Наблюдения проводили в 1986–87 гг. и 1993–94 гг. на постоянной неосыхающей станции в прибрежной зоне вблизи левого берега Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Грунт глинисто-песчаный, глубина 0.7–0.9 м, хорошо развита высшая растительность (рдесты, гречиха, горец земноводный). Станция защищена от волнения насыпной дамбой с одной стороны и березняком с другой.

Качественные пробы отбирались скребком с капроновым ситом № 64, количественные — ведром, объемом 10 л (предварительно взмучивалась вся толща воды). Сборы осуществляли с апреля по ноябрь включительно: в мае–июне каждые 3 дня, апреле и июле–ноябре 1 раз в неделю. *Notodromas monacha* выбирали из грунта под биноклем МБС-10 и фиксировали 70% спиртом с добавлением глицерина. При обработке фиксированного материала измеряли отдельно длину тела всех рачков, попавшихся в пробе (всего выявлено 25 размерных групп), не менее 15–30 экз. в каждой. Обработано 326 проб, промерено более 9 тыс. рачков. Для подсчета яиц в яйцевой сумке вскрыто более 500 самок. Для выявления структуры популяции и сезонной динамики вида учитывались пол, размеры, относительная численность, т.е. все количество рачков, попавшихся в пробе. Постэмбриональное развитие, плодовитость, темпа роста рачков изучены в лабораторных условиях при комнатной температуре 19–23 °С. Половозрелых особей приносили из водоема, сажали парами (самца и самку) в сосуды объемом 50 мл с профильтрованной природной или водопроводной водой (предварительно отстоявшейся). На дно сосудов помещали прокаленный песок, листочки рдеста. Кормом служили хлорелла, дисперсия пивных дрожжей, кусочки сырого картофеля. Вскоре после спаривания самки начинают откладывать яйца. Появившуюся мо-

лодь отсаживали по одному экземпляру в бюксы объемом 20–30 мл. Поставлено 270 опытов, однако много рачков погибало, не достигнув половозрелости. Весь цикл развития прослежен на 162 самках, или 60% первоначально посаженных.

Переход в каждую новую стадию сопровождается линькой. По сброшенным линичным шкуркам (промеряли не менее 20 шкурок), устанавливалась длина рачков каждой из 9 стадий. Зная длину каждой стадии в опыте, все промежуточные между ними размеры (полевые материалы) относили к той или иной стадии. В отличие от многих ракообразных, у которых линька происходит в течение всей жизни, у остракод она наблюдается только до наступления половозрелости. Процесс роста происходит в период между линькой и укреплением кутикулы (Hartmann, 1968). Период созревания особей определяли по времени между последней линькой и первым выметом яиц.

Результаты исследования и их обсуждение

По многолетним данным появление первой генерации *Noto-dromas monacha* в водоеме прослеживается по наличию в пробах (> 90%) новорожденных рачков. Обнаружены они 21 мая – 5 июня при температуре воды 15.2–15.6 °С. Весенняя генерация формируется из яиц, отложенных самками в сентябре предыдущего года. В это же время наблюдается и небольшой процент (2–5%) перезимовавших половозрелых самцов и самок. Вторая генерация нотодрома отмечена в июле–августе. Она более растянута по времени появления новорожденных рачков вследствие неодновременного созревания самок. Плотность новорожденных рачков в различные годы неодинакова, в июне она почти всегда выше (рис. 1, 2). В течение всего летнего периода популяция в водоеме состоит из молодежи на разных стадиях развития, а также взрослых самцов и самок. Соотношение полов *N. monacha* в период созревания меняется, особенно в первом поколении. Самцов всегда больше и созревают они немного раньше, находясь в непрерывном поиске половозрелых самок (рис. 3, 4). Спаривание происходит в течение двух-трех недель (хорошо видно по принесенному в лабораторию живому материалу). В конце сентября более 80% принесенного из водоема материала составляют половозрелые самки (определялось путем вскрытия створок раковин и наличием яиц в яичниках и яйцевой сумке) У вскрытых половозрелых самок из водоема в яйцевой сум-

ке насчитывалось от 15 до 35 янд. При снижении температуры воды до 11.2–5.8 °C рачки вскоре исчезают.

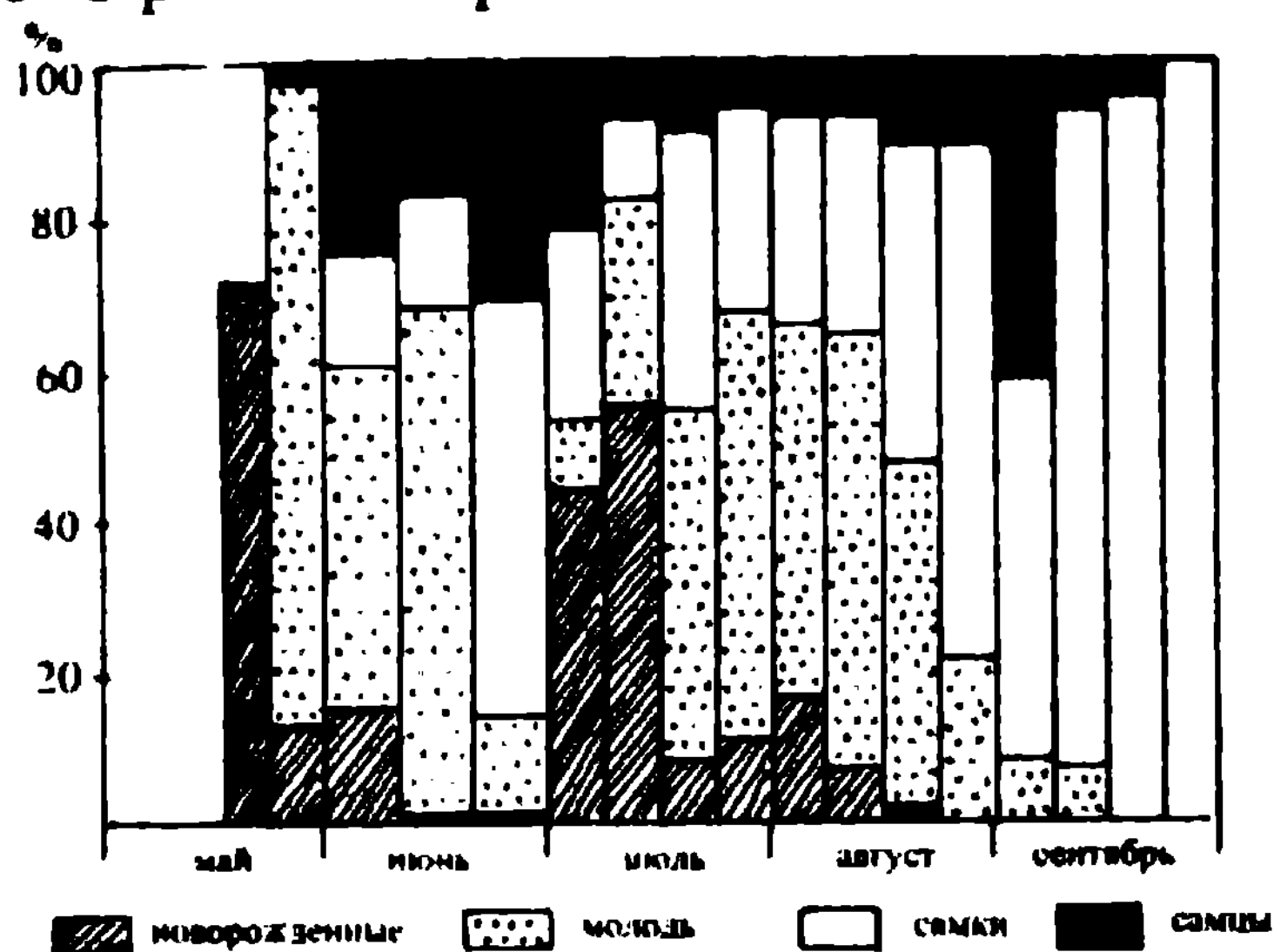


Рис. 1. Структура популяции *Notodromas monacha* в водоеме.

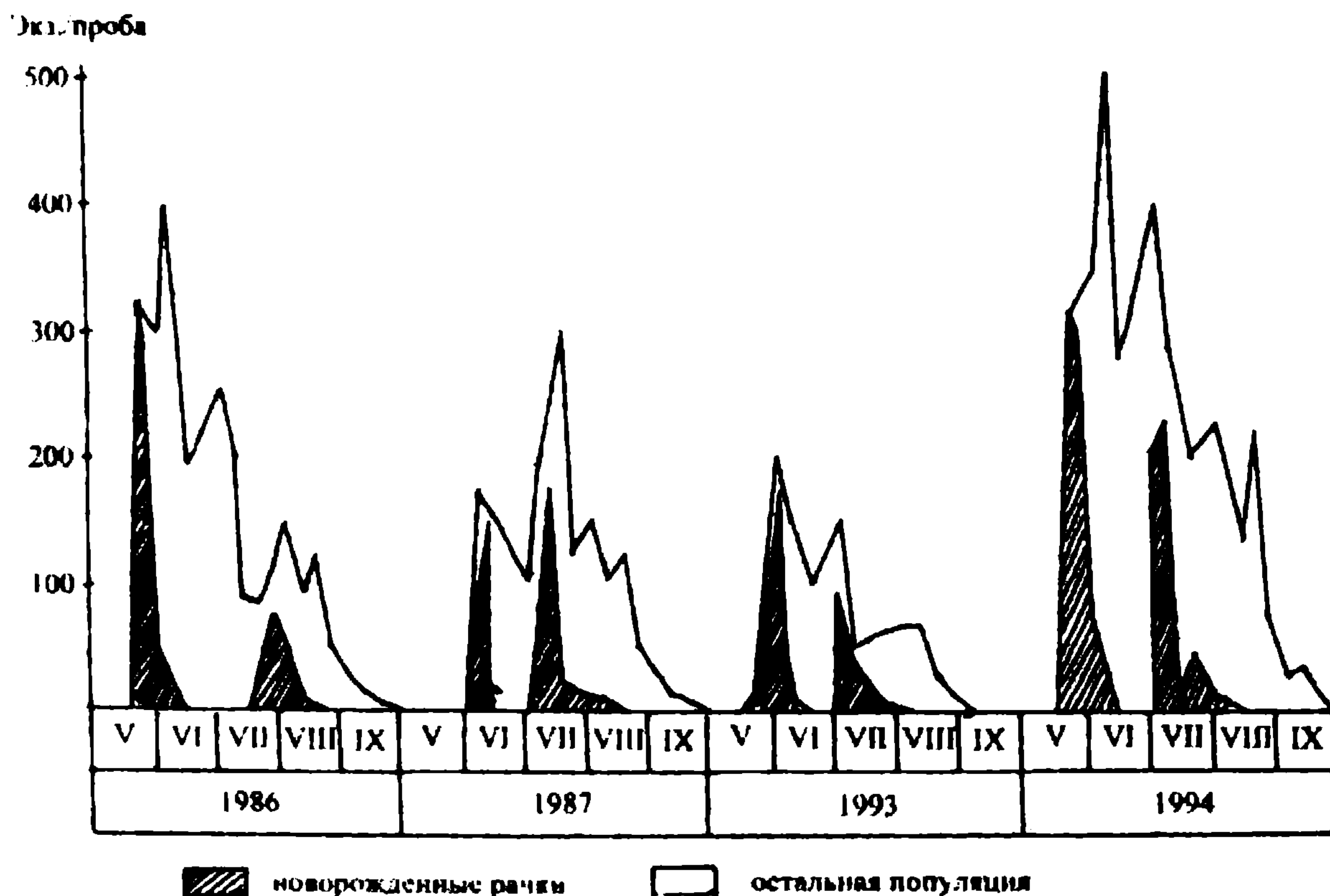


Рис. 2. Многолетняя динамика *Notodromas monacha* в водоеме.

В эксперименте из отложенных самками яиц новорожденные рачки I-й стадии появляются уже на первый-четвертый день, достигая длины 0.20 мм. Продолжительность пребывания рачков в каждой последующей стадии возрастает от линьки к линьке (табл. 1).

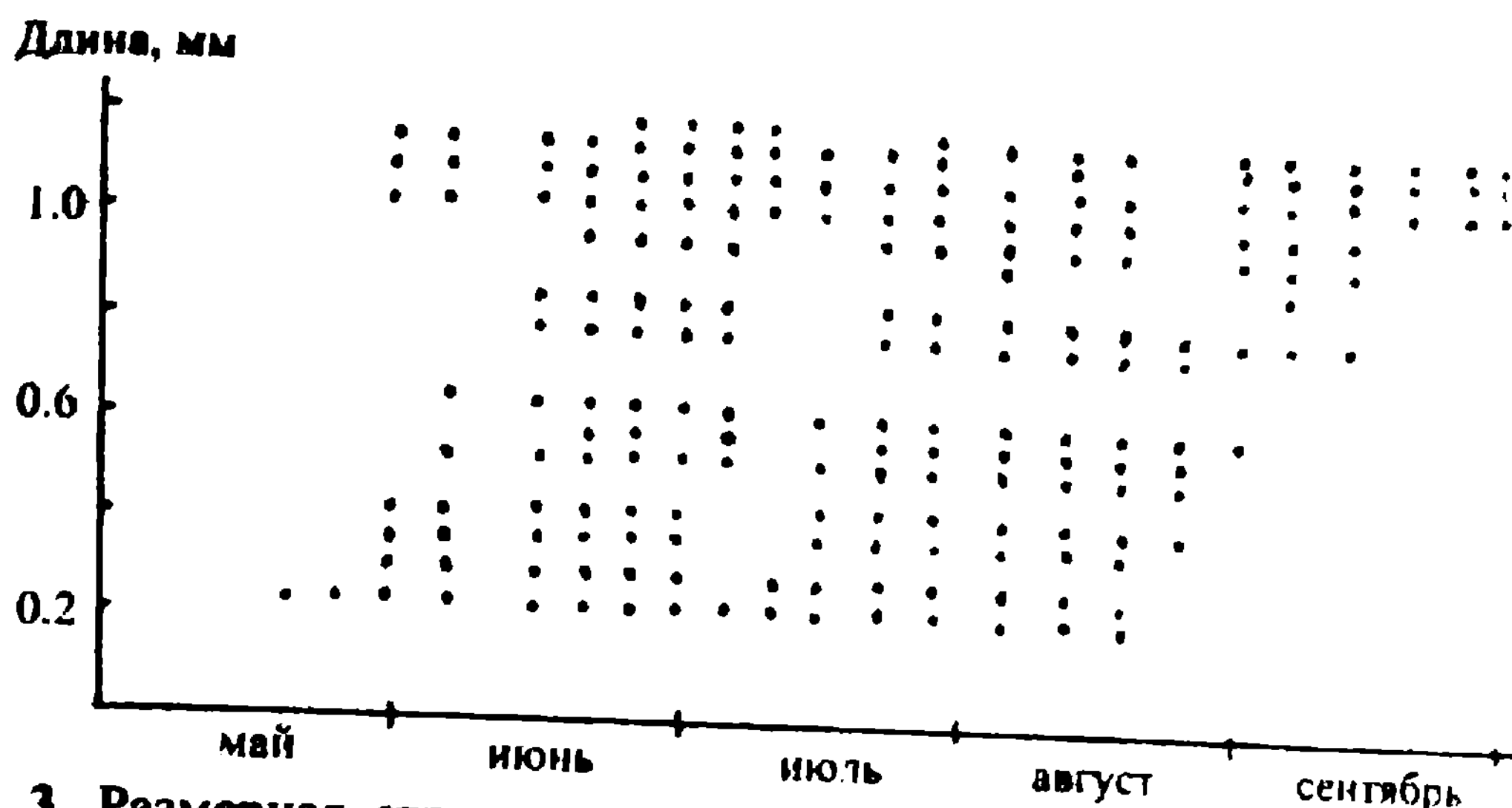


Рис. 3. Размерная структура популяции *Notodromas monacha* в течение вегетационного периода.

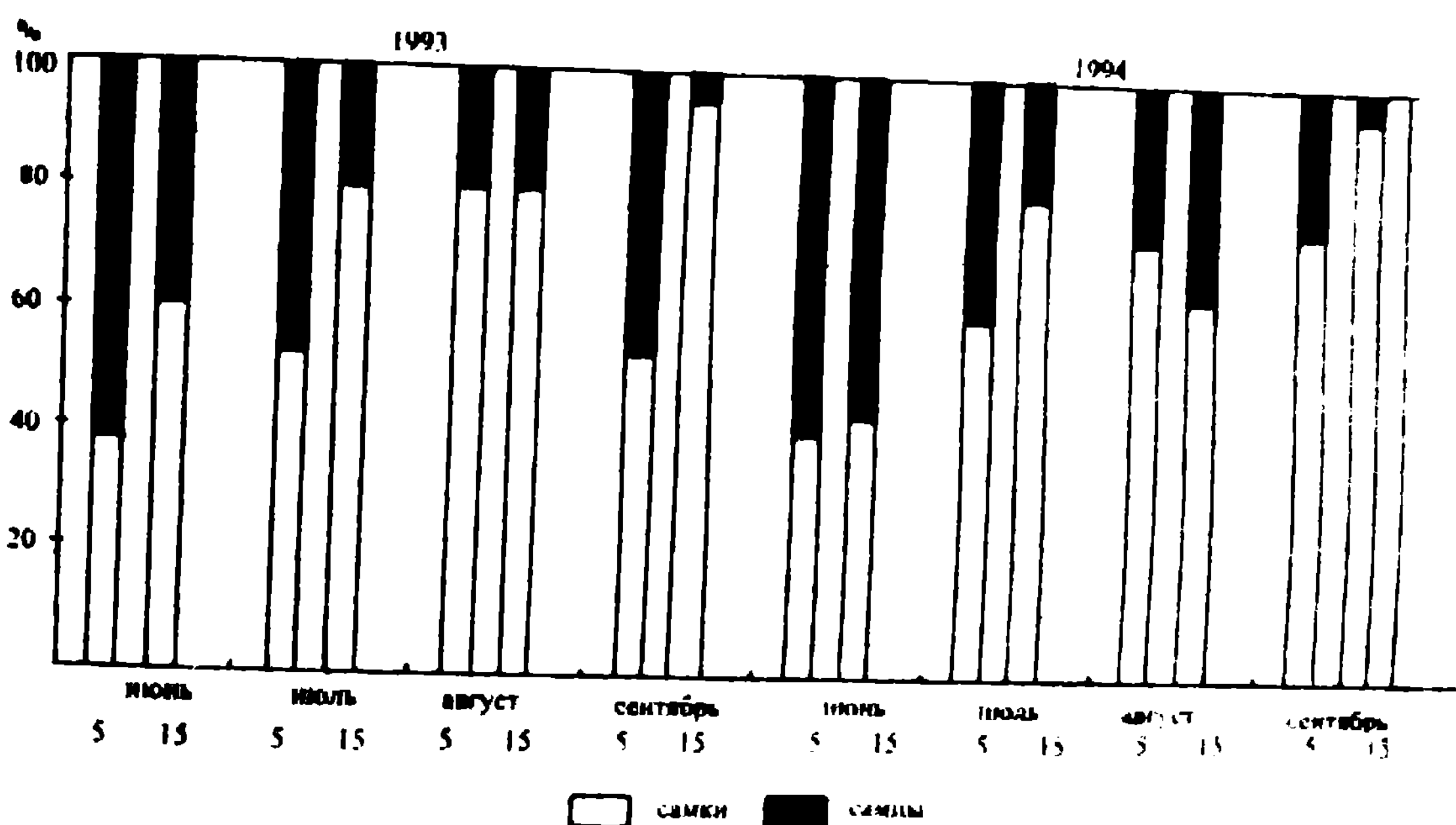


Рис. 4. Процентное соотношение самцов и самок в водоеме.

Размер нотодрома от рождения до половозрелой формы увеличивается в 5.7 раза (рис. 5). Первые 6 стадий развития рачки проходят в среднем за 18 дней, 3 остальные — за 18.5. Таким образом, весь период развития от яйца до размера половозрелой формы рачки проходят за 27–46 суток. В период созревания, т.е. на VIII–IX-й стадиях, к самкам подсаживали самцов. Через сутки или немногим более особи начинали копулировать. Часто самцы после первой копуляции погибали. Однако самкам, по-видимому, хватало спермы, поскольку все отложенные яйца нормально развивались. При вскрытии створок самки в яичнике видны яйца на разных стадиях

развития, а в рецептакуле — (*Rezeptaculum seminis*) перетекшая при копуляции сперма.

Таблица. Постэмбриональное развитие *Notodromas monacha* в полевых и экспериментальных условиях.

Стадии развития	Длина, мм, опыт	Длина, мм, поле	Продолжительность развития (дни)
яйцо	0.180 ± 0.020	—	1–4
I	0.200 ± 0.015	0.200–0.250	—
II	0.235 ± 0.015	0.250–0.275	1–3
III	0.300 ± 0.025	0.275–0.350	1–3
IV	0.375 ± 0.019	0.350–0.400	2–5
V	0.450 ± 0.015	0.450–0.475	3–5
VI	0.600 ± 0.016	0.625–0.675	3–5
VII	0.825 ± 0.025	0.850–0.900	4–5
VIII	0.925 ± 0.034	0.925–1.020	5–6
IX	1.120 ± 0.030 ♀	1.05–1.15	7–10
	1.150 ± 0.035 ♂	1.15–1.20	
Сумма			27–46

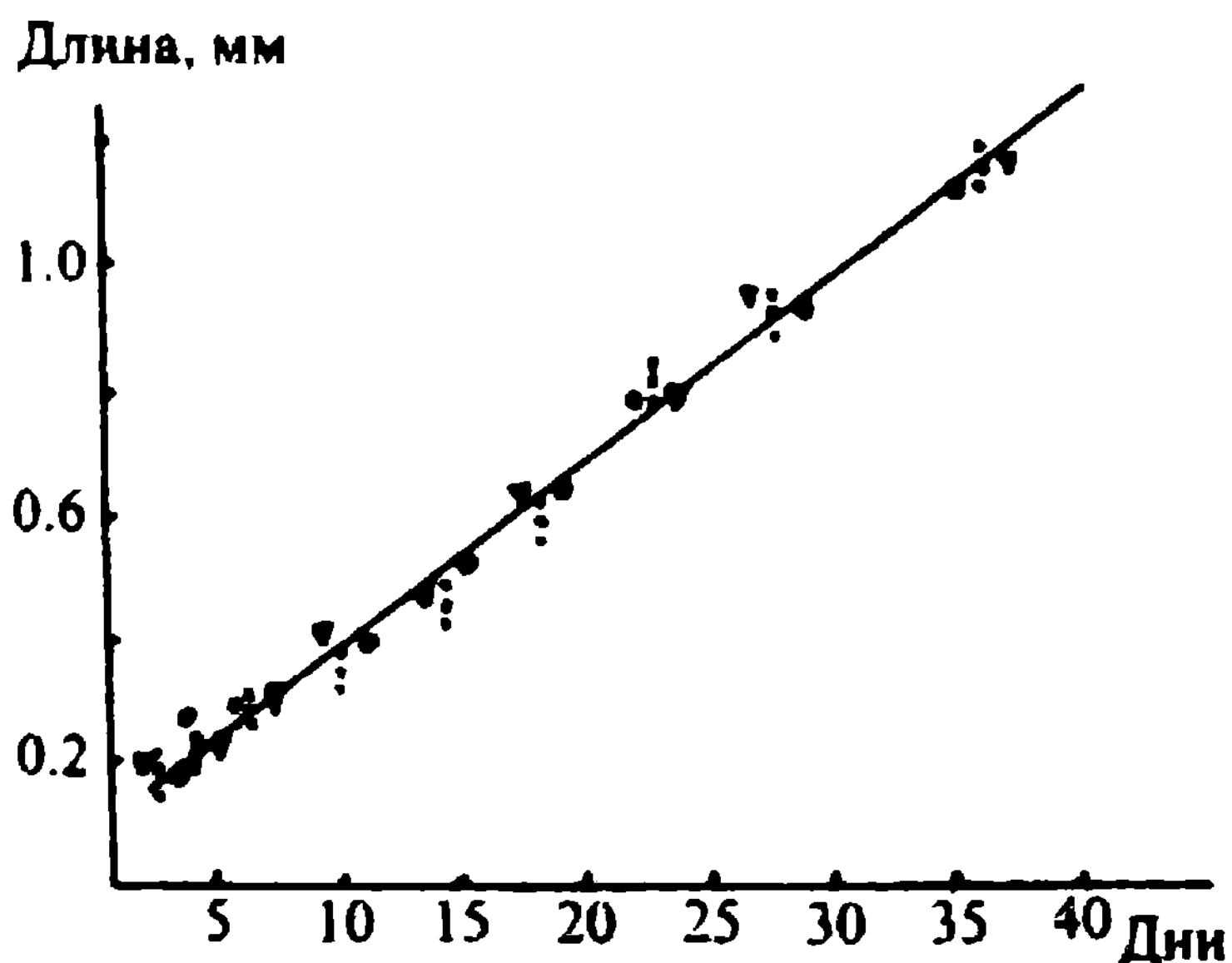


Рис. 5. Линейный темп роста *Notodromas monacha* в эксперименте.

Когда яйца поступают из яичника в яйцевую сумку, происходит их оплодотворение. Яйца желтовато-белого цвета, овальной формы. Самка откладывает их в виде цепочки на листья, стенки сосуда или на грунт. Первые пометы состоят из 10–15 яиц. Самыми большими были вторая-четвертая кладки (30–40 яиц), последующие — всего 10–20. Число яиц, произведенных самками за репродуктивный период, составляло в среднем 100 за 5–10 кладок, максимальная плодовитость ~ 150 яиц. Половозрелые особи в опытных

условиях живут 20–28 дней (соответственно самец и самка). Общая продолжительность жизни нотодрома (в экспериментальных условиях) составляла в среднем ~ 65 дней.

На основании проведенных в течение четырех лет полевых наблюдений установлено, что в прибрежье Рыбинского водохранилища *Notodromas monacha* имеет две генерации. Первая, вышедшая из зимних яиц, развивается очень короткий промежуток времени, вторая — более длительный, вследствие неодновременного созревания летних самок и порционно откладываемых ими яиц. Полученные нами сведения подтверждены и другими исследователями, изучавшими сезонную динамику остракод (и в частности *N. monacha*) в различных водоемах Европы. Большинство из них считают этот вид дициклическим (Hiller, 1972; Mallwitz, 1984; Sywula, 1974), другие полициклическим (Petkovski, 1977). Моноцикличесен он в водоемах Североморавского края (Kantorek, 1976). *N. monacha* эврипластичен к pH среды и субстрату, поскольку является плавающей или ползающей по растениям формой, но избирателен к температуре воды и биотопу. Размножение происходит при прогревании воды выше 15.5 °C.

Эмбриональное и постэмбриональное развитие нотодрома и многие вопросы его биологии изучены впервые в эксперименте. Развитие отложенных самками яиц длится от одного до четырех дней, а вылупление из скорлупы — от нескольких минут до 3–5 часов. Если самка откладывает большое количество яиц, то вылупление происходит неодновременно и в кладке наряду с пустыми створками, находится много еще не развитых яиц. По литературным данным отложенные самками яйца у большинства Cyprididae развиваются в течение 4–8 дней, что подтверждено и нашими исследованиями. У Cytheridae и некоторых морских форм от 14 до 40 дней (Elofson, 1941; Schreiber, 1922; Weigoldt, 1960).

В культуре нотодромы живут плохо. Гибель рачков (преимущественно самок) в эксперименте отмечена у старших возрастов. Причем процент гибели особей, выращенных в июне–июле значительно ниже такового в ноябре–декабре. Одной из причин, и, вероятно главной, можно считать содержание их в малом объеме воды (рачки *N. monacha* активно плавают, в отличие от ранее изученных нами, ползающих *Limnocythere*, *Candona*). Второй причиной может

быть наследственно закрепленный инстинкт исчезать из водоема в это время.

Выводы. В прибрежной неосыхающей зоне Рыбинского водохранилища *Notodromas monacha* является теплолюбивой летней формой с двумя генерациями в течение вегетационного периода. В экспериментальных условиях прослежена продолжительность жизни вида, которая составляет в среднем 60 дней, из них 36.5 дней приходится на постэмбриональное развитие, 23.5 дней живут половозрелые особи.

Список литературы

- Луферова Л.А. К вопросу о питании *Notodromas monacha* (Ostracoda) // Биол. внутр. вод. Информационный бюллетень. 1970. № 7. С. 36–39.
- Семенова Л.М. Видовой состав и распределение ракушковых ракообразных (Ostracoda) в водохранилищах Верхней Волги // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л.: Наука, 1985. С. 105–118.
- Семенова Л.М. Ракушковые ракообразные (Ostracoda) бассейна Волги // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб. Гидрометеиздат, 1993. С. 109–119.
- Elofson O. Zur Kenntnis der marinen Ostracoden Schwedens // Zool. Bidrag fran Uppsala. 1941. Bd. 19. S. 217–534.
- Hartmann G. Ostracoda // H.G. Bronns "Klassen und Ordnungen des Tierreichs". Leipzig, 1968. Bd.5. Buch 2. Teil 4. S. 409–568.
- Hiller D. Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg // Arch. Hydrobiol. Stuttgart, 1972. Bd. 40. H. 4. S. 400–497.
- Kantorek J. Ekologie lasturnatek (Ostracoda) nekterych typu stojatych vod Severomoravského kraje // Sborn. Pr. Ped. facult. Ostrave, 1976. Sv. 49. S. 5–47.
- Mallwitz J. Untersuchungen zur Ökologie litoraler Ostracoden im Schmal-Lüttauersee (Schleswig-Holstein, Germany) // Arch. für Hydrobiol. Stuttgart, 1984. Bd. 100. H. 3. S. 311–339.
- Petkovski T S. Ostracodenfauna des Mindelsees (SW-Deutschland) // Acta Mus. Maced. Scient. Nat. Skopje, 1977. T. 15(3). N. 128. P. 50–94.
- Sywula T. Malzorzaczki (Ostracoda). Fauna Slodkowodna Polski. Warszawa-Poznan, 1974. 313 s.
- Schreiber E. Beitrage zur Kenntnis der Morphologie, Entwicklung und Lebensweise Süßwasserostracoden // Zoologische Jahrbücher. Jena, 1922. B. 43. S. 485–538.
- Storch O. Über den Fangapparat eines Ostracoden // Akad. Verlagsgesellsch. Leipzig, 1926. S. 165–182.

Weigoldt P. Embriologische Untersuchungen an Ostracoden: Die Entwicklung von *Cyprideis litoralis* (G.S. Brady) (Ostracoda, Podocopa, Cytheridae) / Zool. Jahrbüch. Jena, 1960. Bd. 78. H. 3. S. 269–426.

LIFE CYCLE AND LONG-TERM DYNAMICS OF *NOTODROMAS MONACHA* (O.F. MÜLLER) (OSTRACODA, CRUSTACEA) IN RYBINSK RESERVOIR

L.M. Semenova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, semenova@ibrw.yaroslavl.ru

The Long-Term dynamics, population structure and life cycle of ostracods *Notodromas monacha* (O.F. Müller) were studied in littoral Rybinsk Reservoir during 1986–87 and 1993–94 years. The population is stenothermic-warm and formed by two generations during the season. The peaks of population density were observed in June (10–15 thous. ind./m³) and July–August (4–10 thous. ind./m³) usually. Postembryonic development *N. monacha* and other life-cycle parameters experimentally studied. The life cycle comprised about 65 days from hatching until the new eggs were deposited. 100 eggs are commonly deposited by each female.

ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СТРУКТУРЫ ЗООПЕРИФИТОНА РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ С ПОМОЩЬЮ НЕКОТОРЫХ ИНДЕКСОВ И ВОЗМОЖНОСТЬ ТИПИЗАЦИИ ЗООЦЕНОЗОВ

© 2010 г. И.А. Скальская

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д.Папанова РАН
152742 пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н,
skalskaya@ibiw.yaroslavl.ru*

На основе ряда параметров: относительного обилия доминантов и субдоминантов по численности и биомассе, числа видов, индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера (H_4 и H_6) и индекса доминирования Симпсона (SM_4 и SM_6) проведена типизация зооперифитона разнотипных водных объектов бассейна Верхней Волги (водохранилищ, озер, малых рек), подвергающихся антропогенному воздействию. Выделено три типа сообществ: моно-, би- и полидоминантный. В исследованных экосистемах отмечены все указанные типы с наиболее выраженным преобладанием моно- и бидоминантных структур и лишь в экологически благополучном оз. Плещеево по численности преимущественное развитие получали полидоминантные сообщества, причем последние по биомассе в озерах Дарвинского заповедника не зарегистрированы. При оценки экологического состояния водоемов с применением индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера необходимо использовать данные о числе видов, величине индекса доминирования и экологической валентности лидирующих видов.

Введение

В фаунистических исследованиях и для количественной оценки структуры различных биотопических группировок гидробионтов используют различные индексы (Песенко, 1982). Среди гидробиологов наиболее популярен индекс видового разнообразия Шеннона. Рассчитывая этот показатель на основе относительного обилия беспозвоночных, очень часто виды достаточно значимые, но имеющие невысокую долю в сообществе, выраженную в процентах от общих величин, не влияют на величину разнообразия.

И, наоборот, сообщества с небольшим количеством видов и равномерным распределением обилия дают довольно высокую величину индекса. Нередко различающиеся по видовому богатству и обилию беспозвоночных ценозы имеют равные величины индексов. Не всегда четко прослеживается преимущественное влияние на величину индекса Шеннона одного из двух учитываемых показателей — числа видов или характера распределения их обилия.

Цель исследований — выявить особенности структуры зооперифитона разнотипных водных экосистем на основе широко используемых индексов видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона. Проанализировать тенденции изменения этих показателей в зооценозах исследованных водоемов и водотоков. С учетом этих данных, а также числа видов в пробах, величины относительного обилия по численности и биомассе доминантов и субдоминантов выделить основные типы структур сообществ, свойственные водохранилищам, озерам и малым рекам.

Материал и методы исследования

Пробы зооперифитона собирали на протяжении 1986–2005 гг в верхневолжских водохранилищах, озерах Дарвинского заповедника и малых реках (табл. 1). Исследования проводили на 7–16 мелководных станциях в течение полевого сезона или выполняли разовые сборы. Использовали единую методику сбора, консервации и обработки качественных и количественных проб, в последнем случае применялись искусственные субстраты (деревянные брусья) (Скальская, 2002). Всего проанализировано 248 проб. Вопросы, связанные с исследованиями влияния естественных и антропогенных факторов на таксономическую структуру, уровни количественного развития, сукцессии сообществ зооперифитона подробно рассмотрены в ряде публикаций (Скальская, 1993, 2002 а, б, 2007; Скальская и др., 2006, 2007). В данной статье анализировали основные параметры структуры реальных сообществ, встречающихся в природе в разное время вегетационного периода и в разные годы. В каждой пробе определяли число видов (S) и их относительное обилие. Рассчитывали индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера (H , бит) и индекс доминирования Симпсона (SM), соответственно по численности, экз./м² (H_4 и SM_4) и биомассе, г/м² (H_6 , SM_6).

Таблица 1. Водные объекты, годы проведения работ и количество проб зооперифитона

Водные объекты	Годы исследований	Количество проб	
		количественные	качественные
Рыбинское водохранилище, Шекснинский плес	1986–1988, 1990	44	0
Приустьевые участки притоков Рыбинского водохранилища	1990	21	0
Р. Латка (приток Рыбинского водохранилища)	2003–2005	56	0
Р. Сестра (приток Иваньковского водохранилища)	2000	30	0
Верхняя Волга (от Иваньковского до речного участка Горьковского водохранилища)	1997	0	34
Горьковское водохранилище, р-н Костромской ГРЭС	1986–1987	27	0
Озера Дарвинского заповедника	1989–1990	29	0
Оз. Плещеево	1996	0	7

В целом проблема доминирования видов, таксонов, экологических групп, структуры доминирования сообществ в методологическом и методическом аспектах сложна и недостаточно разработана (Баканов, 1987). Как и в большинстве гидробиологических работ, выделение доминантов (D) и субдоминантов (SD) проводили в процентах от общего обилия всех видов в выборке из сообщества. При определении типов структуры зооперифитона использовали величины относительного обилия доминантов и субдоминантов по численности или биомассе (соответственно D_4 , D_6 , SD_4 , SD_6). Монодоминантными (МДС) считали сообщества, в которых лидирующий вид составлял $\geq 50\%$ этих показателей. При дальнейшей классификации МДС не учитывали. К бидоминантным сообществ-

вам (БДС) относили ценозы, в которых суммарная величина относительного обилия доминанта и субдоминанта составляла $\geq 50\%$. Полидоминантными (ПДС) считали оставшиеся сообщества, в которых на долю доминанта и субдоминанта приходилось $< 50\%$ численности или биомассы зооперифитона. Несмотря на условность такого подхода, в совокупности с другими структурными характеристиками сообществ предпринята попытка типизации ценозов в разнотипных водных экосистемах. В исследованных водоемах рассчитана доля каждого из выделенных типов сообществ, а также приведены средние величины числа видов, индексов видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона, причем ошибки средних величин не рассчитывали, т.к. диапазон измеряемых параметров невелик. Эти данные позволили выявить наиболее характерные типы структур зооперифитона для каждого типа водных объектов.

Результаты исследований

При расчетах индекса Шеннона-Уивера используются два показателя — число видов и характер распределения их обилия в сообществах. Совместное влияние этих параметров на величину индекса не однозначно. Очень часто сообщества, сильно различающиеся по числу видов, имеют одинаковую величину индекса или, наоборот, богатые по числу видов ценозы характеризуются крайне низкими его значениями. Для выяснения характера соотношения указанных показателей проведем анализ зависимости величины индекса видового разнообразия от числа видов, с одной стороны, и от индекса доминирования Симпсона, с другой.

Число видов и индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера в зооперифитоне исследованных экосистем. Прямой связи между этими показателями по численности зооперифитона Рыбинского водохранилища, его притоков, р. Латка, р. Сестра, Верхней Волги и озер Дарвинского заповедника не выявлено (рис 1). Ранжирование по числу видов показало значительные колебания индекса H' , а в ряде случаев обратную связь между этими величинами. Несмотря на существенные колебания индекса H' , его минимум совпал с максимальным числом видов в зооперифитоне Рыбинского водохранилища и р. Латка. Совпадение максимальных величин индекса H' и числа видов наблюдалось в зооперифитоне Верхней Волги, Горьковского водохранилища и оз. Плещеево.

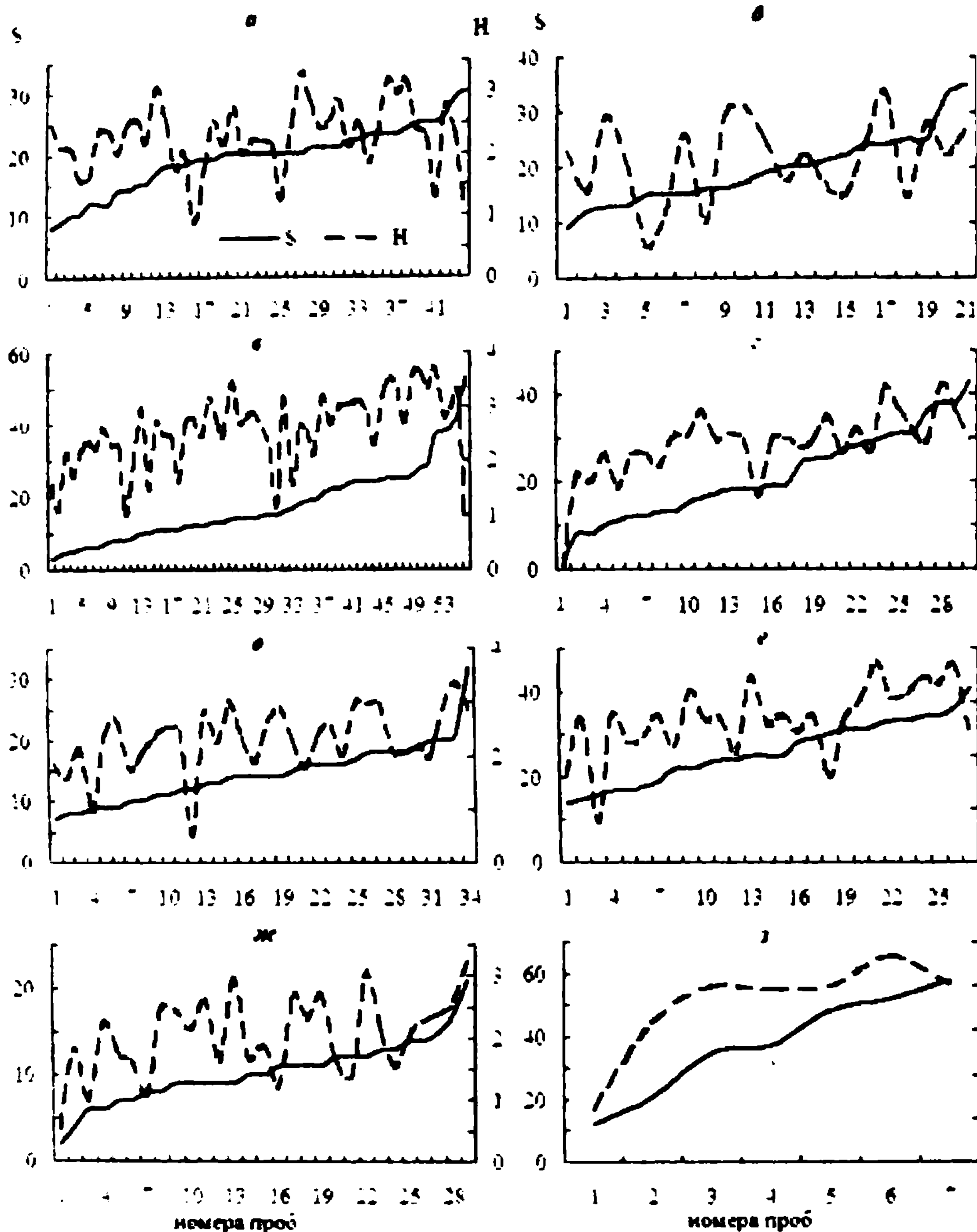


Рис. 1. Число видов (S) и индекс видового разнообразия Шеннона (H) численности зооперифитона Рыбинского водохранилища (a), его прков (б), р. Латка (в), р. Сестра (z), Верхней Волги (d), Горьковского вохранилища (e), озер Дарвинского заповедника (ж), озера Пleshceв (ранжирование по S).

Аналогичная картина с еще более резкими колебаниями H мечена и при сравнении этих показателей по биомассе (рис. 2).

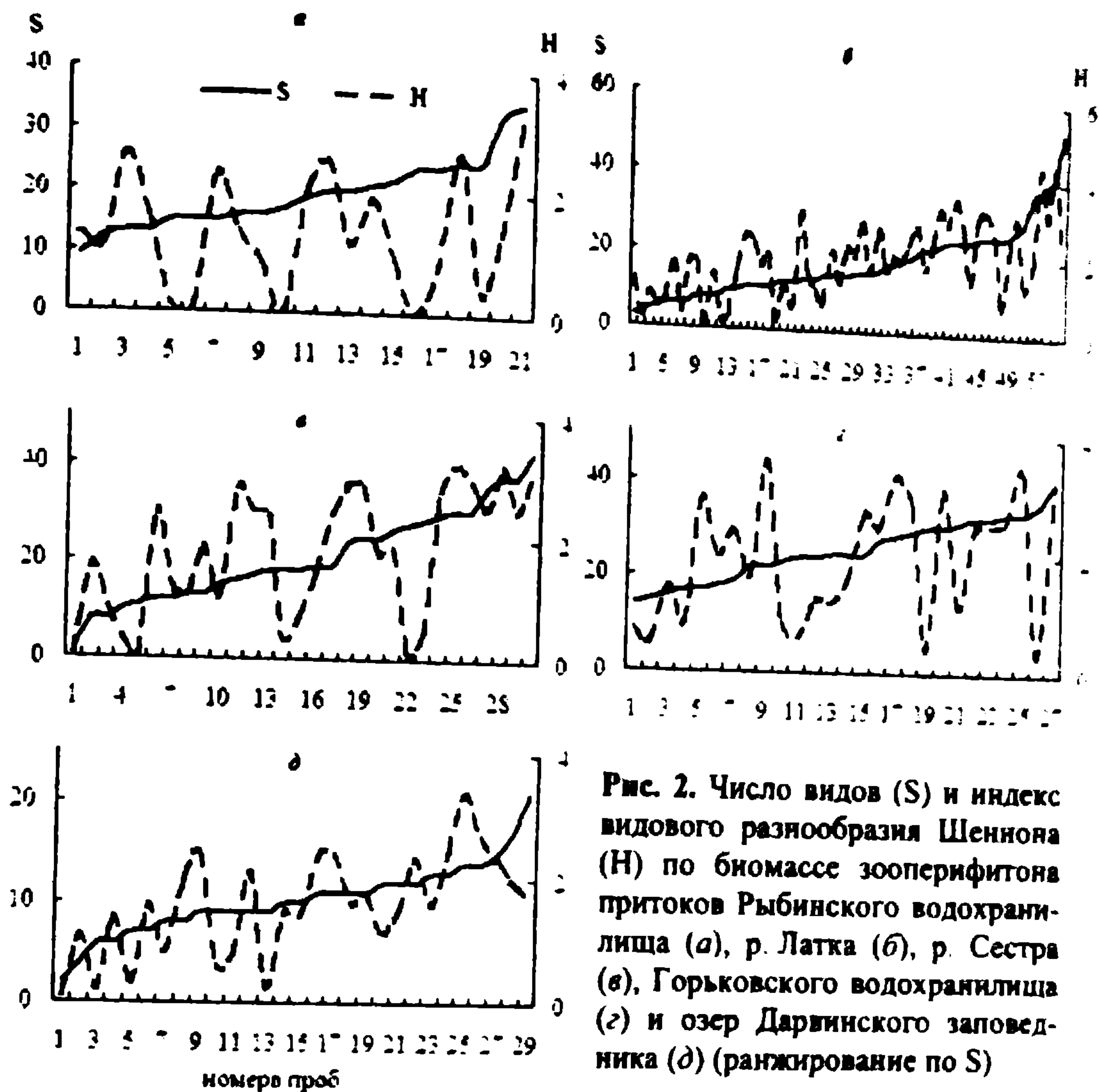


Рис. 2. Число видов (S) и индекс видового разнообразия Шеннона (H) по биомассе зооперифитона притоков Рыбинского водохранилища (а), р. Латка (б), р. Сестра (в), Горьковского водохранилища (г) и озер Дарвинского заповедника (д) (ранжирование по S)

Следовательно, тесной зависимости величин индексов H_4 и H_6 от числа видов в зооперифитоне различных водоемов в большинстве случаев не наблюдалось.

Индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера и индекс доминирования Симпсона в зооперифитоне исследованных экосистем. Ранжирование по величине индекса видового разнообразия по численности (\bar{N}_4) зооперифитона исследованных водоемов и водотоков выявило более существенное влияние на этот показатель индекса доминирования Симпсона (SM_4) (рис 3). Кривые указанных величин имели противоположную направленность. Однако во всех экосистемах при общем характере взаимосвязей между ними, их быстрое сближение и последующее расхождение наблюдалось, в основном, в близком диапазоне $H = 1.5-2.5$ и $SM = 0.3-0.5$. Сходная картина отмечена и при сравнении этих индексов по био-

массе зооценозов (рис. 4) с той разницей, что сближение кривых было медленнее.

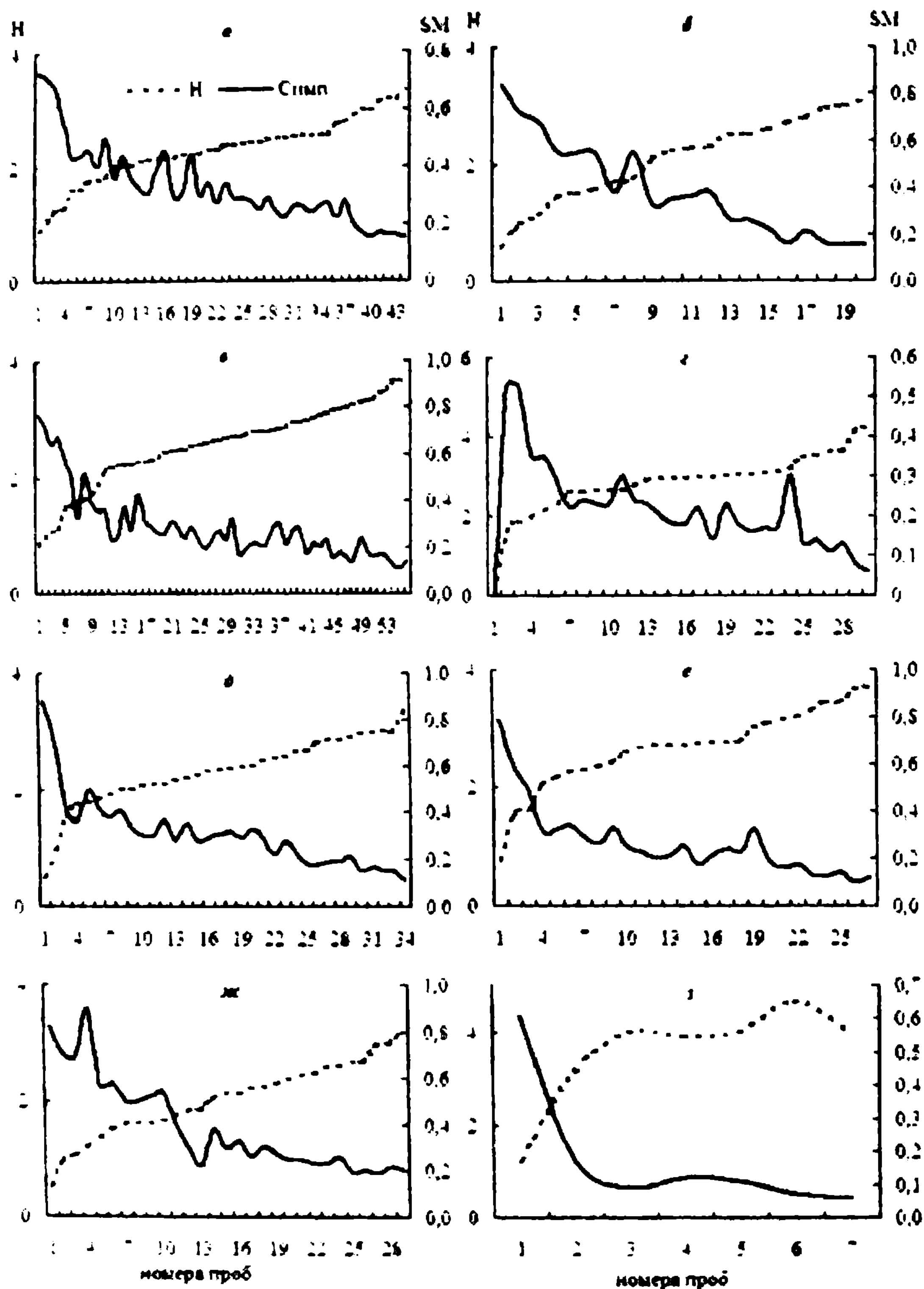


Рис. 3. Индекс видового разнообразия Шеннона (H) и индекс доминирования Симпсона (SM) по численности зооперифитона Рыбинского водохранилища (а), его притоков (б), р. Латка (в), р. Сестра (г), Верхней Волги (д), Горьковского водохранилища (е), озер Дарвинского заповедника (ж) и оз. Плещеево (з) (ранжирование по H).

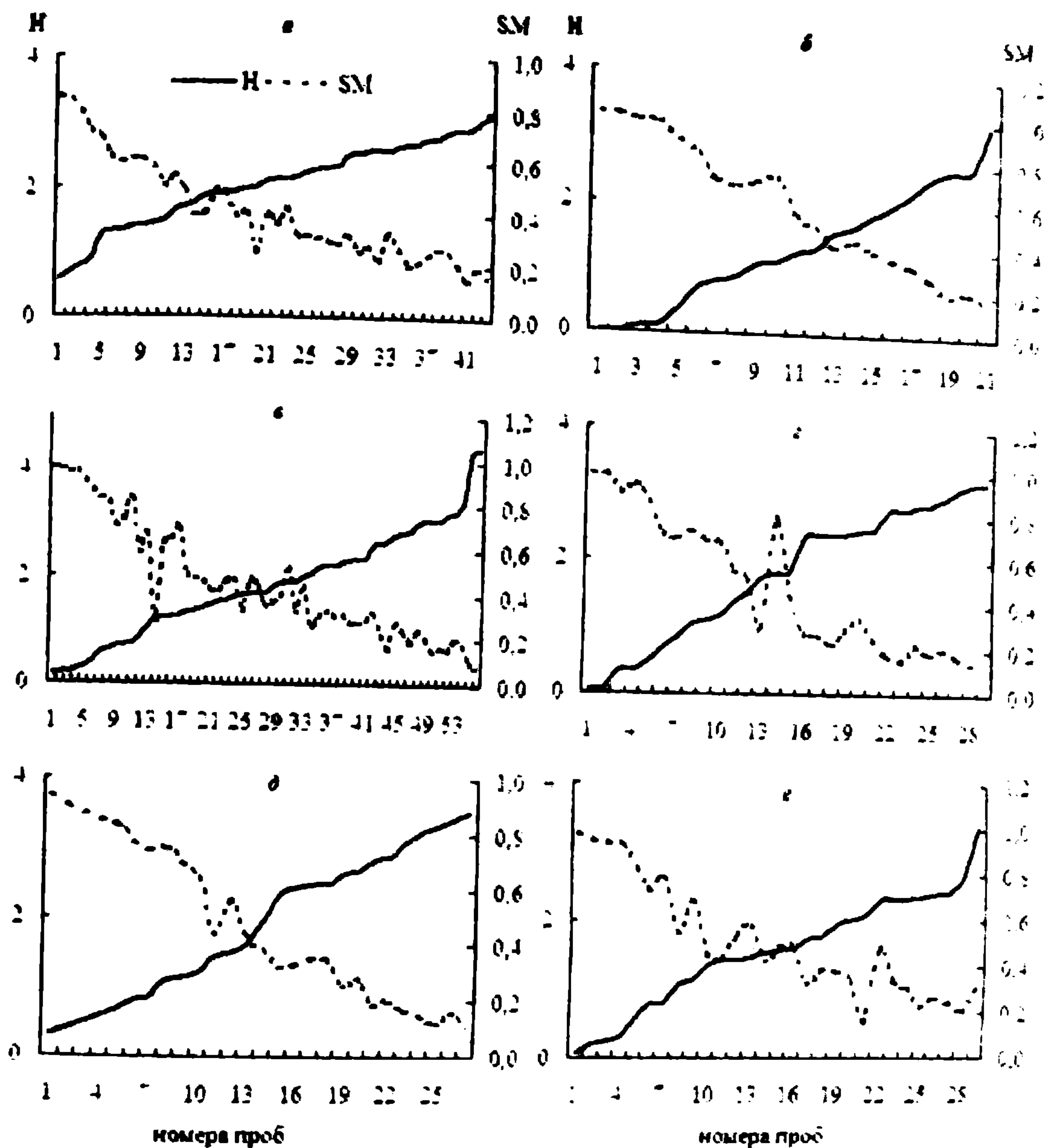


Рис. 4. Индекс видового разнообразия Шеннона (H) и индекс доминирования Симпсона (SM) по биомассе зооперифитона Рыбинского водохранилища (а), его притоков (б) р. Латка (в), р. Сестра (г), Горьковского водохранилища (д) и озер Дарвинского заповедника (е) (ранжирование по H).

В целом, характер изменений величин H и SM отражает особенности структурной организации сообществ и может служить дополнительным ориентиром при выделении типов зооценозов.

Типизация сообществ зооперифитона различных водных экосистем по ряду параметров. Учитывая большое влияние уровней доминирования отдельных видов на количественную оценку структуры зооценозов исследованных водоемов, за основу их типизации принято относительное обилие лидирующих видов в сочета-

нии с другими параметрами. Как было отмечено выше, в основе выделения монодоминантных сообществ заложено элементарное преобладание лидера, если его доля по обилию была равна или, как оказалось, в большинстве случаев превышала половину всего состава зооценоза. Этот же принцип используется и при выделении бидоминантных сообществ, но уже с участием доминанта и субдоминанта. За исключением указанных типов, остальные зооценозы считали полидоминантными.

Рыбинское водохранилище и его притоки. В водохранилище по численности зооперифитона преобладали бидоминантные и монодоминантные сообщества (табл. 2).

Таблица 2. Типизация сообществ зооперифитона Рыбинского водохранилища по различным показателям численности:

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D (≥50%)	D+SD (>50%)	D+SD (<50%)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	17 (38.6)	50–85	0	0	10–30 (21)	0.9–2.75 (1.82)	0.28– 0.73 (0.47)
Бидоминантные сообщества (БДС)	21 (47.7)	0	51.1– 84.4	0	8–25 (17)	1.99– 3.11 (2.39)	0.17– 0.36 (0.27)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	6 (13.6)	0	0	26.1– 46.8	20–27 (22)	2.87–3.31 (3.06)	0.15– 0.20 (0.16)
биомасса:							
Монодоминантные сообщества (МДС)	23 (52.3)	52.1– 92.2	0	0	8–30 (18)	0.56–2.56 (1.59)	0.31–0.85 (0.53)
Бидоминантные сообщества (БДС)	20 (45.4)	0	50.9–88.0	0	12–29 (21)	1.74–3.14 (2.7)	0.14–0.39 (0.26)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	1 (2.3)	0	0	44.8	20	2.9	0.15

Среднее число видов в зооценозах разных типов было сходным. Размах колебаний индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера (H_4) и индекса доминирования Симпсона (SM_4) наиболее выражен в монодоминантных сообществах. Средняя величина H_4 возрастала от монодоминантных к полидоминантным типам, а среднее значение SM_4 , наоборот, уменьшалось. Подобные закономерности отмечены и при типизации зооценозов по биомассе. Отличия заключались в большей доле монодоминантных и меньшей доле полидоминантных типов сообществ. В приустьевых участках

притоков водохранилища процветали монодоминантные зооценозы (табл. 3). Такой тип обусловлен лидированием типичных обрастателей — губок, мшанок, дрейссены и их комменсалов, для которых складывались благоприятные экологические условия (Скальская, 2002; Скальская и др., 2006).

Таблица 3. Типизация сообществ зооперифитона притоков Рыбинского водохранилища по различным показателям численность:

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D ($\geq 50\%$)	D+SD ($> 50\%$)	D+SD ($< 50\%$)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	11 (52.4)	52.2–91.7	0	0	9–33 (19)	0.59–2.29 (1.58)	0.35–0.84 (0.54)
Бидоминантные сообщества (БДС)	5 (23.8)	0	51.4–75.9	0	13–25 (19)	2.11–2.85 (2.56)	0.19–0.32 (0.24)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	5 (23.8)	0	0	36.7–47.3	13–35 (21)	2.70–3.35 (3.01)	0.12–0.16 (0.15)

биомасса:

Монодоминантные сообщества (МДС)	15 (71.4)	51.6–99.8	0	0	9–33 (19)	0.01–2.25 (0.90)	0.36–1.0 (0.71)
Бидоминантные сообщества (БДС)	5 (23.8)	0	55.0–86.4	0	13–25 (18)	1.60–2.63 (2.24)	0.20–0.79 (0.37)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	1 (4.75)	0	0	45.3	35	3.30	0.15

Горьковское водохранилище. Исследование зооперифитона этого водоема проводилось в зоне влияния подогретых вод, сбрасываемых Костромской ГРЭС, и за ее пределами. Искусственный подогрев воды приводил к массовому развитию колониальных беспозвоночных (мшанок) и формированию богатых многоярусных сообществ обрастателей с ярко выраженными консортивными связями. Расширялся видовой состав, увеличивались показатели обилия зооценозов, ускорялись сукцессионные процессы (Скальская, 2002). В итоге по численности зооперифитона преобладали бидоминантные и полидоминантные типы зооценозов (табл. 4). Намечалось некоторое увеличение среднего числа видов от монодоминантных к полидоминантным типам сообществ. Вследствие массового развития мшанок и высокой концентрации доминирования по

биомассе, лидировали сообщества монодоминантного типа и почти равные доли приходились на би- и полидоминантные структуры.

Таблица 4. Типизация сообществ зооперифитона Горьковского водохранилища по различным показателям численность:

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D (≥50%)	D+SD (>50%)	D+SD (<50%)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	5 (18.5)	54– 88.7	0	0	14–30 (21)	0.76– 2.43 (1.73)	0.33– 0.79 (0.51)
Бидоминантные сообщества (БДС)	15 (55.5)	0	51.9– 76.8	0	15–41 (25)	2.05– 3.21 (2.66)	0.17– 0.32 (0.24)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	7 (25.9)	0	0	31.3– 47.1	25–36 (32)	2.74– 3.72 (3.36)	0.10– 0.17 (0.13)

биомасса:

Монодоминантные сообщества (МДС)	16 (59.2)	54.7–96.8	0	0	14–36 (23)	0.31–2.49 (1.25)	0.33–0.94 (0.65)
Бидоминантные сообщества (БДС)	6 (22.2)	0	51.0–93.1	0	16–34 (24)	1.42–2.88 (2.47)	0.19–0.44 (0.28)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	5 (18.5)	0	0	35.0–47.1	22–41 (31)	3.11–3.54 (3.32)	0.11–0.17 (0.14)

Верхняя Волга. От Ивановского до озерной части Горьковского водохранилища качественные сборы проб зооперифитона проводили в основном на глубоководных станциях, поэтому число видов в пробах в среднем оказалось ниже, чем в Горьковском водохранилище, однако это не оказало существенного влияния на величины H_c и SM_c (табл. 5). Лидировали сообщества би- и монодоминантного типа.

Р. Латка. Река заселена бобрами, а в среднем течении водоток подвергался сильному загрязнению стоками сыроваренного завода, что приводило к существенным перестройкам структуры зооперифитона, но не снижало общего высокого видового богатства фауны (Скальская, 2007). В зооперифитоне не зарегистрированы дрейссена, мшанки, редки губки, которые в водохранилищах и приустьевых участках многих притоков Рыбинского водохранилища нередко лидировали. По численности в значительной мере представлены все типы зооценозов с некоторым преобладанием бидоминантных структур (табл. 6). В каждом из типов зооценозов размах колебаний числа видов в сообществах велик, а их средние величины об-

наруживали тенденцию увеличения от моно- к полидоминантным зооценозам. По биомассе наиболее представлены монодоминантные сообщества и наименее — полидоминантные. Число видов, H и SM по численности и биомассе следуют общим тенденциям изменения этих параметров, отмеченных для других экосистем.

Таблица 5. Типизация сообществ зооперифитона Верхней Волги по различным показателям численность:

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D ($\geq 50\%$)	D+SD ($> 50\%$)	D+SD ($< 50\%$)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	11 (32.4)	52.1– 93.5	0	0	7–20 (14)	0.50– 2.38 (1.84)	0.31– 0.88 (0.45)
Бидоминантные сообщества (БДС)	17 (50)	0	50.8– 89.4	0	8–32 (14)	1.56– 2.98 (2.36)	0.17– 0.41 (0.27)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	6 (17.6)	0	0	33.9– 47.8	9–21 (15)	2.66– 3.36 (2.96)	0.11– 0.18 (0.15)

Таблица 6. Типизация сообществ зооперифитона р. Латка по различным показателям численность:

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D	D+SD ($> 50\%$)	D+SD ($< 50\%$)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	19 (33.9)	50.1– 87.5	0	0	4–53 (16)	0.82– 2.94 (1.94)	0.28– 0.77 (0.44)
Бидоминантные сообщества (БДС)	25 (44.6)	0	51.7– 72.0	0	3–43 (17)	1.58– 3.31 (2.66)	0.17– 0.33 (0.24)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	12 (21.4)	0	0	34.7– 48.6	7–37 (21)	2.58– 3.71 (3.27)	0.11– 0.19 (0.15)

биомасса:

Монодоминантные сообщества (МДС)	31 (55.4)	50.3–97.7	0	0	4–37 (14)	0.16–2.61 (1.18)	0.30–0.96 (0.62)
Бидоминантные сообщества (БДС)	19 (33.9)	0	50.7–96.0	0	3–53 (20)	1.20–3.24 (2.39)	0.16–0.35 (0.26)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	6 (10.7)	0	0	29.8–48.5	13–43 (28)	3.06–4.39 (3.59)	0.08–0.18 (0.14)

Р. Сестра. Водоток находился под воздействием стоков различных промышленных предприятий г. Клина, тем не менее, отри-

цательные последствия загрязнения для фауны регистрировались локально (Скальская и др., 2007). По численности зооперифитона лидировали бидоминантные сообщества, а по биомассе — монодоминантные и бидоминантные, в последнем случае роль полидоминантных зооценозов незначительна (табл. 7).

Таблица 7. Типизация сообществ зооперифитона р. Сестра по различным показателям
численность:

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D ($\geq 50\%$)	D+SD ($> 50\%$)	D+SD ($< 50\%$)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	6 (20.0)	52.2–100	0	0	1–29 (12)	0–2.64 (1.70)	0–0.53 (0.34)
Бидоминантные сообщества (БДС)	16 (53.3)	0	51.1–73.0	0	10–43 (21)	2.33–3.20 (2.85)	0.10–0.30 (0.24)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	8 (26.7)	0	0	23.9–49.6	13–38 (26)	2.98–4.23 (3.58)	0.06–0.16 (0.12)
биомасса:							
Монодоминантные сообщества (МДС)	16 (53.3)	53.5–100	0	0	1–38 (17)	0–2.47 (0.94)	0–0.98 (0.67)
Бидоминантные сообщества (БДС)	13 (43.3)	0	51.0–70.5	0	12–43 (26)	1.75–3.20 (2.64)	0.14–0.30 (0.25)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	1 (3.3)	0	0	41.9	31	3.20	0.14

Озера Дарвинского заповедника. Водоемы расположены на заболоченной территории, характеризуются слабой минерализацией и подвергаются антропогенному закислению. Видовой состав и уровень развития зооперифитона озер значительно беднее, чем в расположенном вблизи Рыбинском водохранилище (Скальская и др., 2007). По численности и биомассе зооценозов преобладали моно- и бидоминантные типы структур (табл.8). Полидоминантные сообщества по биомассе не зарегистрированы. Несмотря на сравнительно низкое разнообразие видов величины индекса H_4 и H_6 оказались близки таковым верховневожских водохранилищ.

Озеро Плещеево Материалы собраны в прибрежье озера, кроме одной станции, которая располагалась на более глубоководных участках в водозаборном канале. Зооперифитон оказался разнообразным с большим набором видов на каждой станции, что не свой-

ственно водохранилищам, приустьевым участкам малых рек и озерам Дарвинского заповедника (Скальская, 2002).

Таблица 8. Типизация сообществ зооперифитона озер Дарвинского заповедника по различным показателям

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D ($\geq 50\%$)	D+SD ($> 50\%$)	D+SD ($< 50\%$)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	13 (44.8)	52.8–84.2	0	0	2–14 (10)	0.52–2.14 (1.47)	0.33–0.90 (0.57)
Бидоминантные сообщества (БДС)	15 (51.7)	0	51.9–84.3	0	4–17 (10)	1.84–3.02 (2.43)	0.18–0.31 (0.24)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	1 (3.4)	0	0	46.7	21	3.22	0.21
биомасса:							
Монодоминантные сообщества (МДС)	19 (65.5)	50.0–99.1	0	0	2–15 (9)	0.07–2.31 (1.13)	0.33–0.98 (0.62)
Бидоминантные сообщества (БДС)	10 (34.5)	0	52.8–87.4	0	9–21 (13)	1.77–3.38 (2.38)	0.16–0.48 (0.29)
Полидоминантные сообщества (ПДС)	0	0	0	0	0	0	0

На большинстве станций выделен полидоминантный тип структуры зооценозов (табл. 9) с максимальным для исследованных водоемов средним значением H_c и минимальным индексом SM_c .

Таблица 9. Типизация сообществ зооперифитона озера Плещеево по различным показателям

Показатель	Число проб (% от общего количества)	D ($\geq 50\%$)	D+SD ($> 50\%$)	D+SD ($< 50\%$)	Число видов (среднее)	H (среднее)	SM (среднее)
Монодоминантные сообщества (МДС)	1 (14.3)	76.8	0	0	12	1.23	0.61
Бидоминантные сообщества (БДС)	1 (14.3)	0	52.8	0	21	3.17	0.17
Полидоминантные сообщества (ПДС)	5 (71.4)	0	0	27.5–42.5	35–58 (46)	3.91–4.67 (4.12)	0.06–0.12 (0.09)

Лишь в водозаборном канале зарегистрирован монодоминантный тип зооперифитона, связанный с преобладанием в сообществе

олигохет *Nais barbata* O.F. Müller, которые в массе развивались в условиях высокой обеспеченности пищевым материалом, приносимым потоком воды, поступающем в водозаборное сооружение. Сравнение средних величин индексов видового разнообразия Шеннона-Уивера и доминирования Симпсона по величинам численности и биомассы во всех исследованных водоемах показало общую тенденцию их изменения от монодоминантных к полидоминантным структурам зооперифитона.

Как отмечалось ранее, с увеличением индекса видового разнообразия, индекс доминирования снижался. В монодоминантных сообществах средняя величина H_4 в основном колебалась от 1.47 до 1.94, а значение SM_4 , не превышало 0.61. По биомассе индекс видового разнообразия Шеннона был ниже, границы его средних значений находились в пределах 0.90–1.59, при значении SM_6 от 0.53 до 0.71. В бидоминантных сообществах средняя величина H_4 изменялась от 2.36 до 2.85 и лишь в оз. Плещеево она составляла 3.17. Индекс SM_4 был равен 0.17–0.27. Близкие значения отмечены и для H_6 , но SM_6 имел более высокие показатели — 0.25–0.37. Для полидоминантных сообществ границы изменений средних величин H_4 оказались самыми высокими 2.96–4.12, а величина SM_4 снижалась до 0.09–0.21. Аналогичные данные получены и для индексов, рассчитанных по величине биомассы.

Таким образом, к монодоминантным сообществам можно отнести зооценозы, имеющие средние величины H_4 и H_6 менее 2.0 бит с максимальными средними значениями индексов SM_4 и SM_6 . Для бидоминантных сообществ в большинстве случаев средние величины H_4 и H_6 превышали 2.0 бит, но, как правило, они были ниже 3. Величины SM_4 и SM_6 были ниже, чем в монодоминантных ценозах. Полидоминантные сообщества характеризовались более высокими средними значениями H_4 и H_6 , которые чаще всего превышали 3. Однако в отдельные периоды наблюдений в реках Латка, Сестра и оз. Плещеево отмечались максимумы H , превышавшие 4, при этом величины SM_4 и SM_6 были минимальными.

В целом, по численности везде представлены все типы зооценозов, но их соотношение варьирует. Наименее выражены полидоминантные структуры в озерах Дарвинского заповедника и наиболее значительна их доля в зооперифитоне оз. Плещеево. По биомассе полидоминантные типы зооценозов, в целом, представлены в

меньшем объеме: от максимальной доли в Горьковском водохранилище до отсутствия в озерах Дарвинского заповедника.

Обсуждение результатов

Связь между числом видов и индексом видового разнообразия Шеннона-Уивера в зооперифитоне исследованных пресноводных экосистем, в той или иной степени подверженных антропогенному воздействию, достаточно сложна и неоднозначна. Наиболее четкая положительная зависимость между этими показателями проявилась в экологически благополучном оз. Плещеево, в котором зарегистрированы самые богатые сообщества обрастателей. Полидоминантный тип структуры зооперифитона озера сочетался с максимальным числом видов, высоким индексом видового разнообразия Шеннона-Уивера и минимальным доминированием отдельных видов. В таких условиях наиболее ярко проявлялась зависимость величины индекса видового разнообразия от числа видов в зооценозах. В целом, для водоемов, не подверженных стрессорному воздействию, как правило, высокое видовое богатство зооценозов сочетается с низким доминированием отдельных видов по численности, за исключением тех случаев, когда на локальных биотопах в массе поселялась дрейссена, высокий уровень доминирования которой приводил к снижению величины индекса видового разнообразия. Иные закономерности наблюдались при оценке структуры зооперифитона по биомассе. Нередко в обрастаниях поселялись колониальные беспозвоночные (губки, мшанки), крупные моллюски, а в многолетних поселениях могли безраздельно доминировать популяции дрейссены. В таких сообществах, несмотря на обилие различных комменсалов, индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера оказывался невысоким. В данном случае, низкие величины индекса видового разнообразия могут приводить к ошибочным выводам о наличии загрязнений.

В водных объектах, подвергающихся различным видам антропогенного воздействия, как правило, отмечался рост уровня доминирования, снижение индекса видового разнообразия и соответственно увеличение доли моно- и бидоминантных типов структур зооценозов. Подобная ситуация отмечена на участках, подвергающихся загрязнению органическими веществами (р-н г. Череповец в Рыбинском водохранилище; р. Латка в зоне стоков сыроваренного завода), однако низкие величины индекса видового разнообразия Шеннона-

Уивера зарегистрированы при максимальном числе видов и высоком доминировании отдельных видов. В закисленных озерах Дарвинского заповедника снижение общего видового богатства зооперифитона существенно не повлияло на величины индекса разнообразия. Преобладание моно- и бидоминантных типов сообществ при отсутствии в сообществах дрейссены и колониальных беспозвоночных, характерных для водоемов с нейтральной реакцией среды, свидетельствует о преимущественном развитии ацидотолерантных видов, способных адаптироваться к низким значениям pH.

Принятая типизация сообществ зооперифитона на основе относительного обилия доминантов и субдоминантов показала, что во всех типах сообществ размах колебаний индексов видового разнообразия Шеннона-Уивера и индексов доминирования Симпсона значителен, причем сходные величины этих показателей присутствуют во всех типах зооценозов. Такое перекрывание связано с тем, что в монодоминантном типе для выделения статуса доминанта принята величина $\geq 50\%$ численности или биомассы беспозвоночных. Диапазон ее изменений велик (50–100%). В бидоминантных сообществах в связке доминант + субдоминант величины их совместного обилия также велики (50.7–93.1%), поэтому резких границ между выделенными сообществами по числу видов, индексам разнообразия и доминирования не наблюдалось. Наиболее заметны различия между выделенными типами сообществ по минимальным и средним величинам использованных индексов.

Ранжирование по величине индексов видового разнообразия Шеннона и соответствующим показателям индексов доминирования Симпсона показывают противоположную направленность хода кривых, которая указывает на возможные варианты типов сообществ. В начале ряда располагались монодоминантные ценозы с низкими значениями H и высокими SM. Полидоминантные сообщества находятся в конце хода кривых с наиболее высокими величинами H и минимальными SM. Переходный бидоминантный тип занимал среднюю часть шкал.

На ограниченных по площади твердых субстратах можно проследить самые разнообразные варианты структур зооценозов. Монодоминантный тип формировался как на ненарушенных биотопах с достаточно выраженными консортивными связями внутри сообществ, так и в зооценозах с доминированием отдельных видов, то-

лерантных к разного рода загрязнениям. Полидоминантный тип, связанный с высоким разнообразием и мозаичностью формировавшихся сообществ, как правило, характерен для экологически благополучных биотопов. Промежуточное положение занимает переходный бидоминантный тип.

Заключение

В исследованных водных объектах выделено три типа сообществ зооперифитона: моно-, би- и полидоминантный. По численности зооперифитона отмечены все указанные типы с наиболее выраженным преобладанием моно- и бидоминантных структур и лишь в экологически благополучном оз. Плещеево преимущественное развитие получали полидоминантные сообщества. По биомассе наиболее выражено преобладание монодоминантных типов и низкая доля полидоминантных до полного их отсутствия в зооперифитоне закисленных озер Дарвинского заповедника.

Границы значений индексов видового разнообразия Шеннона и доминирования Симпсона в разных типах сообществ перекрывались. Различия между указанными типами наиболее выражены по минимальным и средним величинам индексов разнообразия и доминирования по численности или биомассе зооценозов.

Прямой зависимости величины индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера (H_4 и H_6) от числа видов в зооперифитоне исследованных экосистем, подвергающихся наибольшему антропогенному воздействию, как правило, не отмечалось. Однако в экологически благополучном оз. Плещеево при высоком видовом богатстве фауны, наличии оксифилов и отсутствии сапробионтов положительная связь между этими показателями наиболее выражена.

В зооперифитоне исследованных водоемов и водотоков выявлена сопряженная зависимость между индексами видового разнообразия Шеннона-Уивера (H_4 и H_6) и доминирования Симпсона (SM_4 и SM_6), которая имела противоположную направленность: увеличение первого из них приводило к уменьшению второго. В большинстве случаев превалирующее влияние на величину индекса видового разнообразия оказывала величина индекса доминирования по сравнению с числом видов в зооценозах.

Низкие показатели индекса видового разнообразия по численности или биомассе зооперифитона в сочетании с высокими значениями индекса доминирования характерны как для зооперифитона

незагрязненных участков с доминированием типичных обрастателей — губок, мшанок, дрейссены, так и зон загрязнения с иными лидерами, среди которых сапробиотические и ацидотолерантные виды личинок хирономид, олигохет, нематод и других беспозвоночных.

Для оценки состояния водоемов и водотоков по зооперифитону с применением индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера необходимы сведения о числе видов, индексе доминирования и экологической валентности лидирующих видов, т.к. его низкие величины не всегда отражают наличие и характер загрязнений.

Список литературы

- Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // ИБВВ АН СССР, 1987. 63 с. – Деп. в ВИНТИ. 08.12.87. № 8593-B87.
- Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
- Скальская И.А.* Современное состояние зооперифитона Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. С. 94–107.
- Скальская И.А.* Структура зооперифитона оз. Плещеево // Биология внутр. вод. 2002. № 4. С. 102–104.
- Скальская И.А.* Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод РАН. 2002. 256 с.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Сравнение трофической структуры сообществ зооперифитона и зообентоса верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 85–92.
- Скальская И.А., Жгарева Н.Н.* Сравнительный анализ структур зооперифитона и зообентоса слабоминерализованных озер Дарвинского заповедника // Биология внутр. вод. 2007. № 1. С. 87–94.
- Скальская И.А.* Изменение структуры зооперифитона малой реки в связи с поселениями бобров // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 71–75.
- Скальская И.А., Баканов А.И., Флеров Б.А.* Зооперифитон и зообентос малой реки и влияние на них антропогенной нагрузки // Биология внутр. вод. 2007. № 3. С. 56–64.

PARAMETRIC ESTIMATION OF ZOOPERIPHYTON STRUCTURE IN DIFFERENT TYPE WATERBODIES USING SOME INDICES AND A POSSIBILITY OF ZOOCENOCES TYPIFICATION

I.A. Skalskaya

Institute for Biology of Inland Waters RAS, skalskaya@ibiw.yaroslavl.ru

Zooperiphyton in different type waterbodies of the Upper Volga basin (reservoirs, lakes, small rivers) subjected to anthropogenic impacts is typified using a number of parameters: relative abundance of dominants and subdominants by number and biomass, number of species, Shannon-Weaver species diversity index and Simpson index of domination. Three types of communities are distinguished: mono-, bi- and polydominant. All the types are recorded for the investigated waterbodies with the most expressed predominance of mono- and bidominant structures. Only in ecologically safe Lake Pleshcheevo the most developed by number are polydominant communities, though by biomass they are not found in lakes of the Darwin Reserve. In assessing the ecological status of a waterbody using the Shannon-Weaver species diversity index it is essential to use data on the number of species, the value of the dominance index and the ecological valence of leading species.

ОЛИГОХЕТЫ В ПЕРИФИТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ, ОЗЕР И МАЛЫХ РЕК БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2010 г. И.А. Скальская

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

В зооперифитоне исследованных водоемов и водотоков зарегистрировано 39 таксонов олигохет, относящихся в основном к сем. Naididae. При отсутствии прямого ингибирующего воздействия на червей множества естественных и антропогенных факторов, важнейший из них — трофический. В зооперифитоне малых рек, подвергающихся сильному загрязнению промышленными отходами, олигохеты оказывались менее конкурентноспособными, чем полисапробные личинки хирономид. При чрезмерном подогреве воды тепловыми электростанциями, закислении озер, а также в естественных условиях водотоков с ограниченными пищевыми ресурсами отмечена тенденция развития видов олигохет с мелкими индивидуальными размерами, что может служить одним из возможных вариантов их адаптивных реакций к экстремальным ситуациям.

Введение

Олигохеты занимают литоральные и профундальные ниши водоемов и нередко по видовому богатству и обилию входят в число лидеров фитофильных, перифитонных и донных сообществ. Высокое разнообразие червей характерно для прибрежных зон различных водоемов, а также водотоков. Велика их роль в оценке экологического состояния водоемов и водотоков. Около 50% таксонов олигохет 400 рек 8 стран ЕС имеют индикаторное значение (большее, чем обычно считали), которое продолжает уточняться с учетом их экологических оптимумов (Verdonschot, 2006).

Приуроченность червей к различным биотопическим группировкам беспозвоночных неодинакова, как правило, в перифитоне преобладают мелкие, в основном представители сем. Naididae, а в бентосе — более крупные олигохеты из сем. Tubificidae, при этом видовое богатство первых часто выше, чем вторых. Так, в зообентосе и зооперифитоне водоемов-охладителей Украины и Польши, в водотоках раз-

личных регионов по видовому богатству среди общего состава обнаруженных видов червей преобладали представители сем. Naididae (Афанасьев, 2001; Батурина и др., 2006; Pavelescu, 2005).

Вопрос о роли малощетинковых червей в перифитоне и бентосе водоемов разного типа бассейна Верхней Волги разработан недостаточно. Эта группа беспозвоночных наиболее изучена в макрозообентосе, но методические ограничения позволяют исследователям учитывать только крупных червей, принадлежащих в основном к сем. Tubificidae. Значительно меньше сведений о мелких олигохетах из семейств Aeolosomatidae и Naididae, вместе с молодью тубифицид, отнесенных к мейобентосу.

Цель исследований: на основании результатов многолетнего изучения зооперифитона верхневолжских водохранилищ и их притоков, озер Дарвинского заповедника и оз. Плещеево выявить современный таксономический состав, количественное развитие, относительное обилие и влияние различных естественных и антропогенных факторов на структуру сообществ олигохет в зооценозах обрастаний.

Материал и методы исследований

С 1977 по 2005 гг. проводили исследования зооперифитона водоемов и водотоков бассейна Верхней Волги, значительно различающихся по уровню минерализации. В 1980–90-х годах прошлого столетия в верхневолжских водохранилищах этот показатель довольно существенно изменялся при средней величине 236 мг/л (Экологические проблемы..., 2001). Озера Дарвинского заповедника в связи с высокой степенью заболоченности водосборных бассейнов, наличием мощных торфяников, значительной промывистостью верхнего слоя почв характеризуются низкой минерализацией воды, сумма основных ионов составляет от 9.8 до 100, в основном 30 мг/л (Комов и др., 1994). В отличие от озер Дарвинского заповедника вода в оз. Плещеево слабощелочная, цветность невысокая, содержание солей достигает 300 мг/л (Экосистема озера..., 1989). Минерализация воды р. Латка варьирует от 280 до 660 мг/л. По длине реки она неоднородна — минимальна в заболоченном верховье, максимальна — в верхнем течении с грунтовым питанием и с последующим снижением к устью. Сброс стоков сыроваренного завода приводил к локальному повышению суммы ионов (Цельмович и др., 2007). Уровень минерализации вод р. Сестра изменяется

в пределах 432–640 мг/л. Водоток находится под сильным влиянием стоков промышленных предприятий г. Клин (Крылов и др., 2003).

В Ивановском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах и их притоках, озерах Дарвинского заповедника и малых реках качественные и количественные пробы зооперифитона собирали с различной периодичностью с естественных субстратов (затопленной древесины, камней, антропогенных сооружений), а также с помощью метода искусственных субстратов, причем в последнем случае применялись деревянные брусья (Скальская, 2002). В данной статье приводится общий список видов олигохет, обнаруженных в исследованных водных экосистемах. Анализ структуры доминирующих комплексов и уровней количественного развития червей выполнен на основе данных, полученных в период максимального развития зооперифитона (август – сентябрь). Для озер Дарвинского заповедника и водохранилищ средние величины численности и биомассы олигохет получены с 2–3-х горизонтов, в малых реках с небольшими глубинами червей собирали с придонных горизонтов. Численность и биомассу беспозвоночных рассчитывали на 1 м². На глубоководных станциях от Ивановского до озерной части Горьковского водохранилища качественные пробы зооперифитона собирали примерно с равной площади судоходных буев, при этом учитывали численность и биомассу червей в одной пробе. В зооперифитоне оз. Плещеево на различных субстратах относительное обилие олигохет рассчитывали по численности.

Результаты исследований

В перифитоне исследованных водоемов и водотоков обнаружено 39 таксонов олигохет, в основном представители сем. Naididae (табл. 1). Широкое распространение имели черви *Chaetogaster diastrophus*, *Ch. diaphanus*, *Stylaria lacustris*, *Nais barbata*, *N. variabilis*, *N. pardalis*, *N. pseudobtusa*, *N. communis*. Из перечисленных видов в водохранилищах, их притоках и оз. Плещеево наиболее значительна роль червей *Nais barbata*, которые часто доминировали среди олигохет, как на естественных биотопах, так и участках, загрязняемых бытовыми стоками городов. Однако в р. Латка этот вид редок. Черви *Stylaria lacustris* преимущественное развитие получали в перифитоне озер Плещеево и Сенежское, но не найдены или были редки и малочисленны в малых реках, глубоководных участ-

ках верхневолжских водохранилищ и озерах Дарвинского заповедника.

Таблица 1. Таксономический состав олигохет в зооперифитоне водохранилищ, озер и малых рек бассейна Верхней Волги*

Таксономический состав	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Aeolosoma</i> sp.	0	+	0	0	0	0	0
<i>A. niveum</i> Leydig	0	0	0	+	0	0	0
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen)	0	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. diastrophus</i> (Gruithuisen)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. langi</i> Bretscher	+	0	+	0	0	0	0
<i>Ch. crystallinus</i> Vejdovsky	0	0	0	+	0	0	0
<i>Ch. limnaei</i> Baer	0	0	0	0	0	+	0
<i>Pristina longiseta</i> Ehrenberg	+	0	+	0	0	+	+
<i>P. breviseta</i> Bourne	0	0	0	+	0	0	+
<i>P. foreli</i> Piguet	0	0	0	+	0	+	0
<i>P. bilobata</i> (Bretscher)	0	+	+	0	0	0	+
<i>P. amphibiotica</i> Lastočkin	0	0	0	+	0	+	0
<i>P. rosea</i> (Piguet)	0	0	0	0	0	+	0
<i>Homochaeta naidina</i> Bretscher	0	0	+	0	0	0	0
<i>Stylaria lacustris</i> (Linnaeus)	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin)	0	0	+	0	0	0	0
<i>Ripistes parasita</i> (Schmidt)	+	+	+	+	0	0	+
<i>Ophidonais serpentina</i> (O.F. Müller)	+	+	0	0	+	+	+
<i>Dero obtusa</i> d'Udekem	+	+	+	+	0	+	+
<i>D. digitata</i> (O.F. Müller)	0	+	0	+	0	+	+
<i>D. dorsalis</i> Ferroniere	0	+	0	0	0	+	0
<i>Slavina appendiculata</i> (d'Udekem)	+	0	0	0	0	+	0
<i>Aulophorus furcatus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	0	0	+	+
<i>Vejdovskyella comata</i> (Vejdovsky)	0	+	+	+	0	0	+
<i>Nais barbata</i> O.F. Müller	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. variabilis</i> Piguet	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. pardalis</i> Piguet	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. bretscheri</i> Michaelsen	0	+	+	0	+	+	+
<i>N. pseudobtusa</i> Piguet	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. pseudobtusa</i> Piguet	0	+	+	0	0	+	+
<i>N. elinguis</i> O.F. Müller	0	0	+	0	0	0	0
<i>N. behningi</i> Michaelsen	0	0	+	0	0	0	0
<i>N. communis</i> Piguet	+	+	+	0	+	+	+
<i>N. simplex</i> Piguet	0	0	0	0	0	+	0
<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky)	0	0	0	0	+	0	0
<i>Enchytraeus albidus</i> Henle	+	+	0	+	0	0	0
<i>Enchytraeidae</i> (gen.sp.)	0	0	0	0	0	+	+

Таксономический состав	I	II	III	IV	V	VI	VII
<i>Lumbriculus variegatus</i> (O.F. Müller)	0	0	0	+	0	0	0
<i>Aulodrilus pluriseta</i> (Piguet)	0	0	0	0	0	+	0
<i>Tubifex tubifex</i> (O.F. Müller)	0	0	0	0	0	0	+
Всего	39	15	20	18	11	24	21

Примечание. * Водохранилища: I — Ивановское, II — Рыбинское, III — Горьковское; озера: IV — Дарвинский заповедник, V — Плещеево; малые реки: VI — Латка (приток Рыбинского водохранилища), VII — Сестра (приток Ивановского водохранилища).

В водоемах Севера Европы всех лимнических типов — от олиготрофных до дистрофных — этот вид встречался только в литорали и не обнаружен в кислых озерах (Попченко, 1988). Черви *Ripistes parasita* входили в число доминантов в зооперифитоне прибрежных участков Волжского и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища, нейтральных озерах Дарвинского заповедника, но не зарегистрированы в оз. Плещеево, глубоководных участках Верхней Волги и малых реках. К редким видам следует отнести, прежде всего, олигохет *Aeolosoma niveum*, *Chaetogaster crystallinus*, *Lumbriculus variegatus*, обитавших в слабоминерализованных озерах Дарвинского заповедника. Только в р. Латка на биотопах, где встречались брюхоногие моллюски отмечены олигохеты *Chaetogaster limnaei*, кроме того, к числу редких относятся *Nais simplex*, последние в р. Сестра не обнаружены. В зонах сильного антропогенного воздействия в небольшом количестве появлялись бентосные виды — *Aulodrilus pluriseta* (р. Латка) и *Tubifex tubifex* (р. Сестра), которые не живут в перифитоне незагрязненных вод. Единичные находки *Notochaeta naidina* зарегистрированы в Горьковском водохранилище в районе Костромской ГРЭС. В водосбросном канале с высокими скоростями течения и подогревом воды до 23.0 °C в зооценозах обнаружен реофил *Nais behningi*. Этот вид живет преимущественно в реках с быстрым течением, на песчаных и каменистых грунтах, считается холодолюбивым, но в водах Севера не имеет широкого распространения (Попченко, 1988).

Водоохранилища и приустьевые участки притоков. В процессе формирования фауны и возрастания трофического статуса верхневолжских водохранилищ происходило расширение видового разнообразия олигохет и увеличение их роли в зооперифитоне. В 1959 г. в Главном плесе Рыбинского водохранилища в обраста-

ниях затопленных лесов было найдено 9 видов олигохет из семейств Aeolosomatidae и Naididae с крайне низкой средней численностью — 42 экз./м² и биомассой 0.23 г/м² (Луферов, 1963). Среди них присутствовали черви *Ripistes parasita*, *Stylaria lacustris*, *Nais barbata* и др. В 1977 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (р-н пос. Борок) в открытом и закрытом побережье в зооперифитоне развивалось всего два вида червей — *Ripistes parasita* и *Nais barbata* (табл. 2), но уже с более высоким обилием: численность достигала 21.6 тыс. экз./м² (38% от общей), биомасса — 0.79 г/м² (14.6% от общей). В 1988 г. сходная ситуация отмечалась в Шекснинском плесе. На участках выше г. Череповца относительная роль олигохет была близка таковой в Волжском плесе. В зоне влияния бытовых стоков города расширялся видовой состав, резко возрастала численность, биомасса и относительная доля червей в зооперифитоне, усиливалась роль олигохет *Nais barbata*, в результате чего развивалось сообщество, в котором 83.8% общей численности и 63.0% общей биомассы приходилось на этих червей. Формировался специфический наидидный тип сообщества (Скальская, 2002). На участках, подвергающихся сильному влиянию промышленных стоков (р. Кошта), олигохеты не обнаружены, в бедных зооценозах присутствовали нематоды и личинки хирономид.

В приустьевых участках притоков Главного плеса Рыбинского водохранилища на затопленной древесине развивались богатейшие сообщества с доминированием беспозвоночных-фильтраторов — мшанок, губок и дрейссены. В таких зооценозах на ряде биотопов по сравнению с Волжским плесом увеличивалась численность и биомасса олигохет, черви *Nais barbata* еще сохраняли лидерство, но в зооценозе губок они могли несколько уступать энхитредам. Из состава доминантов выпадали черви *Ripistes parasita*, имеющие своеобразный способ добывания пищи, который, по-видимому, способен ограничивать их жизнедеятельность, как при недостаточном, так и избыточном содержании в воде взвесей. Одновременно увеличивалась доля других видов червей р. *Nais*.

В данном случае олигохеты выступали в качестве комменсалов, способных использовать в пищу фекальные пеллеты беспозвоночных-фильтраторов (Скальская, 1990). Несмотря на значительную роль олигохет в обрастаниях по численности, их доля в общей биомассе невелика. В зооперифитоне приустьевых участков р. Мологи

(Моложский плес) губки и мшанки не отмечены. Вероятно, в условиях недостатка пищи наблюдалось слабое развитие олигохет. В составе лидеров зарегистрированы черви р. *Nais* и *Stylaria lacustris*.

В Иваньковском водохранилище в районе ст. Горохо и Корчевском заливе состав доминантов и уровень развития олигохет в зооценозах перифитона сравнимы с таковыми на незагрязненных участках Рыбинского водохранилища. В приустьевых участках р. Перемерка, загрязняемых стоками г. Тверь, как и в зоне поступления бытовых стоков г. Череповец, формировалось сообщество наидидного типа, но с иными лидерами: высокого развития достигали черви *Dero obtusa* и *Aulophorus furcatus*, которые составляли 97.7% численности и 95.0% биомассы всего зооперифитона.

В Горьковском водохранилище в зоне с естественным температурным режимом олигохеты в перифитоне развивались слабо, с теми же лидерами, которые были характерны для Волжского плеса Рыбинского водохранилища. В середине 1980-х гг. в водосбросном канале Костромской ГРЭС температура воды в зоне подогрева на 5–8 °С превышала естественную и чаще всего находилась в пределах 30 °С. В обогреваемой зоне в условиях изобилия органических веществ естественного происхождения наблюдалось увеличение видового разнообразия и многократное по сравнению с непогреваемыми участками водоема повышение численности и биомассы червей, но ярко выраженных лидеров не отмечено.

В 1986 г. в зоне наибольшего подогрева обильно развивались мшанки. Их фекальные пеллеты наряду с детритом активно потреблялись червями. В богатом сообществе олигохет преобладали *Nais pardalis*, *N. variabilis*, *N. barbata*, *N. bretscheri* (табл. 3). По сравнению с непогреваемой зоной у червей удлинялся период бесполого размножения. В зоне слабого подогрева экологическая ситуация выравнивалась, состав и количественное развитие червей становились подобными в непогреваемой зоне.

В 1987 г. уровень подогрева воды в зоне водосброса был ниже, чем в предыдущем. Мшанки развивались слабо. Произошло снижение обилия олигохет, но их относительная роль в перифитоне осталась прежней, состав лидеров мало изменился.

Таблица 2. Численность (N) и биомасса (B) олигохет и из доля в общей численности и биомассе в зооперифитоне верхневолжских водохранилищ и приустьевых участках притоков (древесные субстраты)

Водоём, годы наблюдений	N		B		Преобладающие виды	% от общей	
	тыс. экз./м ²	%	г/м ²	%		N	B
Рыбинское водохранилище Волжский плес, 1977 Открытое прибрежье	21.6	38.0	0.79	14.6	<i>Ripistes parasita</i> <i>Nais barbata</i>	20.0 18.0	7.4 7.2
Закрытое прибрежье	19.8	23.3	0.70	5.1	<i>Ripistes parasita</i> <i>Nais barbata</i>	19.1 4.2	4.2 0.9
Шекснинский плес, 1988 г. Выше г. Череповец	7.6	24.7	0.3	13.5	<i>Ripistes parasita</i> <i>Nais barbata</i> <i>N. pseudobolusa</i>	15.2 7.1 1.3	8.7 3.6 0.6
Нижне устья р.Ягорба (бытовые стоки)	171.7	92.2	7.6	73.2	<i>Nais barbata</i> <i>Ripistes parasita</i> <i>Stylaria lacustris</i>	83.8 7.2 0.6	63.0 5.2 0.6
Р. Колта (токсические стоки)	0	0	0	0	0	0	0
Р. Сыроверка (обильны губки и дрейссена)	17.9	13.0	0.7	0.5	<i>Nais barbata</i> <i>N. breitscheri</i>	8.3 4.4	0.3 0.15
р Черная (обильны губки)	13.8	49.1	0.5	0.02	<i>Enchytraeus sp</i> <i>Nais barbata</i> <i>N. variabilis</i>	26.0 18.4 4.7	0.01 0.01 0.002
Р. Лама (обильна дрейссена)	64.3	4.7	2.8	0.06	<i>Nais barbata</i> <i>N. pardalis</i>	4.4 0.2	0.05 0.002
Моложский плес р. Молога (без губок, мшанок и дрейссены)	2.0	25.6	0.08	3.7	<i>Nais variabilis</i> <i>N. barbata</i> <i>N. breitscheri</i> <i>Stylaria lacustris</i>	10.7 7.9 5.7 1.3	1.7 1.1 0.02 0.3

Водоем, годы наблюдений	N		B		Преобладающие виды	% от общей	
	тыс. экз./м²	%	г/м²	%		N	B
Иваньковское в-ще, 1991 г Горохово	7.7	42.6	0.4	0.015	<i>Nais barbata</i>	31.7	0.01
					<i>Stylaria lacustris</i>	5.8	0.003
					<i>Nais variabilis</i>	5.1	0.002
Корчевской залив	14.2	33.3	0.6	6.4	<i>Nais barbata</i>	29.1	5.6
					<i>N. pardalis</i>	3.0	0.6
					<i>Ripistes parasita</i>	0.5	0.1
р Перемерка (стоки г Тверь)	161.0	98.8	6.3	96.0	<i>Dero obtusa</i>	60.0	75.0
					<i>Aulophorus furcatus</i>	37.7	20.0
					<i>Nais variabilis</i>	0.5	0.3
					<i>Nais barbata</i>	0.5	0.3
Горьковское водохранилище Район Костромской ГРЭС, 1986 г. Неподотраиваемая зона	2.3	11.0	0.1	1.3	<i>Nais barbata</i>	9.0	1.0
					<i>Ripistes parasita</i>	0.7	0.07
Зона сильного подотраива (обильны мшанки)	60.1	57.4	2.4	0.9	<i>Nais pardalis</i>	18.0	0.3
					<i>N. variabilis</i>	13.3	0.2
					<i>N. barbata</i>	10.9	0.2
					<i>N. breitscheri</i>	10.9	0.2
					<i>Ripistes parasita</i>	2.2	0.03
Зона слабого подотраива (мшанок мало)	1.1	12.9	0.04	0.24	<i>N. elinguis</i>	0.9	0.01
					<i>Nais barbata</i>	7.7	0.14
					<i>Ripistes parasita</i>	3.5	0.06
1987 г. Неподотраиваемая зона	5.6	39.9	0.3	5.2	<i>Ripistes parasita</i>	27.3	3.5
					<i>Nais barbata</i>	6.4	0.7
					<i>N. variabilis</i>	3.0	0.4
					<i>Stylaria lacustris</i>	2.8	0.5

Водоем, годы наблюдений	N			B		Преобладающие виды	% от общей	
	тыс. экз./м ²	%	г/м ²	%			N	B
Зона сильного полоуха (мшанок мало)	13.2	52.8	0.6	12.5	<i>Nais barbata</i>	13.4	2.9	
					<i>N. pardalis</i>	12.7	2.3	
					<i>Dero obtusa</i>	11.2	3.5	
					<i>N. variabilis</i>	8.8	1.7	
					<i>Stylaria lacustris</i>	1.6	1.3	
					<i>N. behningi</i>	1.4	0.3	
Зона слабого полоуха	4.0	29.0	0.2	9.7	<i>Nais barbata</i>	18.8	5.5	
					<i>N. variabilis</i>	6.4	1.8	
					<i>Stylaria lacustris</i>	2.4	0.9	
					<i>N. pseudobutusa</i>	0.9	0.2	

Таблица 3. Количество (N, экз. в пробе; B, г в пробе) и доля (%) олигохет в зооперифитоне судоходных буев глу-
боководных станций верхневолжских водохранилищ (1997 г.)

Станция	N			B		Преобладающие виды	% от общей	
	экз.	%	г	%	N		B	
Лявля	185	11.5	0.008	0.4	<i>Nais pseudobtus</i> <i>N. variabilis</i> <i>N. barbata</i>	6.8 3.3 1.4	0.3 0.1 0.05	
Корчева (губки, мшанки, дрейссена)	283	10.3	0.012	0.065	<i>Nais barbata</i> <i>N. pseudobtus</i> <i>N. variabilis</i>	6.5 2.4 1.0	0.04 0.02 0.005	
Безбородово	11	7.3	0.0004	2.0	<i>Nais variabilis</i> <i>N. barbata</i>	5.3 2.0	1.5 0.5	
Юрьевское (мшанки, губки)	111	34.9	0.03	0.6	<i>Nais variabilis</i> <i>N. barbata</i> <i>Chaetogaster diastrophus</i>	19.0 13.8 2.1	0.6 0.04 0.002	

Станция	N		B		Преобладающие виды	% от общей	
	экз.	%	г	%		N	B
г Дубки	77	19.4	0.003	0.08	<i>Nais pseudobiusa</i>	5.6	0.03
					<i>Chaetogaster langi</i>	5.6	0.006
					<i>Nais barbata</i>	4.5	0.03
					<i>N. variabilis</i>	3.8	0.01
г Кимры (губки, мшанки)	132	29.7	0.006	0.12	<i>Nais barbata</i>	13.0	0.06
					<i>N. breitscheri</i>	8.1	0.04
					<i>N. variabilis</i>	4.5	0.01
					<i>Chaetogaster diastrophus</i>	4.0	0.002
Устье р. Нерль	122	38.8	0.005	0.16	<i>Nais barbata</i>	23.6	0.1
					<i>N. pardalis</i>	6.7	0.03
					<i>N. breitscheri</i>	4.8	0.02
					<i>N. pseudobiusa</i>	3.8	0.01
г Калезини (мшанки)	520	69.5	0.03	0.36	<i>Nais barbata</i>	52.1	0.28
					<i>N. variabilis</i>	11.1	0.06
					<i>N. pseudobiusa</i>	6.3	0.03
Прилуки (губки, мшанки)	190	65.3	0.008	0.17	<i>Nais barbata</i>	56.7	0.15
					<i>N. variabilis</i>	8.6	0.02
Верхний бьеф Угличской ГЭС	0	0	0	0		0	0
Нижний бьеф Угличской ГЭС	24	8.5	0.001	0.12	<i>Nais barbata</i>	8.1	0.12
					<i>Chaetogaster diastrophus</i>	0.4	0.002
пос. Брейтово (губки)	1260	93.5	0.04	1.1	<i>N. barbata</i>	90.0	1.0
					<i>N. variabilis</i>	3.5	0.1
Протазье (губки)	1087	90.6	0.04	0.72	<i>Nais barbata</i>	82.1	0.7
					<i>Chaetogaster diastrophus</i>	8.5	0.02
Коприно	98	22.2	0.004	0.51	<i>Nais barbata</i>	15.2	0.4
					<i>N. variabilis</i>	3.8	0.06
					<i>N. pseudobiusa</i>	2.0	0.03
р. Шексна, выше г. Череповец	40	15.7	0.001	1.9	<i>Nais pseudobiusa</i>	10.6	1.3
					<i>N. barbata</i>	5.1	0.6
Мякса	67	32.2	0.002	1.3	<i>Nais pseudobiusa</i>	19.2	0.6
					<i>Chaetogaster diastrophus</i>	5.8	0.1

Стация	N		B		Преобладающие виды	% от общей	
	экз.	%	г	%		N	B
Любеч	53	7.1	0.2	2.5	<i>Nais variabilis</i> <i>Nais pseudobittusa</i> <i>N. variabilis</i> <i>N. barbata</i>	7.2 4.2 2.6 0.3	0.6 1.2 1.2 0.1
Торово	0	0	0	0		0	0
Всехсвятское	150	37.9	0.006	0.2	<i>Nais barbata</i> <i>N. pseudobittusa</i> <i>Chaetogaster diastrophus</i>	22.7 12.6 2.5	0.1 0.07 0.01
Переборы	483	36.5	0.02	11.7	<i>Nais variabilis</i> <i>N. barbata</i> <i>Chaetogaster diastrophus</i>	23.8 10.6 2.0	8.3 3.1 0.3
Нижне г. Ярославль	27	29.0	0.001	13.8	<i>Nais barbata</i> <i>N. pardalis</i>	26.9 2.2	12.5 1.2
Выше г. Плес (губки, мшанки)	371	65.3	0.015	0.05	<i>Nais barbata</i> <i>Chaetogaster langi</i> <i>Nais pseudobittusa</i> <i>Chaetogaster diaphanus</i>	32.6 18.5 9.7 2.8	0.03 0.004 0.01 0.004
Нижне г. Кинешма (губки, мшанки)	814	57.2	0.04	0.21	<i>Nais barbata</i> <i>N. variabilis</i>	44.0 12.1	0.17 0.036
г. Юрьевец	60	7.5	0.003	1.4	<i>N. barbata</i> <i>N. pseudobittusa</i> <i>Chaetogaster diaphanus</i>	3.7 2.5 1.2	0.86 0.43 0.09

В этот период в некоторых водоемах-охладителях Украины при подогреве воды от 24 до 30 °С также, как и у Костромской ГРЭС в Горьковском водохранилище, в перифитоне доминировали черви р. *Nais*. Дальнейшее ее увеличение до 32–38 °С приводило к смене доминантов на виды с меньшими индивидуальными размерами — *Aeolosoma hemprichi*, *Pristina aequisetata* и *P. longiseta* и лишь при температуре до 41 °С в зооценозах наблюдалось снижение видового богатства и численности олигохет (Афанасьев, 2001).

Глубоководные участки Верхней Волги. В обрастаниях судовых биев относительная роль олигохет по численности колебалась в пределах от 7.3 до 93.5% (табл. 3). В целом состав лидирующих видов однообразен и включал виды родов *Nais* и *Chaetogaster*. Отсутствие червей в зооценозах зарегистрировано в верхнем бьефе Угличской ГЭС и в районе г. Череповец (ст. Торово), что может быть связано с наличием промышленных загрязнений. Доля олигохет в перифитоне, как это уже было установлено на других биотопах водохранилищ, закономерно возрастала в зооценозах, в которых развивались губки и мшанки. Особенно благоприятные условия для развития червей складывались в Главном плесе Рыбинского водохранилища на станциях Брейтово и Противье, в перифитоне которых развивались крупные колонии губок. Специфические условия биотопа привели к формированию сообществ, в которых до 90.0% численности приходилось на червей *Nais barbata*, но относительная доля их биомассы невелика — не более 1.1%.

Озера Дарвинского заповедника. Развитие зооперифитона лимитировали все основные характеристики среды, по которым озера различались: трофический статус, степень гумификации и уровень закисления (табл. 4). В разные годы состав лидеров и их роль в зооперифитоне может заметно изменяться, что связано с межгодовыми колебаниями температурного режима и степенью влияния на озера заболоченных водосборов. Водоемы характеризуются сравнительно низкими величинами численности и биомассы олигохет, но относительная роль червей в большинстве случаев высока и составляла от 15.4 до 78.1% общей численности перифитона, лишь в оз. Дубровском она могла снижаться до 2.3%. Максимальная биомасса 0.4 г/м² и относительное обилие червей 50.9% отмечены в нейтральном оз. Хотавец.

Таблица 4. Количественное развитие олигохет в зооперифитоне озер Дарвинского заповедника

Водосм	N		B		Пресоблажающие виды	%	
	тыс. экз./м²	%	г/м²	%		N	B
Нейтральные озера (1989 г)							
Хотавец (темновод- ное, нейтральное, эвтрофное)	9.4	64.6	0.4	50.9	<i>Ripistes parasita</i>	58.7	47.2
					<i>Nais pseudobursa</i>	4.0	2.4
					<i>Dero obtusa</i>	0.8	0.8
Кривое (темновод- ное, олигоащидное, эвтрофное)	1.2	15.4	0.04	3.8	<i>Nais variabilis</i>	7.2	1.9
					<i>Dero obtusa</i>	5.5	1.4
					<i>Ripistes parasita</i>	0.9	0.2
Ащидные озера (1989 г)							
Дубровское (темноводное, ащид- ное, дистрофное)	0.2	2.3	0.01	0.6	<i>Nais variabilis</i>	2.1	0.59
					<i>Dero digitata</i>	0.3	0.01
Мотыкино (светловодное, ащидное, олиготроф- ное)	0.9	78.1	0.03	17.8	<i>Nais variabilis</i>	72.7	17.2
					<i>Vejdovskella co- mata</i>	4.1	0.6
Нейтральные озера (1990 г)							
Хотавец	4.0	35.4	0.14	15.9	<i>Ripistes parasita</i>	26.5	12.0
					<i>Nais variabilis</i>	5.9	2.6
					<i>N. barbata</i>	2.1	0.9
Ащидные озера (1990 г)							
Дубровское	5.8	52.9	0.09	1.5	<i>Aeolosoma niveum</i>	46.6	1.1
					<i>Nais variabilis</i>	5.6	0.4
Мотыкино	0.4	31.3	0.01	1.3	<i>Chaetogaster diaphanus</i>	14.9	0.8
					<i>Vejdovskella co- mata</i>	6.0	0.2
					<i>Nais variabilis</i>	4.5	0.2
					<i>Aeolosoma niveum</i>	3.0	0.05

В этом водоеме лидирующее положение по обилию занимали черви *Ripistes parasita*, но уже в олигоащидном оз. Кривое их роль снижалась, а в ащидных озерах Дубровское и Мотыкино они не обнаружены. Наименее чувствительными к закислению водоемов оказались олигохеты *Nais variabilis*, которые обнаружены во всех водоемах, но наиболее велика их относительная роль в перифитоне оз. Мотыкино, хотя хищники *Chaetogaster diaphanus* могли снижать их значимость в сообществе и занимать лидирующие позиции. В ащидных озерах Дубровское и Мотыкино развивались мелкие олигохеты *Aeolosoma niveum*, *Vejdovskiella comata*, не найденные в нейтральных озерах.

Озеро Плещеево. Олигохеты в перифитоне представлены в основном видами родов *Nais*, *Chaetogaster* и *Stylaria lacustris*, их

относительная роль сопоставима с величинами, наблюдаемыми в водохранилищах, кроме червей *Ripistes parasita*, которые часто доминировали в зооценозах Верхней Волги, но в оз. Плещеево не найдены (табл. 5). Здесь также не зарегистрированы *Aulophorus furcatus*, *Vejdovskiiella comata*, виды родов *Aeolosoma*, *Pristina*, *Dero* и другие черви, найденные в малых реках и озерах Дарвинского заповедника. Однако только в этом водоеме найден сравнительно редкий вид — *Specaria josinae*. Аналогично с биотопами водохранилищ и приустьевых участков, содержащих большое количество органических веществ, в оз. Плещеево в районе водозабора при сравнительно высоком содержании детрита естественного происхождения относительная роль олигохет по численности достигала максимальной величины (79.0% от всего зооперифитона), лидировали черви *Nais barbata*.

Таблица 5. Доля (%) олигохет в зооперифитоне оз. Плещеево (1996 г.)

Станции	В общей численности	Лидирующие виды	В общей численности
Исток р. Вексы (камни)	21.7	<i>Stylaria lacustris</i> <i>Nais barbata</i> <i>N. bretscheri</i> <i>N. pardalis</i> <i>N. pseudobtusa</i>	14.5 4.3 0.7 0.7 0.7
Исток р. Вексы (деревянные сваи)	6.7	<i>Stylaria lacustris</i> <i>Nais barbata</i> <i>N. pardalis</i>	5.5 0.6 0.6
Водозабор (буй)	79.0	<i>Nais barbata</i> <i>Stylaria lacustris</i>	76.8 2.2
Устье р. Трубезь (дерево)	8.0	<i>Stylaria lacustris</i> <i>Ophidonais serpentina</i>	7.1 0.9
р. Трубезь (п. Красное) (камни, коряги)	15.7	<i>Nais pseudobtusa</i> <i>Stylaria lacustris</i> <i>Chaetogaster diastrophus</i>	13.4 2.1 0.1
У пансионата «Славич» (камни)	51.2	<i>Stylaria lacustris</i> <i>Nais barbata</i> <i>N. pseudobtusa</i> <i>Chaetogaster diaphanus</i> <i>N. variabilis</i>	30.4 12.1 3.5 2.8 1.7

Малые реки. В реках Латка и Сестра наряду с широко распространенными видами олигохет, найдены и черви с узкой экологической валентностью или не характерные для перифитона (табл. 1). Количественное развитие олигохет в р. Латка невелико. В верховье водотока на протяжении 2003–2005 гг. эпизодически встречались *Nais variabilis* и очень мелкие черви *Chaetogaster diastrophus*

(табл. 6). В целом эти биотопы крайне бедны органическими веществами, поэтому зооперифитон развивался слабо.

Таблица 6. Количество олигохет в зооперифитоне малых рек

Рекa, станция	N		B		Пресобладающие виды	%	
	тыс. экз./м ²	%	г/м ²	%		N	B
р. Латка							
2003 г.							
Верховье реки	0.3	6.7	0.005	0.7	<i>Chaetogaster diastrophus</i>	6.7	0.7
Середина реки	0.3	23.5	0.01	1.4	<i>Dero obtusa</i>	23.5	1.4
Низовье реки	2.4	15.0	0.05	2.5	<i>Chaetogaster diastrophus</i>	10.7	1.1
					<i>Nais pardalis</i>	3.6	1.2
					<i>N. variabilis</i>	0.6	0.2
2004 г.							
Верховье реки	0.6	15.3	0.01	10.5	<i>Chaetogaster diastrophus</i>	14.5	9.5
					<i>Nais variabilis</i>	0.8	1.0
Середина реки	2.4	17.8	0.05	0.4	<i>Chaetogaster diastrophus</i>	10.6	0.2
					<i>Ch. diaphanus</i>	2.6	0.1
					<i>Nais pseudobtusa</i>	2.4	0.1
					<i>N. variabilis</i>	0.8	0.03
Низовье реки	0.4	8.6	0.02	3.0	<i>N. pardalis</i>	7.6	2.6
					<i>N. pseudobtusa</i>	0.5	0.2
					<i>N. variabilis</i>	0.5	0.2
2005 г.							
Верховье реки	0.1	0.6	0.004	0.3	<i>N. pseudobtusa</i>	0.4	0.24
					<i>Chaetogaster diastrophus</i>	0.2	0.08
Середина реки	0.5	4.7	0.03	0.09	<i>Aulodrilus pluriset</i>	2.0	0.05
					<i>Nais pardalis</i>	1.7	0.02
					<i>Dero digitata</i>	0.6	0.01
					<i>Aulophorus furcatus</i>	0.3	0.01
р. Сестра							
2000 г.							
ст.1. Исток реки (оз. Сенежское)	1.9	33.3	0.24	29.9	<i>Stylaria locustris</i>	33.3	29.9
ст.3	0.06	4.2	0.001	0.8	<i>Chaetogaster diastrophus</i>	4.2	0.8
					<i>Pristina longiseta</i>	0.2	0.003
ст. 5 (мшанки и губки)	0.2	0.4	0.01	0.06	<i>Nais pardalis</i>	0.2	0.003
ст. 6 (пром. стоки)	0	0	0	0	0	0	0
ст. 7 (устье р. Лутосня)	1.4	11.7	0.05	3.7	<i>Nais pseudobtusa</i>	6.0	1.9
					<i>N. pardalis</i>	3.7	1.2
					<i>N. breitscheri</i>	1.0	0.3
					<i>N. elinguis</i>	0.7	0.2
ст. 8	0.1	3.1	0.01	0.07	<i>Aulophorus furcatus</i>	1.5	0.02
					<i>Dero obtusa</i>	0.8	0.04
					<i>Chaetogaster</i>	0.8	0.01

Река, станция	N		B		Преобладающие виды	%	
	тыс. экз./м ²	%	г/м ²	%		N	B
ст 9	0.09	1.3	0.003	1.7	<i>diaphanus</i> <i>Nais barbata</i> <i>Chaetogaster dias-</i> <i>trophus</i>	0.6 0.6	1.1 0.6
ст 10	0.8	3.6	0.03	2.1	<i>Nais pseudobtusa</i> <i>N. pardalis</i>	2.2 1.4	0.2 0.1
ст 11 (р. Яхро- ма, губки и мшанки)	3.3	30.8	0.13	0.04	<i>Nais barbata</i> <i>N. variabilis</i> <i>Chaetogaster</i> <i>diaphanus</i>	20.3 5.2 2.8	0.03 0.003 0.004
ст 12	2.7	24.3	0.1	3.3	<i>Stylaria lacustris</i> <i>Chaetogaster dias-</i> <i>trophus</i> <i>Dero obtusa</i> <i>Nais variabilis</i> <i>Pristina longiseta</i>	6.6 5.9 3.7 2.6 1.8	1.3 0.3 0.6 0.3 0.2
ст 13	10.4	65.7	0.34	14.7	<i>Nais barbata</i> <i>N. bretscheri</i> <i>Pristina breviseta</i> <i>N. pardalis</i>	26.2 18.1 12.6 3.2	7.0 5.0 1.5 0.1
ст 14 (губки)	4.1	22.4	0.16	0.10	<i>N. barbata</i> <i>N. bretscheri</i> <i>N. variabilis</i> <i>N. pardalis</i> <i>Stylaria lacustris</i>	11.3 5.4 3.0 1.4 1.2	0.05 0.02 0.01 0.01 0.01
ст 16 (р. Дубна, ниже впадения р. Сестры)	0.2	1.7	0.006	0.4	<i>Chaetogaster dias-</i> <i>trophus</i> <i>Nais variabilis</i> <i>N. pseudobtusa</i> <i>Pristina longiseta</i> <i>Stylaria lacustris</i>	0.8 0.2 0.2 0.2 0.2	0.15 0.07 0.04 0.07 0.07

Однако, в июле 2004 г. в загрязненной зоне р. Латка, как и в водохранилищах, при высоком уровне обеспеченности пищей антропогенного происхождения, отмечено высокое видовое богатство олигохет. Они были представлены 13 видами, в то время как на фоновой станции черви не развивались. В районе поступления стоков сыроваренного завода олигохеты, хотя и достигали сравнительно высоких количественных показателей, но не создавали обильных сообществ наидидного типа, подобных тем, которые формировались на загрязненных бытовыми стоками участках водохранилищ. «Свежие» слабоминерализованные органические вещества наиболее активно поглощались личинками хирономид. В этот период на отдельных горизонтах общая численность и биомасса зооперифитона достигали 429.0 тыс. экз./м² и 19.8 г/м², причем на долю хирономид приходилось 90.5% численности и 94.8% биомас-

сы. В числе лидеров оказались полисапробные личинки *Chironomus piger* Strenz. Доля олигохет составляла 5.4% численности и 3.7% биомассы, доминировали *Nais communis* и *N. variabilis*. По-видимому, личинки хирономид в условиях реки оказались более конкурентоспособными, чем олигохеты.

В верховьях р. Сестра видовой состав олигохет беден. У ее истоков (оз. Сенежское) и на ст. 3 в перифитоне найдено по одному виду, соответственно — *Stylaria lacustris* и *Chaetogaster diastrophus* (табл. 7). Вниз по течению водотока расширялся видовой состав червей, вероятно, за счет фауны приносимой его притоками. Максимальная численность олигохет 10.4 тыс. экз./м² и биомасса 0.3 г/м² зарегистрированы в низовьях реки. На остальных участках отмечены низкие показатели развития червей, лишь в устьях притоков — реках Лутосня и Яхрома — их роль несколько возрастала. На участках поступления промышленных стоков г. Клина в перифитоне олигохеты не развивались. В зооценозах доминировали полисапробные виды личинок хирономид *Chironomus piger* (71.2% общей численности и 76.3% общей биомассы) и нематоды *Paroigolaimella bernensis* (Steiner), однако общая численность зооперифитона была в сотни раз ниже, чем на загрязненных стоками сыроваренного завода участках р. Латка.

Обсуждение результатов

Большинство олигохет, живущих в обрастаниях, относятся к детрито- и альгофагам. Они потребляют пищу, которая накапливается непосредственно на субстратах и только черви *Ripistes parasita* добывают ее из толщи воды. Происхождение, состав, обилие и степень минерализации органических веществ в разных водоемах различны: от естественной пищи в виде бактерио- и фитоперифитона до взвесей бытовых и промышленных стоков, осаждающихся на субстратах и содержащих широкий набор полезных и вредных для олигохет веществ. Результаты исследований роли олигохет в перифитоне разнотипных водоемов и водотоков показали, что именно трофический фактор оказывал огромное влияние не только на количественное развитие, но и видовой состав олигохет. В естественных условиях среды наиболее высокими показателями видовой разнообразия и численности олигохет характеризовались устья притоков Главного плеса Рыбинского водохранилища, в которых в массе развивались типичные обрастатели — мшанки, губки, дрейс-

Река, станция	N		B		Преобладающие виды	%	
	тыс экз./м ²	%	г/м ²	%		N	B
ст 9	0.09	1.3	0.003	1.7	<i>diaphanus</i> <i>Nais barbata</i> <i>Chaetogaster dias-</i> <i>trophus</i>	0.6 0.6	1.1 0.6
ст 10	0.8	3.6	0.03	2.1	<i>Nais pseudobtusa</i> <i>N. pardalis</i>	2.2 1.4	0.2 0.1
ст 11 (р. Яхро- ма, губки и мшвылки)	3.3	30.8	0.13	0.04	<i>Nais barbata</i> <i>N. variabilis</i> <i>Chaetogaster</i> <i>diaphanus</i>	20.3 5.2 2.8	0.03 0.003 0.004
ст 12	2.7	24.3	0.1	3.3	<i>Stylaria lacustris</i> <i>Chaetogaster dias-</i> <i>trophus</i> <i>Dero obtusa</i> <i>Nais variabilis</i> <i>Pristina longiseta</i>	6.6 5.9 3.7 2.6 1.8	1.3 0.3 0.6 0.3 0.2
ст 13	10.4	65.7	0.34	14.7	<i>Nais barbata</i> <i>N. bretscheri</i> <i>Pristina breviseta</i> <i>N. pardalis</i>	26.2 18.1 12.6 3.2	7.0 5.0 1.5 0.1
ст 14 (губки)	4.1	22.4	0.16	0.10	<i>N. barbata</i> <i>N. bretscheri</i> <i>N. variabilis</i> <i>N. pardalis</i> <i>Stylaria lacustris</i>	11.3 5.4 3.0 1.4 1.2	0.05 0.02 0.01 0.01 0.01
ст 16 (р. Дубна, ниже впадения р. Сестры)	0.2	1.7	0.006	0.4	<i>Chaetogaster dias-</i> <i>trophus</i> <i>Nais variabilis</i> <i>N. pseudobtusa</i> <i>Pristina longiseta</i> <i>Stylaria lacustris</i>	0.8 0.2 0.2 0.2 0.2	0.15 0.07 0.04 0.07 0.07

Однако, в июле 2004 г. в загрязненной зоне р. Латка, как и в водохранилищах, при высоком уровне обеспеченности пищей антропогенного происхождения, отмечено высокое видовое богатство олигохет. Они были представлены 13 видами, в то время как на фоновой станции черви не развивались. В районе поступления стоков сыроваренного завода олигохеты, хотя и достигали сравнительно высоких количественных показателей, но не создавали обильных сообществ наидидного типа, подобных тем, которые формировались на загрязненных бытовыми стоками участках водохранилищ. «Свежие» слабоминерализованные органические вещества наиболее активно поглощались личинками хирономид. В этот период на отдельных горизонтах общая численность и биомасса зооперифитона достигали 429.0 тыс. экз./м² и 19.8 г/м², причем на долю хирономид приходилось 90.5% численности и 94.8% биомас-

сы. В числе лидеров оказались полисапробные личинки *Chironomus piger* Strenz. Доля олигохет составляла 5.4% численности и 3.7% биомассы, доминировали *Nais communis* и *N. variabilis*. По-видимому, личинки хирономид в условиях реки оказались более конкурентоспособными, чем олигохеты.

В верховьях р. Сестра видовой состав олигохет беден. У ее истоков (оз. Сенежское) и на ст. 3 в перифитоне найдено по одному виду, соответственно — *Stylaria lacustris* и *Chaetogaster diastrophus* (табл. 7). Вниз по течению водотока расширялся видовой состав червей, вероятно, за счет фауны приносимой его притоками. Максимальная численность олигохет 10.4 тыс. экз./м² и биомасса 0.3 г/м² зарегистрированы в низовьях реки. На остальных участках отмечены низкие показатели развития червей, лишь в устьях притоков — реках Лутосня и Яхрома — их роль несколько возрастала. На участках поступления промышленных стоков г. Клина в перифитоне олигохеты не развивались. В зооценозах доминировали полисапробные виды личинок хирономид *Chironomus piger* (71.2% общей численности и 76.3% общей биомассы) и нематоды *Paroigolaimella bernensis* (Steiner), однако общая численность зооперифитона была в сотни раз ниже, чем на загрязненных стоками сыроваренного завода участках р. Латка.

Обсуждение результатов

Большинство олигохет, живущих в обрастаниях, относятся к детрито- и альгофагам. Они потребляют пищу, которая накапливается непосредственно на субстратах и только черви *Ripistes parasita* добывают ее из толщи воды. Происхождение, состав, обилие и степень минерализации органических веществ в разных водоемах различны: от естественной пищи в виде бактерио- и фитоперифитона до взвесей бытовых и промышленных стоков, осаждающихся на субстратах и содержащих широкий набор полезных и вредных для олигохет веществ. Результаты исследований роли олигохет в перифитоне разнотипных водоемов и водотоков показали, что именно трофический фактор оказывал огромное влияние не только на количественное развитие, но и видовой состав олигохет. В естественных условиях среды наиболее высокими показателями видового разнообразия и численности олигохет характеризовались устья притоков Главного плеса Рыбинского водохранилища, в которых в массе развивались типичные обрастатели — мшанки, губки, дрейс-

сена. За счет фильтрационной деятельности этих беспозвоночных, приносимые потоками воды взвеси, содержащие детрит и водоросли, не только поглощались этими животными, но и осаждались на поверхности субстратов. Накопленный питательный материал, наряду с фекальными пеллетами фильтраторов, способствовали развитию их комменсалов — олигохет.

Особая роль в формировании олигохетофауны водохранилищ принадлежит участкам водоемов с повышенным содержанием органических веществ антропогенного происхождения. В районах поступления в водоемы бытовых и промышленных стоков, содержащих питательные вещества, создавались благоприятные условия для увеличения видового разнообразия и количественного обилия олигохет. На локальных участках формировались специфические, не свойственные биотопам с естественными экологическими условиями, сообщества наидидного типа. В районе г. Череповец (Рыбинское водохранилище) и в устье р. Перемерка (Иваньковское водохранилище), загрязненной стоками г. Твери, развивались сообщества, в которых относительная роль червей в перифитоне могла достигать 98.8% общей численности и 96.0% общей биомассы. Среда, стимулировавшая развитие олигохет, становилась ингибирующей для большинства других перифитонных организмов. По мере развития биоты водохранилищ и увеличения их трофности такие участки служили дополнительным источником расширения видового состава олигохет.

В малых реках, загрязняемых отходами промышленных предприятий, уровень развития олигохет был ниже, чем в зонах поступления в водохранилища бытовых стоков городов. В водотоках радикально изменялась структура зооперифитона. Биотопы рек, защищенные от ветров береговой растительностью, хорошо прогреваемые, с обильной, выделяющей сильные запахи, разлагающейся органикой, становились наиболее привлекательными для имаго и личинок сапробиотических видов хирономид. На таких участках в загрязненной стоками сыроваренного завода р. Латка в массе развивались полисапробные личинки хирономид *Chironomus piger*, относительная роль олигохет оказывалась незначительной. В р. Сестра, принимающей промышленные стоки г. Клина на локальных участках в слаборазвитом зооперифитоне доминировали личинки хирономид того же вида, что и в р. Латка, а также полисапробные

виды нематод. При хроническом загрязнении водоемов промышленно-бытовыми отходами происходит замена донных аэробных бактериальных сообществ на анаэробных, которые разлагают органические вещества с образованием ряда токсичных для большинства гидробионтов (Дзюбан и др., 2005). Следовательно, в загрязненных промышленными стоками реках, конкурентноспособность и устойчивость олигохет к токсическим веществам ниже, чем полисапробных личинок хирономид.

Умеренный искусственный подогрев воды за счет поступления стоков Костромской ГРЭС в Горьковское водохранилище приводил к увеличению видового богатства и обилия олигохет в перифитоне. В обрастаниях на субстратах седиментировался прошедший агрегаты ГРЭС планктон, содержащий детрит, полуразрушенные водоросли и зоопланктонные организмы, которые использовались в пищу обильно развивавшимися мшанками и червями. В водоемах-охладителях Украины с более высоким естественным и искусственным прогревом воды, чем в Горьковском водохранилище, при температуре 34–36 °С в обрастаниях олигохеты достигали огромной численности 4–6 млн. экз./м², лидировали мелкие черви родов *Аеlосоmа* и *Pristina*, причем основным фактором, оказывающим влияние на количественные показатели и качественный состав олигохет в водоемах-охладителях, считается температура (Афанасьев, 2001). Однако только повышенная температура не может приводить к расширению видового состава и обилия червей в перифитоне. Этот фактор должен сочетаться с достаточным обилием пищи в виде бактерио- и фитоперифитона на занимаемых олигохетами биотопах. Под стимулирующим воздействием подогрева находятся все гидробионты, в том числе и потенциальные пищевые объекты червей. Кроме того, сбрасываемые подогретые стоки содержат большое количество полуразложившегося планктона, который может седиментироваться на различных биотопах, в том числе и на обросших субстратах. При избытке питательных веществ под воздействием высоких температур происходила смена состава олигохет на виды, устойчивые к подогреву, которые достигали колоссальной численности, не характерной для зон с естественным прогревом воды. Зависимость интенсивности размножения олигохет от содержания органических веществ и температуры было показано в эксперименте с *Dero obtusa*. Наибольшая скорость раз-

множения и быстрое нарастание биомассы червей возможно при содержании органических веществ до 35–40% и температуре от 11 до 26 °С (Коротун, 1959).

В перифитоне зоны поступления бытовых стоков г. Череповца, а также в р. Латка, подверженной влиянию стоков сыроваренного завода (бассейн Рыбинского водохранилища) высокий уровень обеспеченности пищей олигохет способствовал не только увеличению численности, но и расширению видового состава червей. В отличие от участков с избыточным содержанием органических веществ антропогенного происхождения, в зооперифитоне которых зарегистрирована высокая концентрация доминирования одного или двух видов олигохет, в зоне с повышенной температурой в Горьковском водохранилище у Костромской ГРЭС и пищевыми ресурсами естественного происхождения лидирование среди червей менее выражено.

Ряд абиотических факторов среды прямо или косвенно, путем непосредственного воздействия на уровень обеспеченности пищей олигохет, способны оказывать влияние на их видовой состав и количественное развитие. Роль червей в перифитоне озер Дарвинского заповедника в значительной степени зависело от рН среды. Кроме эврибионтного вида *Nais variabilis* в закисленных озерах преимущественное развитие получали мелкие олигохеты *Aeolosoma niveum*, *Vejdovskella comata*. В самом высокоцветном олигоацидном оз. Кривое численность червей ограничена недостатком естественных пищевых ресурсов в виде водорослей и детрита при очень низкой прозрачности воды. В то же время, не выявлено влияния на червей общего содержания солей, как в слабоминерализованных озерах Дарвинского заповедника, так и в малых реках с минерализацией на порядок выше, чем в озерах. Величины обилия олигохет в перифитоне этих водоемах были сходными.

В верховьях малых рек, в закисленных озерах, а также при чрезвычайно высоком подогреве воды тепловыми электростанциями отмечена тенденция развития видов олигохет с мелкими индивидуальными размерами, что вероятно, связано с реакцией червей на стрессы различного происхождения. В условиях недостатка пищи на субстратах мелкие беспозвоночные, по сравнению с крупными, по-видимому, имеют некоторое преимущество в ее использовании для удовлетворения жизненных потребностей. При высо-

ком температурном стрессе причины и последствия смены видового состава червей иные. В условиях высокой обеспеченности пищей в массе развивались виды наиболее жизнеспособные, термоустойчивые, которые имели сравнительно небольшие размеры.

Заключение

В зооперифитоне водохранилищ, озер, малых рек обнаружено 39 видов олигохет, принадлежащих в основном к сем. Naididae, среди которых *Chaetogaster diastrophus*, *Stylaria lacustris*, *Nais barbata*, *N. variabilis*, *N. pardalis*, *N. pseudobtusa* (15.4% от всего состава) обнаружены во всех водоемах и часто лидировали по численности. К числу редких видов относятся *Aelosoma niveum*, *Chaetogaster crystallinus*, *Ch. limnaei*, *Pristina rosea*, *Homochaeta naidina*, *Arcteonais lomondi*, *Nais behningi*, *N. simplex*, *Specaria josinae*, а также представители тубифицид, люмбрикулид и энхитреид.

Видовое разнообразие и количественное развитие олигохет при отсутствии прямого ингибирующего воздействия абиотических факторов тесно связано с уровнем обеспеченности пищей червей и биоценотическими связями (комменсализм, конкуренция).

В богатых сообществах зооперифитона с доминированием мшанок, губок и дрейссены накопление на субстратах естественных питательных веществ в виде детрита, водорослей и фекальных пеллет беспозвоночных-фильтраторов приводило к увеличению обилия олигохет.

На участках водохранилищ, принимающих бытовые стоки городов, расширялся видовой состав олигохет, формировались обильные сообщества наидидного типа, в которых доминировали черви, способные использовать в пищу органические вещества антропогенного происхождения. Эти участки способствовали обогащению видового состава олигохетофауны в процессе формирования биоты водоемов Верхней Волги. В зонах сильного токсического загрязнения олигохеты не развивались.

В малых реках, принимающих промышленные стоки, содержащие большое количество органических веществ, олигохеты оказывались менее конкурентноспособными, чем полисапробные личинки хирономид.

В условиях умеренного искусственного подогрева воды стоками Костромской ГРЭС в зооперифитоне Горьковского водохранилища по сравнению с неподогреваемыми участками происходи-

ло расширение видового состава, появление редких видов, удлинение периода активного размножения олигохет бесполым способом, формирование полидоминантных сообществ. В диапазоне температур 24–30 °С состав доминирующих видов червей сходен с таковым в водоемах-охладителях Украины и Польши.

В слабоминерализованных озерах Дарвинского заповедника, подвергающихся закислению, относительная роль олигохет в перифитоне высока, но величины численности и биомассы низкие. В нейтральных озерах доминировали черви *Ripistes parasita*, *Nais variabilis*, *Dero obtusa*, в кислотных — *Nais variabilis*, *Aeolosoma niveum*, *Vejdovskiiella comata* и др. Отрицательное влияние на уровень количественного развития олигохет в перифитоне оказывает высокая цветность воды, препятствующая накоплению на субстратах естественной пищи в виде бактерио- и фитоперифитона, а в светловодных озерах — низкие рН.

В бедных органическими веществами верховьях малых рек, в закисленных озерах, а также при чрезвычайно высоком подогреве воды тепловыми электростанциями отмечена тенденция развития видов олигохет с мелкими индивидуальными размерами, что, вероятно, связано с адаптацией червей на стрессы различного происхождения. Не выявлено существенного влияния общей минерализации вод широкого диапазона от 30 (озера Дарвинского заповедника) до 660 мг/л (р. Сестра) на видовой состав и обилие олигохет в перифитоне разнотипных водоемов. В большей мере они связаны с уровнем обеспеченности червей пищей.

Список литературы

- Афанасьев С.А. Закономерности распределения олигохет в водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций // Гидробиол. журн. 2001. Т. 37, №3. С. 22–31.
- Батурина М.А., Лоскутова О.А. Малощетинковые черви (Oligochaeta) бассейна р. Малый Паток (Северный Урал) // Материалы 3-й Международ. конф. «Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий» Оренбург, 2006. С. 168–169.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и озера Пleshеево как факторы формирования качества водной среды // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, № 4. С. 82–88.
- Комов В.Т., Степанова И.К. Гидрохимическая характеристика озер Дарвинского заповедника // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. ИБВВ РАН С-Пб.: Наука, 1994. С.31–42.

- Коротун М.М. Интенсивность размножения некоторых пресноводных олигохет в зависимости от условий существования // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 1. С. 38–43.
- Крылов А.В., Морзжухина С.В., Романенко А.В. Влияние антропогенной нагрузки на качество воды и состояние сообществ планктонных организмов малой реки // Биология внутр. вод. 2003. № 1. С. 58–65.
- Луферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Труды ИБВВ 6(9) 1963. С. 123–129.
- Попченко В.И. Водные малощетинковые черви севера Европы. Л.: Наука, 1988. 286 с.
- Скальская И.А. Осаждение взвеси мшанкой *Plumatella casmiana* Ока и элементы комменсализма // VIII-й Всесоюзный colloquium по ископаемым и современным мшанкам. Таллинн, 1990. С. 71–73.
- Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск, 2002. 255 с.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. Гидрохимическая характеристика реки // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во научных изданий КМК, 2007. С. 41–57.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль, 2001. 427 с.
- Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 262 с.
- Lafont M., Vivier A. Oligochaete assemblages in the hyporheic zone and coarse surface sediments: Their importance for understanding of ecological functioning of watercourses // Hydrobiologia [КЭ]. 2006. 564, № 1. С. 171–181.
- Pavelescu C., Tudorancea C. Freshwater Oligochaeta (Annelida) of the Somecul Mic River drainage in Romania // Rev. roum. biol. Ser. biol. anim 2005. V. 50. № 1–2. С. 29–39.
- Verdonschot P.F. Beyond masses and blooms: The indicative value of oligochaetes // Hydrobiologia [КЭ]. 2006. 564, № 1. С. 127–142.

OLIGOCHAETES IN PERIPHYTON OF RESERVOIRS, LAKES AND SMALL RIVERS IN THE UPPER VOLGA BASIN

I.A. Skalskaya

Institute for Biology of Inland Waters RAS, skalskaya@ibiw.yaroslavl.ru

In zooperiphyton of the investigated waterbodies and watercourses 39 taxa of oligochaetes, mainly of the Naididae family, are found. At the absence of direct inhibiting effects of a variety of natural and anthropogenic factors on the worms, the most critical one is trophic. In zooperiphyton of small rivers subjected to severe pollution by industrial wastes, oligochaetes proves to be less competitive than polysaprobic larvae of chironomids. In waters excessively heated by thermal power stations and acid lakes as well as under natural conditions of watercourses with limited food resources, there is a tendency towards the development of small-sized oligochaete species that may serve as one of their adaptive reactions to extreme situations.

ЗООПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 2006–2008 гг.

© 2010 г. Е.А. Соколова

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН,
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, sokol@ibiw.yaroslavl.ru*

По материалам стандартных рейсов 2006–2008 гг. исследованы видовой состав, доминанты, количественные характеристики, сезонные и межгодовые изменения зоопланктонного сообщества Рыбинского водохранилища. В исследованный период состав зоопланктона и его массовые виды почти не менялись. Отмечено снижение численности и биомассы зоопланктона и количества *Veliger Dreissena*. Основу численности формировали коловратки, основу биомассы — ракообразные. Зоопланктон обильнее в Главном плесе водохранилища. В течение вегетационного сезона наблюдали от одного до двух максимумов развития зоопланктона.

Введение

Первые данные о зоопланктоне Рыбинского водохранилища в 1946 и 1948 гг. приводятся в работе Е.И. Киселевой (1954). Позднее были проведены исследования Волжского устьевоего участка в 1947–1954 гг. (Монаков, 1958). В 1952–1953 гг. изучено горизонтальное распределение зоопланктона по всему водохранилищу (Мордухай-Болтовская, 1956), а также в его северных отрогах (Воронина, 1959; Преображенская, 1960). Регулярные наблюдения за зоопланктонным сообществом на шести стандартных станциях проводятся с 1956 г. В результате этих исследований установлены общие закономерности развития зоопланктона в зависимости от колебаний биотических и абиотических факторов, а также при антропогенном эвтрофировании, изучены видовой состав и доминантные виды, вертикальное распределение, сезонная и межгодовая динамика, многолетние колебания численности и биомассы (Луферова, Монаков, 1966; Рыбинское водохранилище, 1972; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1988, 1993, 2000; Литвинов, Ривьер, 1991; Лазарева, 1988, 1997, 2005 а).

Установлено, что в Главном плесе в 1956–1995 гг. количество зоопланктона варьировало от 40 до 120 тыс. экз./м³. В 1980-х годах

наблюдался интенсивный рост общей биомассы, а с 1991 г. — ее снижение. Доминантные комплексы зоопланктона характеризуются постоянством. В 2001–2004 гг. в водохранилище обнаружено 8 новых видов. В многолетней динамике зоопланктона выявлены две группы изменений: 1 — циклические сукцессии, связанные с колебаниями гидрологического и термического режима; 2 — необратимые сукцессии зоопланктона, вызванные эволюцией экосистемы водохранилища (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005 б, 2007, 2008).

Цель настоящей работы — изучение современного состава, структуры и динамики зоопланктонного сообщества.

Материал и методы исследования

Материалом послужили ежемесячные сборы зоопланктона на шести стандартных станциях в Волжском и Главном плесах Рыбинского водохранилища с мая по октябрь 2006–2008 гг. Описание и схема расположения станций приведены в работах (Лазарева и др., 2001; Соколова, 2007).

Планктон собирали с помощью планктобатометра Дьяченко-Кожевникова объемом 10 л послойно через каждые 2 м от поверхности до дна с последующим процеживанием через газ № 76. Пробы зоопланктона со всех горизонтов на одной станции объединяли. Объем профильтрованной воды в зависимости от глубины составлял 50–80 л. Камеральную обработку проводили по стандартной методике (Методика..., 1975). Методы анализа данных подробно изложены в работе (Соколова, 2007). Доминантные виды мы выделяли на основе функции рангового распределения относительной численности (Андроникова, 1996).

Результаты исследования и их обсуждение

По температурному режиму 2006–2008 гг. были выше нормы, особенно теплым был 2007 г. По водности 2006 г. немного ниже среднего, 2007 г. — меньше среднего на 10%, 2008 г. — выше среднего на 7% (устное сообщение А.С. Литвинова).

Прозрачность воды варьировала в 2006 г. от 100 до 200 см, в 2007 г. — от 100 до 240 см, в 2008 г. — от 110 до 240 см, а в целом можно отметить возрастание прозрачности от 2006 к 2008 г. Средне- за вегетационный период температура поверхностного слоя

воды в 2006 и 2008 гг. составляла 14.9 °С, а в 2007 г. отмечено повышение температуры до 16.2 °С.

Состав и встречаемость видов

В зоопланктоне Рыбинского водохранилища в 2006 г. обнаружено 83 вида, в 2007 г. — 97, в 2008 г. — 90 видов водных беспозвоночных (табл. 1). Из них коловраток — 34–43 вида (41–48%), ветвистоусых рачков — 33–37 (37–40%), веслоногих — 14–17 (15–19%).

Таблица 1. Число видов основных таксономических групп зоопланктона в 2006–2008 гг.

Группа	2006 г.	2007 г.	2008 г.
Rotifera	<u>34</u>	<u>43</u>	<u>43</u>
	41	44	48
Cladocera	<u>33</u>	<u>37</u>	<u>33</u>
	40	38	37
Copepoda	<u>16</u>	<u>17</u>	<u>14</u>
	19	18	15
Всего	83	97	90

Примечание. В числителе — число видов, в знаменателе — то же в %.

В пробе зоопланктона насчитывали в 2006 г. 17–32 вида, в 2007 г. — 14–31, в 2008 г. — 16–35 видов. Наибольшим разнообразием характеризовались ракообразные, составляющие 52–70% всех отмеченных видов в 2006–2007 гг. Среди них преобладали ветвистоусые рачки. Однако в 2008 г. в половине проб количество видов коловраток было равно или превышало число видов ракообразных. Наибольшее разнообразие отмечено в июне, а в 2008 г. еще и в августе, минимальное — в октябре или в 2007 г. в начале мая. Максимальное количество видов обнаружено в пробах на станциях Молога и Брейтово (в среднем 26–30 видов), минимальное — на станциях Измайлово и Наволок — 19–23 вида. Индекс Шеннона, рассчитанный по численности, варьировал от 2.1 до 3.5. Весной и в начале лета видовое разнообразие повышалось ($H_N = 3.1–3.5$), в июле–сентябре индекс Шеннона варьировал от 2.7 до 3.0, а в октябре падал до 2.4–2.5.

Виды, имеющие встречаемость более 50% в целом за вегетационный период, можно отнести к постоянному компоненту фауны водохранилища. В их число вошли 8 видов и представители р. *Synchaeta*, относящиеся к коловраткам, 9 видов ветвистоусых рачков и 7 видов веслоногих (табл. 2).

Таблица 2. Встречаемость (%) широко распространенных видов зоопланктона

Rotifera	Год			Cladocera	Год			Copepoda	Год		
	2006	2007	2008		2006	2007	2008		2006	2007	2008
<i>p. Synchaeta</i>	100	92	100	<i>Bosmina longispina</i>	88	95	81	<i>Mesocyclops leuckarti</i>	100	98	100
<i>Keratella quadrata</i>	100	98	95	<i>B. crassicornis</i>	79	75	69	<i>Thermocyclops oithonoides</i>	90	98	98
<i>K. cochlearis</i>	83	80	95	<i>B. coregoni</i>	57	39	43	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	90	76	74
<i>Polyarthra major</i>	83	64	81	<i>B. longirostris</i>	60	44	57	<i>E. graciloides</i>	60	44	26
<i>Kellicottia longispina</i>	83	68	90	<i>Daphnia galeata</i>	81	73	76	<i>Megacyclops viridis</i>	52	41	60
<i>Conochilus hippocrepis</i> + <i>C. unicornis</i>	71	64	79	<i>Chydorus sphaericus</i>	71	59	64	<i>Heteroscope appendiculata</i>	55	51	26
<i>Euchlamis dilatata</i>	48	51	55	<i>Leptodora kindtii</i>	52	41	31	<i>Cyclops vicinus</i>	50	50	31
<i>Asplanchna priodonta</i>	71	56	79	<i>Bythotrephes longimanus</i> + <i>B. cederstroemii</i>	74	64	67				

Встречаемость указанных Rotifera в 2005 г. (Соколова, 2007), а также в 2006–2008 гг. была высокой. Среди Crustacea наблюдалось снижение встречаемости *Bosmina coregoni* Baird до 39–43%, *Leptodora kindtii* (Focke) до 31–41%, *Eudiaptomus graciloides* Lill. до 26–44%, *Heteroscope appendiculata* Sars до 26%, *Cyclops vicinus* Uljan до 31%.

Наряду с широко распространенной в пелагиали Рыбинского водохранилища *Asplanchna priodonta* Gosse нами отмечены *A. hericki* Guegne, найденная в 17–29% проб при максимальном количестве 0.5 тыс. экз./м³, и *A. henrietta* Langhans, имеющая встречаемость 5–17% и численность до 3.0 тыс. экз./м³.

Из редких немногочисленных видов регулярно встречались Rotifera: *Polyarthra dolychoptera* Idelson, *P. euryptera* Wierz., *P. longiremis* Carlin, *Bipalpus hudsoni* (Imhof), *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias), *Conochiloides natans* (Seligo), *Trichotria truncata* Whitelegge, *T. pocillum* (Müller), *Brachionus angularis* Gosse, *B. calyciflorus* Pallas. Встречаемость *Ploesoma truncatum* (Levander) увеличилась от 10 до 30%, а максимальная ее численность с 0.7 до 10.2 тыс. экз./м³. Эта коловратка попадалась преимущественно в июле и августе, единично в июне или сентябре.

Кроме *Daphnia galeata* G. Sars нами в исследуемый период зарегистрированы еще 4 вида: *D. longispina* O.F. Müll, *D. cucullata* Sars, *D. cristata* Sars, *D. longiremis* Sars., *D. longispina* и *D. cucullata* встречались редко, а *D. cristata* и *D. longiremis* отмечены в 30–56% всех проб.

Среди 5 видов рода *Bosmina*, отмеченных нами для Рыбинского водохранилища, чаще встречались и были многочисленнее *Bosmina longispina* Leydig, *B. crassicornis* (P.E. Müller) и *B. longirostris* (O.F. Müll.). Более редкими были *B. coregoni* и *B. obtusirostris* Sars.

Diaphanosoma brachium (Lievin), которая входила в состав доминантного комплекса летнего зоопланктона речных плесов (Лазарева, 2005 а), в пелагиали Рыбинского водохранилища наблюдали редко и в небольшом количестве. В 2006–2007 гг. она обнаружена в 12–14% проб при численности всего 0.07–0.09 тыс. экз./м³. В 2008 г. на стандартных станциях рачок не найден. Начиная с 2007 г., нами регистрируется второй представитель этого рода — *D. orghidani* Negrea с численностью до 0.09 тыс. экз./м³. Вид впер-

вые обнаружен в южной части Рыбинского водохранилища в июне 2003 г. (Лазарева, 2008).

Limnospida frontosa Sars отмечена в 17–32% проб. Численность рачка в 2007 г. в 3, а в 2008 г. в 7 раз была меньше, чем в 2006 г., а в среднем за 3 года составляла 0.1 ± 0.04 тыс. экз./м³, что в 2.5 раза меньше по сравнению с 1992–1994 гг. (Соколова, 2002).

Среди Copepoda в 30% проб каждый год отмечали *Paracyclops fimbriatus* (Fisch.) и *Cyclops kolensis* Lilljeborg, а в 10–20% — *Eucyclops serrulatus* (Fisch.).

Сезонная динамика зоопланктона

В мае 2006 г. зоопланктон был достаточно разнообразен, но беден по количественным показателям. Общая численность составляла в Главном плесе 31–86 тыс. экз./м³, биомасса — 0.16–0.44 г/м³. Основу зоопланктонного сообщества формировали Copepoda, среди которых наблюдалось массовое развитие науплиусов и копеподитов Cyclopoidea (рис. 1).

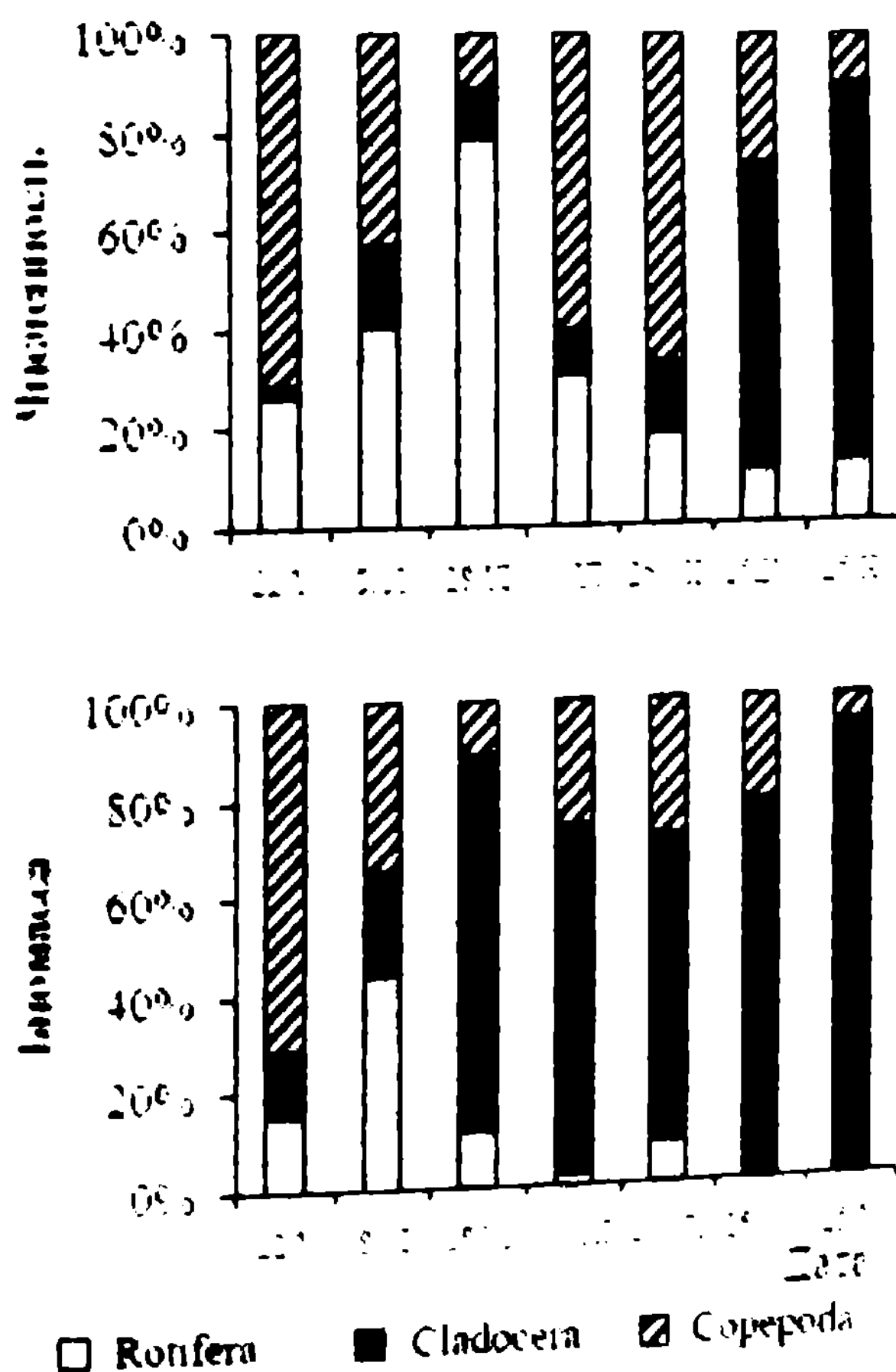


Рис. 1. Соотношение таксономических групп зоопланктона по численности и биомассе в 2006 г.

Наибольшим разнообразием характеризовались Rotifera. Доминирующими видами среди них были *Keratella quadrata*.

(O.F. Müller) (7–18% от общей численности зоопланктона), *Synchaeta* sp. (9–13%), а на ст. Средний Двор — *Kellicottia longispina* (Kellicott.). Наиболее бедными по видовому составу и по численности (0.5–1.3 тыс. экз./м³) были Cladocera. На ст. Коприно, расположенной в Волжском плесе водохранилища, общая численность и биомасса на порядок ниже, чем в Главном плесе.

В июне, в связи с повышением температуры воды до 14–15 °С, увеличились общая численность и биомасса зоопланктона, которые в Главном плесе составили 62.4–155.1 тыс. экз./м³ и 0.90–2.67 г/м³ соответственно. На станциях Коприно, Молога, Измайлово и Брейтово по численности и биомассе преобладали веслоногие рачки, а на ст. Наволок и Средний Двор — коловратки. Большие биомассы на станциях Наволок (1.6 г/м³) и Брейтово (0.5 г/м³) были образованы за счет развития крупной хищной коловратки *Asplanchna priodonta*. Изменился состав доминантного комплекса. Снизилась доля науплиусов и копеподитов Cyclopoida. По-прежнему многочисленными были *Keratella quadrata* (14–20%) и *Synchaeta* sp. (14%). Наряду с ними наблюдалось массовое развитие *Conochilus hippocrepis* (Schrank) + *C. unicornis* Rousselet (ст. Наволок), а также *Cyclops vicinus* (13%), *Bosmina longirostris* (23%), *B. longispina* (9–17%). Причем, в популяциях ветвистоусых рачков было много молодежи, что свидетельствует об их активном размножении.

В июле произошло снижение видового разнообразия и обилия зоопланктона. Общая численность в Главном плесе варьировала от 45.1 до 54.3 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.59 до 1.08 г/м³. Повсеместно основную часть численности зоопланктона формировали Coepoda, основу биомассы — Cladocera. Высокие биомассы зоопланктона создавались за счет крупных пелагических Cladocera: *Daphnia galeata*, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* Leydig и *B. cederstroemii* Schoedler. *Daphnia galeata* при невысокой численности 2–6 тыс. экз./м³ образовывала биомассу 0.3–0.7 г/м³. Среди коловраток доминировали: *Synchaeta* sp. (11–22%), *Polyarthra major* Burckhardt (6–8%), *Kellicottia longispina* (6–8% на станциях Средний Двор и Брейтово), среди рачков — *D. galeata* (10–15%), науплиусы Cyclopoida (29–43%) и *Mesocyclops leuckarti* (Claus) (8% на ст. Брейтово). Максимальная численность отмечена на ст. Измайлово (87.0 тыс. экз./м³), наибольшая биомасса — на ст. Брейтово (1.26 г/м³). Наблюдалось массовое развитие Veliger *Dreissena* (15–

163 тыс. экз./м³). На большинстве станций Главного плеса их количество в 3 раза превышало общую численность зоопланктона.

В сентябре численность зоопланктона изменялась от 14.7 до 34.7 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.2 до 0.5 г/м³. Зоопланктон был наиболее обильным и разнообразным на ст. Брейтово (численность — 77.9 тыс. экз./м³, биомасса — 2.4 г/м³), а наиболее бедным на ст. Коприно (2.8 тыс. экз./м³ и 0.014 г/м³ соответственно). В центре водохранилища по численности и биомассе преобладали *Cladocera* (51–85%), а на ст. Коприно — *Copepoda* (70% численности и 59% биомассы). Максимальную биомассу (30–49%) на большинстве станций формировала *Bosmina longispina* (до 1.65 г/м³). Наряду с ней доминировали *Euchlanis dilatata* Ehrenberg (8–16%), *B. longirostris* (9% ст. Брейтово), *B. crassicornis* (9%), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (14% на ст. Измайлово), *Mesocyclops leuckarti* (8–11%). Разнообразие планктона существенно увеличивалось за счет литоральных и бентических рачков: *Alona quadrangularis* (O.F. Müller), *A. rectangula* Sars, *Ceriodaphnia pulchella* Sars, *C. affinis* Lilljeborg, *Macrothrix laticornis* (Jurine), *Pleuroxus uncinatus* Baird, *Leydigia leydigii* (Leydig) и др. В Волжском плесе на ст. Коприно состав доминантного комплекса был иным: науплиусы (36%), копеподиты *Cyclopoida* (22%) и *Thermocyclops crassus* (Fisch.).

В октябре при температуре 5.4–7.2 °C произошло незначительное снижение численности и биомассы зоопланктона, которые составляли в Главном плесе 13.5–31.8 тыс. экз./м³ и 0.29–0.57 г/м³ соответственно, а на ст. Коприно 0.5 тыс. экз./м³ и 0.008 г/м³. *Cladocera* образовывали 74–79% численности и 91–95% биомассы. Среди них преобладали *Bosmina longispina* (до 68%) и *Chydorus sphaericus* (до 9%). Наряду с рачками доминировали коловратки *Keratella quadrata* (до 4 тыс. экз./м³) и *Synchaeta* sp. (до 2.5 тыс. экз./м³).

В начале мая 2007 г. температура воды на разных станциях равнялась 5.8–7.4 °C. Зоопланктон был беден. Общая численность варьировала от 2.1 до 21.9 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.01 до 0.44 г/м³. *Copepoda* формировали 66–91% численности и 86–98% биомассы. Среди них доминировал *Cyclops kolensis*, составляющий 40–64% от общей численности зоопланктона (рис. 2). Этот рачок интенсивно размножался. Встречались самки с ова, самцы, в большом количестве отмечены науплиусы (15–40%). Начал свое развитие *Mesocyclops leuckarti* (6–10%). Наибольшим разнообразием харак-

теризовались Rotifera, однако, их численность и биомасса были невысокими. Отмечены представители зимнего комплекса зоопланктона: *Notholca squamula squamula* (Müller), *N. squamula frigida* Jaschnov, *N. cinctura* Skorikov, *N. acuminata* (Ehrenberg), *Conochiloides natans*, *Keratella hiemalis* Carlin и др. Наиболее бедными по численности (2–4% от общей численности) и по разнообразию были Cladocera. В конце мая произошло увеличение численности и биомассы Rotifera и Cladocera и снижение доли Copepoda.

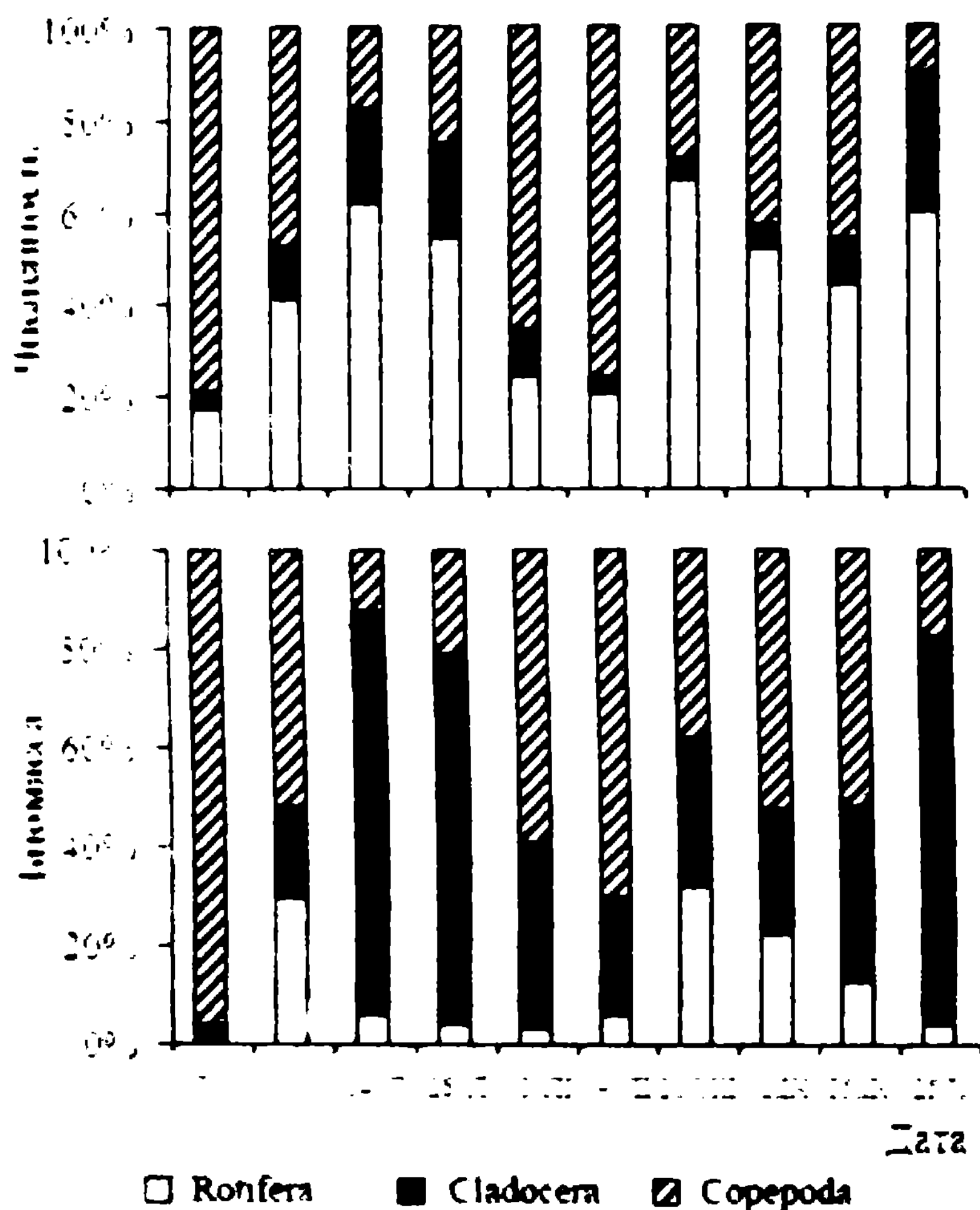


Рис. 2. Соотношение таксономических групп зоопланктона по численности и биомассе в 2007 г.

В июне с подъемом температуры воды до 17.0–17.4 °C зоопланктон стал более разнообразным, увеличились его численность (22.7–141.2 тыс. экз./м³) и биомасса (0.46–2.05 г/м³). Исчезли весенние коловратки и *Cyclops kolensis*. На всех станциях, кроме Коприно, по численности преобладали Rotifera (43–74%), по биомассе — Cladocera (48–86%). Наблюдалось массовое развитие *Conochilus* (26–67%), *Polyarthra major* (11% на ст. Брейтово), *Daphnia galeata* (9–13%), *Bosmina longispina* (28% ст. Измайлово), *Mesocyclops leuckarti* (10%). Высокие биомассы на станциях Молога (2.04 г/м³)

и Измайлово (1.68 г/м^3) были образованы за счет развития *B. longispina*, а также *D. longiremis* (ст. Молога) и *D. galeata* (ст. Измайлово). Большим разнообразием характеризовались *Daphnia* — 4 вида и *Bosmina* — 5 видов. В Волжском плесе зоопланктон существенно отличался. Наиболее многочисленными были *D. galeata*, *D. longiremis* и молодь *Daphnia*. *Conochilus*, доминирующий в Главном плесе, здесь не встречался.

В июле температура воды поднялась до $20.2\text{--}20.4^\circ\text{C}$, видовое разнообразие зоопланктона увеличилось (23–36 видов в пробе), однако, его количественные показатели снизились. Численность зоопланктона в Главном плесе варьировала от 55.7 до 83.2 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.36 до 0.61 г/м³. На всех стандартных станциях основу численности (71–85%) и биомассы (64–77%) формировали *Copepoda*, среди которых в массе развивались науплиусы и копепоиды *Cyclopoida*. В центральной части водохранилища многочисленным был *Mesocyclops leuckarti* (10–13%), в Волжском плесе — *Thermocyclops oithonoides* Sars. Наиболее разнообразными были коловратки (11–13 видов), среди которых доминировали *Conochilus*, а также *Ploesoma truncatum* (3 тыс. экз./м³ на ст. Наволок) и *Polyarthra major* (5.3 тыс. экз./м³ на ст. Измайлово). Минимальная численность отмечена у *Cladocera* — 1–4 тыс. экз./м³.

В августе вода прогрелась до 22°C . Зоопланктон оставался таким же разнообразным (20–36 видов), но существенно увеличилось его обилие. В центре водохранилища численность составляла 127.6–373.4 тыс. экз./м³, биомасса — 0.75–1.65 г/м³. Соотношение таксономических групп зоопланктона на различных участках отличалось из-за неоднородности развития отдельных видов. В Волжском плесе по численности преобладали *Copepoda* (50–52%), по биомассе — *Cladocera* (45–58%). На станциях Наволок, Измайлово и Средний Двор основу численности (74–84%) и биомассы (47–49%) составляли *Rotifera*, а на ст. Брейтово — *Copepoda*, а в целом по водохранилищу по численности превалировали коловратки, по биомассе — веслоногие рачки. В состав доминантного комплекса на всех станциях, кроме Коприно, входили: *Conochilus* (до 73%), *Synchaeta* sp. (до 14%), *Mesocyclops leuckarti* (15% на ст. Брейтово), копепоиды *Cyclopoida*. Доля науплиусов и копепоидов *Cyclopoida* снизилась по сравнению с июнем, что может свидетельствовать об уменьшении скорости размножения циклопов. Разви-

тие *Asplanchna priodonta* даже при небольшой численности 5.4–6.0 тыс. экз./м³ приводило к образованию высоких биомасс 0.25–0.34 г/м³ на станциях Наволок и Измайлово. Крупная, размером до 1.6 мм, *A. herricki* при численности 0.3 тыс. экз./м³ создавала биомассу 0.19 г/м³ на ст. Измайлово. Иным был состав доминантного комплекса на ст. Коприно: *Euchlanis dilatata*, *Bosmina longirostris*, науплиусы и копеподиты Cyclopoida. Наиболее бедным зоопланктон по-прежнему был на ст. Коприно (численность — 37.4 тыс. экз./м³, биомасса — 0.3 г/м³), наиболее богатым — на ст. Измайлово (соответственно 373.4 тыс. экз./м³ и 1.65 г/м³), наиболее разнообразным — на ст. Молога (36 видов в пробе).

В конце сентября температура воды снизилась до 12–13 °С. Существенно уменьшились видовое разнообразие и обилие зоопланктонного сообщества из-за выпадения из его состава теплолюбивых форм. Численность варьировала в Главном плесе от 13.6 до 33.2 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.08 до 0.15 г/м³. На ст. Коприно количество зоопланктона составляло всего 1.7 тыс. экз./м³, его биомасса 0.01 г/м³. На станциях Коприно, Молога, Средний Двор Copepoda образовывали 57–77% численности, на остальных участках преобладали Rotifera (49–59%), основу биомассы формировали Copepoda или Cladocera. Состав доминантного комплекса изменился. Наблюдалось массовое развитие *Euchlanis dilatata* (28–39%), *Keratella quadrata* (8–23%), *Bosmina longispina* (10–12% на станциях Наволок и Измайлово), *Thermocyclops oithonoides* (28% на ст. Молога), *Mesocyclops leuckarti* (6–8% на станциях Измайлово и Молога), науплиусов и копеподитов Cyclopoida. На ст. Коприно доминировали другие виды: *B. longirostris* (9%), *T. oithonoides* (9%), было больше науплиусов и копеподитов циклопов.

В конце октября в связи с понижением температуры воды до 6.6–7.8 °С произошло дальнейшее снижение обилия зоопланктона. Численность его в Главном плесе составляла 5.7–24.5 тыс. экз./м³, биомасса — 0.05–0.10 г/м³. Основу численности формировали Rotifera (48–76% на станциях Наволок, Измайлово и Средний Двор) или Cladocera (47–51% на станциях Молога и Брейтово), основу биомассы — Cladocera (77–84%). И только на ст. Коприно была выше доля Copepoda (83%). В центральной части водохранилища по численности преобладали: *Keratella quadrata* (14–71%), *Bosmina longispina* (13–42%), науплиусы Cyclopoida (40% на ст. Молога).

У *B. longispina* отмечено большое количество самцов, что свидетельствует о переходе от партеногенетического к половому способу размножения.

В мае 2008 г. общая численность зоопланктона была невысокой и составляла в Главном плесе 18–78 тыс экз./м³, биомасса — 0.09–0.15 г/м³. Copepoda за счет массового развития науплиусов и копеподитов Cyclopoida (рис. 3), а также *Mesocyclops leuckarti* (6–8%) образовывали основную численность (66–75%) и биомассу зоопланктона (59–94%).

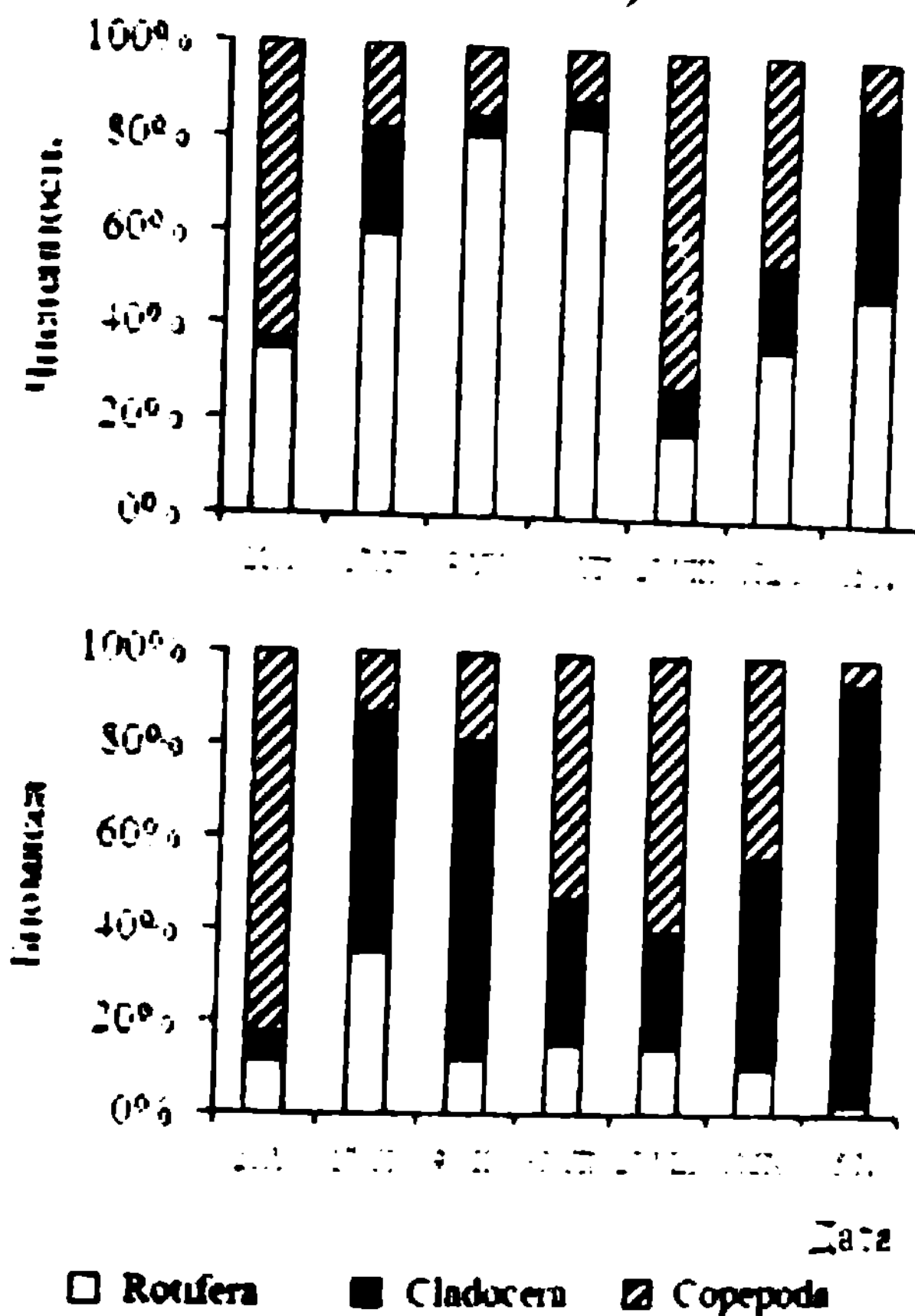


Рис. 3. Соотношение таксономических групп зоопланктона по численности и биомассе в 2008 г

Наибольшим разнообразием характеризовались Rotifera — 10–15 видов, среди которых доминировали *Synchaeta* sp. (8–32%) и *Keratella quadrata* (6–27%). Наиболее бедными по обилию и разнообразию были Cladocera. И только на ст. Коприно, расположенной ближе к берегу и быстрее прогреваемой, чем центральная часть водохранилища, *Bosmina longispina* и *B. longirostris* вошли в состав доминантного комплекса, составляя 11–12% от общей численности зоопланктона.

В июне с повышением температуры воды до 16.0–18.2 °C зоопланктон стал более разнообразным — 27–40 видов в пробе Уве-

личились его количество (64–279 тыс. экз./м³) и биомасса (1.09–2.88 г/м³). На всех станциях, кроме Молога, по численности преобладали Rotifera (42–79%), по биомассе Rotifera (станции Коприно, Измайлово) или Cladocera. Высокие биомассы создавали *Asplanchna priodonta* и *Bosmina longispina*. Наблюдалось массовое развитие представителей рода *Conochilus* (27–49%), *Bosmina longispina* (8–46%), *B. longirostris* (10–12% на станциях Коприно и Молога). По-прежнему в больших количествах встречались *Keratella quadrata* (до 35.8 тыс. экз./м³) и *Synchaeta* sp. (до 32.3 тыс. экз./м³).

В июле произошло снижение видового разнообразия и обилия зоопланктона. Число видов в пробах составило на разных станциях 18–34, общая численность зоопланктона варьировала от 44.8 до 105.8 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.30 до 0.73 г/м³. Повсеместно основу численности и биомассы формировали Copepoda, и только на ст. Коприно за счет массового развития *Leptodora kindtii* основную биомассу создавали Cladocera. Изменился состав доминантного комплекса. Существенно снизилась роль *Conochilus* и *Keratella quadrata*. Наблюдалось массовое развитие *Polyarthra major* (9–12%), *Kellicottia longispina* (10% на ст. Брейтово), *Ploesoma truncatum* (7–11% на станциях Коприно, Молога, Средний Двор), науплиусов (20–27%) и копеподитов Cyclopoida (20–24%), а также науплиусов *Eudiaptomus* (5%).

В августе численность зоопланктона в Главном плесе варьировала от 36.6 до 118.2 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.32 до 1.53 г/м³, а на ст. Коприно эти показатели составляли соответственно 9.8 тыс. экз./м³ и 0.09 г/м³. Основу численности (60–78%) и биомассы (57–67%) образовывали Copepoda: науплиусы (16–25%) и копеподиты Cyclopoida (14–31%), а также *Mesocyclops leuckarti* (11–14%) и *Thermocyclops oithonoides* (6–9%). Среди коловраток доминировали *Conochilus* (6–11%), среди Cladocera — *Bosmina longispina* (8–16%). Максимальная численность (118.2 тыс. экз./м³), биомасса (1.53 г/м³) и число видов в пробе (41) отмечены на ст. Брейтово.

В середине сентября температура воды снизилась до 14.8–16.0 °С. Численность варьировала в Главном плесе от 27.7 до 37.7 тыс. экз./м³, биомасса — от 0.09 до 0.33 г/м³. На ст. Коприно количество зоопланктона составляло 4.6 тыс. экз./м³, биомасса — 0.02 г/м³. Основную численность на всех станциях, кроме ст. Молога формировали Copepoda (43–64%), основу биомассы — Copepoda

или *Cladocera*. Состав доминантного комплекса изменился. Наблюдалось массовое развитие *Euchlanis dilatata* (17–24%), *Keratella quadrata* (7–9%), *Synchaeta* sp. (17–30% на станциях Коприно, Брейтово и Молога), *Bosmina longispina* (11–20%), *Mesocyclops leuckarti* (6–8%), науплиусов (12–50%) и копеподитов *Cyclopoida* (12–18%).

В середине октября в связи с понижением температуры воды до 8.7–9.6 °С в Главном плесе произошло дальнейшее снижение количества зоопланктона до 3.3–12.2 тыс. экз./м³ и биомассы — до 0.06–0.14 г/м³. В Волжском плесе эти показатели составляли 0.6–3.0 тыс. экз./м³ и 0.002–0.050 г/м³. По численности преобладали *Rotifera* (43–68% на станциях Измайлово, Средний Двор и Брейтово) или *Cladocera* (58–68% на станциях Молога и Наволок), по биомассе — *Cladocera* (85–95%). Как и в предыдущие годы, на ст. Коприно была выше доля *Copepoda* (77%), среди которых доминировали науплиусы *Cyclopoida* (63%) и *Thermocyclops oithonoides* (5%). В центральной части водохранилища по численности преобладали: *Keratella quadrata* (16–63%), *Bosmina longispina* (23–56%) и *B. longirostris* (9–10% на станциях Молога и Брейтово).

Таким образом, в весенний период в водохранилище в массе развивались *Keratella quadrata*, *Synchaeta* sp., *Mesocyclops leuckarti*. В 2006 г. в число доминантных видов входила *Kellicottia longispina*, а в 2007 г. — *Cyclops kolensis*. В летний сезон по-прежнему были обильны *Keratella quadrata*, *Synchaeta* sp., *Mesocyclops leuckarti*, *Kellicottia longispina*, но к ним добавились коловратки *Conochilus hippocrepis* + *C. unicornis*, *Polyarthra major* и рачки: *Bosmina longispina*, *B. longirostris* (на станциях Коприно, Молога и Брейтово), *Daphnia galeata*, *Thermocyclops oithonoides*. Начиная с 2007 г., в июле в число руководящих видов входила коловратка *Ploesoma truncatum*. Осенью доминировали *K. quadrata*, *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta* sp., *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*. В весенне-летний период в большом количестве встречались науплиусы и копеподиты *Cyclopoida*. Основу численности в мае составляли *Copepoda*, в июне, а в 2008 г. и в июле — *Rotifera*, в июле–августе — *Copepoda*, осенью — *Rotifera* и *Cladocera* (рис. 1–3). Основную биомассу в течение всего сезона образовывали *Crustacea*.

По данным ряда авторов, в Рыбинском водохранилище чаще всего наблюдали двухвершинный характер сезонной динамики численности и биомассы зоопланктона (Мордухай-Болтовская, 1956; Монаков, 1958; Рыбинское водохранилище, 1972; Волга ..., 1978), но в отдельные годы отмечали 1 пик численности и биомассы (Луферова, Монаков, 1966). Ход общей сезонной динамики зоопланктона обуславливается изменениями численности и биомассы доминантных видов. Сроки массового развития популяций отдельных видов и их численность ежегодно варьируют, что определяется температурным и уровненным режимом, ветровой циркуляцией, трофическими условиями (Луферова, Монаков, 1966; Лазарева, 1997; Ривьер, 1988; Литвинов, Ривьер, 1991).

В 2006 г. мы наблюдали 1 пик численности (353.6 тыс. экз./м³) и биомассы зоопланктона (2.74 г/м³) в конце июня (рис. 4).

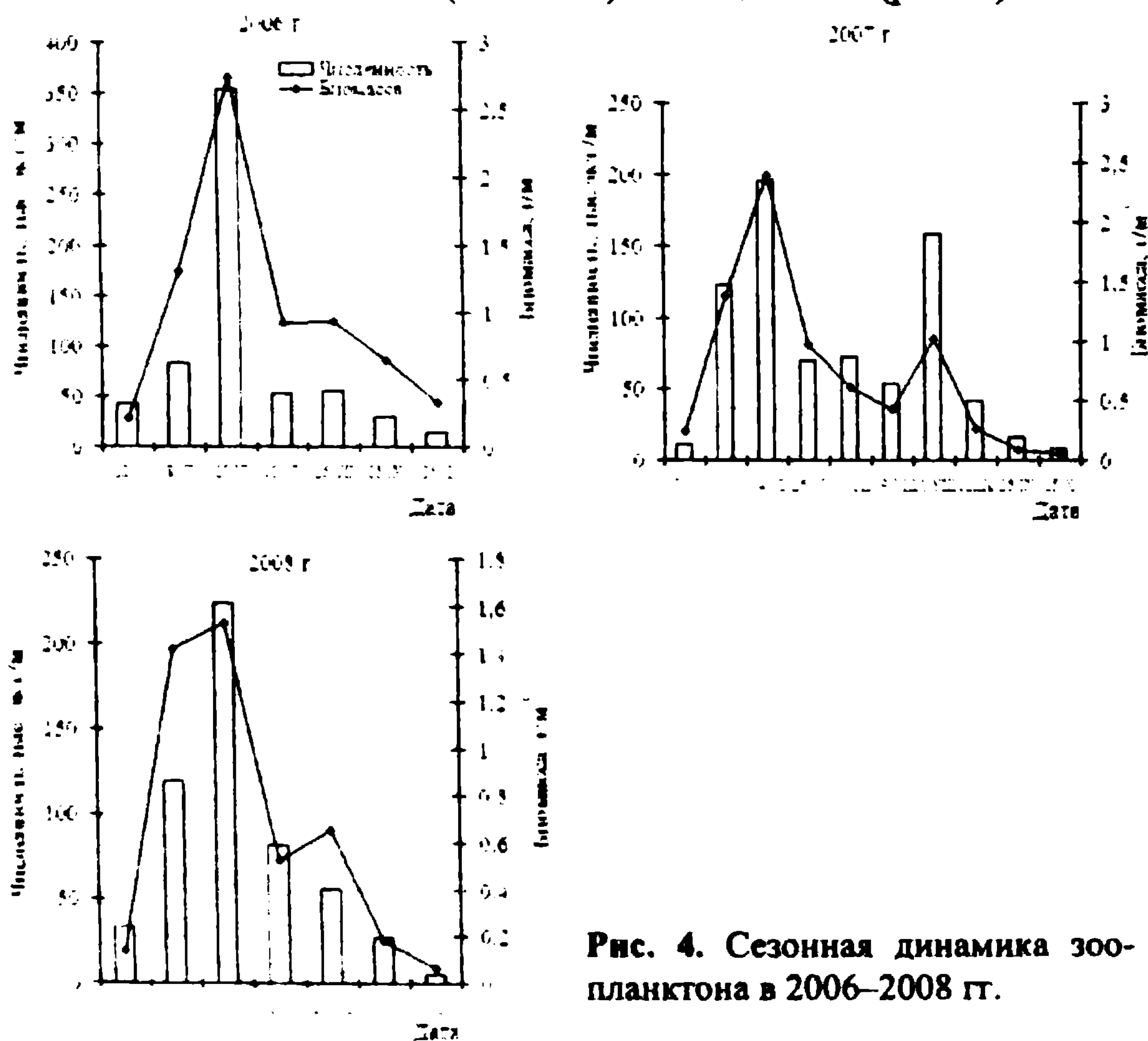


Рис. 4. Сезонная динамика зоопланктона в 2006–2008 гг.

В 2007 г. отмечены 2 максимума численности и биомассы: в середине июня (численность — 195.3 ± 41.0 тыс. экз./м³, биомасса

— 2.4 ± 0.5 г/м³) и в августе (численность — 158.1 ± 46.3 тыс. экз./м³, биомасса — 1.0 ± 0.2 г/м³). В 2008 г. зарегистрировали 1 подъем численности зоопланктона в начале июля (224.2 ± 54.0 тыс. экз./м³) и 2 пика биомассы: в начале июля (1.5 ± 0.3 г/м³) и небольшой пик в августе (0.6 ± 0.2 г/м³).

В исследуемый период у *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Synchaeta* sp., *Asplanchna priodonta*, *Bosmina longispina*, *B. longirostris*, *B. crassicornis* отмечен двухвершинный, а у *Kellicottia longispina*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Eudiaptomus gracilis* — одновершинный характер кривой сезонной динамики. У *Polyarthra major*, *Conochilus*, *Euchlanis dilatata*, *Daphnia galeata*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* зарегистрировали 1 или 2 максимума численности и биомассы.

Структурные показатели зоопланктона

Анализ межгодовой динамики развития зоопланктона показал, что в 2006–2008 гг. состав зоопланктона и его доминантный комплекс почти не менялись, а величины численности и биомассы испытывали ежегодные флуктуации. Так, средняя за вегетационный сезон численность зоопланктона в 2006 г. составляла 90.1 ± 19.6 тыс. экз./м³, биомасса — 1.01 ± 0.16 г/м³; максимальная численность — 554.3 тыс. экз./м³, биомасса — 4.5 г/м³ (табл. 3). Среднесезонная численность зоопланктона в 2007 г. была равна 74.2 ± 10.5 тыс. экз./м³, биомасса — 0.7 ± 0.1 г/м³, максимальная численность — 373.4 тыс. экз./м³, биомасса — 4.6 г/м³. Средняя численность зоопланктона в 2008 г. составляла 78.3 ± 14.2 тыс. экз./м³, биомасса — 0.65 ± 0.1 г/м³, максимальная численность — 342.1 тыс. экз./м³, биомасса — 2.9 г/м³. Таким образом, в современный период мы наблюдаем снижение общей численности и биомассы зоопланктона (рис. 5). Однако величины, зарегистрированные нами, входят в пределы колебаний, отмеченные другими авторами, и находятся на уровне 70-х годов XX века. В 1960-е годы общая биомасса зоопланктона варьировала от 0.25 до 0.69 г/м³, в 70-е — от 0.37 до 0.83 г/м³ (Ривьер и др., 1982; Ривьер, 2005). В начале 1980-х годов наблюдали интенсивный рост общей биомассы, а с 1991 г. — ее снижение до величины около 1 г/м³ (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005 а, б; Ривьер, 2005).

По мнению В.И. Лазаревой (2001, 2005 б, 2007), период колебаний биомассы зоопланктона оказался близок к 20 годам. Как от-

мечалось ранее (Ривьер и др., 1982), соотношение групп зоопланктона между собой в различные годы испытывают значительные колебания. В 1956–1970 гг. численность коловраток в среднем в 2 раза превышала численность ракообразных, составляя почти 70% от общего количества зоопланктона. Биомасса Rotifera в среднем за 15 лет равнялась 26.6% от суммарной биомассы зоопланктона (Владимирова, 1978). В 1980–90-е годы произошло увеличение количества ракообразных и снижение численности коловраток (Лазарева и др., 2001).

Таблица 3. Структурные показатели зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2006–2008 гг.

Показатели	2006 (n=42)	2007 (n=60)	2008 (n=42)
Численность Rotifera	50.7±17.1	37.7±7.6	45.9±11.34
Численность Cladocera	12.9±2.1	8.9±1.8	6.9±1.6
Численность Copepoda	26.5±3.1	27.6±3.1	25.5±3.2
Общая численность	90.1±19.6	74.2±10.5	78.3±14.2
Биомасса Rotifera	0.14±0.04	0.10±0.03	0.14±0.04
Биомасса Cladocera	0.64±0.13	0.37±0.09	0.32±0.07
Биомасса Copepoda	0.23±0.03	0.26±0.03	0.19±0.03
Общая биомасса	1.01±0.16	0.73±0.11	0.65±0.11
Численность Veliger Dreissena	34.5±13.7	22.3±7.1	11.0±3.5
Максимальная численность Veliger Dreissena	396.8	310.8	106.5
Доля Veliger в общей численности зоопланктона, %	76.4±31.2	41.4±11.4	30.5±11.8
$N_{Clad}/N_{Copep.}$	0.49	0.32	0.27
B_{Crust}/B_{Rot}	6.0	6.4	3.6
$w_{cp} = B/N$, мкг	11	10	8
N_{Crust}/N_{Rot}	0.78	0.97	0.71
S	1.40±0.02	1.38±0.01	1.40±0.02

Примечание. Численность — тыс. экз./м³; биомасса — г/м³

Наши наблюдения показали, что в 2005 (Соколова, 2007) и в 2006–2008 гг. численность Rotifera превосходила численность Crustacea (табл. 4). Индекс N_{Crust}/N_{Rot} варьировал от 0.71 до 0.97. Возможно, одной из причин увеличения обилия коловраток стало снижение среднего количества велигеров дрейссены в 3 раза и их доли в общей численности зоопланктона в 2 раза (табл. 3). Известно, что планктонные личинки дрейссены конкурируют за пищу с простейшими и коловратками, а в период массового отрождения они ста-

новятся одним из основных компонентов планктона. Колебания численности коловраток вследствие их маленьких размеров мало отражаются на величине общей биомассы. Индекс $V_{\text{Слуд}}/V_{\text{Рот}}$ изменялся в пределах от 3.6 до 6.4, что свидетельствует о ведущей роли ракообразных в функционировании зоопланктона.

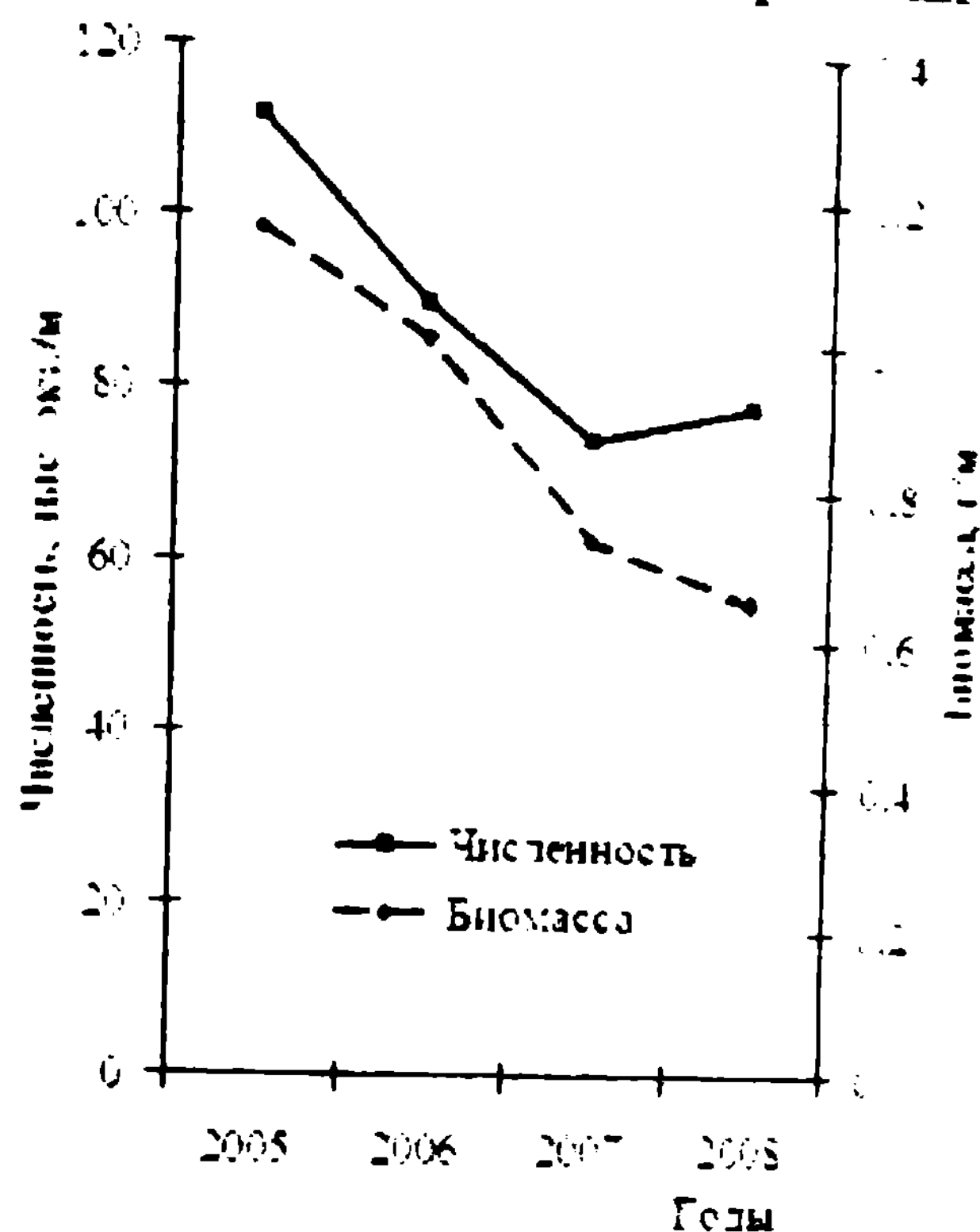


Рис. 5. Динамика численности и биомассы зоопланктона в 2005–2008 гг.

Таблица 4. Доля таксономических групп (%) в общей численности и биомассе зоопланктона

Показатели	2006	2007	2008
Численность Rotifera	56	51	59
Численность Cladocera	14	12	9
Численность Copepoda	30	37	32
Биомасса Rotifera	14	14	22
Биомасса Cladocera	63	51	50
Биомасса Copepoda	23	35	28

По литературным данным (Ривьер, 2005), до 70-х годов биомасса ветвистоусых от общей биомассы всего зоопланктона составляла 23–60%, в 1970-е годы — 55%, в 1981–1990 гг. — 70%, а в дальнейшие 7 лет — 68%. Нами отмечено снижение доли Cladocera в общей численности (с 14 до 9%) и биомассе зоопланктона (с 63 до 50%). Величина отношения $N_{\text{Слуд}}/N_{\text{Сопер}}$ уменьшилась с 0.49 до 0.27.

В 1956–1978 гг. средняя индивидуальная масса зоопланктеров не превышала 10 мкг, в 1980–1995 гг. $w_{\text{ср.}}$ была больше 15, а в отдельные годы — 26 мкг (Лазарева и др., 2001). В настоящее время $w_{\text{ср.}}$ составляет всего 8–10 мкг, что, очевидно, связано с увеличением численности Rotifera.

В исследуемый период нами отмечено возрастание численности и относительной численности *Synchaeta* sp., *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Polyarthra major*, *Euchlanis dilatata*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops oithonoides* (табл. 5).

Таблица 5. Среднесезонная численность (N, тыс. экз./м³) и относительная численность (p, %) массовых видов зоопланктона в 2006–2008 гг.

Таксон	2006		2007		2008	
	N	p	N	p	N	p
p <i>Synchaeta</i>	3.4±0.7	5.8±1.1	2.4±0.6	2.9±0.5	3.7±1.0	7.1±1.5
<i>Keratella quadrata</i>	2.8±0.7	4.5±0.8	3.8±1.1	7.0±1.6	4.1±1.0	8.9±1.9
<i>K. cochlearis</i>	0.1±0.03	0.2±0.04	0.2±0.04	0.3±0.1	0.4±0.1	0.9±0.2
<i>Polyarthra major</i>	1.6±0.8	1.5±3.0	1.4±0.4	1.5±0.4	2.3±0.7	2.2±0.4
<i>Kellicottia longispina</i>	3.8±1.1	3.0±0.5	1.2±0.3	0.9±0.2	1.5±0.5	1.2±0.3
p. <i>Conochilus</i>	36.7±16.0	9.7±3.6	24.6±6.6	15.8±2.9	30.5±11.3	13.5±3.8
<i>Euchlanis dilatata</i>	0.8±0.4	1.5±0.7	2.8±0.9	6.6±1.9	1.3±0.5	2.7±0.9
<i>Asplanchna priodonta</i>	0.9±0.3	1.1±0.3	0.9±0.4	0.6±0.3	0.9±0.3	1.0±0.2
<i>Basmina longispina</i>	5.2±2.3	14.0±10.9	5.0±1.5	6.4±1.2	4.3±1.2	10.8±2.2
<i>B. crassicornis</i>	0.4±0.2	1.0±0.3	0.5±0.1	0.8±0.2	0.3±0.1	0.5±0.1
<i>B. coregoni</i>	0.4±0.4	0.6±0.4	0.06±0.03	0.13±0.07	0.03±0.01	0.07±0.02
<i>B. longirostris</i>	0.7±0.2	2.2±0.7	0.4±0.2	1.1±0.4	0.7±0.3	1.9±0.5
<i>Daphnia galeata</i>	4.3±1.2	4.1±0.9	1.5±0.3	1.9±0.4	1.3±0.3	1.3±0.3
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.4±0.1	1.6±0.5	0.1±0.03	0.9±0.3	0.06±0.01	0.4±0.2
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	1.7±0.3	3.0±0.5	2.6±0.4	4.7±0.5	2.5±0.5	4.4±0.7
<i>Thermocyclops oithonoides</i>	0.5±0.1	1.2±0.3	1.0±0.2	2.9±0.6	1.4±0.3	2.5±0.4
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0.3±0.1	0.6±0.1	0.3±0.1	0.4±0.1	0.2±0.1	0.3±0.1
Nauplii Cyclopoida	14.1±2.0	23.0±3.0	9.7±1.2	18.3±1.7	11.5±1.6	20.7±2.5
Nauplii Eudiaptomus	1.0±0.3	1.6±0.4	1.4±0.2	2.2±0.3	0.8±0.2	1.4±0.3
Copepodii Cyclopoida	5.5±0.9	9.3±1.1	8.5±1.1	13.0±1.3	7.8±1.4	11.3±1.5
Copepodit Eudiaptomus	0.6±0.1	1.4±0.3	0.8±0.2	1.4±0.2	0.6±0.2	0.9±0.2

Одновременно снижалось количество *Kellicottia longispina*, *Bosmina longispina*, *B. crassicornis*, *B. coregoni*, *D. galeata*, *Chydorus sphaericus* и *Eudiaptomus gracilis*.

В 1950–70-е годы наиболее бедный зоопланктон наблюдали в Главном плесе (Литвинов, Ривьер, 1991; Ривьер, 2000; Экологические..., 2001). Начиная с 1980-х годов, максимальные значения численности и биомассы отмечали в центре водохранилища (Лазарева и др., 2001; Соколова, 2005). По нашим данным, в 2006–2008 гг. наиболее богатый зоопланктон был в Главном плесе (табл. 6). На ст. Коприно, расположенной в Волжском плесе, численность зоопланктона в среднем в 2–5 раз, а биомасса в 1.5–3 раза меньше, чем в центре водохранилища.

Таблица 6. Средняя за вегетационный сезон численность (N, тыс экз./м³) и биомасса (B, г/м³) зоопланктона на разных станциях Рыбинского водохранилища в 2006–2008 гг.

Станция	2006		2007		2008	
	N	B	N	B	N	B
Коприно	22.7±	0.42±	21.6±	0.42±	34.1±	0.35±
	11.8	0.21	6.3	0.17	14.7	0.17
Молога	90.8±	1.31±	69.9±	0.96±	77.6±	0.67±
	52.7	0.60	19.4	0.31	33.0	0.23
Наволоок	113.2±	1.02±	65.2±	0.47±	86.1±	0.52±
	60.3	0.36	18.5	0.13	43.6	0.20
Измайлово	123.4±	0.87±	115.4±	1.15±	110.8±	0.84±
	72.8	0.28	36.0	0.43	45.1	0.39
Средний Двор	95.9±	1.18±	86.2±	0.66±	104.8±	0.87±
	45.9	0.56	29.0	0.21	44.0	0.38
Брейтово	94.4±	1.26±	88.4±	0.75±	55.3±	0.57±
	27.3	0.27	30.5	0.22	18.6	0.22

Индекс сапробности (S) не изменялся (табл. 3), составляя в среднем за год 1.40 ± 0.02 , что соответствует α - β -сапробным условиям.

Выводы. В зоопланктоне Рыбинского водохранилища в 2006–2008 гг. выявлено соответственно 83, 97 и 90 видов водных беспозвоночных. В исследованный период состав зоопланктона и его доминантный комплекс почти не менялись. Отмечена тенденция к снижению численности и биомассы зоопланктона и количества *Veliger Dreissena*. Основу численности формировали коловратки.

основу биомассы — ракообразные. Зоопланктон был более обильным в Главном плесе водохранилища, наиболее бедным — на ст. Коприно. В течение вегетационного периода наблюдали от одного до двух максимумов развития зоопланктона.

Список литературы

- Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Владимирова Т.М.* Коловратки побережья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978. С. 5–15.
- Волга и ее жизнь.* Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронина Н.М.* Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюзн. Гидроб. Общ. Т. 9. 1959. С. 249–278.
- Киселева Е.И.* Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. проблемного и тематического совещания ЗИН АН СССР. 1954. Вып. 2. С. 22–31.
- Лазарева В.И.* Фауна Дарвинского заповедника. Зоопланктон. // Флора и фауна заповедников СССР. М.: ВИНТИ, 1988. С. 6–20.
- Лазарева В.И.* Многолетние вариации структуры зоопланктона Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 1997. №1. С. 90–96.
- Лазарева В.И.* Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005 а. С. 182–224.
- Лазарева В.И.* Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005 б. С. 162–177.
- Лазарева В.И.* Динамика структуры и обилия зоопланктона Рыбинского водохранилища как индикатор флуктуаций климата и антропогенного пресса в бассейне Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: ЛЕМА, 2007. С. 240–244.
- Лазарева В.И.* Распространение и особенности натурализации новых и редких видов зоопланктона в водоемах бассейна верхней Волги в начале XXI века // Биология внутр. вод. 2008. №1. С. 81–88.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.* Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001 №4. С. 62–73.

- Литвинов А.С., Ривьер И.К.** Влияние гидрологических процессов на распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1991. №6. С. 73–81.
- Луферова Л.А., Монаков А.В.** Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 40–55.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов.** М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В.** Зоопланктон волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища за период 1947–1954 гг. // Тр. биол. ст. «Бороку». М., Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 3. С. 214–225.
- Мордохай-Болтовская Э.Д.** Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Бороку». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Вып. 2. С. 108–124.
- Преображенская Е.Н.** Состав и распределение планктона в Моложском отроге Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. зап. Вологда, 1960. Вып. 6. С. 253–322.
- Ривьер И.К.** Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 80–111.
- Ривьер И.К.** Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. С-Пб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 205–232.
- Ривьер И.К.** Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 175–194.
- Ривьер И.К.** Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового объекта рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Изд-во Вектор ТИС, 2007. С. 242–293.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.** Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69–87.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь.** Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Соколова Е.А.** Многолетние изменения численности и биомассы *Limnospiza frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2002. №4. С. 40–44.
- Соколова Е.А.** Характеристика зоопланктона Рыбинского водохранилища в 2005 г. // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Изд-во Вектор ТИС, 2007. С. 314–336.
- Экологические проблемы Верхней Волги.** Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.

ZOOPLANKTON OF THE RYBINSK RESERVOIR IN 2006–2008

Ye.A. Sokolova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, sokol@ibiw.yaroslavl.ru

The species composition, dominants, quantitative parameters, seasonal and annual changes in the zooplankton communities of the Rybinsk reservoir were studied on the basis of the data obtained during standard expeditions in 2006–2008. The zooplankton composition and its mass species were stable during the period of investigations. A decrease in the abundance and biomass of zooplankton and the number of Veliger *Dreissena* was registered. The abundance was mainly formed by rotifers and the biomass by crustaceans. Zooplankton was more abundant in the Main part of the reservoir. During the vegetative period 1 to 2 peaks of zooplankton development were observed.

ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МЕЛКОВОДИЙ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО СТРУКТУРНЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ ЗООПЛАНКТОНА ЗАРОСЛЕЙ МАКРОФИТОВ

© 2010 г. В.Н. Столбунова

Институт биологии внутренних вод им И.Д. Папанова РАН,
152742, Ярославская обл., Некouzский р-н, пос. Борок,
stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru

В Иваньковском водохранилище рассмотрены структурные характеристики зоопланктона мелководий в широко распространенных растительных ассоциациях рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.), кубышки желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) и горца земноводного (*Persicaria amphibia* (L.) S.F. Gray). Установлены заметные изменения показателей организмов зоопланктона на участках, подверженных влиянию сточных вод предприятий г. Твери. Для диагностического мониторинга зарослевых биотопов определены наиболее информативные показатели

Введение

Слежение за качеством природных вод не теряет своей актуальности. Одним из мощных факторов, нарушающих экологическую устойчивость водоемов, является сброс сточных вод крупных промышленных предприятий. Наиболее значительный источник загрязнения Иваньковского водохранилища — г. Тверь. Здесь функционируют АО «Химволокно», вагоностроительный завод и ТЭС. Несмотря на то, что с конца прошлого века наблюдается спад в промышленном производстве и сельском хозяйстве, эффективность работы очистных сооружений ухудшилась, появились неконтролируемые источники загрязнения (застройка и рекреационное освоение береговой зоны, поверхностный смыв с городских территорий, с промышленных площадок и др.). Отрицательное действие на водоем прослеживается со стороны сброса теплых вод Конаковской ГРЭС в Мошковичский залив водохранилища, куда поступают и хозяйственно-бытовые воды г. Конаково.

Прибрежная зона, занимая пограничное положение между наземными и водными биоценозами, лежит на пути поступления с

берегов органических веществ и биогенных соединений и наиболее подвержена антропогенному воздействию. Пояс высшей водной растительности мелководий, принимая на себя «первый удар» загрязнений, является своеобразным биофильтром между водоемом и водосбором. Среди верхововолжских водохранилищ Иваньковское выделяется по степени зарастания (площадь зарослей составляет 28% общей) (Экзерцев и др., 1990). Водоохранилище имеет сильно изрезанную береговую линию и относительное постоянство уровня воды летом, что способствует образованию мощных зарослей, особенно в заливах, участках за островами и в устьях впадающих рек. В зарослях высшей водной растительности формируется интересный, разнообразный и количественно богатый биоценоз. Планктонный комплекс зарослей, как указывал Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1974, с. 166), «... находится под сильным влиянием фитофильных биоценозов. Это совершенно естественно на мелководье, где в узком пространстве сосредоточены и сближены вода, грунт и растения». Видовой состав зоопланктеров зарослей макрофитов формируется из прибрежно-фитофильных видов, специфических планктонных форм, населяющих толщу воды между растениями, и эвритопных организмов, которые могут обитать и в других биотопах (Столбунова, 1993).

Индикаторная роль зоопланктона в оценке уровня загрязнений водных экосистем общеизвестна (Андроникова, 1996). Поступление загрязнений вызывает в зоопланктонном сообществе ответную реакцию на различные виды антропогенного воздействия, что позволяет говорить о качестве водной среды водоема и его отдельных участков. Большой набор структурных показателей зоопланктона чаще используется при исследовании открытых частей водоемов, в то время как характеристики организмов, обитающих в заросшей макрофитами мелководной зоне, подверженной боковой приточности, могут быть весьма перспективными. Обитающие здесь зоопланктеры раньше других могут предупреждать об угрожающей водоему опасности.

В настоящей работе по структурным показателям зоопланктона дана оценка экологического состояния заросших макрофитами мелководных участков Иваньковского водохранилища, испытывающих антропогенное влияние разного характера и интенсивности.

Материал и методы исследований

Материалом послужили сборы летнего зоопланктона в Иваньковском водохранилище в 1991–1992 гг. в зарослях трех широко распространенных видов макрофитов: рдеста пронзеннолистного, относящегося к экобиоморфе погруженных гидрофитов, кубышки желтой и горца земноводного — гидрофитов плавающих. Пробы зоопланктона отбирали фильтрованием 50 л воды через планктонную сеть с ячейей 64 мкм. Камеральную обработку производили традиционным методом. С учетом разнообразия местных условий было установлено 9 станций (рис. 1).

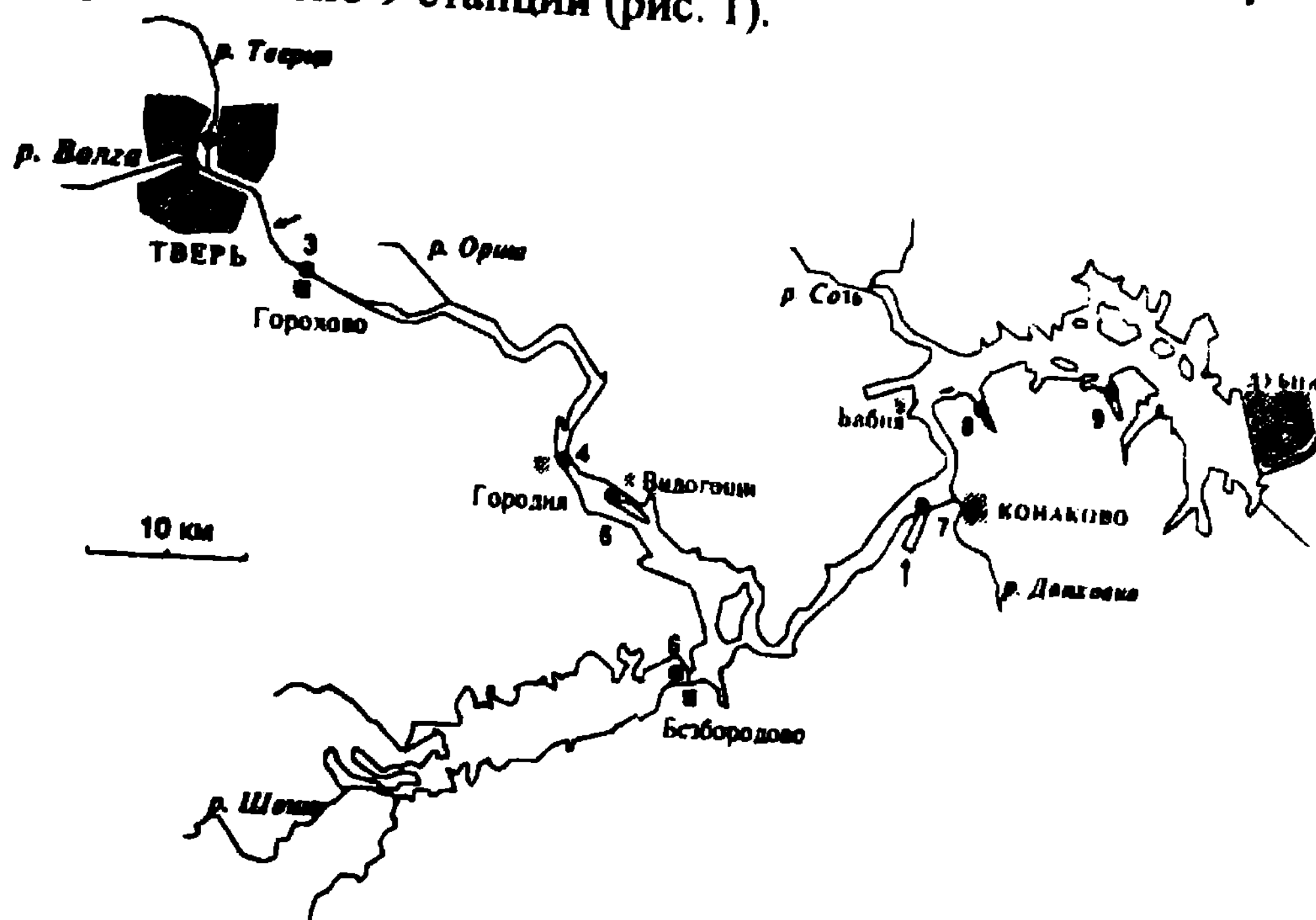


Рис. 1. Схема расположения станций (1–9) отбора проб в Иваньковском водохранилище. Стрелками обозначены места поступления сточных вод. 1 — заросли рдеста у правого берега р. Тверца в черте г. Твери; 2 — заросли рдеста выше впадения р. Тверца у левого берега р. Волги в черте г. Твери; 3 — заросли рдеста у правого берега Волги в районе д. Горохово, в наиболее загрязненном участке, подверженном влиянию сточных вод предприятий г. Твери; 4 — заросли рдеста, кубышки и горца у правого берега Волжского плеса в районе д. Городня; 5 — заросли рдеста, кубышки и горца у левого берега в литорали затопленного оз. Видогорье; 6 — заросли рдеста, кубышки и горца в устье Шошинского плеса у д. Безбородово; 7 — заросли рдеста, кубышки и горца в районе г. Конаково, вблизи устья р. Донховка; 8 — заросли рдеста и кубышки в Мошковичском заливе под сильным влиянием теплых вод; 9 — заросли рдеста, кубышки и горца в Большом Корчевском заливе, защищенном от волнения и взмучивания.

Для оценки состояния различных участков водохранилища проводилось сравнение с фоновыми значениями станций 5, 6 и 9, расположенных в удаленном от источников загрязнения районе, на которых сохранялось относительное экологическое благополучие значений показателей зоопланктона. Наиболее загрязненным участком водоема является район между г. Тверь и дер. Горохово (станции 1–3), подверженный влиянию промышленных и бытовых сточных вод; ст. 8 характеризует зону сброса подогретых вод Конаковской ГРЭС и бытовых стоков г. Конаково.

В период исследований температура воды колебалась от 21 до 23.8 °С, а в Мошковичском заливе достигала 28.8 °С. Зоопланктон оценивали по видовому составу, числу видов (n) и доминантов, численности (N), биомассе (B), средней индивидуальной массе зоопланктера ($W_{\text{ср}}$), соотношению между различными таксономическими группами (Андроникова, 1996). Использовались показатели биоразнообразия (Мэгарран, 1992): D_{Mg} — видовое богатство по Маргалёфу, H , бит/экз. — индекс видового разнообразия Шеннона (H_N — по численности, H_B — по биомассе), E — эквитабельность по Пielу, бит/экз., λ — доминирование по Симпсону (λ_N — по численности, λ_B — по биомассе), индекс доминирования d Бергера-Паркера, S — сапробность по Пантле-Букк (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sládeček, 1973, 1983). При оценке видового сходства зоопланктонных сообществ в зарослях различных участков водохранилища использовался индекс Чекановского-Сьеренсена (Песенко, 1982), а также индекс биоценотического сходства Константинова, учитывающий количественную представленность видов (Константинов, 1967).

Результаты исследования и их обсуждение

В ходе исследований обнаружено 80 видов организмов зоопланктона, из которых коловраток — 34, копепод — 17, кладоцер — 29 и свободно плавающие личиночные стадии дрейссены (табл. 1). В таксономическом отношении наиболее богаты заросли рдеста — 67 видов, в зарослях кубышки — 53, в горце — 44. Оценка видового состава зоопланктона показала, что в различных видах макрофитов на одном и том же участке водохранилища сходство больше, чем на станциях, взятых в сообществе одного и того же вида зарослей, но на разных участках.

**Таблица 1. Видовой состав зоопланктона на исследованных станциях в
Иваньковском водохранилище**

Вид	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
ROTIFERA									
Сем. Notommatidae									
<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Trichocercidae									
<i>Trichocerca cavia</i> (Gosse)	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. cylindrica</i> (Imhof)	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>T. elongata</i> (Gosse)	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Сем. Gastropodidae									
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. sp.</i>	-	-	-	+	+	-	+	-	-
Сем. Synchaetidae									
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg	-	+	+	+	+	-	+	-	+
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg	-	-	-	+	+	-	-	-	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	+	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Ploesoma lenticulare</i> Herrick	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Сем. Asplanchnidae									
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Сем. Lecanidae									
<i>Lecane bulla</i> (Gosse)	+	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>L. luna</i> (O.F. Müller)	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>L. quadridentata</i> (Ehrenberg)	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Mytilinidae									
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg)	+	-	-	+	-	-	-	-	-
Сем. Euchlanidae									
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>E. lucksiana</i> Hauer	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>E. lyra</i> Hudson	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Brachionidae									
<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>B. q. melheni</i> Barrois et Daday	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>B. q. zernovi</i> Voronkov	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>B. q. cluniorbicularis</i> Skorikov	-	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>B. variabilis</i> Hempel	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. diversicornis homoceros</i> (Wierzejski)	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>B. angularis bidens</i> Plate	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>B. bennini</i> Leissling	-	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>B. nilsoni</i> Ahlstrom	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	-	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>K. c. tecta</i> (Gosse)	-	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Вид	Станция							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott)	-	-	-	-	+	+	-	+
Сем. Conochilidae								
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	-	+	-	-	-	+	-	+
Сем. Testudinellidae								
<i>Testudinella patina</i> (Hermann)	+	+	-	+	+	-	-	-
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson	-	-	-	-	+	+	-	-
CRUSTACEA								
CLADOCERA								
Сем. Sididae								
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	-
Сем. Daphniidae								
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>D. cucullata</i> G. Sars	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>D. cristata</i> G. Sars	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	+	-	-	-	-	+	-	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> G. Sars	+	-	+	-	-	+	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller)	+	-	-	-	-	-	+	+
Сем. Chydoridae								
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	-	+	+	+
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine)	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>P. uncinatus</i> Baird	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller)	-	+	-	+	+	-	+	+
<i>P. laevis</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Alonella excisa</i> (Fischer)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller)	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>A. rectangula</i> G. Sars	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>A. guttata</i> G. Sars	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Acreperus harpae</i> (Baird)	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>Camptocercus rectirostris</i> Schoedler	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	+	-	-	+	-	-	+	+
Сем. Macrothricidae								
<i>Ilyocriptus sordidus</i> (Lievin)	-	-	+	-	-	-	-	-
Сем. Bosminidae								
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>B. coregoni</i> (Baird)	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>B. c. gibbera</i> (Schoedler)	-	-	-	-	-	-	-	+
Сем. Polyphemidae								
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)	-	-	-	-	-	+	+	+
Сем. Leptodoridae								
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)	-	-	-	-	+	-	+	-

Вид	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
КОПЕПОДА									
Сем. Cyclopidae									
<i>Macrocylops fuscus</i> (Jurine)	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>M. albidus</i> (Jurine)	-	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>E. macrurus</i> (G. Sars)	-	+	-	+	+	-	+	+	-
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Acanthocyclops viridis</i> (Jurine)	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>A. vernalis</i> (Fischer)	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>A. americanus</i> (Marsh)	-	-	-	+	-	+	+	-	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	-	-	-	-	+	+	+	+	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (G. Sars)	-	-	-	-	+	+	+	-	+
<i>T. crassus</i> (Fischer)	-	-	-	-	-	+	-	-	+
Сем. Temoridae									
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe)	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>E. velox</i> (Lilljeborg)	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Сем. Diaptomidae									
<i>Eudiaptomus gracilis</i> Sars	-	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>E. amblyodon</i> Marenzeller	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Сем. Ameiridae									
<i>Harpacticoida</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-	-	+
MOLLUSCA									
<i>Veliger Dreissena</i>	-	-	+	+	+	+	+	+	+
Число видов Rotifera	6	5	8	14	15	14	7	7	12
Число видов Cladocera	7	5	7	7	10	11	17	21	18
Число видов Copepoda	2	3	2	7	8	13	7	9	12
Суммарное число видов	15	13	17	28	33	38	31	37	42

Максимальное число видов зоопланктона (59) отмечено на условно фоновых станциях (5, 6, 9), из них коловраток — 23, ракообразных — 36. Здесь в рдесте доминировали ветвистоусые рачки *Sida crystallina*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Chydorus sphaericus*, среди веслоногих — науплиальные и копеподитные стадии Cyclopoida и коловратки *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta oblonga*, *S. pectinata*, *Conochilus unicornis*. Количественные показатели развития зоопланктона велики: в среднем 806 тыс. экз./м³ и 16.5 г/м³. Высокая средняя индивидуальная масса зоопланктона ($W_{\text{ср}} = 0.0237$ мг) определялась многочисленной крупной *Sida crystallina*. В кубышке и горце плотность зоопланктеров была сходной и достаточно значительной (в среднем 553 тыс. экз./м³), средняя биомасса составляла

соответственно 4.7 и 3.0 г/м³. Наибольшую плотность представляли науплиальные и копеподитные стадии веслоногих *Euscyclops* и коловратки родов *Polyarthra* и *Synchaeta*, что обусловило более низкие показатели $W_{\text{ср.}}$ (0.0053–0.0094 мг). В процентном соотношении основных таксономических групп зоопланктона в величине общей численности (над чертой) и общей биомассы (под чертой) преобладали ракообразные:

Ассоциация	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Veliger <i>Dreissena</i>
Рдест	<u>21</u> 1	<u>27</u> 15	<u>42</u> 82	<u>10</u> 2
Кубышка	<u>28</u> 2	<u>41</u> 35	<u>17</u> 54	<u>14</u> 9
Горец	<u>32</u> 19	<u>42</u> 40	<u>6</u> 25	<u>20</u> 16

Зоопланктон условно фоновых станций характеризовался более сходными чертами, индексы видового и биоценотического сходства — велики (рис. 2). Здесь отмечались в среднем достаточно высокие показатели индекса удельного видового богатства ($D_{\text{мб}}$), индекса видового разнообразия H_N и эквитабельности (E), отношения $V_{\text{Слмт}}/V_{\text{Rot}}$, доля доминирования была наименьшей (табл. 2–4). Из анализа показателей следует, что эту зону можно рассматривать в качестве контрольной.

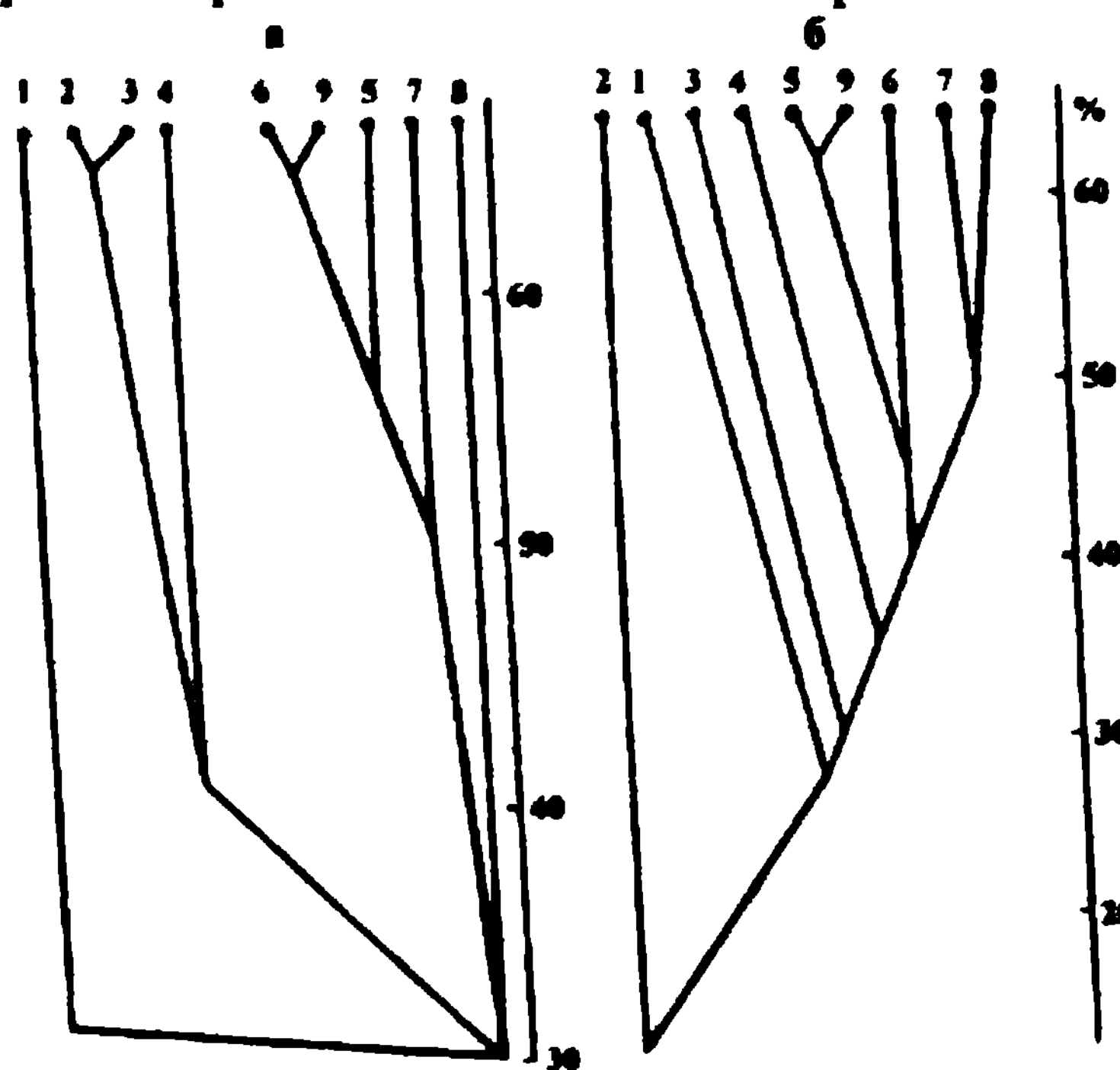


Рис.2. Дендрограмма сходства (%) станций по индексам видового (а) и биоценотического (б) сходства. 1–9 — номера станций.

Таблица 2. Характеристика зоопланктона в зарослях рдеста на разных станциях Иваньковского водохранилища

Показатель	Станция								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
N, тыс. экз./м ³ :	311	264	58	440	1123	609	517	129	686
Rotifera	110	215	30	228	462	57	15	29	92
Copepoda	100	2	12	52	373	175	313	37	121
Cladocera	101	47	13	77	128	292	171	59	452
Личинки	0	0	3	83	160	85	18	4	21
<i>Dreissena</i>									
B, г/м ³ :	1.09	0.85	0.28	1.44	10.84	26.58	2.93	2.06	12.23
Rotifera	0.06	0.28	0.02	0.21	0.27	0.03	0.01	0.03	0.07
Copepoda	0.49	0.02	0.12	0.34	1.94	3.33	1.26	0.31	1.52
Cladocera	0.54	0.55	0.14	0.62	8.07	22.89	1.60	1.71	10.57
Личинки	0	0	0	0.27	0.56	0.33	0.06	0.01	0.07
<i>Dreissena</i>									
Число	15	13	17	21	23	21	22	20	25
видов, n									
W _{ср.}	0.0035	0.0032	0.0048	0.0033	0.0096	0.0436	0.0057	0.0160	0.0178
B _{ср.} /B _{рот.}	17.17	2.04	13.00	4.6	37.07	>100	>100	67.33	>100
N _{ср.} /N _{ср.}	1.01	23.5	1.08	1.48	0.34	1.67	0.55	1.59	3.74
D _{мг.}	1.11	1.04	1.28	1.54	1.65	1.73	1.67	1.49	1.81
H _{н.} , бит/экз.	2.96	2.09	2.67	3.52	3.17	2.71	2.45	3.60	3.25
H _{в.} , бит/экз.	2.82	2.66	3.10	3.31	2.06	1.29	3.09	2.64	3.35
λ _{н.}	0.16	0.33	0.25	0.12	0.17	0.30	0.32	0.11	0.17
λ _{в.}	0.18	0.20	0.14	0.12	0.48	0.65	0.15	0.31	0.14
d	0.21	0.48	0.44	0.21	0.30	0.46	0.53	0.23	0.34
E, бит/экз.	0.76	0.55	0.30	0.80	0.69	0.66	0.54	0.81	0.70
S	1.65	1.53	1.56	1.70	1.64	1.44	1.42	1.48	1.60

Таблица 3. Характеристика зоопланктона в зарослях кубышки желтой

Показатель	Станция					
	4	5	6	7	8	9
N, тыс. экз./м ³ :	246	855	498	420	257	305
Rotifera	128	165	163	70	88	102
Copepoda	78	468	135	215	87	120
Cladocera	35	25	110	95	64	76
Личинки <i>Dreissena</i>	5	197	90	40	18	7
B, г/м ³ :						
Rotifera	1.31	3.58	8.07	2.54	3.54	2.36
Copepoda	0.20	0.06	0.11	0.44	0.07	0.10
Cladocera	0.83	2.35	0.76	1.19	1.13	0.65
Личинки <i>Dreissena</i>	0.26	0.38	6.86	0.79	2.27	1.58
Число видов, n	0.02	0.79	0.34	0.12	0.07	0.03
W _{ср.}	23	24	25	23	23	25
B _{ср.} /B _{рот.}	0.0053	0.0042	0.0162	0.0060	0.0138	0.0077
N _{ср.} /N _{ср.}	5.45	45.5	69.27	4.50	48.57	22.30
D _{мг.}	0.45	0.05	0.81	0.44	0.74	0.63
	1.85	1.61	1.83	1.78	1.85	1.90

Показатель	Станция					
	4	5	6	7	8	9
H_N , бит/экз.	3.29	2.58	3.58	2.83	3.25	3.42
H_B , бит/экз.	3.14	2.95	1.33	3.15	2.88	3.16
λ_N	0.16	0.26	0.11	0.21	0.14	0.14
λ_B	0.20	0.18	0.65	0.15	0.24	0.18
d	0.31	0.43	0.18	0.38	0.25	0.32
E , бит/экз.	0.72	0.57	0.77	0.62	0.71	0.74
S	1.64	1.66	1.20	1.71	1.69	1.56

Таблица 4. Характеристика зоопланктона в зарослях горца земноводного

Показатель	Станция				
	4	5	6	7	9
$N_{\text{общ}}$, тыс. экз./м ³ :	725	560	769	648	329
Rotifera	520	87	209	87	173
Сopepoda	60	403	164	360	110
Cladocera	15	20	61	125	18
Личинки <i>Dreissena</i>	130	50	335	75	28
$B_{\text{общ}}$, г/м ³ :	3.54	4.41	3.46	5.29	1.19
Rotifera	0.76	1.27	0.19	0.25	0.26
Сopepoda	0.97	2.37	0.72	2.57	0.52
Cladocera	1.35	0.59	1.31	2.16	0.30
Личинки <i>Dreissena</i>	0.46	0.18	1.24	0.31	0.11
Число видов, n	17	23	24	19	23
W_{cp}	0.0049	0.0079	0.0045	0.0082	0.0036
$B_{\text{Сред}}/B_{\text{Рек}}$	3.05	2.33	10.68	18.92	3.15
$N_{\text{Сред}}/N_{\text{Соп}}$	0.25	0.05	0.37	0.35	0.16
$D_{\text{Мг}}$	1.19	1.74	2.15	1.34	1.73
H_N , бит/экз.	2.87	2.49	2.80	2.97	3.15
H_B , бит/экз.	2.62	2.81	2.63	3.41	3.69
λ_N	0.22	0.31	0.24	0.20	0.16
λ_B	0.22	0.19	0.25	0.13	0.10
d	0.41	0.51	0.44	0.39	0.26
E , бит/экз.	0.70	0.54	0.60	0.70	0.70
S	1.60	1.58	1.67	1.57	1.73

Суммарное число видов зоопланктона вблизи источников загрязнения водохранилища сточными водами г. Твери (станции 1–3) было в 2 раза меньше, чем на фоновых станциях (30 видов, из которых Rotifera — 15, Copepoda — 3, Cladocera — 12). Здесь преобладали коловратки α - β -мезосапробы *Lecane bulla* и виды рода *Brachionus*. Проникая в Волгу из устья ручья Перемерка, куда поступают стоки предприятий города, эти виды прослеживались по правому берегу вниз по течению реки до устья р. Орши. В районе устья ручья зарослевые сообщества почти не развивались, а у дер Горохово их состояние было угнетенным. На этом загрязнен-

ном участке отмечались более низкие индексы видового богатства и эквитабельности, значительная доля доминирования, минимальные количественные величины организмов, наблюдалось снижение отношения $V_{\text{стат}}/V_{\text{рот}}$ по сравнению с контролем (табл. 2). В среднем на станциях 1–3 в процентном соотношении основных таксономических групп зоопланктона в величине общей численности преобладали коловратки:

Rotifera	Copepoda	Cladocera
57	18	25

Средняя индивидуальная масса зоопланктера ($W_{\text{ср}}$) на участках, подверженных влиянию сточных вод, была значительно ниже (0.0038 мг), чем на фоновых станциях. На расстоянии более 30 км от сброса сточных вод, у дер. Городня (ст. 4) индекс видового разнообразия организмов возрастал, увеличивалось общее количество зоопланктона (табл. 2–4).

В районе г. Конаково Иваньковское водохранилище принимает бытовые сточные воды с большим количеством биогенов. На ст. 7 вблизи устья р. Донховка прослеживалось влияние стока реки на зоопланктон. В ходе исследований в зарослях макрофитов было обнаружено 32 вида организмов зоопланктона, из которых Rotifera — 7, Copepoda — 8, Cladocera — 17 и личинки дрейссены. Доминировали *Keratella quadrata*, *Polyarthra vulgaris*, науплиальные и копеподитные стадии Cyclopoida, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Diaphanosoma brachyurum* и личинки *Dreissena*. Количественные показатели зоопланктона в среднем в зарослях были значительные — 528 тыс. экз./м³ и 3.59 г/м³, показатель $W_{\text{ср}}$ (0.0068 мг) довольно высок. В процентном соотношении основных таксономических групп в величине общей численности (над чертой) и общей биомассы (под чертой) преобладали ракообразные:

Ассоциация	Rotifera	Copepoda	Cladocera	Veliger <i>Dreissena</i>
Рдест	$\frac{3}{0.3}$	$\frac{61}{43}$	$\frac{33}{55}$	$\frac{3}{2}$
Кубышка	$\frac{17}{17}$	$\frac{51}{47}$	$\frac{23}{31}$	$\frac{9}{5}$
Горец	$\frac{13}{5}$	$\frac{56}{49}$	$\frac{19}{41}$	$\frac{12}{5}$

Отношение $V_{\text{Слия}}/V_{\text{Rot}}$ было наибольшим в зарослях рдеста и сходно с фоновыми станциями.

В зоне влияния сбросных подогретых вод Конаковской ГРЭС видовой состав зоопланктона зарослей сходен с контролем. Влияние теплых вод проявлялось в основном в Мошковичском заливе и в прилежащем к нему побережье, вдоль которого двигался поток теплой воды. За период наблюдений здесь было отмечено 37 видов: коловраток — 7, веслоногих рачков — 9, ветвистоусых — 21. Доминировали *Euchlanis dilatata*, *Keratella quadrata*, науплиальные и копеподитные стадии *Eucyclops*, *Chydorus sphaericus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Bosmina coregoni*. Численность и биомасса коловраток и ракообразных в зарослях макрофитов была значительно меньше (в среднем 193 тыс. экз./м³ и 2.8 г/м³), чем в контроле. В отепленном побережье при повышении температуры воды до 28.8 °С средняя биомасса зоопланктона снижалась на 72%. В пробах планктона, взятых в 200 м от водосбора теплых вод в зарослях кубышки на глубине 1.3 м, отмечались в значительном количестве поврежденные и погибшие *Daphnia cucullata* (14% от общей численности зоопланктона).

В макрофитах Мошковичского залива в процентном соотношении основных таксономических групп в величине общей численности преобладали ракообразные:

Rotifera	Copepoda	Cladocera	Veliger <i>Dreissena</i>
28	31	36	5

В величине общей биомассы доминировали крупные ветвистоусые *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus*, *Bosmina coregoni*, из веслоногих — *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*, *E. macruroides*. Показатель В/Н был выше в 4 раза по сравнению с загрязненной зоной в районе г. Твери, где преобладали мелкие коловратки. В районе Корчевы (зона слабого подогрева) плотность организмов восстанавливалась. Биомасса зоопланктеров в зарослях рдеста в Корчевском заливе (ст. 9) в среднем достигала 12.2 г/м³. Здесь доминировали прибрежные кладоцеры (цериодафния, сида, хидориды, полифемус и др.), среди которых *Ceriodaphnia pulchella* и *C. reticulata* составляли более 55% в общей численности ветвистоусых.

Как видно из результатов исследования, поступление загрязнений отразилось на многих изученных характеристиках зоопланк-

тона. На загрязненных участках значительно снизились численность и биомасса зоопланктона, число видов и удельное видовое богатство. Индекс видового разнообразия не всегда был показателем. Так, после поступления сточных вод г. Твери H_N хотя и снизился, но на загрязненном участке у д. Горохово он был таким же, как и на фоновом у дер. Безбородово, т.е. индекс может «работать» ненадежно. На ст. 2 отмечалось уменьшение показателя $V_{\text{Слуд}}/V_{\text{Рот}}$, увеличение показателя $N_{\text{Слуд}}/N_{\text{Сор}}$ и доли доминирования λ_N и d . На загрязненном участке у дер. Горохово (ст. 3) значительно снизилась эквитабельность (табл. 2). Следует обратить внимание на то, что в загрязненной зоне не было выявлено увеличения индекса сапробности S . Как указывает Н.И. Ермолаева и др. (2007), распределение организмов по сапробности, разработанное Сладечком (1973, 1983), не вполне отвечает условиям настоящего времени (изменился состав загрязняющих веществ). А.В. Гончаров и др. (2006), оценивая состояние водотоков Подмоскovie с помощью системы сапробности, отмечают, что индекс S дает общую оценку водоема, но хуже передает различия между отдельными станциями в пределах одного водотока. Таким образом, применение индекса сапробности не дало ожидаемых результатов, особенно на участке ниже г. Твери у дер. Горохово, подверженного влиянию стоков, где сильно снижалась плотность зоопланктона и сокращался видовой состав (табл. 2). Возможно, это связано и с расчетом индекса, величина которого зависит от численности организмов, сильно снижающейся в загрязненном участке.

Выводы. Заросшие макрофитами мелководья Иваньковского водохранилища по структурным показателям зоопланктона различались на разном удалении от места сброса загрязнителей, вносимых сточными водами предприятий г. Твери. Вблизи от сброса стоков снижался видовой состав зоопланктеров, выпадали более крупные таксономические группы организмов, отмирали зоопланктеры-олигосапробы и преобладали α - β -мезосапробы (*Lecane bulla*, *Brachionus quadridentatus* и его формы, *B. angularis bidens*, *B. variabilis*, *Testudinella patina*, *Synchaeta oblonga* и др.), резко уменьшались количественные показатели гидробионтов. Сточные воды, поступающие в верховья Волжского плеса, теряли свои токсические свойства ниже дер. Городня. С удалением от источников интенсивного загрязнения отмечался рост доли ветвистоусых и веслоногих

ракообразных, развивались наиболее чувствительные к загрязнению организмы (*Diaphanosoma brachyurum*, *Polyphemus pediculus*, *Simoccephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Mesocyclops leuckarti* и др.). В зоне влияния подогретых вод в прибрежье Мошковичского залива общая численность организмов снижалась по сравнению с контролем. Отмеченные нарушения в литоральной зоне Иваньковского водохранилища носят локальный характер. Для сообщества зоопланктона не выявлено обширных зон, где загрязнения носили бы катастрофический характер.

Рекомендуются наиболее информативные структурные показатели зоопланктона для мониторинга литоральной зоны Иваньковского водохранилища: число видов, удельное видовое богатство, численность и биомасса организмов зоопланктона, процентное соотношение основных таксономических групп Rotifera: Copepoda: Cladocera в величине общей численности и биомассы, показатели $V_{\text{сум}}/V_{\text{рот}}$ и V/N (средняя индивидуальная масса зоопланктона сообщества) относительно контрольной зоны. Остальные рассмотренные показатели их дополняют. Для целей мониторинга удобней использовать зоопланктон ассоциаций рдеста, который встречался на всех участках Иваньковского водохранилища.

Список литературы

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Гончаров А.В., Ревкова Н.В. Биологическая индикация загрязнения рек Московской области // Биоиндикация в мониторинге пресноводных систем: Тез. докл. Междунар. конф. СПб, 2006. С. 42.
- Ермолаева Н.И., Двуреченская С.Я. Индикаторное значение различных групп зоопланктона лимнических систем Западной Сибири // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Материалы междунар. конф. СПб.: ЛЕМА, 2007. С. 217–221.
- Константинов А.С. Общая гидробиология. М.: «Высшая школа», 1967. 431 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда, 1974. Вып. 12. С. 158–195.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 182 с.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Столбунова В.Н. Особенности зоопланктона мелководий верхневолжских водохранилищ и условия его существования // Зооценозы водосмов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 20–38.

Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Иваньковского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 120–132.

Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas-und Wasserfach. 1955. Bd. 96, N 18. 604 S

Sládeček V. System of water quality from biological point of view. Stuttgart, 1973. 218 S. (Ergebnisse der Limnologie; H. 7: Archiv für Hydrobiologie, Beih. 7).

Sládeček V. Rotifer as indicators of water quality // Hydrobiologia. 1983. Vol. 100, N 2. P. 169–201.

ASSESSMENT OF THE ECOLOGICAL STATE OF SHALLOW WATERS IN THE IVANKOVO RESERVOIR BY STRUCTURAL INDICES OF ZOOPLANKTON OF MACROPHYTE OVERGROWTHS

V.N. Stolbunova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru

Structural characteristics of zooplankton in shallow water of the Ivankovo reservoir in common vegetative associations of clasped-leaved pondweed (*Potamogeton perfoliatus* L.), yellow water lily (*Nuphar lutea* (L.) Smith) and willow grass (*Persicaria amphibian* (L.) S.F. Gray) are considered. Notable changes in characteristics of zooplankton organisms in areas subjected to the effect of industrial sewages of City of Tver have been found. The most informative characteristics for diagnostic monitoring of macrophyte overgrowths biotopes have been determined.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И САПРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

© 2010 г. Г.Х. Щербина

*Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославской обл., п. Борок, gregory@ibiw.yaroslavl.ru*

Изучена фауна макрозообентоса десяти пресноводных объектов Северо-Запада России и приведены величины сапробности для 377 видов донных макробеспозвоночных, которые могут быть использованы для проведения сапробиологического анализа грунта и придонного слоя воды по методу Пантле-Букк. Составлен фаунистический список обнаруженных донных макробеспозвоночных, включающий 382 таксона, из которых наиболее разнообразны хирономиды, моллюски и олигохеты — 177, 68 и 48 видов соответственно. Установлено, что по мере увеличения трофического статуса водоема суммарная доля вышеперечисленных групп возрастает.

Введение

Общепризнано, что одной из обязательных основ изучения экосистемы любого водоема является установление ее видового состава. Как писал Г.Г. Винберг (1975, с. 5): «Два соображения говорят в пользу тщательного описания видового состава населения изучаемых экосистем. Во-первых, существует традиционное мнение, что детальные исследования видового состава сообществ помогут обнаружить характерные отличия водоемов разного характера или разного географического расположения. Во-вторых, при недостаточности наших знаний не всегда легко решить, какие виды должны быть отнесены к имеющим первостепенное значение для изучения продуктивности и какие к малозначительным в этом отношении».

Особую актуальность правильность определения видовой принадлежности объекта исследований приобретает при изучении продукционных возможностей различных видов. «Всякая научная и практическая работа на зоологическом материале начинается с определения вида животного, которое является предметом иссле-

дований, и это определение, само собой разумеется, должно быть правильным» (Павловский, 1952). В настоящее время общепризнано, что наиболее полные сведения о фауне хирономид любого водоема или водотока можно получить при изучении всех трех стадий их развития (Шилова, 1976).

Бурное расселение в двадцатом столетии понто-каспийских вселенцев в пресные водоемы Европы и Америки, также способствовало более тщательному изучению видового состава с целью установления взаимоотношений аборигенных видов и вселенцев, особенно это касается вселенцев ракообразных и двустворчатых моллюсков.

При изучении антропогенного влияния на пресноводные экосистемы используются все основные сообщества гидробионтов — от микроорганизмов до рыб и млекопитающих. Однако общепризнано, что наиболее удобным, надежным и информативным индикатором состояния водной среды и антропогенного влияния на нее служат организмы макрозообентоса.

В системе гидробиологического мониторинга (Израэль, 1974, 1984; Баканов, 2000 а) зообентосу уделяется значительное место как стационарному сообществу организмов, живущих до 6–7 лет на дне водоема, где имеет место совокупное действие загрязненной воды и грунтов (Финогенова, Алимов, 1976; Абакумов, 1977; Абакумов, Качалова, 1981). В мировой практике используется свыше 60 методов мониторинга, включающих различные характеристики зообентоса (Баканов, 1994). В зависимости от рассматриваемых параметров зообентоса или применяемого математического аппарата А.И. Баканов (2000 б) разделил все методы на 17 групп. Большинство представителей донных макробеспозвоночных удовлетворяют многим требованиям, предъявляемым к биоиндикаторам: повсеместная встречаемость, приуроченность к биотопу, имеют относительно продолжительный жизненный цикл (несколько месяцев и лет), поэтому их сообщества аккумулируют изменения условий существования в течение достаточно длительных периодов. Основные структурные характеристики сообществ донных макробеспозвоночных служат хорошим, а в ряде случаев единственным гидробиологическим показателем загрязнения грунта и придонного слоя воды (Абакумов, 1977; Абакумов, Черногаева, 2001). Поэтому неудивительно, что большинство стран Европы для биоиндикации

вод в основном используют зообентос, при этом наибольшее внимание уделяется чувствительным таксонам зообентоса — видам-индикаторам или биотическим индексам (Семенченко, 2004). Известно, что наиболее надежные и значимые биоиндикационные методы основаны на тщательном изучении видового состава, что само по себе очень трудоемко и требует высокой квалификации исследователей. Следует так же отметить, что для многих донных макробеспозвоночных, особенно личинок хирономид, в настоящее время отсутствуют данные по величинам их сапробности, что не позволяет оценить качество донных грунтов и придонного слоя воды по методу Пантле-Букк в модификации Сладечека.

Основной целью настоящей работы было изучение таксономического состава и сапробиологической значимости донных макробеспозвоночных в различных пресноводных экосистемах Северо-Запада России.

Материал и методы исследования

В основу настоящей работы положены 30-летние сборы макрозообентоса в озерах, водохранилищах и различных притоках Рыбинского и Горьковского водохранилищ (табл. 1). Кроме того, с 1991 по 1993 гг. были проведены экспериментальные исследования по выяснению влияния плотности поселений моллюска дрейссены и различных размерных групп окуня на структуру макрозообентоса в экспериментальных мезокосмах объемом 1.5 м^3 и 15 м^3 .

Хотя водоемы и водотоки существенно различались по многим абиотическим факторам (площади, объему, времени существования и т.д.), исследования проводились по единой общепринятой методике, изданной под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского (Методика изучения..., 1975). Выбор орудия сбора макрозообентоса зависел от характера грунтов. В прибрежной зоне водохранилищ пробы отбирали штанговым дночерпателем Мордухай-Болтовского (площадью сечения $1/260 \text{ м}^2$), по 5–10 выемок на каждой станции. В глубоководной зоне использовали дночерпатели ДАК-100 и ДАК-250, по 2 выемки на станции. В экспериментальных мезокосмах и на малых реках Ярославской обл. пробы отбирали штанговым дночерпателем собственной конструкции с площадью захвата грунта 25 см^2 , по 4–8 выемок на станции. При сезонных наблюдениях пробы отбирали весной, летом и осенью. При изучении годовой динамики материал собирали 2–3 раза в месяц в течение веге-

тационного периода (май–сентябрь), в остальное время — один раз в месяц в период открытой воды и 2 раза за весь зимний период. При изучении продукции хирономид, а так же в экспериментальных мезокосмах пробы отбирали еженедельно.

Грунт промывали через сито с размером ячеек 200–210 мкм, организмы из грунта выбирали живыми, моллюсков фиксировали в 70%-ном спирте, остальных беспозвоночных — в 8%-ном формалине. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили согласно общепринятым методикам (Методика изучения..., 1975; Лакин, 1990) с некоторыми дополнениями, изложенными ранее (Щербина, 1993). Всего собрано и обработано ~ 3000 количественных проб макрозообентоса.

Для определения видовой принадлежности донных макробеспозвоночных, в том числе личинок и куколок хирономид, пользовались сведениями из определителей (Черновский, 1949; Липина, 1950; Жадин, 1952; Чекановская, 1962; Панкратова, 1970, 1977, 1983; Лукин, 1976; Шилова, 1976; Определитель пресноводных..., 1977; Кикнадзе и др., 1991; Cranston, 1982; Wiederholm, 1983, 1986). При составлении фаунистического списка обнаруженных видов придерживались системы и сокращений, изложенных в монографии «Лимнофауна Европы» (Limnofauna Europaea, 1978) и серии определителей, выпущенных Зоологическим институтом РАН под редакцией С.Я. Цалолихина, Т. 1, 1994; Т. 2, 1995; Т. 4, 1999; Т. 6, 2004.

При сборе и хранении личинок и куколок хирономид применяли стандартные гидробиологические методики, описанные специально для хирономид А.А. Черновским (1949), В.Я. Пакратовой (1970), А.И. Шиловой (1976). Экзувии куколок собирали пинцетом и сачком непосредственно с поверхности воды и помещали их в жидкость Удеманса: 64% спирт, 24% дистиллированная вода, 8% ледяная уксусная кислота и 5% глицерин (Шилова, 1976).

Для установления сроков вылета и количества генераций массовых видов хирономид в период с 1979 г. по 1992 г. собирали имаго. Сборы имаго производили обычным энтомологическим сачком, чаще в период роения комаров, изредка путем кошения с прибрежной надводной растительности и кустарников или привлечением на свет. Иногда сбор комаров осуществляли во время их вылупления, когда куколка поднималась к поверхности воды.

Таблица 1. Таксономический состав и величина сапробности (S) макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России

[illegible]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>L. intermedia</i> (Lamarck)	2.3	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>L. ovata</i> (Draparnand)	2.4	+++	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>L. patula</i> (da Costa)	1.9	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. peregra</i> (Mueller)	2.0	+	-	-	+	+	-	-	-	-	++
<i>L. stagnalis</i> (L.)	2.0	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>L. nurgida</i> (Hartman)	2.0	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Marstoniopsis scholtzi</i> Schmidt	1.3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Planorbis cornutus</i> (L.)	1.8	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>Planorbis carinatus</i> (Mueller)	1.5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. planorbis</i> (L.)	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Physa fontinalis</i> (L.)	1.7	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Segmentina clessini</i> (Westerlund)	1.5	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. distinguenda</i> (Gredler)	1.9	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. nitida</i> (Mueller)	2.0	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Valvata planorbulina</i> Paladilhe	1.5	+	-	-	-	-	-	++	-	-	-
<i>Viviparus viviparus</i> (L.)	1.9	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-
Knæce Bivalvia											
<i>Anodonta cygnea</i> L.	1.9	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. piscinalis</i> Nilsson	2.1	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Pseudanodonta anatina</i> (L.)	2.0	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Unio longirostris</i> Rossmacessler	1.9	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>U. pictorum</i> (L.)	2.5	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>U. tumidus</i> Philipsson	2.0	-	-	-	+	+	+	+	-	-	-
<i>Amesoda draparnaldi</i> (Clessin)	2.3	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>A. scaldiana</i> (Normand)	2.6	-	-	-	+	+	-	+	++	-	-
<i>A. solida</i> (Normand)	2.5	+++	-	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>Cingulipisidium nitidum</i> (Jenyns)	2.0	-	-	+	+	+	-	-	++	-	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Cem. Naididae											
<i>Amphichaeta leydigi</i> Tauber	2.1	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Arcteonais lomondi</i> (Martin)	1.6	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Chaetogaster diastrophus</i> (Cruithuisen)	2.2	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. diaphanus</i> (Cruithuisen)	2.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ch. limnaei</i> Baer	2.0	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. langi</i> Bretscher	1.5	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Dero digitata</i> (Mueller)	2.8	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Nais barbata</i> Mueller	2.8	-	-	-	++	+	-	-	-	-	++
<i>N. behningi</i> Michaelsen	1.0	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>N. communis</i> Piguet	2.9	-	-	-	++	+	-	+	-	+	+
<i>N. elinguis</i> Mueller	2.9	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>N. simplex</i> Piguet	2.7	-	-	-	++	-	-	-	-	-	+
<i>N. variabilis</i> Piguet	2.9	-	-	+	++	+	-	+	-	-	-
<i>Ophidonais serpentina</i> (Mueller)	2.9	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>Piguetiella blanci</i> (Piguet)	2.0	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Pristina bilobata</i> (Bretscher)	2.8	-	-	-	++	+	-	-	-	-	-
<i>Ripistes paravita</i> (Schmidt)	1.6	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem)	2.2	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky)	2.3	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sylaria lacustris</i> (L.)	2.3	++	-	+	++	+	-	-	-	-	-
<i>Uncinails uncinatu</i> (Oersted)	1.7	-	-	++	++	++	++	-	-	++	+
Cem. Tubificidae											
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher	2.1	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>A. pigueti</i> Kowalevsky	1.9	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>A. phurseta</i> (Piguet)	2.2	-	-	+	+	+	-	-	++	-	++
<i>Isochaetides michaelsoni</i> (Lastockin)	2.8	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Ilyodrilus templetoni</i> (Southern)	2.5	-	-	+	++	++	++	++	+	+	++
<i>Limnodrilus claparedeanus</i> Ratzel	2.9	-	-	++	++	++	++	+	-	-	+
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede	3.6	-	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>L. profundicola</i> (Verrill)	3.0	++	-	-	++	+	-	-	-	-	-
<i>L. radtemianus</i> Claparede	3.8	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Potamothrix bedoti</i> (Piguet)	2.5	-	-	+	++	++	++	-	++	++	+
<i>P. heuscheri</i> (Bretscher)	2.8	-	-	-	++	++	++	-	++	++	-
<i>P. hammoniensis</i> (Michaelsen)	2.7	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. moldaviensis</i> (Vejdovsky et Mrazek)	2.5	-	-	++	++	++	++	++	-	++	++
<i>P. vejedovskyi</i> (Hrabe)	2.6	-	-	-	++	++	-	-	+	-	+
<i>Propappus volti</i> Michaelsen	1.2	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Psammoryctides albicola</i> Michaelsen	2.7	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-
<i>P. barbatus</i> (Grube)	2.0	++	-	+	++	++	++	-	-	++	++
<i>P. moravicus</i> (Hrabe)	2.0	-	-	-	++	++	-	-	++	++	++
<i>Spirasperma serox</i> (Eisen)	2.3	++	-	++	++	++	++	++	+	+	++
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	2.0	-	-	++	++	++	++	++	++	+	-
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	3.7	+	-	++	++	++	++	+	+	-	++
<i>T. smirnovi</i> Lastockin	1.3	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Cem. Eechytraeidae											
<i>Eechytraeus albidus</i> Hanle	2.9	-	-	-	+	-	-	++	-	-	-
<i>Fridericia zytzoffi</i> Vejdovsky	3.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Cem. Lumbriculidae											
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Mueller)	2.3	+	-	+	++	+	+	++	++	+	+
<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffmeister	2.1	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
<i>Spylodrilus herringianus</i> Claparede	1.7	-	-	-	++	-	+	+	+	-	-
Knoc Hlruddinea											
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein)	2.1	+	-	+	++	++	-	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Erpobdella nigrificolis</i> (Brandes)	2.7	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>E. octoculata</i> (L.)	2.9	++	-	+	++	++	-	++	++	+	++
<i>Glossiphonia complanata</i> (L.)	2.5	++	+	+	++	++	-	++	++	-	+
<i>G. concolor</i> (Apathy)	2.7	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>G. heteroclitia</i> (L.)	2.6	+	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Helobdella stagnalis</i> (L.)	2.8	++	+	++	++	+	++	+	++	++	++
<i>Hemiclepsis marginata</i> (Mueller)	2.3	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Piscicola geometra</i> (L.)	2.1	+	-	-	++	+	++	-	-	-	-
Knaec Crustacea											
<i>Asellus aquaticus</i> (L.)	2.8	++	-	-	+	++	-	+	++	-	-
<i>Gammarus locustris</i> Sars	2.0	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbin)	2.0	-	-	+	++	++	++	-	-	+	+
Knaec Insecta											
Otp. Ephemeroptera											
<i>Brachycercus havisella</i> Curtis	1.8	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Br. minutus</i> Tschernova	1.8	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Caenis horaria</i> L.	2.2	++	-	+	++	-	+	+	-	+	+
<i>C. macrura</i> Stephens	1.7	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>Cloeon dipterum</i> L.	2.1	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. simile</i> Eaton	1.8	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ephemera lineata</i> Eaton	2.1	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. vulgata</i> L.	2.2	+	-	-	-	-	-	++	-	-	-
<i>Polymitaerays virgo</i> Oliver	2.0	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-
Otp. Odonata											
<i>Enallagma cyathigerum</i> Charpentier	1.8	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gomphus vulgatissimus</i> (L.)	2.0	-	-	-	-	+	-	++	-	-	-
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas)	2.2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Somatochlora metallica</i> (van der Linden)	2.1	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Orp. Heteroptera											
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius)	2.0	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Orp. Coleoptera											
<i>Berosus luridus</i> L.	2.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ditiscus lapponicus</i> Gyllenhall	2.1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Donacia crassipes</i> Fabricius	1.9	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>D. tomentosa</i> Ahrens	1.9	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Dryops</i> sp.		-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Haliphys laminatus</i> Schaller	1.9	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>H. lineatocollis</i> Marsham	1.8	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>H. fluvialis</i> Aube	1.8	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hydroporus palustris</i> (L.)	1.5	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Noterus crassicornis</i> Mueller	1.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Orp. Megaloptera											
<i>Sialis hataria</i> L.	2.2	++	-	-	-	-	+	+	++	-	-
<i>S. sordida</i> Klingstedt	2.0	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-
Orp. Trichoptera											
<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis	1.7	++	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Anabolia laevis</i> (Zetterstedt)	2.2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Athripsodes albifrons</i> (L.)	1.8	+++	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>A. aterrimus</i> Stephens	1.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. cinereus</i> Curtis	2.1	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Brachycentrus subnubilis</i> Curtis	1.8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>B. (Oligopteryx) aculatum</i> Fourcroy	1.2	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Cynus flavidus</i> MacLachlan	1.9	++	-	-	++	+	++	++	+	-	-
<i>Ecnomus tenellus</i> Rambur	1.9	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-

[illegible]

[illegible]

[illegible]

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Ch. plumosus</i> L	3.0	++	++	++	++	++	++	++	+	+	+
<i>Ch. pseudothummi</i> Strenzke	3.2	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ch. riparius</i> (Meigen)	3.6	-	-	-	-	-	+	-	++	-	-
<i>Chironomus</i> sp. n.	2.0	++	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Cladopelma viridula</i> (Fabricius)	2.3	++	-	+	++	+	+	-	+	++	++
<i>Cryptochironomus defecus</i> Kieffer	2.1	++	++	++	++	++	-	-	+	+	-
<i>C. obreptans</i> (Walker)	2.0	-	-	+	++	++	++	+	++	++	++
<i>C. psittacinus</i> (Meigen)	2.5	-	-	-	++	++	-	-	-	-	-
<i>C. redakai</i> Kruseman	2.3	-	-	+	++	++	++	+	+	+	-
<i>C. supplicans</i> (Meigen)	2.4	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. ussouriensis</i> Goetghebuer	2.6	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-
<i>Cryptotendipes nigronitens</i> (Edwards)	2.1	-	-	+	++	++	++	+	-	-	-
<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt)	2.0	++	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Dicrotendipes lobiger</i> Kieffer	2.7	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>D. modestus</i> (Say)	3.0	-	-	++	++	++	-	-	-	+	+
<i>D. nervosus</i> (Staeger)	2.0	++	++	-	++	++	-	+	-	-	-
<i>D. notatus</i> (Meigen)	2.2	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>D. tritomus</i> Kieffer	1.9	++	+	-	++	+	-	-	+	-	-
<i>Einfeldia carbonaria</i> Meigen	2.2	++	++	-	-	-	-	-	++	-	-
<i>E. dissidens</i> (Walker)	2.1	-	-	+	++	++	++	-	-	++	+
<i>E. longipes</i> (Staeger)	2.2	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. pagana</i> (Meigen)	3.0	++	++	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen)	2.4	++	++	-	++	++	+	+	-	-	+
<i>E. dispar</i> (Meigen)	2.3	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>E. donatoris</i> Shilova	2.7	-	-	-	++	+	-	-	-	+	-
<i>E. impar</i> (Walker)	2.8	-	-	+	+	-	-	-	++	-	-
<i>E. lepidus</i> (Meigen)	1.9	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>E. stackelbergi</i> Goetghebuer.	2.0	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Glyptotendipes barbipes</i> Staeger	2.2	-	-	+	++	-	-	-	-	-	-
<i>G. glaucus</i> (Meigen)	2.0	-	++	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>G. gripekoveni</i> Kieffer	2.2	++	+	-	++	+	-	-	-	-	-
<i>G. mancunianus</i> Edwards	2.1	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>G. paripes</i> Edwards	2.8	-	-	+	++	+	+	-	-	+	++
<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch)	2.1	-	-	+	++	++	++	-	-	-	+
<i>Kloosia pusilla</i> (L.)	2.0	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Lipiniella araeicola</i> Shilova	2.1	-	-	-	++	++	++	-	-	-	-
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	2.2	-	++	+	++	++	++	-	-	++	++
<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer)	2.5	++	++	+	++	-	+	++	++	-	++
<i>M. tarsalis</i> (Walker)	1.8	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Parachironomus arcuatus</i> (Goetghebuer)	2.4	-	-	-	++	+	-	-	-	+	-
<i>P. biannulatus</i> (Staeger)	2.1	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. luzini</i> Shilova	2.2	-	-	-	-	+	+	-	-	+	++
<i>P. viitosus</i> Goetghebuer	1.9	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer)	2.0	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Paralauterborniella nigrochalteralis</i> Malloch	1.9	-	-	-	++	+	++	+	-	-	+
<i>Paratendipes albinus</i> (Meigen)	2.1	+	+	+	++	+	+	++	++	-	-
<i>Polypedilum (Pentapedilum) exsectum</i> Kieffer	3.2	-	+	-	-	+	-	-	++	-	-
<i>P. (P.) sordens</i> (van der Wulp)	3.1	-	++	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer	2.1	++	-	++	++	++	++	++	++	++	++
<i>P. convictum</i> (Walker)	2.5	+	++	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>P. nubeculosum</i> (Meigen)	1.7	++	+	++	++	++	++	+	+	++	++
<i>P. scalaenum</i> Schrank	2.1	+	-	++	++	++	++	++	++	-	+
<i>P. tetracrenatum</i> Hurvenoja	2.5	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>P. sp.</i> "connectes № 3" Lipina	2.1	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Pseudochironomus prasinatus</i> (Staeger)	2.0	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sergentia coracina</i> (Zetterstedt)	1.5	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. longiventris</i> Kieffer	3.0	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stenochironomus fascipennis</i> (Zetterstedt)	3.0	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stictochironomus crassiforceps</i> (Kieffer)	2.1	++	-	+	++	++	++	+	+	+	+
<i>S. sticticus</i> (Fabricius)	2.7	++	-	-	++	+	+	-	-	-	+
<i>Zavreliella marmorata</i> (van der Wulp)	2.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cladotanytarsus atridorsum</i> (Kieffer)	2.3	++	-	-	++	-	-	-	-	-	-
<i>C. lapidocalcar</i> (Kruger)	2.1	-	-	-	+	-	-	+	+	-	+
<i>C. gr. manicus</i> Kieffer	2.0	++	+	+	++	++	++	+	+	-	-
<i>C. nigrovittatus</i> Goetghebuer	2.1	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. pallidus</i> Kieffer	2.4	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
<i>C. wexionensis</i> Brundin	1.9	-	-	-	+	++	+	-	-	++	++
<i>Cladotanytarsus</i> sp. n.	2.6	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Corynocera ambigua</i> Zetterstedt	3.0	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lausierbornia coracina</i> Kieffer	1.5	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microprosectra contracta</i> Reiss	1.6	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. notescens</i> Walker	2.0	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>M. viridiscutellata</i> Goetghebuer	3.2	-	+	-	-	-	-	-	++	-	-
<i>Paratanytarsus austriacus</i> Kieffer	1.8	-	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>P. confusus</i> Palmen	2.0	-	-	-	-	-	-	-	+	-	++
<i>P. tenuis</i> Meigen	1.6	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. hadlirschi</i> Goetghebuer	2.8	++	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rheotanytarsus curtistylus</i> Goetghebuer	1.8	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	2.0	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Stempellina almi</i> Brundin	1.9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. bausei</i> (Kieffer)	1.3	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

I		2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>S. subglabripennis</i> Brundin		1.5	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Stenpellinella minor</i> Edwards		1.3	-	-	-	++	-	+	+	-	-	+
<i>Tanytarsus bathophilus</i> (Kieffer)		1.4	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. gr. gregarius</i> Kieffer		1.9	++	++	+	+++	++	++	+++	++	+++	+
<i>T. lestagei</i> Goetghebuer		2.2	+++	-	+	+++	-	++	-	+	-	++
<i>T. lugens</i> Kieffer		1.5	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. medius</i> Reiss et Fittkau		2.0	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-
<i>T. mendax</i> Kieffer		1.9	+++	-	-	+++	-	+	-	-	-	+++
<i>T. miriforceps</i> Kieffer		2.0	+++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. pallidicornis</i> (Walker)		2.1	+++	-	+	-	+	-	-	-	-	+++
<i>T. pseudolestagei</i> Shilova		2.3	-	-	+	+++	+	+	+	+	-	++
<i>T. ismaensis</i> Pagast		2.2	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>T. verralli</i> Goetghebuer		2.8	++	-	-	++	-	-	-	-	-	-
Всего обнаружено 382 таксона			155	37	91	180	141	102	122	116	74	116
Количество массовых видов			33	12	12	29	23	16	9	19	9	10
В том числе: Моллюсков		68	38	0	17	38	37	24	17	12	12	25
Олигохет		48	7	2	19	40	33	19	17	14	13	21
Хирономид		177	77	31	39	75	51	47	38	70	35	50
Ручейников		30	9	0	3	3	2	1	18	8	2	4
Пиявок		90	8	2	4	8	7	3	5	3	3	3
Прочих		50	16	2	9	16	11	8	27	9	9	13

Примечание. S — средняя величина сапробности. Здесь в н табл. 3 водные объекты. ОВ — оз. Виштынецкое; ОК — оз. Камышовое; ИВ — Ивановское водохранилище; РВ — Рыбинское водохранилище; ГВ — Горьковское водохранилище; УУ — устьевые участки основных притоков Рыбинского водохранилища; РЯО — малые реки Ярославской области; РЛ — р. Латва; 1.5 м³ — экспериментальные мезокосмы объемом 1.5 м³; 15 м³ — экспериментальные мезокосмы объемом 15 м³; «+» — редкие виды, «++» — обычные виды, «+++» — массовые виды, «-» — вид отсутствует.

Выловленных и собранных комаров усыпляли эфиром и помещали с соответствующей этикеткой отдельно в пенициллиновые пузырьки с жидкостью Удеманса. Проведено 89 сборов, содержащих около 9000 самцов и самок.

Для идентификации личинок хирономид в озерах Виштынецком, Камышовом, Рыбинском водохранилище и экспериментальных мезокосмах производили воспитание преимагинальных стадий до имаго по методике, предложенной А.И. Шиловой (1966). В период с 1977 по 1993 гг., с целью воспитания, отсажено более 14000 личинок, из которых было получено 649 самцов, 264 самок и многочисленные куколки. Вылетевших комаров, экзувии куколки и личинки помещали в отдельный, пронумерованный пенициллиновый пузырек с жидкостью Удеманса, а все данные (дата и место сбора личинки или куколки, орудие сбора и дата вылета) заносили в специальный журнал выведения имаго хирономид. Из собранных и выращенных комаров изготавливали постоянные препараты в жидкости Фора, по специальной схеме (Шилова, 1976).

Имаго хирономид определяли в лаборатории биологии и систематики водных организмов Института биологии внутренних вод АН СССР совместно с д.б.н. А.И. Шиловой и к.б.н. Н.И. Зеленцовым. При определении пользовались следующими определителями (Шилова, 1976; Brundin, 1956; Fittkau, 1962; Reiss, 1968; Saether, 1969, 1990; Hirvenoja, 1973; Pinder, 1978; Roback, 1980; Cranston, 1982; Wiederholm, 1989; Ashe, Cranston, 1990) и коллекцией, хранящейся в лаборатории биологии и систематики водных организмов ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН.

Величины сапробности видов (S), приведенные в табл. 1, взяты из опубликованных работ (Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988), а для видов, не указанных в данных публикациях (в основном личинок хирономид и моллюсков надсем. Pisidoidea), приведены собственные данные.

Результаты исследования и их обсуждение

Пресноводный зообентос — наиболее разнообразная группа водных животных. Только в составе макрозообентоса водоемов Верхней Волги, отмечено 17 классов, относящихся к 8 типам. Из числа насекомых здесь обитают представители 12 отрядов, включающих в себя 78 семейств (Волга и ее жизнь, 1978; Щербина и др. 1997). Следует так же отметить, что по некоторым группам беспо-

звоночных нет определителей и специалистов, вследствие чего списки видов и показатели биоразнообразия различных водоемов отражают не столько реальное видовое богатство, сколько степень изученности водоема и наличие квалифицированных бентологов.

За весь период исследований (1976–2005 гг.) в составе количественных проб макрозообентоса открытых участков изученных пресноводных объектов Северо-Запада России обнаружено 382 таксона, представляющие восемь классов животных. Наиболее богат класс насекомых, доля которых составила 66.6% общего видового списка (253 низших таксона из 130 родов). Два класса (ресничные и многощетинковые черви) представлены по одному виду. В остальных классах число зарегистрированных видов колебалось от 3 до 48.

Среди ресничных червей обнаружен всего один вид — *Planaria torva*, которая обычна в составе макрозообентоса оз. Виштынецкое и редка в Горьковском водохранилище.

Из брюхоногих моллюсков зарегистрировано 34 вида из 16 родов, что составляет чуть более 5% от состава всей фауны Европы (Willmann, Pieper, 1978). Наибольшее число видов данного класса отмечено в оз. Виштынецком — 22 вида, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, соответственно 10 и 9 видов (табл. 1). Наибольшим числом видов представлены рода *Lymnaea* (7 видов) и *Anisus* (6 видов). В большинстве водоемах и водотоках встречались два вида из рода *Cincina* — *C. piscinalis*, *C. depressa* и *Bithynia tentaculata*. Остальные виды встречались очень редко и в небольших количествах.

Двустворчатые моллюски представлены 34 видами из 20 родов. Максимальное видовое разнообразие двустворчатых моллюсков отмечено в Рыбинском и Горьковском водохранилищах — соответственно 28 и 26 видов. В большинстве водоемах и водотоках обнаружены: *Euglesa casertana*, *Henslowiana henslowiana*, *H. suecica*, *Pseudeupera subtruncata*, *Neopisidium moitessierianum*, *Pisidium amnicum* и *Dreissena polymorpha*. Остальные виды встречались значительно реже.

Из многощетинковых червей обнаружен один вид — *Hydrinia invalida*. В речном участке Горьковского и Иваньковского водохранилищ гипания обитает в массе, здесь отмечены максимальные для вида биомассы в естественных условиях — 96.6–125.4 г/м² (Щер-

бина, 2001). В Волжском и Моложском плесах Рыбинского водохранилища *H. invalida* встречается очень редко и в небольших количествах. По-видимому, Рыбинское водохранилище в настоящее время является самым северным местообитанием гипании.

Малощетинковые черви широко распространены и представлены в исследованных водоемах 48 видами из 28 родов, что составляет около 41% всей фауны олигохет Верхней и Средней Волги (Архипова, 2005). Наибольшее видовое богатство олигохет отмечено в Рыбинском и Горьковском водохранилищах — соответственно 40 и 34 вида. Во всех водоемах и водотоках обнаружены два вида — *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix hammoniensis*. В подавляющем большинстве водоемов часто встречаются и относительно многочисленны такие виды как *P. moldaviensis*, *P. bedoti*, *Ilyodrilus templetoni*, *Psammoryctides barbatus*, *Spirosperma ferox*, *Tubifex newaensis*, *T. tubifex*, *Lumbriculus variegatus*. Все эти виды широко распространены во многих пресных водоемах Евразии (Чекановская, 1962; Финогенова, 1977, Brinkhurst, 1978; Тимм, 1987; Семерной, 2004). Минимальное видовое богатство олигохет (5% от общего видового состава донных макробеспозвоночных) из всех исследованных нами водоемов и водотоков отмечено в озерах Калининградской области. Это, прежде всего, вызвано трофическим статусом водоемов: оз. Виштынецкое — олиготрофное с некоторыми чертами мезотрофии, а оз. Камышовое — эвтрофный водоем. Общеизвестно, что наибольшее видовое богатство олигохет наблюдается в β -мезосапробных пресных водоемах. Причем, при повышении трофического статуса водоема, видовое богатство олигохет сначала возрастает, достигая максимального значения в β -мезосапробных водоемах, а при дальнейшем росте трофности снижается и достигает минимума в полисапробных водоемах. Например, из 134 видов олигохет, для которых даны средние величины сапробности, 7 видов по их значению относятся к ксеносапробным, 22 вида — к олигосапробным, 70 видов — к β -мезосапробным, 31 вид — к α -мезосапробным и только 4 вида — к полисапробным (Uzunov et al., 1988).

В отличие от видового богатства, максимальная обилие олигохет зарегистрированы на участках водоемов и водотоков, подверженных интенсивному органическому загрязнению, русловых участках устьев впадающих рек и в водохранилищах, перед плотиной,

где их численность колеблется от 55.6 до 1341.2 тыс. экз./м², биомасса от 60.2 до 2376.2 г/м² (Щербина, 1997, 2002, 2005 а, б).

В составе макрозообентоса выявлено 10 видов пиявок из 7 родов. Во всех исследованных водоемах обнаружена *Helobdella stagnalis*, которая является самым массовым среди пиявок видом. В большинстве водоемов относительно многочисленны *Erpobdella octoculata* и *Glossiphonia complanata*, доминирующие по биомассе. Максимальные численность, биомасса и частота встречаемости пиявок отмечены в биоценозе дрейссены (Щербина, 2003; Перова, Щербина, 2003; Shcherbina, Buckler, 2006).

Ракообразные представлены всего тремя видами, из которых *Asellus aquaticus* и *Gmelinoides fasciatus* обнаружены в половине исследованных нами водоемах и водотоках. Оба вида, как и пиявки, достигают максимального развития в биоценозе дрейссены Рыбинского и Горьковского водохранилищ (Щербина, 2003).

Общеизвестно, что представители насекомых наиболее широко распространены во многих пресных континентальных водоемах. За период исследований нами обнаружено 253 таксона насекомых из 130 родов и восьми отрядов.

Отряд Ephemeroptera представлен 10 видами из 6 родов. Два вида *Caenis horaria* и *C. macrura* отмечены в большинстве исследованных водоемах и водотоках. Максимальное видовое богатство поденок зарегистрировано в верхних участках малых рек Ярославской области (5 видов), в литорали оз. Виштынецкого и Рыбинского водохранилища (по 4 вида).

Отряды Odonata, Heteroptera, Megaloptera, Lepidoptera представлены 1–4 видами, которые в исследуемых водоемах и водотоках встречались очень редко и в небольших количествах.

Хотя отряд Coleoptera представлен 10 видами из 6 родов, подавляющее их большинство отмечено лишь в одном водоеме и только *Donacia crassipes* — в четырех.

Отряда Trichoptera значительно разнообразнее, чем выше перечисленные отряды. В его составе зарегистрировано 30 видов из 21 рода. В большинстве водоемов найдены *Cyrtus flavidus* и *Oecetis ochracea*. Максимальное видовое богатство ручейников (18 видов) обнаружено в верхних участках малых рек Ярославской области, где их доля составляла 15% всей фауны макрозообентоса. Относи-

тельно разнообразны ручейники в составе макрозообентоса оз. Виштынецкого и р. Латки, соответственно 9 и 8 видов (табл. 1).

Отряд Diptera — самая многочисленная и разнообразная группа в классе насекомых. В исследованных водоемах и водотоках зарегистрировано 192 таксона из 90 родов, что составляет около 51% общего видового списка макробеспозвоночных. Причем, семейства Limoniidae, Simuliidae, Empididae, Tabanidae, Sciomyzidae, Chaoboridae и Culicidae представлены 1–3 видами, которые встречались очень редко и в небольших количествах. Несколько богаче видами сем. Ceratorogonidae — 9 видов из 7 родов. Во всех водных объектах обнаружена только *Mallochohelea inermis*, которая наиболее многочисленна в эвтрофных водоемах — оз. Камышовое и устьевых участках Рыбинского водохранилища.

Более 90% всего видового состава двукрылых насекомых составили личинки сем. Chironomidae. Установлено, что на долю хирономид приходится около 25% всех известных в Европе пресноводных насекомых (Шилова, 1976) или 36% всех двукрылых насекомых (Limnofauna..., 1978). За период исследований в различных водных объектах Северо-Запада России нами обнаружено 177 видов личинок и куколок хирономид из 75 родов, что составило 46.3% общего видового состава макрозообентоса. Следует отметить, что более разнообразная фауна личиночных форм хирономид (219 таксонов) в России отмечена ранее только для поверхностных вод Средней и Нижней Волги (Зинченко, 2002).

По подсемействам число зарегистрированных видов распределилось следующим образом: Chironominae (110), Orthocladiinae (41), Tanypodinae (22), Diamesinae (3) и Prodiamesinae (2). Среди родов наибольшее число видов отмечено у р. *Chironomus* (18 видов), р. *Tanytarsus* (11) и р. *Cricotopus* (9). Во всех исследованных водоемах и водотоках отмечены шесть видов хирономид *Procladius choreus*, *P. ferrugineus*, *Chironomus plumosus*, *Polypedilum nubeculosum*, *Cladotanytarsus mancus* и *Tanytarsus gregarius*. В подавляющем большинстве водных объектах часто встречаются и относительно многочисленны — *Chironomus muratensis*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *C. obreptans*, *Polypedilum bicrenatum*, *P. scalaenum*, *Stictochironomus crassiforceps*. В верхнем горизонте песчаной литорали Рыбинского и Горьковского водохранилищ существенно преобладали, особенно по биомассе, личинки *Lipiniella araenicola*. Наибольшее

видовое богатство личиночных форм хирономид зарегистрировано в составе макрозообентоса оз. Виштынецкое (77 видов), Рыбинского водохранилища (75 видов) и р. Латки (70 видов). Следует так же отметить, что в настоящее время в наиболее хорошо изученном бассейне Рыбинского водохранилища по имаго известно 236 видов хирономид (Шилова, Зеленцов, 2003), в оз. Виштынецком — 100 видов (Щербина, 1989), из которых 80 видов — общие для обоих водоемов. Индекс видового сходства Чекановского-Сьеренсена между бассейном Рыбинского водохранилища и оз. Виштынецкое составил 47.6%. В хорошо изученном Учинском водохранилище, из 83 обнаруженных в составе макрозообентоса личиночных форм вылетает 102 вида имаго хирономид (Соколова и др., 1980; Шилова, Зеленцов, 2003). В оз. Виштынецком аналогичный показатель соответственно 76 личиночных форм и 100 видов имаго. Минимальная доля хирономид (31.1% всей фауны макрозообентоса) характерна для верхних участков малых рек Ярославской области, а максимальная (83.8%) — для эвтрофного оз. Камышовое (табл. 2).

Максимальные численность (60.7–174.0 тыс. экз./м²) и биомасса (471–691 г/м²) личинок и куколок хирономид зарегистрированы в составе макрозообентоса р. Латка в 1980 и 1984 гг. ниже по течению от места сброса отходов сырзавода (Гребенюк, 1994). Среди водоемов наибольшая средняя биомасса хирономид (108.4 г/м²) отмечена в оз. Камышовое на второй год после ликвидации на его берегу утиной фермы. Очень высокая биомасса личинок хирономид (104.7 г/м²) была отмечена в августе 1993 г. в приплотинном участке Рыбинского водохранилища, на глубине 21.6 м в биоценозе дрейссены (Щербина, 2002). Причем, в обоих случаях сколо 99% биомассы хирономид проходило на личинок *Chironomus plumosus*. Большая биомасса мотыля (136.8 г/м²) была нами отмечена только осенью 1988 г. на черных илах водоема-охладителя Чернобыльской АЭС, на глубине 9–11 м. Причем, такая высокая средняя биомасса личинок *Ch. plumosus* здесь была зарегистрирована по данным подъема более 200 дночерпательных проб, что свидетельствовало о высокой достоверности полученных результатов.

Таким образом, в составе макрозообентоса исследованных водоемов и водотоков по видовому богатству преобладают три группы животных — хирономиды, моллюски и олигохеты, суммарная доля которых составила 76.7% общего числа обнаруженных видов.

Причем, доля эта возрастала по мере увеличения трофического статуса водоема — от 59% в верхнем участке малых рек Ярославской области до 89.2% в эвтрофном оз. Камышовое. На остальных семи водных объектах суммарная доля хирономид, олигохет и моллюсков варьировала от 75% до 86% (табл. 2).

Таблица 2. Число низших таксонов в составе основных групп макрозообентоса различных водных объектов Северо-Запада России

Водоем	Х*	М	О	П	Всего**
Озеро Виштынецкое	<u>77</u> 49.7	38	7	33	<u>155</u> 78.7
Озеро Камышовое	<u>31</u> 83.8	0	2	4	<u>37</u> 89.2
Рыбинское водохранилище	<u>75</u> 41.7	38	40	27	<u>180</u> 85.0
Горьковское водохранилище	<u>51</u> 36.2	37	33	20	<u>141</u> 85.8
Иваньковское водохранилище	<u>39</u> 42.9	19	17	16	<u>91</u> 82.4
Устьевые участки рек	<u>47</u> 46.1	24	19	12	<u>102</u> 88.2
Малые реки Ярославской области	<u>38</u> 31.1	17	17	50	<u>122</u> 59.0
Река Латка	<u>70</u> 60.3	12	14	20	<u>116</u> 82.8
Мезокосмы объемом 1.5 м ³	<u>35</u> 47.3	12	13	14	<u>74</u> 81.1
Мезокосмы объемом 15 м ³	<u>50</u> 43.1	25	21	20	<u>116</u> 82.8
Во всех пресноводных объектах	<u>177</u> 46.3	68	48	89	<u>382</u> 76.7

Примечание. Здесь и в табл. 4: Х — хирономиды, М — моллюски, О — олигохеты, П — прочие. * — над чертой число обнаруженных видов хирономид, под чертой — доля (%) от общего числа обнаруженных видов; ** — над чертой суммарное число таксонов хирономид, моллюсков и олигохет, под чертой — их суммарная доля, %.

Наиболее разнообразен макрозообентос открытых участков Рыбинского водохранилища, в составе которого зарегистрировано 180 видов. Несколько беднее он в оз. Виштынецком и Горьковском водохранилище, соответственно 155 и 141 видов (табл. 1, 2). Минимальное число обнаруженных видов (37) отмечено в эвтрофном оз. Камышовом, в котором видовое богатство было почти в 2 раза меньше чем в мезокосмах объемом 1.5 м³, длительность проведен-

ного эксперимента в которых составляла 1.5 месяца. Основная причина повышенного видового богатства макрозообентоса Рыбинского водохранилища — наибольшая его изученность. В период с 1985 по 2005 гг. в различных открытых зонах Рыбинского водохранилища собрано и обработано 1128 количественных проб макрозообентоса. Между числом обнаруженных видов и количеством обработанных проб существует положительная корреляционная зависимость $R = 0.61$ ($p < 0.01$).

Наименьшее значение коэффициента видового сходства Чекановского-Сьеренсена (0.21–0.32) зарегистрировано между фауной эвтрофного оз. Камышовое и фауной остальных водных объектов (табл. 3). Причем, наибольшее его значение наблюдалось между фаунами недалеко расположенного с ним олигомезотрофного оз. Виштынецкого (0.32) и фауной загрязненной сбросами отходов сырзавода р. Латкой (0.31). Максимальное видовое сходство отмечено между составом макрозообентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ и между Рыбинским водохранилищем и устьевыми участками его основных притоков, соответственно 0.72 и 0.67 (табл. 3).

Таблица 3. Индекс видового сходства Чекановского-Сьеренсена между различными водными объектами Северо-Запада России

	ОВ	ОК	ИВ	РВ	ГВ	УУ	РЯО	РЛ	1.5 м ³	15 м ³
ОВ	1	0.32	0.34	0.38	0.40	0.39	0.38	0.39	0.34	0.36
ОК		1	0.27	0.21	0.23	0.22	0.24	0.31	0.29	0.21
ИВ			1	0.56	0.61	0.61	0.45	0.42	0.50	0.54
РВ				1	0.72	0.67	0.44	0.39	0.39	0.51
ГВ					1	0.61	0.44	0.38	0.48	0.52
УУ						1	0.44	0.45	0.49	0.51
РЯО							1	0.39	0.37	0.40
РЛ								1	0.36	0.41
1.5 м ³									1	0.52
15 м ³										1

Относительно высокое видовое сходство (0.51–0.54) наблюдалось между фауной макрозообентоса экспериментальных мезокосмов с фауной Иваньковского, Горьковского, Рыбинского водохранилищ и устьевыми участками основных притоков. Это связано с тем, что для проведения экспериментальных исследований грунт отбирали из Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Вместе

с грунтом в бассейны были внесены и макробеспозвоночные, обитающие в биоценозе дрейссены речного участка верхневолжских водохранилищ. В период проведения эксперимента в мезокосмы вселялись в основном хирономиды, массовые обитатели прибрежной зоны различных водоемов и водотоков (Шилова, 1976). Все это и способствовало высокому видовому сходству фауны макрозообентоса экспериментальных мезокосмов с таковой водохранилищ. Следует отметить, что по трем стадиям развития в фауне оз. Виштынецкого обнаружено 130 видов хирономид, в фауне оз. Камышового — 35 видов (Щербина, 1989), что лишь немного меньше чем общее число обнаруженных в составе количественных проб макрозообентоса видов — 155 и 37 видов соответственно (табл. 1).

Тщательному изучению видового состава макрозообентоса в различных пресных водоемах Северо-Запада России посвящено относительно немного работ. Из всех пресных водоемов и водотоков Северо-Запада России, наиболее детально на видовом уровне исследована фауна макробеспозвоночных, в том числе и хирономид, в бассейне Верхней Волги. За весь период исследований здесь обнаружено более 800 видов донных макробеспозвоночных (Волга и ее жизнь, 1978; Щербина, Жгарева, 2001). Наибольшее число видов (~ 300) составили двукрылые насекомые из сем. Chironomidae (Щербина, Жгарева, 2001; Шилова, Зеленцов, 2003; Жгарева, Щербина, 2003, Щербина, Перова, 2007) — гетеротопные беспозвоночные, большую часть своей жизни проводящие в водной среде. Среди гомотопных животных, наиболее широко представлены две группы — олигохеты и моллюски. На долю трех вышеперечисленных групп в различных верхневолжских водохранилищах приходится 71–85% от общего числа зарегистрированных видов (Щербина и др., 1997). Около 600 видов макробеспозвоночных обнаружено в составе макрозообентоса и зарослях макрофитов малых рек Верхнего Поволжья (Жгарева, Щербина, 2003). В верхневолжских водохранилищах наибольшее видовое богатство отмечено в зарослях макрофитов закрытого побережья или в устьевых участках впадающих в них рек, минимальное — в глубоководной зоне (Щербина, 1993, 2002, 2005 б, 2006; Баканов, 2003). Аналогичная картина наблюдается в хорошо изученном Учинском водохранилище, в составе макрозообентоса и зарослях макрофитов которого обнаружено 239 таксонов животных, из которых в зоне зарослей

зарегистрировано 202 вида, в профундали водоема — 10 видов (Соколова и др., 1980).

Подробное исследование фауны макрозообентоса открытых участков 26 озер ледникового происхождения Северо-Запада России проведены в период с 1933 по 1946 гг. В составе макрозообентоса было обнаружено 82 вида и формы, из которых 42 таксона приходилось на личинок хирономид и 31 вид — на моллюсков (Стальмакова, 1957).

Более пристальное внимание при фаунистических исследованиях уделялось крупнейшему водоему Европы — Ладожскому озеру. Детальные исследования биоты озера, в том числе и зообентоса, проведены сотрудниками Института озероведения в период с 1956 г. по 1963 г. В составе зообентоса озера было обнаружено 385 видов и форм донных беспозвоночных, из которых 297 таксонов приходилось на макробеспозвоночных. Наиболее разнообразны были личинки хирономид (97 видов и форм), ручейники (45), моллюски и олигохеты (соответственно 37 и 34 вида). Доля представителей этих четырех групп составила ~ 72% от общего видового списка. Наибольшее видовое богатство (264 таксона) отмечено в литорали озера. В сублиторали число обнаруженных видов в 5.5 раза меньше чем в литорали, а в профундали зарегистрировано всего 17 видов, почти половина из которых составили олигохеты (Стальмакова, 1968).

Очень детально среди озер ледникового происхождения Балтийской провинции исследовался макрозообентос оз. Выртсъярв, которое является базовым для гидробиологов Эстонии. В период с 1964 по 1972 гг. в составе зообентоса озера обнаружено 440 видов и форм, из которых 336 таксонов приходилось на макробеспозвоночных (Timm, 1975). Наиболее разнообразно в озере представлены личинки хирономид (83 вида и формы), моллюски (66 видов) и олигохеты (48 видов), их суммарная доля составила ~ 60%.

Озера Кубенское, Вожже и Лача тоже детально исследовались в связи с необходимостью дать научное обоснование проекта переброски вод северных водоемов в бассейн р. Волги.

В оз. Кубенском за период с 1972 по 1974 г. в составе зообентоса обнаружено 245 таксонов, из которых 166 видов и форм приходилось на макробеспозвоночных. Наиболее разнообразны в озере личинки хирономид — 59 видов и форм, моллюски и олигохеты —

47 видов и 34 таксона, соответственно (Слепухина, 1977). Доля этих трех групп составила 84.1% от общего видового списка донных макробеспозвоночных.

В фауне макрозообентоса оз. Лача за период с 1962–1967 гг. и 1972–1975 гг. обнаружен 151 таксон, наибольшее видовое богатство отмечено у личинок хирономид — 58 видов и форм, моллюсков — 43 вида, личинок ручейников — 21 вид и олигохет — 19 видов (Слепухина, Фадеева, 1978).

В оз. Вожже за период с 1972 г. по 1973 г. в составе макрозообентоса зарегистрировано 104 вида и формы, из которых наиболее разнообразны личинки хирономид (40 видов и форм), моллюски и олигохеты — по 21 виду (Слепухина, Фадеева, 1978). Следует отметить, что число собранных и обработанных проб макрозообентоса в оз. Лача в 3.5 раза больше чем в оз. Вожже, но доля трех основных групп (хирономид, моллюсков и олигохет) в обоих водоемах составила ~ 79% от общего видового списка.

Из водохранилищ, входящих в состав Северо-Запада России, наиболее детально исследована фауна макрозообентоса Учинского водохранилища. За весь период исследований в водоеме обнаружено 239 таксонов макробеспозвоночных, из которых наиболее разнообразны личинки хирономид — 84 вида и формы, олигохеты и моллюски 35 и 25 видов соответственно (Бентос Учинского ..., 1980).

В Шекснинском водохранилище за весь период существования водоема зарегистрировано 160 таксонов макробеспозвоночных, из которых наиболее широко представлены личинки и куколки хирономид — 56 таксонов, моллюски и олигохеты, соответственно 40 и 37 видов (Баканов, 2002). Доля этих трех групп в составе макрозообентоса водохранилища составила 83.1%.

Следует так же отметить, что почти во всех приведенных выше публикациях личинок хирономид определяли по работе А.А. Черновского (1949), согласно которой большинство видов можно идентифицировать в основном до группы видов или рода. Не смотря на это, во всех озерах и водохранилищах, где фауна макрозообентоса исследовалась в течение ряда лет, а в некоторых водохранилищах несколько десятков лет, по числу видов значительно преобладали личинки хирономид (табл. 4).

Таблица 4. Число таксонов в составе основных групп макрозообентоса наиболее изученных пресных водоемов России

Водоем	X*	M	O	Всего**	Литературный источник
Ладожское озеро	<u>97</u> 32.7	37	34	<u>297</u> 56.6	Стальмакова, 1968
Озеро Выртсъярв	<u>83</u> 24.7	66	48	<u>336</u> 58.6	Timm, 1975
Озеро Кубенское	<u>59</u> 35.5	47	34	<u>166</u> 84.3	Слепухина, 1977
Озеро Лача	<u>58</u> 38.4	43	19	<u>151</u> 79.5	Слепухина, Фадеева, 1978
Озеро Воже	<u>40</u> 38.5	21	21	<u>104</u> 78.8	Слепухина, Фадеева, 1978
Озеро Виштынецкое	<u>77</u> 49.7	38	7	<u>155</u> 78.7	Щербина, 2009
Учинское водохрани- лище	<u>84</u> 35.1	25	35	<u>239</u> 60.3	Бентос Учинского водохра- нилища, 1980
Рыбинское водохранилище ¹	<u>75</u> 41.7	38	40	<u>180</u> 85.0	Щербина, 2009
Горьковское водохранилище	<u>87</u> 37.2	59	42	<u>234</u> 80.3	Перова, Щербина, 2002
Красноярское водохра- нилище	<u>177</u> 54.3	21	48	<u>326</u> 75.5	Кузнецова, 2000
Воронежское водохра- нилище	<u>126</u> 36.1	68	22	<u>349</u> 61.9	Шишлова, 2004
Шекснинское водохра- нилище	<u>56</u> 35.0	40	37	<u>160</u> 83.1	Баканов, 2002
Новосибирское водохранилище	<u>105</u> 37.8	49	15	<u>278</u> 60.8	Селезнева, 2005
Чебоксарское водохра- нилище	<u>42</u> 35	26	33	<u>142</u> 70.9	Баканов, 2005
Камское водохранили- ще	<u>108</u> 55.4	26	33	<u>195</u> 85.6	Истомина, 2007

Примечание. ¹ — для Рыбинского водохранилища дана таксономическая структура без учета зоны зарослей закрытого побережья водоема.

После выхода из печати серии определителей В.Я. Панкратовой (1970, 1977 и 1983) число обнаруженных видов хирономид существенно возросло, что сказалось и на общем количестве обнаруженных в составе макрозообентоса донных макробеспозвоночных. В настоящее время общепризнано, что наиболее полно видовой состав хирономид в различных водоемах и водотоках возможно изучить при воспитании преимагинальных стадий хирономид до имаго и одновременном сборе взрослых комаров в период их рое-

ния или путем «кошения» трав и кустарников, расположенных на берегу водоемов (Шилова, 1976).

В последние годы были обобщены данные по видовому составу макрозообентоса за весь период существования некоторых водохранилищ. Так в Красноярском водохранилище зарегистрировано 326 таксонов макробеспозвоночных (Кузнецова, 2000), Воронежском — 349 (Шишлова, 2004), Новосибирском — 278 (Селезнева, 2005). Причем, в водохранилищах речного типа с большой сработкой уровня воды (Красноярском, Камском) на долю хирономид приходится более 50% от общего видового списка, в то время как в более мелководных водохранилищах озерного типа, хирономиды составляют от 33.6% до 37.8% (табл. 4).

Хотя Чебоксарское водохранилище относится по Я.И. Старобогатову (1970) к Волго-Уральской провинции, но оно расположено ниже Горьковского водохранилища и является самым молодым среди водохранилищ Волжского каскада. Его фауна подробно исследовалась с момента образования водоема и в настоящее время в составе макрозообентоса Чебоксарского водохранилища обнаружено 143 таксона, из которых наиболее разнообразны хирономиды — 42 таксона, олигохеты и моллюски, соответственно 33 и 26 видов (Баканов, 2005). Следует отметить, что к опубликованному А.И. Бакановым списку, включающему 141 таксон макробеспозвоночных, нами добавлены два вида, обнаруженные в массе осенью 2005 г. Это Понто-Каспийские вселенцы — моллюск *Dreissena bugensis* и представитель ракообразных *Corophium fluviatilis* (Martynov). Суммарная доля личинок хирономид, моллюсков и олигохет в фауне макрозообентоса Чебоксарского водохранилища составила ~ 71%.

Таким образом, суммарная доля трех основных групп донных макробеспозвоночных (хирономид, моллюсков и олигохет) в различных водоемах составляла от 56.6% в Ладожском озере, до 85.6% в Камском водохранилище (табл. 4). Такая таксономическая структура донных сообществ, когда наиболее разнообразно представлены и доминируют по количественным показателям именно эти группы, известна для пресных водоемов по многочисленным публикациям. Подавляющее большинство видов донных макробеспозвоночных в исследованных озерах и водохранилищах обнаружены в заросшей литорали, в то время как в профундали водоемов

число зарегистрированных таксонов более чем на порядок меньше (Стальмакова, 1968; Соколова и др., 1980; Щербина и др., 1997; Яковлев, 1999 и др.).

Благодаря выведению преимагинальных стадий до имаго, облова роев и сбора имаго с поверхности воды во время их вылета в Виштынецкой группе озер за период с 1977 по 1982 гг. обнаружено 136 видов хирономид (Щербина, 1989). Из них 128 видов впервые были указаны для водоемов Калининградской области, 81 — для фауны Прибалтийских государств, 28 — для фауны бывшего СССР (Щербина и др., 1985) и 2 — для фауны Европы. За период исследований с 1985 по 2005 гг. в составе макрозообентоса различных водоемов и водотоков бассейна Верхней Волги впервые нами обнаружено всего пять видов хирономид (*Procladius culiciformis*, *P. simplicistilus*, *Trissocladius fluviatilis*, *Einfeldia dissidens* и *P. sp. "connectes № 3"*) ранее не указанных другими исследователями. Причем, у последнего фитофильного вида, обнаруженного в верхнем участке Горьковского водохранилища (Щербина, 2002), впервые была найдена куколка, ранее не известная для данного вида (Панкратова, 1983). Небольшое число новых для хирономидофауны видов, обнаруженных нами в бассейне Верхней Волги за 20 лет исследований связан с тем, что бассейн длительное время исследовался выдающимися специалистами по фауне и систематики хирономид — д.б.н. А.И. Шиловой и к.б.н. Н.И. Зеленцовым. Относительно большое число новых для Прибалтийских государств видов связано с тем, что в прибалтийских водоемах и водотоках фауна хирономид по имаго или по трем стадиям их развития изучена очень слабо (Pagast, 1931). Сравнительный анализ изученности хирономидофауны по имаго или трем стадиям развития в различных водоемах показал, что оз. Виштынецкое и в настоящее время остается одним из самых изученных водоемов (табл. 5).

Анализ литературных данных (Wegl, 1983; Uzunov et al., 1988) и собственных результатов позволил привести величины средней сапробности для 377 видов донных макробеспозвоночных (табл. 1) из которых 270 видов (71.6% от общего числа) относятся к β -мезосапробным, 67 видов (17.8%) — к α -мезосапробным, 31 (8.2%) — к олигосапробным и только 9 видов (2.4%) — к полисапробным. Следует так же отметить, что для некоторых редких видов величина сапробности будет уточняться по мере накопления материала.

но для подавляющего большинства массовых видов, от которых во многом зависит средневзвешенная сапробность по методу Пантле-Букк в модификации Сладечека, величины сапробности получены на большом фактическом материале.

Таблица 5. Число видов хирономид хорошо изученных водоемов

Водоем	Число видов	Литературный источник
Боденское озеро	184	Reiss, 1968
Рыбинское водохранилище	168	Шилова, 1976
Озеро Минарен	140	Brundin, 1949
Озеро Виштынецкое	130	Щербина, 1989
Озеро Байкал	116	Линевич, 1981
Учинское водохранилище	102	Бентос Учинского водохранилища, 1980

Список литературы

- Абакумов В.А. Контроль качества вод по гидробиологическим показателям в системе Гидрометеорологической службы СССР // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям: Тр. сов.-англ. семинара. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 93–99.
- Абакумов В.А., Качалова О.Л. Зообентос в системе контроля качества вод // Научные основы контроля по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 167–174.
- Абакумов В.А., Черногаева Г.М. Состояние экосистем поверхностных вод России по данным многолетнего мониторинга // Состояние и комплексный мониторинг природной среды и климата. М.: Наука, 2001. С. 177–191.
- Архипова Н.Р. Фауна малощетинковых червей (Oligochaeta, Annelida) водохранилищ Верхней и Средней Волги // Биологические ресурсы пресных вод: Беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 82–97.
- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биология внутр. вод. 2000 а. № 1. С. 68–82.
- Баканов А.И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биология внутр. вод. 2000 б. № 2. С. 5–18.
- Баканов А.И. Таксономический состав и обилие бентоса Шекснинского водохранилища в конце XX века // Биология внутр. вод. 2002. № 1. С. 66–75.

- Баканов А.И.** Современное состояние бентоса Верхней Волги в пределах Ярославской области // Биология внутр. вод. 2003. № 1. С. 81–88.
- Баканов А.И.** Бентос Чебоксарского водохранилища: таксономический состав и обилие // Биология внутр. вод. 2005. № 1. С. 69–78
- Бентос Учинского водохранилища.** 1980. М.: Наука, 251 с.
- Винберг Г.Г.** Введение // Биологическая продуктивность северных озер. Л.: Наука. 1975. С. 3–9.
- Волга и ее жизнь.** Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Гребенюк Л.П.** Качественный и количественный состав хирономид реки Латки, малого притока Рыбинского водохранилища // Биология внутр вод: Информ. бюл. СПб., 1994. № 96. С. 40–46.
- Жадин В.И.** Моллюски пресных вод СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Вып. 46. 376 с.
- Жгарева Н.Н., Щербина Г.Х.** Фауна макробеспозвоночных малых рек Верхнего Поволжья // Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья. (Ред. Папченков В.Г.). М.: Наука, 2003. С. 110–118.
- Зинченко Т.Д.** Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область). Эколо-фаунистический обзор. Тольятти: ИВБ РАН, 2002. 174 с.
- Изразль Ю.А.** Глобальная система наблюдений. Прогноз и оценка изменений состояния окружающей среды. Основы мониторинга // Метеорология и гидрология. 1974. № 7. С. 3–8.
- Изразль Ю.А.** Экология и контроль состояния природной среды. Л.: Гидрометеониздат, 1984. 560 с.
- Истомина А.М.** Структура и функционирование донных биоценозов Камского водохранилища: Автореф. дисс. канд. биол. наук 2007. СПб, 23 с.
- Кикнадзе И.И., Шилова А.И., Керкис И.Е. и др.** Кариотипы и морфология личинок трибы Chironomini. Атлас // Новосибирск: Наука, 1991. 115 с.
- Кузнецова О.А.** Структурно-функциональная организация зообентоса Красноярского водохранилища: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Красноярск, 2000. 26 с.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Липина А.Н.** Пресные воды и их жизнь. М.: Учпедгиз, 1950. 348 с.
- Лукин Е.И.** Пиявки, Т. 1. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Фауна СССР. М.: Наука, 1976. Т. 109. 484 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов.** М.: Наука, 1975. 254 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР** Л.: Гидрометеониздат, 1977. 511 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий.** Т. 1. Низшие беспозвоночные. СПб.: Наука, 1994. 439 с

- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Наука, 1995. 628 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые, двукрылые. СПб.: Наука, 1999. 998 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины. СПб.: Наука, 2004. 526 с.
- Павловский В.Н. О необходимости развития систематики // Зоол. журн. 1952. Т. 31 № 2. С. 169–174.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсем. Orthoclaadiinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1970. 344 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсем. Podonominae и Tanypodinae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1977. 152 с.
- Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironomidae фауны СССР (Diptera, Chironomidae). Л.: Наука, 1983. 295 с.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетнее изменение видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод. 2002. № 3. С. 55–64.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазионных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Изд-во Рыбинский печатный двор, 2003. С. 148–152.
- Селезнева М.В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообщества макрозообентоса: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 21 с.
- Семенченко В.П. Принципы и системы биоиндикации текущих вод. Минск: Издательство «ОРЕХ», 2004. 125 с.
- Семерной В.П. Олигохеты озера Байкал. Новосибирск: Наука, 2004. 527 с.
- Слепухина Т.Д. Зообентос и фитофильная фауна оз. Кубенского // Озеро Кубенское, Ч. 3. Л.: Наука, 1977. С. 51–78.
- Слепухина Т.Д., Фадеева Г.В. Зообентос и фитофильная фауна озер Вожже и Лача // Гидробиология озер Вожже и Лача (в связи с прогнозом качества вод, перебрасываемых на юг). Л.: Наука, 1978. С. 131–178.
- Соколова Н.Ю., Извекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И. Состав, распределение и сезонная динамика численности и биомассы бентоса // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 7–23.
- Стальмакова Г.А. Иловая макрофауна ледниковых озер Северо-Запада РСФСР и зависимости от их заиления // Труды лаборатории озераведения АН СССР 1957. Т. 5. С. 198–269.
- Стальмакова Г.А. Зообентос Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера. Зоология. Л.: Наука, 1968. С. 4–70.

- Старобогатов Я.И.** Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Тимм Т.** Малощетинковые черви (Oligochaeta) водоемов Северо-Запада СССР. Таллин: Изд-во «Валгус», 1987. 299 с.
- Финогенова Н.П.** Класс малощетинковые черви Oligochaeta // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидромеиздат, 1977. С. 175–200.
- Финогенова Н.П., Алимов А.Ф.** Оценка степени загрязнения вод по составу донных животных // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Зоол. Ин-т АН СССР, 1976. С. 95–106.
- Чекановская О.В.** Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.: АН СССР, 1962. 411 с.
- Черновский А.А.** Определитель личинок комаров семейства Tendipedidae. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1949. 240 с.
- Шилова А.И.** Инструкция по воспитанию преимагинальных стадий хирономид до взрослых насекомых // Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования. М.: Наука, 1966. С. 185–189.
- Шилова А.И.** Хирономиды Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1976. 253 с.
- Шилова А.И., Зеленцов Н.И.** Фауна хирономид (Diptera, Chironomidae) бассейна Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2003. № 2. С. 27–34.
- Шишлова Ю.В.** Эколого-фаунистическая характеристика макрозообентоса Воронежского водохранилища: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Воронеж, 2004. 20 с.
- Щербина Г.Х.** Эколого-фаунистический обзор хирономид озер Калининградской области // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989. С. 280–306.
- Щербина Г.Х.** Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х.** Применение искусственных субстратов для установления влияния промышленных стоков на структуру макрозообентоса малой реки // Биология внутр. вод. 1997. № 3. С. 57–64.
- Щербина Г.Х.** Аутоакклиматизация Каспийской полихеты *Nepheleopsis obscura* (Grube, 1860) в бассейне Верхней Волги // Зоол. журнал. 2001. № 3. С. 278–284.
- Щербина Г.Х.** Сравнительный анализ структуры макрозообентоса на участках верхнего и нижнего бьефов Рыбинского гидроузла // Биология внутр. вод. 2002. № 3. С. 44–54.

- Щербина Г.Х.* Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса верхне-волжских водохранилищ. Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Изд-во Рыбинский печатный двор, 2003. С. 164–171.
- Щербина Г.Х.* Влияние промышленных стоков сыроваренного завода на структуру макрозообентоса малой реки // Биология внутр. вод. 2005 а. № 3. С. 98–103.
- Щербина Г.Х.* Структура макрозообентоса устьевых участков некоторых притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2005 б. № 4. С. 50–58.
- Щербина Г.Х.* Сезонная динамика структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2006. № 2. С. 38–44.
- Щербина Г.Х.* Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дисс. докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 2009. 49 с.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И.* Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 108–114.
- Щербина Г.Х., Жгарева Н.Н.* Список видов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 413–420.
- Щербина Г.Х., Перова С.Н.* Макрозообентос в условиях зарегулирования стока бобрами и прекращении влияния сточных вод в 2005 г. // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды (Под ред. А.В. Крылова, А.А. Боброва). М.: Т-во научн. Изданий КМК, 2007. С. 206–217.
- Щербина Г.Х., Шилова А.И., Зеленцов Н.И.* Новые и малоизвестные виды хирономид фауны СССР из оз. Виштынецкого Калининградской области (Diptera, Chironomidae) // Биология внутр. вод: Информ. бюл. СПб., 1985. № 97. С. 28–31.
- Яковлев В.А.* Изменение структуры зообентоса Северо-Восточной Фенноскандии под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дисс. докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 1999. 49 с.
- Ashe P., Cranston P.S.* Family Chironomidae // Catalogue of Palaearctic Diptera V 2: Psychodidae–Chironomidae. Budapest: Acad. Kiado. 1990. P 113–335.
- Bakanov A I* The use of macrozoobenthos for the detection and assessment of water pollution // Symp. of monitoring of water pollution. Borok, 1994. P. 6.
- Brinkhurst R O.* Oligochaeta // Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag; Swets & Zeitlinger B.V. 1978 P 139–144.

- Cranston P.S.** A key to the Larvae of British Orthocladinae (Chironomidae) // Freshwat. Biol. Ass. 1982. № 45. 152 p.
- Brundin L.** Zur Systematik der Orthocladinae (Diptera, Chironomidae) // Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm. Lund. 1956. № 37. S. 1–185.
- Fittkau E.J.** Die Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). Berlin, 1962, 453 s.
- Fittkau E. J., Reiss F.** Chironomidae. In: Limnofauna Europaea. Stuttgart, N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag; Swets & Zeitlinger B.V. 1978. P. 404–440.
- Hirvenoja M.** Revision der Gattung Cricotopus van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae) // Ann. Zool. Fenn. 1973. № 10. 363 s.
- Limnofauna Europaea.** Stuttgart; N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag; Swets & Zeitlinger B.V. 1978. 532 p.
- Pagast F.** Chironomiden aus der Bodenfauna des Usma-sees in Kurland. Folia. Zool. Hydrobiol., 1931, № 3. P. 199–248.
- Pinder L.C.V.** A key to adult males of the British Chironomidae (Diptera) // Scient. Publs. Freshwat. biol. Ass., 1978. № 37. 169 p + 189 fige.
- Reiss F.** Ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden (Diptera) des Bodensees. Ein Beitrag zur Lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes // Arch. Hydrobiol. 1968. Bd. 64, H. 2–3. S. 176–323.
- Robak S.S.** The immature Chironomidae of the Eastern United States. IV. Tanypodinae–Procladiini // Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 1980. V. 132. P. 1–63.
- Saether O.A.** Some Nearctic Podonominae, Diamesinae and Orthocladinae (Diptera: Chironomidae) // Bull. Fish. Res. Bd. Can. 1969. № 170. 155 p.
- Saether O.A.** A review of the genus Limnophyes Eaton from the Holarctic and Afrotropical regions (Diptera: Chironomidae, Orthocladinae) // Entomol. Scand. Suppl. 1990. Suppl. 35. 135 p.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R.** Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin. Journal of ASTM International. 2006. V. 3. № 4. P. 1–11.
- Timm T.** Zoobenthos of Lake Vörtsjärv in 1964–1972 // Est. Contrib. IBP 1975. V. 6. P. 165–200.
- Uzunov J., Kosel V., Sladeček V.** Indicator value of Fresh water Oligochaeta // Acta hydrobiol. 1988. V. 16. № 2. P. 173–186.
- Wegl R.** Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. 1983. Bd. 26. 175 s.
- Wiederholm T.** Chironomidae of the Holarctic region // Keys and diagnoses Part.1. Larvae. Entomol. Scand. Suppl. 1983. № 19. 451 p.
- Wiederholm T.** Chironomidae of the Holarctic region // Keys and diagnoses Part.2. Pupae. Entomol. Scand. Suppl. 1986. № 28. 482 p.

Wiederholm T Chironomidae of the Holarctic region // Entomol. Scand. Suppl. 1989. Part. 3, Suppl. 34. 532 p.

Willmann v. R., Pieper H. Gastropoda. In: Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag; Swets & Zeitlinger B.V. 1978. P. 118–138.

TAXONOMICAL COMPOSITION AND SAPRO-BIOLOGICAL SIGNIFICANCE OF BOTTOM MACROINVERTEBRATES IN DIFFERENT FRESHWATER ECOSYSTEMS OF NORTH-WESTERN RUSSIA

G.Kh. Shcherbina

Institute for Biology of Inland Waters RAS, gregory@ibiw.yaroslavl.ru

The fauna of macrozoobenthos has been studied in ten freshwater objects in North-Western Russia. Values of saprobity for 377 species of bottom macroinvertebrates are presented that can be used for saprobiological analysis of the ground and near-bottom water layer by the Pantle-Buck's method. The faunistic list of the found bottom invertebrates has been made. It includes 382 taxa among which the most diverse are chironomids, mollusks and oligochaetes — 177, 68 and 48 species, correspondingly. It is found that with an increase of the trophic state of the waterbody the total share of the above-mentioned groups increases.

О БАЗЕ ДАННЫХ «FRESHWATER INVASION» (Инвазии в пресных водах)

Проблеме формирования гидробиологического режима верхневолжских водохранилищ, расселению каспийской фауны за пределы ее естественного ареала огромное внимание уделял Филарет Дмитриевич Мордухай-Болтовской. Идеи и перспективные планы дальнейших исследований, разработанные им, реализовывались в работах последующих поколений гидробиологов. Современные исследования водоемов бассейна Верхней Волги показали огромную роль вселенцев в биоте этого региона. На сегодняшний день проблема вселения (инвазии) новых видов в пресноводные водоемы представляется одной из самых актуальных в гидробиологии. Для ее успешного решения необходимо иметь компьютерные базы данных по видам-вселенцам.

Незадолго до кончины в 2004 г. талантливого специалиста по зообентосу к.б.н. Александра Ивановича Баканова, на основе собственных материалов им была создана база данных по инвазионным видам, проникшим в верхневолжские водохранилища¹. Файл с базой данных можно было получить бесплатно по его электронному адресу: bakanov_1940@mail.ru. Александр Иванович надеялся, что по мере появления новых видов и поступления полевых материалов база будет пополняться. Однако в связи с его безвременной кончиной и отсутствием ресурса, на который он ссылался, база оказалась утеряна, но остался случайно распечатанный вариант. В связи с этим возникла необходимость опубликовать базу данных, созданную А.И. Бакановым, чтобы информация была доступна широкому кругу специалистов, интересующимся проблемой инвазионных видов.

Материалы подготовлены к печати И.А. Скальской

¹ Информация опубликована: Биология внутр. вод. 2002 № 4 С. 105

БАЗА ДАННЫХ «FRESHWATER INVASION» (Инвазии в пресных водах)

А.Н. Баканов

Species/Date/Species

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
08.06.1989	Рыб.	п-7	Центральный плес. у буз П-4	58.19	38.33	5.5	торф	250	0.69	4950	7.52	7	L.hoff., P.ham., Gmel.
08.06.1989	Рыб.	п-6	У Всеволодского	58.23	38.38	7	песок	150	0.57	3200	10.2	4	L.hoff., P.ham., Spr.fet.
09.06.1989	Рыб.	п-8	Центральный плес. к W от буз	58.19	38.29	5	мелкий, плотный песок	350	0.62	1000	1.88	3	L.hoff., Gmel. Spr.fet.
09.06.1989	Рыб.	п-11	Центральный плес. у буз М-2	58.15	38.27	8	замленный песок	50	0.15	15400	27.14	9	Dreis, L.hoff., P.ham.
04.06.1994	Горы.	7a	Рыбнок, у кабельного у-да	58.06	38.44	5	песок	150	1.21	1300	3.2	7	Dreis, L.hoff., T.new.
04.06.94	Рыб.	5a	У Шуларовского о-ва	58.08	38.23	6	песок	950	2.26	1600	4.86	7	Gmel., T.new., Cladonia
05.06.1994	Рыб.	5и	Верхний бьеф Рыб. ГЭС	58.06	38.5	13	серый ил с раку- шей	200	0.1	11850	55.3	17	L.hoff., Dreis., Pot.ham.
06.06.1994	Рыб.	5г	У Центрального мыса	58.26	38.13	6.5	мелкий песок с торфом	200	0.46	3100	9.2	6	Styl.betm., T.new., L.hof.
07.06.1994	Горы.	15	Ярославль, Централь- ный водозабор	57.39	39.53	7	очень крупный песок	50	0.12	1650	0.2	2	Prop.vol.
07.06.1994	Горы.	19a	Против устья р. Соколки	57.42	40.2	8	песок с дрейссе- мой	100	1.16	4650	17.5	9	L.hoff., P.ham., Dreis.
25.08.1994	Шекс.	10	У с. Крохино			5	серый ил	560	0.55	3720	30.52	11	L.hoff., Gmel., P.ham.
25.08.1994	Шекс.	8(13)	У с. Воткина			5	замленный песок, глина	40	0.07	2520	18.21	9	T.new., L.hoff., Procl. chlor.
26.08.1994	Шекс.	14(21)	У с. Н. Манды			3.5	крупный песок	280	0.14	1320	2.27	8	T.new., Gmel., P.ham.
26.08.1994	Шекс.	13(18)	У мыса из Белого оз.			2.5	очень мелкий песок с гд.	320	0.28	6240	26.07	6	T.new., Procl.ham.bet.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
													Gmel
19.05.1995	Шекс.	10	У с. Горыны			6	слегка замшелый песок	550	3.01	4750	59.46	14	T. new., L. hoff., Gmel.
19.05.1995	Шекс.	11	5 км южнее с. Чайна, Белозер			3.3	серый ил	800	3.9	2300	28.64	4	T. new., Gmel., P. ham.
22.05.1995	Шекс.	2	У с. Крокино			5	глинистый ил	1050	6.8	6650	76.2	12	T. new., L. hoff., Gmel.
22.05.1995	Рыб.	P-1	У Шайны	59.05	38.09	10	слегка замш. песок, ракуш	150	0.4	2650	9.62	9	L. hoff., Euglen. ham., Procl. fer.
06.06.1995	Рыб.	5н	Верхний бьеф Рыб. ГЭС	58.06	38.5	7	замшелая ракуш	150	0.2	5300	21.76	13	L. hoff., Dreis., T. new.
06.06.1995	Рыб.	5к	У Всеволодского	58.23	38.38	5	слегка замш. мелкий песок	400	2.14	2050	6.22	10	T. new., Dreis., Gmel.
06.06.1995	Рыб.	5г	У Центрального мыса	58.26	38.13	4	торф с ракушей	350	1.62	700	2.39	6	Dreis., Gmel., L. hoff.
07.06.1995	Горы.	7а	Рыбинск, у кабельного завода	58.06	38.44	2	камень, глина	200	1.15	1200	2.58	4	P. moid., Gmel., Pol. sub.
07.06.1995	Горы.	10	Рыбинск, ниже ГОСК	58.03	38.56	5.5	мелкий гравий	300	1.26	3900	32.12	8	L. hoff., Hydrops. am., Eud. land
07.06.1995	Горы.	8	Рыбинск, горводозбор	58.03	38.5	5	песок	400	1.38	750	13.48	3	Dreis., Gmel., Hydrops. am.
08.06.1995	Горы.	P-3	Выше устья р. Соловьица	57.42	40.19	7	крупный слегка замш. песок	400	4.75	4050	27.62	12	L. hoff., Dreis., Eup. oestocul.
02.07.1995	Рыб.	7	У с. Микса	58.52	38.07	8.1	размытая почва с торф	500	0.64	3550	11.54	7	L. hoff., P. ham., Gmel.
03.07.1995	Рыб.	12	У Кабачино, водозбор	59.07	38	4.5	серый ил	150	0.19	3200	12.32	14	L. hoff., Viv. viv., T. new.
04.07.1995	Рыб.	17	У Всеволодского	58.23	38.38	5	плотная глина	1200	1.95	1950	2.77	6	Gmel., P. ham., Tazut.
05.07.1995	Горы.	22	Рыбинск, ниже ГОСК	58.03	38.56	5	камени. песок	100	0.29	2100	18.56	7	L. hoff., Hydrops. am., Dreis.
12.07.1995	Шекс	11	У с. Крокино			2.5	песок, глинистый	200	0.95	3000	38.4	11	L. hoff., T. new.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
							ил						Gmel
12.07.1995	Шекс	10	Белозерский канал			2.5	глина	250	1.09	1150	6.69	7	L.hoff., Gmel., T.new
12.09.1995	Горьк	9	Рыбинск, ниже ГОСК	58.03	38.56	6	камни	50	0.21	1100	18	4	Hydropt. om., T.new, Gmel
09.07.1996	Горьк	4(10)	Рыбинск, ниже ГОСК	58.03	38.56	7	крупный песок	200	0.18	4500	1.08	3	Prop.vol., L.hoff., Gmel
11.07.1996	Рыб	18(5г)	У Центрального мыса	58.26	38.13	5	плотный мелкий песок	700	6.4	3700	5.54	10	P.sam.bier., Gmel., Cladotom.
11.07.1996	Рыб	17(5e5)	У Кабачино, водозабор	59.07	38	7	серый ил	300	0.35	4000	17	12	L.hoff., P.ham. Lepidoch. ten
23.08.1996	Рыб	1(5e)	У Маком	58.52	38.07	6	торфянистый ил	200	0.46	1350	8.01	7	P.ham., L.hoff., Gmel.
08.09.1996	Горьк	16	Рыбинск, ниже ГОСК	58.03	38.56	5.5	крупный песок	50	0.11	300	2.67	7	Prop.vol., Pol.bier., L.hoff.
08.09.1996	Горьк	9	Рыбинск, устье Шекс-ны	58.04	38.5	4.5	заиленный песок	50	0.12	650	4.45	4	T.new., L.hoff., P.ham.
09.09.1996	Горьк	23	Устье р Нора	57.45	39.47	2	серый ил	50	0.13	1350	8.53	4	Ch.f.l.thum., L.hoff., P.ham.
10.07.1997	Рыб	3(12)	У Кабачино, водозабор	59.07	38	10	серый ил с ракушечей	160	0.22	2520	50.1	12	Ch.f.l.phum., T.new., L.hoff.
07.08.1997	Рыб	29	У с. Измайлово	58.28	38.34	8.5	торф	1840	2.52	3440	7.51	6	Gmel., Spiz. ferok., P.ham.
07.08.1997	Рыб	30	У с. Всехсвятское	58.23	38.38	10	серый ил	280	0.98	3240	10.31	10	Eugl.cras., P.mold., Gmel.
10.10.1998	Горьк	18(16)	Нижняя граница Тутаева	57.52	39.34	5	песок	280	0.83	1280	6.78	7	L.hoff., Gmel., P.mold.
11.10.1998	Горьк	24(22)	Водозабор Кр. Про-филтерна	57.44	40.25	6	песок	40	0.1	1080	2.48	7	Prop.vol., P.mold., T.new.
16.07.1999	Рыб	1(10)	10 км ниже Мышкина	57.53	38.3	14	плотный круп-ный песок	200	0.37	880	4.76	7	P.mold., Gmel., P.ham.
18.07.1999	Горьк	20	10 км ниже Рыбинска	58.02	39.09	16	песок	400	1.44	10560	24.67	10	Dreis., Eup. oetocul., P.mold.

Hypomys innotatus

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
14.08.1983	На.		Земля у Тваря	56.48	36.02	2	замыленный песок	320	0.7	400	1.39		Hyp., L.hoff., Sph.mit.
29.07.1992	На.	11	У Горошки, поляна	56.42	36.22	1.1	глинистый ил	50	0.012	1800	19.03		Ch.f.aem., L.hoff., End.albir., (в зарослях росола)
03.06.1994	Рыб.	3	Нижний бьеф Угл. ГЭС	57.32	38.15	5	слегка замл. песок на к	600	3.08	2550	10.92	8	Dreis., L.hoff., Hyp.
04.06.1995	Рыб.	3	Нижний бьеф Угл. ГЭС	57.32	38.15	11	слегка замл. песок на к	400	1.94	1750	4.56	10	Dreis., L.hoff., Hyp.
23.08.1995	Рыб.	1	Нижний бьеф Угл. ГЭС	57.32	38.15	5	замл. песок	1000	4.22	4450	20.91	13	T.new., L.hoff., Hyp.
26.08.1995	Рыб.	14	Нижне Углича	57.33	38.19	8	песок	1000	2.01	1800	8.77	5	Hyp., T.new., Procl.far.
14.09.1995	Горы.	18	Нижне устья р. Соловья	57.43	40.21	5	темносер. ил с ракуш.	50	1.47	8000	120.64	11	L.hoff., Egr.ostrov., P.mold.
25.06.1996	Рыб.	2	5 км ниже Мышкина	57.5	38.3	12	крупн. песок с камнями	100	0.35	3150	15.7	7	L.hoff., T.new., Procl.far.
25.06.1996	Рыб.	4	10 км ниже Углича	57.36	38.23	5	крупн. песок	950	1.54	1900	8.07	7	Hyp., Procl.far., L.hoff.
25.06.1996	Рыб.	3	плоск. граница Мышкина	57.48	38.29	5	замл. песок	550	2.43	14000	10.66	10	Dreis., L.hoff., P.bam.
05.09.1996	Рыб.	4	нижний бьеф Угл. ГЭС	57.32	38.15	3	замл. песок	900	3.64	14000	33.29	5	Dreis., T.new., Hyp.
06.09.1996	Рыб.	2	сброс ниже Мышкина	57.49	38.3	9	мелкий плотный песок	100	1.04	5850	4.89	5	Dreis., L.hoff., Hyp.
10.09.1996	Горы.	26	Ярославль, ниже ГОСК	57.35	39.56	7	плотный песок	300	1.26	5800	11.17	7	L.hoff., P.bam., Hyp.
10.09.1996	Горы.	27	устье р. Соловья	57.42	40.2	2	черный ил	100	0.89	2300	22.27	10	T.new., L.hoff., Dreis. (абсолют не росло)
10.09.1996	Горы.	28	Нижне устья р. Соловья	57.43	40.21	8.8	замл. песок	5150	26.29	16900	64.4	10	Dreis., Hyp., Tub.nub
02.07.1997	Рыб.	18(9)	10 км ниже Мышкина	57.53	38.3	7	песок	80	0.73	1000	3.01	7	Prep.vol., T.new.,

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
													Нур
02.07.1997	Рыб	17(8)	5 км ниже Мышкина	57.5	38.3	14	песок	360	3.5	9840	14.76	9	Dreis., T new., Нур.
02.07.1997	Рыб	14(5)	10 км ниже Углича	57.36	38.23	6	песок	120	0.34	1280	5.87	8	Prop.vol., T new., Нур.
02.07.1997	Рыб	13(4)	5 км ниже Углича	57.35	38.2	10	песок	240	1.61	1240	5.58	5	P mold., L.hoff., Нур.
04.07.1997	Горы	35	Против устья р Соловца	57.42	40.2	8	песок	280	2.01	4360	19.77	15	Dreis., Prop vol., P. mold.
03.08.1997	Угл.	8	У г. Киньры	56.53	37.22	6.5	песок	720	1.49	1960	8.94	7	Нур., P. mold., P. ham.
08.08.1997	Горы	37	5 км ниже Ярославля	57.33	40.02	8.5	песок	160	1.15	2280	9.6	8	P mold., L.hoff., P. ham.
09.08.1997	Горы	40	У г. Плес			11	серый ил	760	7.06	3440	19.5	12	P mold., Нур., L.hoff.
09.08.1997	Горы	38(42)	У Кр. Профинтерна	57.44	40.26	4	песок	240	1.69	2400	11.55	6	P. mold., L.hoff., T. new.
06.09.1997	Угл.	8(3)	Водозабор г Углич	57.3	38.17	9	песок	240	2.04	18040	5.31	4	Dreis., P. mold., L.hoff.
06.09.1997	Рыб	5(6)	10 км ниже Углича	57.36	38.23	10	песок	280	2.16	9800	9.91	10	Dreis., P. mold., Нур.
06.09.1997	Рыб	7(4)	Нижняя граница Углича	57.33	38.19	14	песок	120	0.94	880	7.44	5	L.hoff., Dreis., T. new.
06.09.1997	Рыб	3(8)	Нижняя граница Мышкина	57.48	38.29	14	песок	120	0.49	1120	11.21	3	T. new., Dreis., Нур.
06.10.1998	Рыб	6(4)	10 км ниже Углича	57.36	38.23	13	песок	360	3.42	1000	7.62	5	Нур., P. mold., L.hoff.
06.10.1998	Рыб	4(7)	Нижняя граница Углича	57.33	38.19	9	песок	160	1.26	1000	3.3	4	Prop.vol., Нур., L. Hoff.
06.10.1998	Рыб	5	5 км ниже Углича	57.35	38.2	13	песок	440	2.91	8760	7.55	6	Dreis., P. mold., Нур.
06.10.1998	Рыб	8(2)	Нижняя граница Мышкина	57.48	38.29	14	песок	280	1.71	9280	5.8	7	Dreis., Нур., P. mold.
07.10.1998	Рыб	7(3)	Водозабор Мышкина	57.46	38.29	13	песок	360	3.22	6560	17.81	6	Dreis., Нур., L.hoff.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
11.10.1998	Горьк.	21(19)	ГОСК Ярославля	57.35	39.57	9.5	заилненный песок	480	1.13	7000	39.05	7	L.hoff., P.ham., Нур.
11.10.1998	Горьк.	23(21)	10 км ниже Ярослав- ля	57.33	40.06	7	песок	160	1.33	1360	5.38	7	L.hoff., Стурт. def., P.ham.
18.07.1999	Горьк.	17	Против устья р. Черемуха	58.03	38.53	6	заил. песок с ракуш.	40	0.04	8400	23.93	15	Dreis., P.mold., Евр. octocul.
19.09.1999	Горьк.	29	5 км ниже Ярославля	57.33	40.02	7	крупный песок, галька	160	1.62	1120	4.33	6	P.mold., T.new., Нур.

Archaeobdella stationi

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
11.08.2001	Горьк	16(4)	Ниже Костромы, п.б.	57.42	41	6	песч. серый ил	40	0.04	4120	13	8	

*База данных «Freshwater invasion» создана на основе СУБД «Access 97» и имсет (отдельно для каждого вида) следующие поля:

1 — дата взятая пробы; 2 — водохранилище (Ив — Ивановское; Угл — Угличское; Рыб — Рыбинское; Шекс — Шекснинское; Горьк — Горьковское); 3 — номер станции (согласно первичной карточке); 4 — местоположение (например, русло Шексны у пос. Маяса); 5 — географическая широта, градусы, минуты; 6 — географическая долгота, градусы, минуты; 7 — глубина, м; 8 — грунт; 9 — численность данного вида на станции, экз./м²; 10 — биомасса данного вида на станции, г/м²; 11 — суммарная численность организмов на станции, экз./м²; 12 — суммарная численность организмов на станции, г/м²; 13 — общее число видов и форм на станции; 14 — сокращенное название первых трех доминирующих по численности видов *Gmelinoides fasciatus* (Steb.), *Hydrata invalida* Grube, *Dreissena polymorpha* (Pallas), *Viviparus viviparus* Linnaeus, *Parasphaerium nitidum* (Clessin in Westerlund), *Euglesa ponderosa* Stelfox, *Henslowiana henslowiana* (Sheppard), *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, *L. claparedeanus* Ratzel, *L. udekemianus* Claparede, *Tubifex ignotus* (Stolc), *T. tubifex* (Mueller), *Potamothenix hammoniensis* (Michaelson), *P. moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, *Spirosperma ferox* (Eisen), *Lumbriculus variegatus* (Mueller), *Stylodrilus heringianus* Claparede, *Rhynchelmis limosella* Hoffmeister, *Glossiphonia complanata* (Linnaeus), *Procladius choreus* (Meigen), *P. ferrugineus* (Kieffer), *Chironomus parathummi* Kehl, *Ch. plumosus* Linnaeus, *Erythrodella octoculata* (Linnaeus), *Ch. fl. thumi*, *Ch. fl. plumosus*, *Ch. fl. semireductus* Lenz, *Cryptochironomus gr. defectus* Cladotanytarsus gr. manicus (Walker), *Procladius bathyphila* Kieffer, *Polypedilum pubesculosum* (Meigen), *Polypedilum bicrenatum* Kieffer, *Endochironomus tendens* Fabricius, *Endochironomus albipennis* (Meigen), *Microchironomus tener* (Kieffer), *Hydropsyche ornata* McLachlan, *Archaeobdella esmontii* Grimm)

Содержание

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
<i>Т. Ф. Мордухай-Болтовская</i> ЕЩЕ РАЗ ОБ ОТЦЕ	7
<i>Н. Н. Жгирева</i> КАК Я ПОМНЮ	22
<i>Г. М. Пятакова</i> ВСПОМИНАЯ ФИЛАРЕТА ДМИТРИЕВИЧА	29
<i>И. К. Ривьер</i> АРАЛ	32
<i>И. А. Скальская</i> О МОЕМ РУКОВОДИТЕЛЕ, С БЛАГОДАРНОСТЬЮ И ВОСХИЩЕНИЕМ	41
<i>Н. Н. Смирнов</i> ФИЛАРЕТ ДМИТРИЕВИЧ МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ (1910–1978)	48
<i>В. Н. Столбунова</i> ИЗ ВОСПОМИНАНИЙ О МОЕМ УЧИТЕЛЕ — ИЗВЕСТНОМ КРУПНОМ УЧЕНОМ Ф. Д. МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОМ ...	62
<i>Н. М. Коровчинский</i> ФИЛАРЕТ ДМИТРИЕВИЧ МОРДУХАЙ-БОЛТОВСКОЙ КАК ФАУНИСТ, СИСТЕМАТИК И ЗООГЕОГРАФ	66
<i>Н. Р. Архипова</i> К ВОПРОСУ ОБ ЭКОЛОГИИ МАЛОЩЕТИНКОВЫХ ЧЕРВЕЙ (OLIGOSCHAETA) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	99
<i>А. Э. Добрынин</i> СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КЛАДОЦЕР В КАРСТОВЫХ ОЗЁРАХ ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ	112
<i>О. Д. Жаворонкова</i> ОРГАНИЗАЦИЯ НЕКОТОРЫХ ЖЕЛЕЗ ВНЕКИШЕЧНОГО ПИЩЕВАРЕНИЯ У ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ВОДЯНЫХ КЛЕЩЕЙ (TROMBIDIFORMES, HYDRACHNIDIA)	124
<i>Н. Н. Жгирева</i> ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ЗНАЧИМЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ В ЗАРОСЛЯХ МАКРОФИТОВ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ	142
<i>С. М. Жданова</i> СТРУКТУРА ПИЩЕВОЙ СЕТИ ЗООПЛАНКТОНА ВЫСОКОТРОФНОГО ОЗЕРА	150
<i>А. Г. Кирдяшева</i> НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО МОРФОЛОГИИ <i>DAPHNIA CURVIROSTRIS</i> EULMANN (CLADOCERA: DAPHNIDAE) ВО ВРЕМЕННЫХ ВОДОЕМАХ БАСЕЙНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	165
<i>А. В. Крылов, Д. В. Кулаков, И. В. Чалова, О. Л. Цельмович</i> ЗООПЛАНКТОН МИКРОКОСМОВ В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ ПРОДУКТОВ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ	180

А.В. Крылов, А.А. Прокин, Н.Ю. Хлызова, С.Э. Болотов, Ю.К. Петрухин ЗАРАСТАНИЕ, ЗООПЛАНКТОН И МАКРОЗООБЕНТОС НИЗОВЬЕВ ПРИТОКОВ ДОНА И ХОПРА И ЗОН СМЕШЕНИЯ ИХ ВОД (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ).....	203
Е.М. Коргина ВИДОВОЙ СОСТАВ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ (TURBELLARIA) И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛОЙ РЕКИ	245
В.И. Лазарева СОПОСТАВИМОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ МЕТОДОВ СБОРА ЗООПЛАНКТОНА В РАВНИННОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	251
В.И. Лазарева, В.А. Гусаков, Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк МЕЗОФАУНА ВЫСОКОМИНЕРАЛИЗОВАННЫХ РЕК БАСЕЙНА ОЗЕРА ЭЛЬТОН (ВОЛГОГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)	262
С.Н. Перова ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА МАКРОЗООБЕНТОСА МАЛОЙ РЕКИ ИЛЬД В ИЗМЕНЯЮЩИХСЯ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ.....	292
И.К. Ривьер БОСМИНЫ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, УРОВЕНЬ РАЗВИТИЯ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ, ИЗМЕНЧИВОСТЬ	310
Л.М. Семенова ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПЛАНКТОННОЙ ОСТРАКОДЫ NOTODROMAS MONACHA (O.F. MÜLLER) (CRUSTACEA, OSTRACODA)	335
И.А. Скальская ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА СТРУКТУРЫ ЗООПЕРИФИТОНА РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ С ПОМОЩЬЮ НЕКОТОРЫХ ИНДЕКСОВ И ВОЗМОЖНОСТЬ ТИПИЗАЦИИ ЗООЦЕНОЗОВ.....	344
И.А. Скальская ОЛИГОХЕТЫ В ПЕРИФИТОНЕ ВОДОХРАНИЛИЩ, ОЗЕР И МАЛЫХ РЕК БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ	364
Е.А. Соколова ЗООПЛАНКТОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В 2006–2008 ГГ.....	388
В.Н. Столбунова ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ МЕЛКОВОДИЙ ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ПО СТРУКТУРНЫМ ПОКАЗАТЕЛЯМ ЗООПЛАНКТОНА ЗАРОСТЕЙ МАКРОФИТОВ.....	411
Г.Х. Щербина ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И САПРОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ.....	426
И.А. Скальская О БАЗЕ ДАННЫХ «FRESHWATER INVASION»	467
СОДЕРЖАНИЕ	474

**ЭКОЛОГИЯ И МОРФОЛОГИЯ
БЕСПОЗВОНОЧНЫХ КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОД**

*Сборник научных работ, посвященный
100-летию со дня рождения
Филарета Дмитриевича Мордухай-Болтовского*

*ЛР № 040945 от 09.03.1999 г.
ПД №10-13048 от 01.12.2000 г.*

**Подписано в печать 01.03.2010.
Формат 60х84¹/₁₆ Бумага офсетная.
Гарнитура «Таймс» Печать офсетная. Усл. п. л. 27,67.
Тираж 200 экз. Заказ № 77. Цена свободная.**

**ИПФ Издательство «Наука ДНЦ»
367016 Махачкала, 5-й жилгородок, корпус 10**

ISBN 978-5-944341-54-9



9 785944 341549