



Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России



Российская Академия Наук
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ГИДРОБИОНТОВ
ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ РОССИИ

Под редакцией
доктора биологических наук
В.Г. Папченкова

Ярославль 2002

УДК 574.5+581.9+591.9

ББК

Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России / Под ред. д-ра биол. наук В.Г. Папченкова; Ин-т биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. - Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. - с. - ISBN

В сборнике обобщены полевые материалы и литературные сведения о многолетней и сезонной динамике гидробионтов различных таксономических групп и их сообществ, встречающихся во внутренних водоемах России.

Предназначен для ботаников, зоологов, ихтиологов, гидробиологов и биогеографов.

Рецензент д-р биол. наук, профессор А.В. Монаков

Издание осуществлено при финансовой поддержке ФЦП "Биологическое разнообразие"

Утверждено к печати Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, ИБВВ РАН

ISBN

© ИБВВ РАН, 2002

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА

Долговременные и разносторонние исследования сотрудников Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в бассейне р. Волги позволили накопить большой массив данных по биологическому разнообразию водоемов и водотоков бассейна. Значительная часть его, фиксирующая таксономическое разнообразие водных организмов по состоянию на конец XX века, уже опубликована в виде "Каталога растений и животных водоемов бассейна Волги" (2000). Задача настоящего сборника показать многолетнюю и сезонную динамику этого разнообразия.

В публикуемых статьях обсуждаются вопросы изменения разнообразия высших растений, фитопланктона, зоопланктона, зообентоса и ихтиофауны, рассматривается динамика структуры и биомассы фито- и зооценозов, приводятся новые данные о биологии и экологии отдельных видов гидробионтов. Так, в работе Л.Г. Корневой проанализировано изменение разнообразия флоры и сообществ планктона восьми водохранилищ р. Волги. Показано, что общее флористическое богатство их планктона зависит от размера и степени биотопической сложности водоемов, но в целом показатели разнообразия уменьшаются от Верхней к Нижней Волге, что разнообразие флоры планктона водохранилищ р. Волги увеличивается по сравнению с богатством альгофлоры коренной реки как в связи с появлением из южных опресненных морей новых эвригалинных видов, так и в связи с увеличением представленности лимнофильных аборигенных видов, выдерживающих высокий уровень органических веществ.

В.Г. Девяткиным и И.В. Митропольской рассмотрена встречаемость видов водорослей как показатель биологического разнообразия альгоценозов. Показано, что общее число регистрируемых таксонов планктонных водорослей приближается к максимуму уже в конце летнего – начале осеннего периодов, что указывает на цикличность развития планктонных альгоценозов. Отмечено, что в отличие от фитопланктона пополнение флористического списка перифитона происходит более медленно, но постоянно, что свидетельствует о менее выраженных проявлениях цикличности в развитии бентосных альгоценозов.

В статье В.Г. Папченкова показана динамика таксономического и синтаксономического разнообразия растительного покрова Ивановского, Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ на разных стадиях их зарастания. Приведенные материалы отчетливо показывают, что зарастание водохранилищ со стабильным гидрорежимом, формирование их растительного покрова и изменение его разнообразия происходят со значительно большей скоростью, нежели на водохранилищах с пере-

менным уровнем наполнения. Так, на Иваньковском водохранилище, имеющим постоянный уровень наполнения, этап формирования устойчивых сообществ высокотравных гелофитов завершился уже на седьмой год существования водоема и всего два десятилетия потребовалось для того, чтобы сукцессия растительного покрова подошла к заключительным болотным стадиям, для которых характерно не возрастание, а снижение разнообразия. Тогда как растительный покров Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ, отличающихся резко переменным режимом уровня воды, еще очень долго будет находиться в "молодом", слабо развитом состоянии.

В статье Г.Ф. Ляшенко, В.И. Лазаревой и О.А. Ляшенко рассмотрены вопросы многолетних изменений таксономического состава высших водных растений и водорослей, показана многолетняя и сезонная динамика зоопланктона в малых озерах бассейна Верхней Волги.

В эколого-фаунистическом очерке И.К. Ривьер рассмотрены биология, экология, сезонная и многолетняя динамика пелагических Clado-sega в Рыбинском водохранилище. В статье Т.И. Добрыниной приводятся сведения о местонахождениях, ареалах, биотопическом распределении и биологии конхострак волжского бассейна. На основании собственных и литературных данных показано расширение ареалов некоторых видов кохострак. На богатом фактическом материале Г.Х. Щербиной проведен сравнительный анализ структуры и функционирования биоценозов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ в разные годы существования водоемов, начиная с момента их образования и до 2001 г., установлены черты сходства и различия в формировании видового состава и доминирующих комплексов макрозообентоса, рассмотрена сезонная и многолетняя динамика состава и биомассы биоценозов донных макробеспозвоночных Иваньковского, Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ.

В одной из двух статей В.Г. Терещенко обсуждаются индексы для оценки биологического разнообразия сообществ и методы анализа их динамики, предлагается использовать метод фазового портрета для слежения за основными трендами и тенденциями изменения в структуре сообществ. В другой статье анализируется динамика биологического разнообразия рыбного населения озер при различных антропогенных воздействиях.

В.Г. Девяткин, И.В. Митропольская**ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ ВОДОРосЛЕЙ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ
БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АЛЬГОЦЕНОЗОВ**

Изучение структуры сообществ гидробионтов традиционно является одним из наиболее продуктивных направлений гидробиологии. В условиях глобального экологического кризиса становится все более очевидной недостаточность двух основных подходов к установлению уровня допустимой антропогенной нагрузки на водоемы: токсикологического (система ПДК) и «индикаторного» (системы сапробности, токсобности) вследствие высокой пластичности организмов, обуславливающей необходимость привязки этих систем практически к каждому конкретному водоему. Возрастает актуальность исследований наиболее общих особенностей организации структуры сообществ. Закономерности формирования структуры биоценозов универсальны и в известной степени абстрагируются от индивидуальных свойств образующих их видов и конкретных особенностей водоемов. Возникает необходимость поиска связей между величиной антропогенной нагрузки и структурной организацией биоценозов, принадлежащих к различным трофическим уровням.

Исследования структуры альгоценозов обычно основываются на изучении распределения показателей обилия — численности и биомассы входящих в состав сообществ видов. Именно на соотношении обилия видов основаны различные индексы разнообразия, например, информационные (Федоров, Гильманов, 1980). Другая основная характеристика пространственного и временного распределения сообществ — встречаемость видов в практике альгологических исследований используется значительно реже, хотя и существенно дополняет показатели видового разнообразия, обилия и продуктивности водорослей (Девяткин, Митропольская, 1994, 2000).

Информативность флористических списков при включении данных о встречаемости значительно возрастает, так как без них роль видов водорослей, которые входят в состав альгоценозов лишь эпизодически или даже крайне редко, приравнивается к постоянно присутствующим. Сведения о встречаемости позволяют более уверенно судить о степени участия различных систематических групп водорослей в формировании биологического разнообразия альгоценозов. При этом включающие сравнительно небольшое число видов группы водорослей при высокой встречаемости могут играть существенную роль в формировании биологического разнообразия.

Показатели встречаемости характеризуют диапазон экологической валентности отдельных видов и содержат ценную информацию об альгоценозе в целом. Так, биологическое разнообразие нередко оценивается по числу обнаруженных видов и внутривидовых таксонов водорослей, включая привнесенные из других местообитаний, например, бентосные формы в планктоне. Вместе с составляющими основу альгоценозов видами флористические списки обычно содержат большое количество таксонов с очень невысокой встречаемостью. Помимо особенностей распределения встречаемости внутри флористических списков представляет интерес их сопоставление по индексу средней встречаемости видов или таксонов иного уровня F_{sp} :

$$F_{sp} = \sum_i^N n_i \dots n_i / N,$$

где $n_i \dots n_i$ — встречаемость, а N — число таксонов (Девяткин, Митропольская, 2000).

Значение показателей встречаемости видов в практическом мониторинге водоемов до сих пор также недооценивалось, что связано с недостаточной разработанностью методов оценки встречаемости видов в альгологических исследованиях по сравнению, например, с фитоценологией сосудистых растений, где этот показатель широко используется (Грейг-Смит, 1967). Показатели встречаемости могут применяться для целей биоиндикации. Так, в экстремальных условиях, а также под влиянием антропогенной нагрузки пространственная и временная организация альгоценозов становится более однообразной в результате выживания сравнительно небольшого числа толерантных форм, что, как показано далее, отражается на показателях встречаемости видов, проявляясь в возрастании встречаемости доминирующих форм и индекса средней встречаемости F_{sp} . Напротив, при включении в состав флористических списков большого количества редко встречаемых и случайных форм можно ожидать понижения значений индекса F_{sp} .

Роль систематических подразделений разного уровня (родов, семейств, отделов и др.) в формировании биологического разнообразия в зависимости от встречаемости входящих в их состав таксонов может быть оценена с помощью флористического индекса F_{spp} :

$$F_{spp} = \sum_i^i n_i \dots n_i / \sum_j^j n_j \dots n_j,$$

где $n_i \dots n_i$ — встречаемость таксонов подразделения, а $n_j \dots n_j$ — встречаемость всех таксонов ценоза (Девяткин, Митропольская, 2000).

Были оценены показатели встречаемости и обилия (средняя численность и биомасса) для > 500 видов фитопланктона и ~ 400 видов пе-

рифитона Рыбинского водохранилища. Встречаемость таксонов рассчитывали в процентах от общего числа проб по формуле:

$$F = 100 \cdot p/P,$$

где p — число проб, в которых отмечен данный таксон, P — общее число проб.

Среднюю за весь период исследований численность и биомассу таксонов вычисляли как простую арифметическую среднюю результатов каждого года наблюдений.

Число регистрируемых при анализе альгологических проб таксонов водорослей пропорционально объему просматриваемой пробы, подобно тому, как в геоботанических исследованиях число отмечаемых видов зависит от размера учетной площадки. В связи с этим при оценке встречаемости видов необходимо учитывать объем сравниваемых выборок. При обработке проб фитопланктона обычно просматривали (с учетом концентрирования на мембранных фильтрах) в среднем 0.25–0.01 мл воды. Пробы обрабатывали в счетных камерах при увеличении микроскопа 800–1250 с использованием объектива $\times 100$, с масляной иммерсией. Число идентифицируемых при этом в отдельных пробах видов фитопланктона обычно колебалось в пределах 10–50, составляя в среднем ~ 25 таксонов, т.е. у верхней границы их вероятного количества (15–30), прогнозируемого при достаточно большой выборке (Федоров, 1979). При обработке проб по специальной методике исследовали значительно больший, чем при стандартной обработке, объем воды (0.25 мл) вне зависимости от плотности фитопланктона. В этом случае число видов в пробах фитопланктона колебалось от 13 до 70, составляя в среднем ~ 35 таксонов в отдельной пробе (Девяткин и др., 1997).

В исследованиях перифитона использовали поэтапный просмотр проб. Вначале обрабатывали постоянные препараты водорослей, затем учитывали водоросли в счетных камерах объемом 0.01 и 0.05 мл. В заключение просматривали 0.5–0.8 мл пробы при малом увеличении для учета наиболее крупных форм (Девяткин, 1979).

Учитывали все таксоны водорослей, а показателями обилия альгоценозов служили их численность и биомасса (Кузьмин, 1975; Девяткин, 1979). В качестве меры видового разнообразия использовали число таксонов рангом ниже рода (видов, разновидностей и форм) водорослей.

Внутрисезонная динамика встречаемости видов. Сравнительные данные о скорости насыщения флористического состава альгоценозов в течение вегетационного периода характеризуют особенности внутрисезонной сукцессии исследуемых сообществ. Наибольшее количество впервые регистрируемых в данном сезоне форм фитопланктона приходилось на начальный период исследований, а общее их число приближалось

к максимуму уже в начале осеннего периода, что свидетельствует об определенной повторяемости состава планктона. Насыщение состава диатомовых водорослей происходило уже в начале лета, тогда как список зеленых постоянно пополнялся вплоть до начала осени (рис. 1, 2).

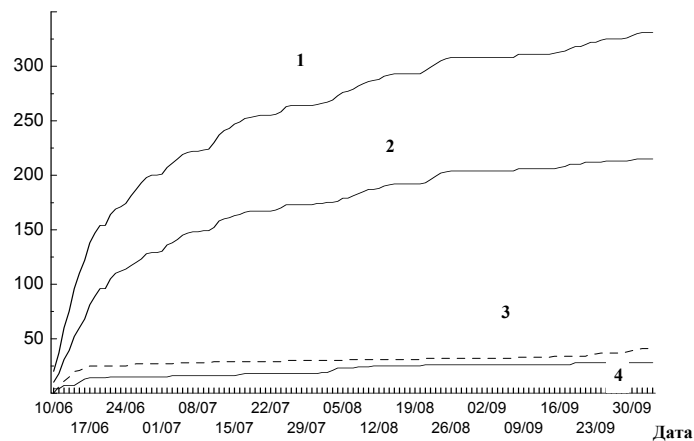


Рис. 1. Количество отмеченных с начала вегетационного периода 1986 г. форм фитопланктона Рыбинского водохранилища, характеризующее скорость насыщения флористического списка: 1 — общий состав, 2 — зеленые, 3 — диатомовые, 4 — синезеленые водоросли

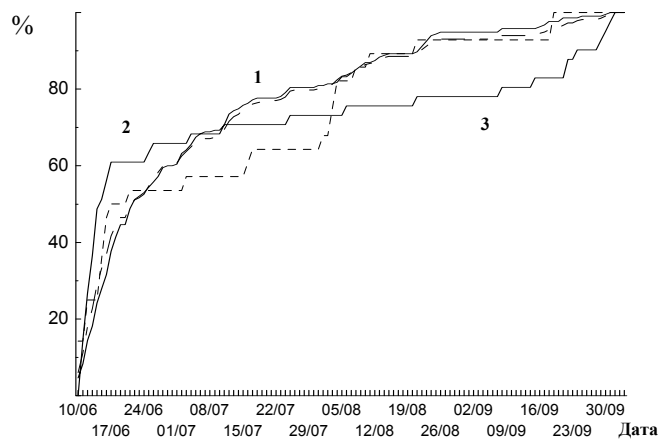


Рис. 2. Количество отмеченных с начала вегетационного периода 1986 г. форм фитопланктона Рыбинского водохранилища (кумулятивные проценты), характеризующее скорость насыщения флористического списка: 1 — общий состав и зеленые, 2 — диатомовые, 3 — синезеленые водоросли

Интересна связь между содержанием хлорофилла «а» и числом впервые отмечаемых видов зеленых (преимущественно хлорококковых) водорослей (рис. 3), что может быть обусловлено повышенным содержанием пигмента в них (Елизарова, 1973). Это подтверждает представления авторов о том, что повышенная продуктивность фитопланктона, способствующая накоплению биомассы водорослей, сопровождается с некоторым временным лагом возрастанием его видового разнообразия (Девяткин и др., 1997).

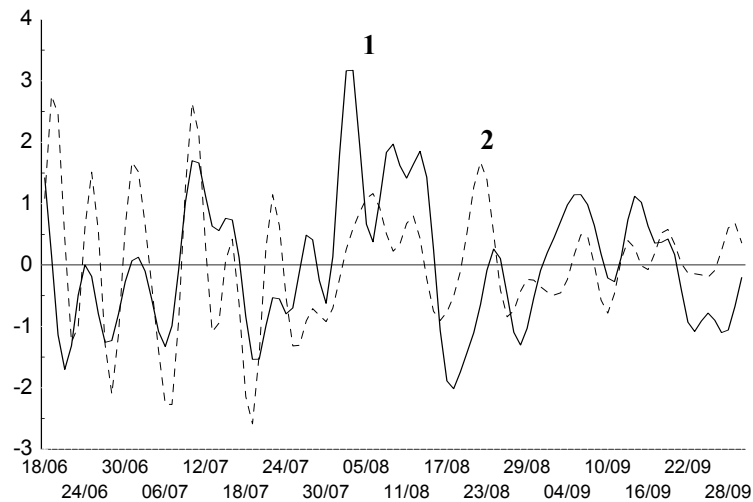


Рис. 3. Связь между содержанием хлорофилла «а» (1) и числом впервые отмеченных видов зеленых водорослей (2) (лаг — 2 сут). Данные предварительно отфильтрованы с помощью полосно-пропускающего фильтра с шириной окна 5–100 сут и стандартизированы.

Наиболее высокими показателями встречаемости характеризовались криптофитовые водоросли. Большинство видов лишь эпизодически отмечалось в составе фитопланктона: ~ 50% таксонов регистрировалось всего лишь в 5% проанализированных проб, а в целом распределение встречаемости видов было близко к логнормальному.

В отличие от фитопланктона насыщение флористического списка перифитона происходило более равномерно — его состав пополнялся в течение всего вегетационного сезона, что свидетельствует о менее выраженных проявлениях цикличности в формировании альгоценозов образований (рис. 4, 5).

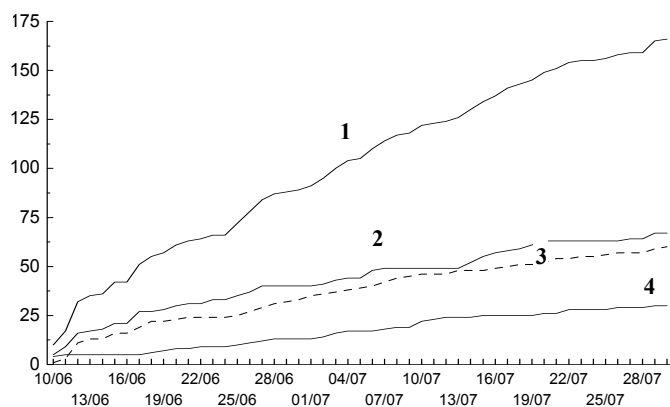


Рис. 4. Число отмеченных с начала вегетационного периода 1986 г. форм перифитона, характеризующее скорость насыщения флористического списка: обозначения как на рис. 1

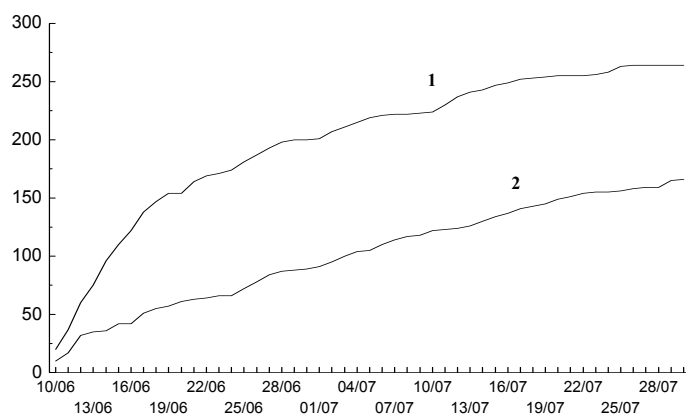


Рис. 5. Число отмеченных с начала вегетационного периода 1986 г. форм фитопланктона (1) и перифитона (2), характеризующее скорость насыщения флористического списка, в сравнении

О применимости закона Раункиера к распределению встречаемости видов водорослей. Полученные данные свидетельствуют, что для фитопланктона, по-видимому, в некоторых случаях справедлив установленный применительно к наземным фитоценозам еще в начале прошлого века «закон Раункиера», согласно которому при разбиении сообщества на

классы с различной встречаемостью таксонов (А — 0–20%, В — 21–40%, С — 41–60%, D — 61–80%, Е — 81–100%) число таксонов в классе А должно быть больше, чем в классе В; в классе В больше, чем в классе С, в классе С больше, равно или меньше, чем в классе D, а в классе D меньше, чем в классе Е (Грейг-Смит, 1967; Девяткин, Митропольская, 1994). Распределение числа таксонов в различных классах встречаемости соответствует указанному закону, причем к последнему классу (табл. 1) принадлежат виды из родов *Scenedesmus* Meyen, *Cryptomonas* Ehr., *Trachelomonas* Ehr., обладающие широким экологическим спектром.

Таблица 1. Число таксонов в различных классах встречаемости в фитопланктоне литорали Рыбинского водохранилища, по данным 1981 г.

Класс	Встречаемость, %	Число таксонов
А	0–20	127
В	21–40	28
С	41–60	8
D	61–80	4
Е	81–100	7

Соотношение показателей встречаемости и обилия водорослей.

Известно, что применительно к наземным фитоценозам установлена логарифмическая зависимость между встречаемостью и численностью отдельных видов сосудистых растений при условии случайного распределения последних (Грейг-Смит, 1967). Особенности распределения показателей встречаемости видов водных альгоценозов изучены гораздо слабее. Были рассчитаны уровни встречаемости и показатели обилия видов фитопланктона по отдельным сезонам и в среднем за несколько лет ежедневных в течение вегетационного периода наблюдений в литорали Рыбинского водохранилища. Среднюю численность видов за каждый сезон вычисляли как сумму отмеченных численностей, деленную на число наблюдений. Среднюю за годы наблюдений рассчитывали как простую арифметическую среднюю данных за каждый год исследований. В целом для фитопланктона наблюдалась линейная логарифмическая зависимость между уровнем встречаемости таксонов и их средней численностью (рис. 6, 7, табл. 2). Аналогичная зависимость характерна для максимальной численности и биомассы фитопланктона (Девяткин, Митропольская, 1992, 1994).

Для разных «жизненных форм» водорослей (колониальных, ценобиальных и одноклеточных) соотношение встречаемости и показателей обилия существенно различалось (Девяткин, 1983; Девяткин, Карпова, 1992). Для одноклеточных форм, насчитывавших по данным наблюдений

1979–1981 гг. 179 таксонов, коэффициенты уравнения линейной регрессии приведены в табл. 3, а для разных жизненных форм по данным ежедневных наблюдений 1981 г. — в табл. 4. Наиболее слабая корреляция отмечена для колониальных форм, так как число клеток в колониях непостоянно.

Таблица 2. Коэффициенты линейной регрессии соотношения показателей обилия и встречаемости фитопланктона

Показатель	Численность	Биомасса
Константа (a)	-0.28	-0.82
Коэффициент (b)	1.36	1.34
Коэффициент корреляции (r)	0.77	0.79

Таблица 3. Коэффициенты линейной регрессии соотношения показателей обилия и встречаемости одноклеточных форм фитопланктона

Показатель	Численность		Биомасса	
	средняя	максимальная	средняя	максимальная
Константа (a)	-0.73	1.40	-0.70	1.47
Коэффициент (b)	1.43	0.84	1.31	0.72
Коэффициент корреляции (r)	0.82	0.67	0.74	0.52

Таким образом, водные альгоценозы, как и наземные фитоценозы, — сбалансированные, целостные системы, в которых встречаемость видов коррелирует с показателями их обилия, что можно использовать в практических целях.

Встречаемость видов планктонных и бентосных водорослей и биологическое разнообразие альгоценозов. Оценка роли различных групп водорослей в формировании биологического разнообразия альгоценозов обычно производится на основе числа обнаруженных видов, разновидностей и форм водорослей. При этом в общий список часто включаются таксоны, привнесенные из других местообитаний с низким уровнем встречаемости и обилия. Оцененное на основе флористического списка видовое разнообразие, кажущееся высоким без учета встречаемости, может оказаться ложным отражением мнимого благополучия водоема.

Использование показателей обилия (численности или биомассы) таксонов без учета их встречаемости также может привести к ложным выводам. Так, некоторые виды развиваются в виде мощной непродолжительной вспышки, но присутствуют в водоеме лишь в течение короткого

времени. Другие формы, не достигая высоких показателей обилия, постоянно присутствуют, определяя фон альгоценозов. При совершенно разной роли в формировании альгоценозов средние показатели обилия (численность, биомасса) сравниваемых видов могут различаться незначительно.

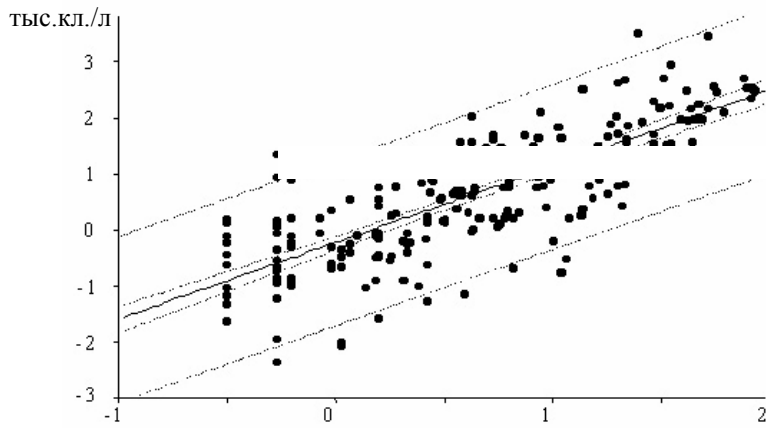


Рис. 6. Связь между встречаемостью (% , логарифмическая шкала) и средней за 1979–1981 гг. численностью (тыс. кл./л, логарифмическая шкала) 240 видов фитопланктона

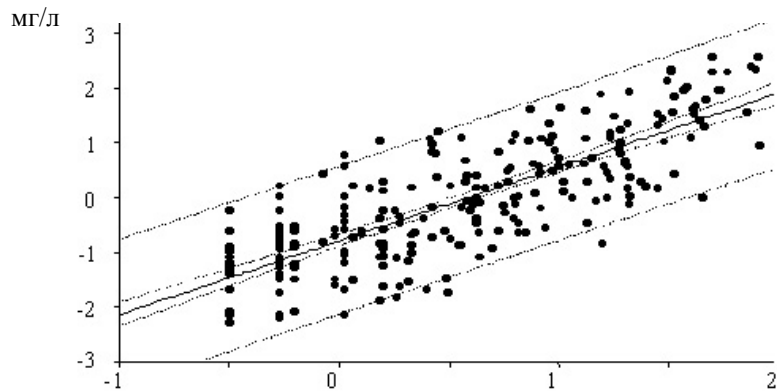


Рис. 7. Связь между встречаемостью (% , логарифмическая шкала) и средней за 1979–1981 гг. биомассой (мг/л, логарифмическая шкала) 240 видов фитопланктона

Таблица 4. Значения коэффициентов линейной регрессии соотношения численности и встречаемости различных жизненных форм фитопланктона

Жизненные формы	n	r	R^2	F	a	b	x_b
Все массовые виды	98	0.64	41	68	-0.14	1.32	0.16
Виды с соотношением длина / ширина < 3	71	0.67	45	58	-0.08	1.43	0.19
Виды с соотношением длина / ширина > 3	27	0.69	48	23	-0.83	1.56	0.33
Одноклеточные	47	0.70	40	44	-0.52	1.36	0.2
Одноклеточные подвижные	32	0.83	52	32	-0.33	1.33	0.17
Колониальные	48	0.69	48	26	0.31	1.54	0.18
Нитчатые формы	31	0.75	56	38	0.45	0.99	0.16
Колониальные и ценобиальные	18	0.42	18	3.4	0.71	1.06	0.58

Примечание. n — число переменных, r — коэффициент корреляции, R — коэффициент детерминации, F — критерий уравнения, a — константа уравнения, b — коэффициент уравнения, x_b — ошибка коэффициента b

Разные группы водорослей с близким числом видов, но с различным уровнем их встречаемости, очевидно, играют различную роль в формировании видового разнообразия, что не может отразить не содержащий сведений о встречаемости типичный флористический список. С привлечением показателей встречаемости репрезентативность описания альгоценозов возрастает.

В фитопланктоне литорали наиболее высокие показатели встречаемости (без учета значений флористического индекса F_{spp}) были характерны для представленных сравнительно небольшим числом видов криптофитовых и динофитовых, а также золотистых и эвгленовых водорослей. В результате, по сравнению с пелагиалью, здесь заметнее роль характеризующихся преимущественно подвижными жгутиковыми формами групп водорослей. В пелагиали более высокий уровень встречаемости отмечен среди не обладающих специализированными органами движения видов диатомовых и синезеленых водорослей (табл. 5–7).

Рассчитанные значения флористического индекса F_{spp} также свидетельствуют, что ведущую роль в формировании биологического разнообразия фитопланктона Рыбинского водохранилища играют диатомовые и зеленые водоросли. Среди других групп водорослей, несмотря на сравнительно небольшое число видов, наиболее существенный вклад вносят синезеленые, роль которых выше в пелагиали водоема (табл. 8, 9).

Эвгленовые, несмотря на высокое видовое разнообразие, характеризуются невысоким флористическим индексом из-за сравнительно низкой встречаемости. Значение других групп водорослей в формировании биологического разнообразия фитопланктона невелико, но в целом в ли-

торали более заметна роль эвгленовых и криптофитовых водорослей, представленных преимущественно жгутиковыми формами (табл. 8, 9). Возрастание показателей видового разнообразия зеленых водорослей по данным более поздних лет исследований в известной мере связано с введением в обиход новых определителей хлорококковых водорослей, в которых число таксонов увеличилось.

Таблица 5. Число таксонов (I) в различных группах водорослей и их средняя встречаемость (II, %) в фитопланктоне литорали Рыбинского водохранилища

Группы водорослей	1979–1981 гг.		1986 г.	
	I	II	I	II
Bacillariophyta	95	9.7	40	11.6
Chlorophyta	187	6.8	194	11.2
Chrysophyta	12	11.2	6	6.2
Cryptophyta	5	48.5	4	5.4
Cyanophyta	32	9.7	33	13.4
Dinophyta	6	15.6	4	27.6
Euglenophyta	34	6.4	25	9.1
Xanthophyta	0	0	3	3.4
Общий состав	371	8.9	306	11.39

Таблица 6. Средняя встречаемость (%) отдельных таксонов основных групп водорослей фитопланктона Рыбинского водохранилища в разные годы наблюдений

Группы водорослей	Годы							
	1979	1980	1981	1986	1955	1956	1957	1983
	Литораль				Пелагиаль			
Bacillariophyta	13.3	22.4	19.6	11.6	28.4	33.5	34.2	15.7
Chlorophyta	10.9	18.8	10.1	11.2	14.8	18.2	18.5	9.5
Chrysophyta	20.6	18.8	12.3	6.2	4.6	5.1	3.3	3.6
Cryptophyta	62.7	42.0	84.9	5.4	0.0	9.5	0.0	22.9
Cyanophyta	14.8	30.7	16.6	13.4	34.8	28.3	30.4	17.4
Dinophyta	17.9	39.6	38.2	27.6	12.5	10.7	15.7	9.6
Euglenophyta	9.0	20.5	24.7	9.0	10.3	28.6	5.6	9.1
Xanthophyta	7.9	18.2	11.3	3.4	0.0	0.0	0.0	4.1

Таблица 7. Встречаемость (%) отдельных таксонов основных групп водорослей фитопланктона Рыбинского водохранилища в среднем за годы наблюдений

Группы водорослей	Литораль	Пелагиаль
Bacillariophyta	16.7 ± 2.5	28.0 ± 4.3
Chlorophyta	12.7 ± 2.0	15.3 ± 2.1
Chrysophyta	14.5 ± 3.3	4.1 ± 0.4
Cryptophyta	48.8 ± 16.9	8.1 ± 5.4
Cyanophyta	18.9 ± 4.0	27.7 ± 3.7
Dinophyta	30.8 ± 5.1	12.1 ± 1.3
Euglenophyta	15.8 ± 4.0	13.4 ± 5.2
Xanthophyta	10.2 ± 3.1	1.0 ± 1.0

Таблица 8. Флористический индекс различных групп водорослей в фитопланктоне Рыбинского водохранилища в разные годы наблюдений

Группы водорослей	Годы							
		1980	1981	1986	1955	1979	1957	1983
	Литораль				Пелагиаль			
Bacillariophyta	33.6	38.7	28.2	13.0	37.1	43.3	34.2	40.6
Chlorophyta	30.9	30.5	33.5	62.6	29.7	31.0	39.1	33.2
Chrysophyta	4.3	4.6	3.2	1.1	1.4	2.1	0.4	1.3
Cryptophyta	8.7	5.8	11.1	0.6	0.0	1.1	0.0	6.8
Cyanophyta	12.3	8.5	7.2	12.7	28.0	16.6	23.3	14.2
Dinophyta	2.5	4.1	3.3	3.2	1.3	2.5	1.8	1.4
Euglenophyta	7.2	7.1	12.9	6.5	2.6	3.4	1.3	2.0
Xanthophyta	0.6	0.6	0.5	0.3	0.0	0.0	0.0	0.3

Таблица 9. Средние значения флористического индекса фитопланктона различных участков Рыбинского водохранилища

Группы водорослей	Литораль	Пелагиаль
Bacillariophyta	28.4 ± 5.5	38.8 ± 2.0
Chlorophyta	39.4 ± 7.8	33.3 ± 2.1
Chrysophyta	3.3 ± 0.8	1.3 ± 0.4
Cryptophyta	6.6 ± 2.3	2.0 ± 1.6
Cyanophyta	10.2 ± 1.4	20.5 ± 3.1
Dinophyta	3.3 ± 0.3	1.7 ± 0.3
Euglenophyta	8.4 ± 1.5	2.3 ± 0.4
Xanthophyta	0.5 ± 0.1	0.1 ± 0.1

Ведущую роль в формировании флористического разнообразия перифитона водохранилища также играли диатомовые и зеленые водоросли в сопровождении синезеленых, а роль других групп была еще менее значимой, чем в фитопланктоне. Заметное влияние на показатели встречаемости видов перифитона оказывал тип подстилающего субстрата. Так, на деревянном субстрате средние показатели встречаемости оказались более высокими, чем на предметных стеклах. Возможно, это связано с выщелачиванием органических веществ из древесины, что отразилось на показателях сапробности в сторону их повышения (Девяткин, 1979) и привело к некоторому обеднению видового разнообразия наряду с возрастанием уровня средней встречаемости видов. В целом средние показатели встречаемости видов перифитона в сравнении с фитопланктоном заметно ниже (табл. 10–11).

Таблица 10. Средняя встречаемость различных групп водорослей на разных типах субстрата в перифитоне, по данным наблюдений 1977 г.

Группы водорослей	Прибрежье				Пред. стекла	Дер. брусья	Разные субстраты
	открытое	закрытое	открытое	закрытое			
	Стекла		Брусья				
Bacillariophyta	18.63	17.35	22.82	34.99	12.07	20.85	10.05
Chlorophyta	13.57	14.62	24.44	24.80	9.28	17.96	8.21
Chrysophyta	0.00	0.00	0.00	10.71	0.00	5.17	1.79
Cyanophyta	11.84	12.59	29.44	17.67	8.51	13.79	6.88
Dinophyta	3.57	0.00	0.00	7.14	1.82	3.45	1.79
Euglenophyta	0.00	7.41	0.00	7.14	3.64	3.45	1.79
Xanthophyta	0.00	14.81	6.67	0.00	7.27	3.45	2.98

Таблица 11. Средняя встречаемость и флористический индекс различных групп водорослей перифитона

Группы водорослей	Годы			
	1977	1981	1977	1981
	Средняя встречаемость, %		Флористический индекс	
Chlorophyta	8.21	39.44	18.05	19.4
Chrysophyta	1.79	0.0	0.11	0.0
Cyanophyta	6.88	21.11	8.21	6.9
Dinophyta	1.79	0.0	0.11	0.0
Euglenophyta	1.79	0.0	0.11	0.0
Xanthophyta	2.98	0.0	0.19	0.0

При сопоставлении данных различных лет исследований (табл. 5–11) нетрудно заметить, что флористический индекс фитопланктона и перифитона — значительно более устойчивый показатель по сравнению с другими характеристиками биоразнообразия альгоценозов, такими как видовое (таксономическое) разнообразие и встречаемость.

По-видимому, совокупность наиболее часто встречаемых форм планктонных и бентосных альгоценозов в умеренно загрязненных водоемах весьма стабильна. В связи с этим набор характерных, т.е. наиболее часто встречаемых видов может служить надежной характеристикой «среднего» состояния водоема в сравнении с сильно колеблющимися (Романенко, 1985) количественными показателями обилия и продуктивности водорослей (численность, биомасса, первичная продукция, содержание пигментов). Так, в литорали Рыбинского водохранилища, где межгодовые различия показателей обилия и продуктивности альгоценозов еще более велики, чем в пелагиали (Девяткин и др., 2001), набор наиболее часто встречаемых видов фитопланктона и особенно перифитона довольно постоянен по сравнению со значительными межгодовыми колебаниями их численности (табл. 12–13).

Таблица 12. Наиболее часто встречаемые виды (%) в перифитоне, по данным наблюдений 1977 и 1981 гг.

Вид	1977 г.	1981 г.
<i>Cymbella ventricosa</i> Kütz.	96	94
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	88	96
<i>Achnanthes minutissima</i> Kütz.	81	68
<i>Gomphonema parvulum</i> Kütz.	79	90
<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom.	76	36
<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith.	76	94
<i>Stigeoclonium farctum</i> Berth.	73	47
<i>Cymbella cystula</i> (Hemp.) Grun.	68	46
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	65	78
<i>Cymbella lanceolata</i> (Ehr.) V. H.	58	48
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Bréb.) Grun.	52	68
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	49	16

Встречаемость видов и размерная структура альгоценозов.

Связь между встречаемостью и размерными характеристиками альгоценозов в известной нам литературе не обсуждается. Судя по имеющимся данным, между размерными характеристиками клеток и частотой их встречаемости в фитопланктоне и перифитоне наблюдается зависимость,

близкая к логнормальной, что типично для показателей таксономического разнообразия (Численко, 1981). Наиболее часто в фитопланктоне и перифитоне литорали Рыбинского водохранилища встречаются виды с величиной клеток, соответствующей размерному индексу 6–16 мкм (рис. 7). Последний рассчитывали как квадратный корень из произведения усредненной длины и ширины клеток.

Таблица 13. Встречаемость и усредненная численность наиболее характерных видов фитопланктона литорали Рыбинского водохранилища, по данным ежедневных наблюдений

Вид	Годы					
	1979	1980	1981	1979	1980	1981
	Встречаемость, %			Средняя численность, тыс.кл./л		
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	87	90	74	774	19	132
<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	87	73	79	312	331	213
<i>Aulacosira granulata</i> (Ralfs) Sim.	87	77	60	478	166	199
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	86	41	91	663	169	423
<i>Skeletonema subsalsum</i> (A. Cl.) Bethge	76	23	0	385	21	0
<i>Scenedesmus longispina</i> Chud.	76	82	87	409	109	251
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.	68	82	85	80	191	284
<i>Nitzschia holsatica</i> Hust.	51	32	18	62	10	16
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof.	51	27	26	108	120	147
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	44	50	27	76	49	108
<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	43	36	10	254	41	96
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	41	59	75	40	29	264
<i>Synedra acus</i> Kütz	41	68	27	26	15	13
<i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kütz.) Krieg.	40	27	17	72	18	33
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	37	55	21	149	18	60
<i>Ceratium hirundinella</i> (O.F. M.) Bergh.	35	36	22	5	9	18
<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	33	50	41	95	127	133

Для сравнения видового состава перифитона различных субстратов по размерным показателям вычисляли средние значения логарифмов размерных индексов водорослей в обрастаниях предметных стекол и деревянных брусьев. Необходимость логарифмирования обусловлена логнормальным распределением размерных показателей (рис. 8).

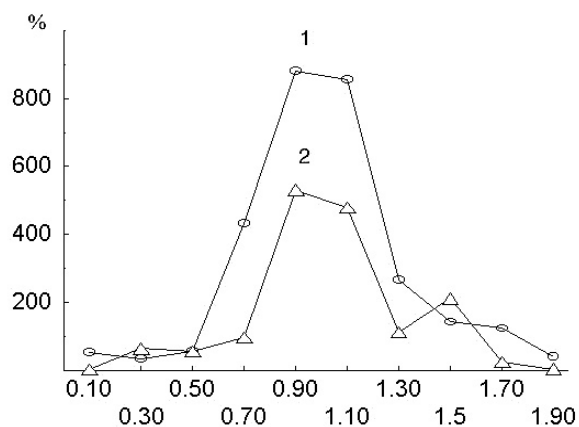


Рис. 8. Зависимость между размером клеток и встречаемостью различных форм фитопланктона (1) и перифитона (2): по оси ординат — сумма встречаемости таксонов с соответствующими размерами клеток, по оси абсцисс — логарифм размерного индекса клеток водорослей. Использованы данные за вегетационный период 1979 г. (фитопланктон — общее таксономическое разнообразие ~ 220) и 1981 г. (перифитон — общее таксономическое разнообразие ~ 160)

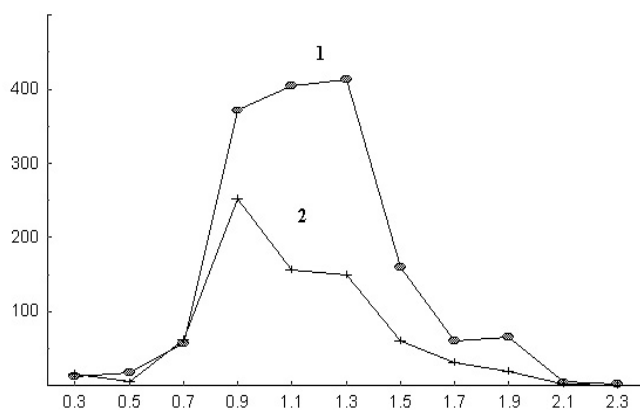


Рис. 9. Зависимость между размером клеток и встречаемостью видов перифитона на различных субстратах: 1 — стекла, 2 — брусня; по оси ординат — сумма встречаемостей таксонов с соответствующими размерами клеток, по оси абсцисс — логарифм размерного индекса клеток водорослей, по данным наблюдений 1977 г.

Оказалось, что перифитон стекол представлен относительно более крупноклеточными формами: средняя логарифмов размерных индексов видового списка (200 таксонов) составляла 1.205 ± 0.026 , а брусьев (88 таксонов) 1.16 ± 0.036 мкм при величине t -критерия Стьюдента между выборками 11.6. Можно предположить, что наблюдавшиеся различия обусловлены преобладанием в перифитоне стекол типичных обрастателей, тогда как в составе перифитона брусьев более значима роль эврибионтных и планктонных форм.

Таким образом, в планктоне литорали Рыбинского водохранилища более высокие показатели встречаемости характерны для представленных подвижными жгутиковыми формами групп водорослей, тогда как в пелагиали — у не обладающих специальными органами движения, взвешенных («парящих») в толще воды диатомовых и синезеленых водорослей.

Показано соответствие распределения встречаемости видов фитопланктона закону Раункиера, ранее установленному для наземных фитоценозов сосудистых растений. Ни один из отмеченных видов водорослей не обладал стопроцентной встречаемостью. Напротив, значительная их часть отмечалась лишь эпизодически. Средние показатели встречаемости видов перифитона заметно ниже, чем фитопланктона.

Общее число регистрируемых таксонов планктонных водорослей приближалось к максимуму уже в конце летнего — начале осеннего периодов, что указывает на цикличность развития планктонных альгоценозов. При этом «насыщение» состава диатомовых водорослей происходило уже в начале лета, тогда как список зеленых водорослей пополнялся вплоть до начала осени. Отмечена связь между содержанием хлорофилла «а» и появлением в планктоне новых для данного вегетационного сезона видов зеленых водорослей. В отличие от фитопланктона пополнение флористического списка перифитона происходило более медленно, но постоянно, что свидетельствует о менее выраженных проявлениях цикличности в развитии бентосных альгоценозов. Заметное влияние на встречаемость видов перифитона оказывает тип подстилающего субстрата.

Выявлена линейная логарифмическая зависимость между уровнем встречаемости таксонов и их средней и максимальной численностью, что позволяет ориентировочно оценивать по показателям встречаемости обилие входящих в состав альгоценозов видов.

Между размерными характеристиками клеток и частотой их встречаемости, как в планктонных, так и в бентосных альгоценозах наблюдается зависимость, близкая к логнормальной. Наиболее высокие показатели встречаемости отмечены среди форм водорослей с величиной клеток, соответствующей размерному индексу 6–16 мкм (рис. 8, 9).

Предложены флористические индексы, позволяющие оценивать вклад отдельных групп водорослей в формирование биологического раз-

нообразия альгоценозов. Предполагается, что флористический индекс F_{spr} — устойчивый и в меньшей степени зависящий от климатических особенностей отдельных лет наблюдений показатель состояния фитопланктона и перифитона по сравнению с другими их характеристиками — может оказаться перспективным в плане многолетнего мониторинга водных экосистем.

Установлено возрастание средних показателей встречаемости под влиянием органических загрязнений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грейг-Смит М. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 247 с.
- Девяткин В.Г. Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1979. Вып. 42 (45). С. 78–108.
- Девяткин В.Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их экология. Л.: Наука, 1983. С. 52–70.
- Девяткин В.Г., Карпова Е.В. Соотношение численности и биомассы перифитонных водорослей с их размерными характеристиками // Биология внутренних вод: Информ. бюл. СПб.: Наука, 1992. № 95. С. 18–20.
- Девяткин В.Г., Карпова Л.Е., Метелева Н.Ю. Формирование перифитона в литорали Рыбинского водохранилища // Эколого-физиологические исследования водорослей: Тез. докл. Борок, 1996. С. 23–26.
- Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: оценка и прогноз содержания хлорофилла и интенсивности фотосинтеза // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 36–45.
- Девяткин В.Г., Митропольская И.В. Соотношение максимальных и средних показателей обилия различных форм фитопланктона // Альгология. 1992. Т. 2. № 2. С. 82–87.
- Девяткин В.Г., Митропольская И.В. О соотношении встречаемости и численности видов в фитопланктоне // Альгология. 1994. Т. 4. № 2. С. 34–38.
- Девяткин В.Г., Митропольская И.В. Встречаемость видов и биологическое разнообразие альгоценозов // V Всерос. конф. по водным растениям «Гидрботаника 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 24–25.
- Девяткин В.Г., Митропольская И.В., Метелева Н.Ю. Динамика видового разнообразия фитопланктона в зависимости от некоторых экологических факторов // Биология внутр. вод. 1997. № 2. С. 5–12.
- Елизарова В.А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. № 2. С. 23–33.
- Кузьмин Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методы изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73–86.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Изд-во МГУ, 1979. 168 с.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ. 1980. 464 с.
- Численко Л.Л. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ, 1981. 208 с.

Л.Г. Корнева**ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ ФЛОРЫ И СООБЩЕСТВ
ПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ р. ВОЛГИ**

Волга — крупнейшая река Европы (длина 3530 км, площадь водосбора 136×10^4 км²), представляет цепочку водохранилищ, расположенных в трех географических зонах: лесной, степной и полупустыни. Водохранилища различаются по площади акватории (249–6450 км²), объему воды (1.1–57.3 км³), степени водообмена (0.8–24.3 раз в год) и уровню трофии (мезотрофные — мезотрофно-эвтрофные — эвтрофные).

Исследования планктонной флоры р. Волги до строительства водохранилищ были очень разрозненны. В основном их проводили на отдельных участках Средней и Нижней Волги (Киселев, 1941; Есырева, 1945). Наибольшее число водорослей было обнаружено в 1931 г. у г. Горького (259) (Есырева, 1935) и в 1909 г. в дельте р. Волги (264) (Эльдарава–Сергеева, 1913). После создания Иваньковского водохранилища и обследования всей р. Волги в 1937–1940 гг. в ее планктонной флоре обнаружено всего 302 таксона рангом ниже рода (Киселев, 1941). При завершении основного строительства Волго-Камского каскада в 1969–1972 гг. в планктоне волжских водохранилищ насчитывали 1018 видов водорослей и 1502 видов, разновидностей и форм (Волга и ее жизнь, 1978). Использование электронно-микроскопической техники в эти годы позволило уточнить таксономическую принадлежность отдельных таксонов центрических диатомовых (Генкал, Кузьмин, 1978а,б; 1980 и др.) и чешуйчатых золотистых водорослей (Балонов, 1972, 1976а, 1976б, 1977, 1978, 1980а, 1980б; Балонов, Кузьмин, 1974, 1975) и описать новые. Это увеличило до некоторой степени общее количество таксонов альгофлоры реки, но не настолько, чтобы не заметить, какое большое влияние на их число оказала трансформация речного стока, связанная с гидростроительством, вследствие чего произошло увеличение биотопического разнообразия, свойственное вновь созданным водоемам. Подобное явление наблюдалось и в планктоне р. Днепра (Приймаченко, 1981). В условиях естественного гидрологического режима в этой реке насчитывалось 594 вида планктонных водорослей. После зарегулирования стока их количество значительно увеличилось — до 1018. Анализ флористических исследований фитопланктона р. Волги за 1953–1999 гг., подведенный с учетом литературных данных и результатов собственных исследований (Корнева, Генкал, 2000), и сведений, полученных в 1998–2000 гг. по Угличскому водохранилищу (Экологические проблемы Верхней Волги,

2001), позволил установить, что в 1953–2000 гг. в планктоне Волги насчитывалось 1675 видов и 2125 таксонов водорослей рангом ниже рода (табл. 1). Такое высокое видовое разнообразие сопоставимо с богатством альгофлоры водохранилищ р. Днепр, где к 1998 г. специалисты обнаружили 1192 вида и 1574 внутривидовых таксонов водорослей (Щербак, 2000). Для сравнения следует отметить, что в крупных слабозарегулированных сибирских реках, например р. Оби, общее число видов, разновидностей и форм водорослей не превышает 905 (689 видов) (Науменко, 1995), а в р. Лене — 909 (Габышев, 1999).

Волжский планктон постоянно пополняется новыми таксонами водорослей. В частности, в последние годы 36 диатомовых обнаружено впервые в фитопланктоне р. Волги (Генкал, 1992). В 1989–1991 гг. нами выявлено 65 видов, разновидностей и форм и 3 рода водорослей, новых для Чебоксарского водохранилища, 50 таксонов рангом ниже рода — для Куйбышевского, 39 — для Саратовского и 35 — для Волгоградского. И эти сведения далеко не исчерпывающие.

Анализ связи числа выявленных таксонов с количеством лет наблюдений как степенью изученности флоры, с уровнем трофии, оцененным по концентрации хлорофилла “а” в воде, и размерами водоемов показал, что достоверная корреляция их количества прослеживается только с морфометрическим коэффициентом водоемов ($R=0.88$, $F=19.9$, $P<0.004$) (Корнева, 2000а), который отражает соотношение их средней глубины и площади (Корнева, 1994). Наибольшим таксономическим богатством фитопланктона отличались Куйбышевское и Рыбинское водохранилища, имеющие самую большую площадь акватории (5900 и 4550 км² соответственно) и принимающие воды наиболее крупных притоков р. Волги: Шексны, Мологи и Камы. Эти водохранилища характеризовались и более высоким разнообразием сосудистых растений (Папченков, 1998). Отсюда видно, что общее флористическое богатство планктона волжских водохранилищ зависело от размера водоема и степени его биотопической сложности.

При изучении флоры планктона на русловых участках волжских водохранилищ в 1989–1991 гг. в количественных пробах выявлено 483 таксона водорослей рангом ниже рода (Корнева, Solovyova, 1998). Наибольшее их число было обнаружено в эвтрофных водоемах: Горьковском (274), Чебоксарском (224) и Ивановском (221) водохранилищах. Оно уменьшалось в мезотрофно-эвтрофных Куйбышевском (207) и Рыбинском (168) и мезотрофных Угличском (158), Саратовском (117) и Волгоградском (109) водохранилищах. Таким образом, богатство флоры планктона вдоль продольного профиля волжских водохранилищ уменьшалось по мере снижения трофии их вод, что подтвердилось и положительной корреляцией между числом видов водорослей и концентрацией хлорофилла “а” в воде как показателя уровня трофии ($R=0.76$) (Корнева, 2000б).

Таблица 1. Число видов (над чертой) и таксонов рангом ниже рода (под чертой) различных отделов планктонных водорослей в водохранилищах р. Волги в 1953–2000 гг.

Отделы водорослей	Водохранилища									
	Ивань-ковское	Углич-ское	Рыбин-ское	Горьков-ское	Чебокс-сарское	Куйбы-шевское	Саратов-ское	Волго-градское	Всего	
	1967–1997	1977–2000	1953–1995	1956–1992	1981–1991	1957–1991	1963–1991	1963–1991	1953–1991	2000
Годы наблюдения										
Цианопхита	<u>54</u> 68	<u>34</u> 38	<u>100</u> 144	<u>79</u> 94	<u>75</u> 87	<u>105</u> 127	<u>54</u> 62	<u>49</u> 57	<u>169</u> 236	
Хризопхита	<u>32</u> 34	<u>12</u> 13	<u>91</u> 111	<u>39</u> 44	<u>39</u> 47	<u>68</u> 82	<u>33</u> 34	<u>26</u> 27	<u>145</u> 179	
Вацилларифита	<u>163</u> 195	<u>83</u> 98	<u>236</u> 287	<u>196</u> 238	<u>191</u> 238	<u>286</u> 379	<u>145</u> 182	<u>146</u> 185	<u>448</u> 597	
Хантофита	<u>10</u> 10	<u>3</u> 3	<u>21</u> 21	<u>15</u> 15	<u>20</u> 22	<u>47</u> 47	<u>14</u> 14	<u>13</u> 13	<u>70</u> 72	
Криптофита	<u>15</u> 15	<u>8</u> 9	<u>8</u> 8	<u>17</u> 18	<u>8</u> 10	<u>15</u> 15	<u>5</u> 5	<u>6</u> 7	<u>25</u> 27	
Динофита	<u>12</u> 15	<u>9</u> 11	<u>14</u> 14	<u>22</u> 25	<u>8</u> 12	<u>19</u> 20	<u>11</u> 11	<u>9</u> 9	<u>38</u> 46	
Рапидофита	–	–	–	<u>0</u> 1	<u>0</u> 1	–	–	–	<u>0</u> 1	
Еугленофита	<u>38</u> 47	<u>25</u> 34	<u>53</u> 74	<u>31</u> 37	<u>67</u> 96	<u>87</u> 126	<u>27</u> 33	<u>32</u> 37	<u>136</u> 209	
Хлорофита	<u>265</u> 283	<u>193</u> 208	<u>353</u> 394	<u>325</u> 353	<u>298</u> 346	<u>387</u> 428	<u>175</u> 187	<u>163</u> 174	<u>644</u> 758	
Всего	<u>589</u> 667	<u>367</u> 414	<u>876</u> 1053	<u>724</u> 825	<u>706</u> 859	<u>1015</u> 1227	<u>465</u> 528	<u>444</u> 509	<u>1675</u> 2125	

Дендрограмма флористического сходства планктона водохранилищ (рис. 1), построенная по коэффициенту Сёренсена методом В.Л. Андреева (1980) по данным маршрутных исследований 1989–1991 гг., показывает, что можно выделить три группы водохранилищ: Верхней, Средней и Нижней Волги, т.е. при кластеризации состава фитопланктона волжских водохранилищ выделились участки, которые совпадают с делением реки по морфометрическим (площадь водосбора) и гидрофизическим (расход воды) показателям (Волга и ее жизнь, 1978).

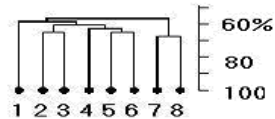


Рис. 1. Дендрограмма флористического сходства планктона волжских водохранилищ: 1 — Ивановского, 2 — Угличского, 3 — Рыбинского, 4 — Горьковского, 5 — Чебоксарского, 6 — Куйбышевского, 7 — Саратовского, 8 — Волгоградского

Последовательность расположения водохранилищ на дендрограмме четко повторяет их топографическое положение, т.е. континуальность фитопланктона, несмотря на строительство водохранилищ, которое превратило р. Волгу в цепочку различных по типологии и морфометрии водоемов, сохранилась (Korneva, Solovyova, 1998). Флористическое сходство фитопланктона увеличивалось в направлении от Верхней к Нижней Волге, т.е. снижалось β -разнообразие по Уиттекеру (1980). Также увеличивалось и ценотическое сходство (рис. 2), оцененное коэффициентом Сёренсена–Чекановского (Миркин, Розенберг, 1983). При этом для количественной оценки каждого вида использовали его биомассу.

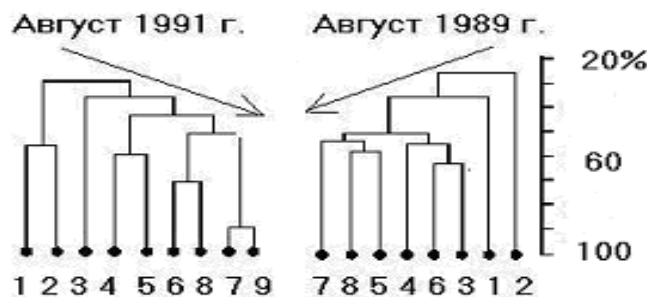


Рис. 2. Дендрограмма ценотического сходства фитопланктона волжских водохранилищ: 9 — незарегулированный участок Нижней Волги, остальные обозначения, как на рис. 1, стрелки указывают направление снижения β -разнообразия.

Число таксонов в пробах (α -разнообразие по Уиттекеру), ценотическое разнообразие (индекс Шеннона–Уивера) и выровненность (индекс Пиелу) сообществ фитопланктона (Одум, 1975) снижались в направлении от Верхней к Нижней Волге (табл. 2).

Таблица 2. Средние по водоему показатели разнообразия сообществ фитопланктона водохранилищ р. Волги

Водохранилище	Месяц, год	Индекс Шеннона–Уивера	Число видов в пробах	Индекс Пиелу (выровненность)
Иваньковское	VIII–IX, 1989	3.13±0.42	87	0.50±0.07
	X, 1990	4.01±0.07	65	0.67±0.02
	VIII, 1991	3.71±0.21	66	0.62±0.25
	VIII, 1995	3.60±0.12	79	0.58±0.02
	VIII, 1997	2.54±0.55	80	0.41±0.09
	VIII, 2000	3.18±0.16	87	0.49±0.02
	Средние за 1989–2000 гг.	3.36	77	0.54
Угличское	VIII–IX, 1989	3.32±0.30	67	0.55±0.05
	X, 1990	4.01±0.16	56	0.69±0.03
	VIII, 1991	3.33±0.14	54	0.58±0.02
	VIII, 1997	4.05±0.13	52	0.72±0.02
	YIII–IX, 1998	2.40±0.49	49	0.59±0.03
	VII, 1999	3.00±0.27	54	0.53±0.05
	YIII–IX, 1999	2.63±0.37	57	0.45±0.05
	VIII, 2000	2.69±0.08	66	0.45±0.02
Рыбинское	Средние за 1989–2000 гг.	3.29	58	0.57
	VII–VIII, 1989	3.50±0.13	–	0.52±0.04
	VIII–IX, 1989	2.96±0.28	51	0.52±0.04
	VIII, 1991	2.34±0.26	36	0.45±0.05
	VI–VII, 1995	3.33±0.24	50	0.60±0.04
	VIII, 1997	3.40±0.20	60	0.64±0.03

Водохранилище	Месяц, год	Индекс Шеннона– Уивера	Число видов в пробах	Индекс Пиелу (выровненность)
Горьковское	УШ–IX, 1998	2.76±0.29	43	0.52±0.04
	IX–X, 1998	1.58±0.16	38	0.30±0.03
	УШ–IX, 1999	2.83±0.14	50	0.51±0.02
	IV, 2000	2.07±0.25	35	0.42±0.05
	VIII, 2000	2.66±0.22	46	0.49±0.04
	Средние за 1989– 2000 гг.	2.74	45	0.50
	VIII–IX, 1989	2.87±0.19	42	0.50±0.02
	VI, 1990	2.55±0.23	41	0.40±0.05
	VIII, 1990	1.93±0.29	45	0.35±0.05
	X, 1990	1.39±0.14	32	0.28±0.02
	VI, 1991	3.53±0.17	45	0.64±0.03
	VIII, 1991	1.94±0.25	40	0.37±0.05
	V, 1992	1.57±0.07	43	–
	VII, 1992	3.74±0.12	50	–
	VIII, 1992	1.25±0.12	38	–
	VIII, 1997	3.55±0.28	47	0.64±0.05
	Средние за 1989– 1997 гг.	2.43	42	0.45
	VIII–IX, 1989	2.79±0.15	41	0.52±0.02
Чебоксарское	VI, 1990	2.14±0.28	42	0.40±0.05
	VIII, 1990	3.54 ±0.48	59	0.60±0.07
	X, 1990	1.34±0.18	36	0.26±0.03
	VI, 1991	2.55±0.09	46	0.46±0.02
	VIII, 1991	2.73±0.21	55	0.48±0.04
	Средние за 1989– 1991 гг	2.52	47	0.45
	VIII–IX, 1989	2.68±0.11	42	0.51±0.02
Куйбышевское	VI, 1990	2.77±0.28	38	0.53±0.05
	VIII, 1990	3.10±0.25	50	0.58±0.04

Водохранилище	Месяц, год	Индекс Шеннона–Уивера	Число видов в пробах	Индекс Пиелу (выровненность)
Саратовское	X, 1990	1.91±0.22	32	0.38±0.04
	VI, 1991	3.27±0.22	38	0.62±0.04
	VIII, 1991	1.93±0.15	43	0.36±0.03
	Средние за 1989 – 1991 гг	2.61	41	0.49
	VIII–IX, 1989	2.53±0.17	45	0.46±0.03
	VIII, 1990	3.10±0.20	36	0.62±0.04
	X, 1990	2.66±0.13	33	0.53±0.03
	VIII, 1991	1.11±0.17	44	0.20±0.03
Волгоградское	Средние за 1989 – 1991 гг	2.35	40	0.45
	VIII–IX, 1989	2.50±0.23	43	0.46±0.04
	VIII, 1990	3.31±0.30	42	0.62±0.06
	X, 1990	2.77±0.12	28	0.57±0.02
	VIII, 1991	1.76±0.09	37	0.34±0.02
	Средние за 1989 – 1991 гг	2.59	38	0.49
	VIII, 1990	3.63±0.29	45	0.67±0.04
	X, 1990	2.41	28	0.50
Нижняя Волга	VIII, 1991	1.40±0.13	39	0.27±0.03
	Средние за 1990 – 1991 гг	2.48	37	0.48

Многолетняя динамика показателей разнообразия фитопланктона прослежена на примере Рыбинского водохранилища (Корнева, 1999; 2000б), на котором с 1954 г. до середины 90-х годов XX века проводились регулярные сезонные наблюдения с интервалом в 2 недели на шести стандартных станциях. Анализ средних по водоему за безледный период величин за 1954–1981 гг. показал, что имеется достоверный тренд снижения ценотического разнообразия ($R = -0.46$) и выровненности ($R = -0.76$) сообщества, т.е. возрастание доминирования. Число таксонов в пробах в ходе многолетних наблюдений увеличивалось ($R = 0.58$) (рис. 3).

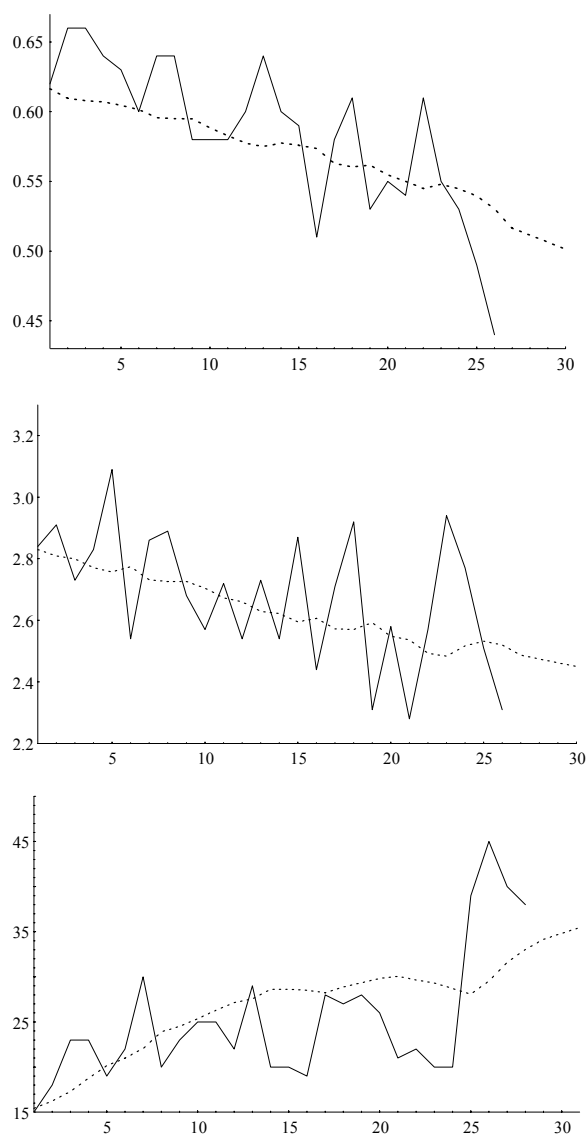


Рис. 3. Многолетняя динамика (1954–1981 гг.) показателей разнообразия сообществ фитопланктона Рыбинского водохранилища: а — индекс Пиелу, б — индекс Шеннона–Уивера, в — число таксонов в пробах, пунктирная линия — линия тренда

Подобные тенденции, а именно, увеличение разнообразия фитопланктона во времени и его снижение вдоль продольного профиля водохранилищ, были отмечены в водохранилищах р. Днепр (Приймаченко, 1981). В слабозарегулированной р. Оби наблюдается обратная картина — увеличение разнообразия фитопланктона от верховий к устью (Науменко, 1996).

В структуре сообществ фитопланктона р. Волги после гидростроительства происходили постоянные изменения. В ходе ценогенеза можно выделить основные стадии структурных преобразований сообществ фитопланктона водохранилищ, связанные с поэтапным увеличением обилия отдельных видов диатомовых из родов *Stephanodiscus* (*S. hantzschii* Grun., *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller), *Skeletonema* (*S. subsalsum* (A. Cl.) Bethge), *Thalassiosira* (*T. incerta* Makar.) (Волга и ее жизнь, 1978) — в 60–70-е годы XX века, *Actinocyclus* (*A. normanii* (Greg.) Hust.) (Генкал и др., 1999; Корнева, 2001а), криптонад (*Chroomonas acuta* Uterm., виды рода *Cryptomonas*), золотистых (Экология фитопланктона..., 1989; Охалкин и др., 1997; Корнева, 1999) и безгетероцистных синезеленых (*Oscillatoria agardhii* Gom., (Кузьмин, 1978; Тарасенко, 1982), *Microcystis holsatica* Lemm (Корнева, 1993) — в 70–80-е годы 20-го столетия. Как правило, это лимнофильные, эвригалинные виды диатомовых, выдерживающие высокий уровень органических веществ, и водоросли со смешанным типом питания (миксотрофы) из криптофитовых, золотистых и синезеленых. Все это свидетельствует о том, что соотношение ионов в воде, а также содержание и состав органического вещества р. Волги претерпевали постоянные изменения. Эвригалинные виды диатомовых (*Skeletonema subsalsum*, *Thalassiosira incerta* и *Actinocyclus normanii*) появились в составе сообществ волжских водохранилищ из опресненных южных морей: Каспийского и Азовского. Первые два вида начали завоевывать новую экологическую нишу в 60–70-е годы, после завершения строительства основных водохранилищ Волго–Камского каскада, последний — в середине 80-х годов, после строительства Чебоксарского водохранилища и поднятия уровня Каспия (Корнева, 2001б), колебания которого тесно связаны с климатической ситуацией над волжским бассейном (Корнева, 2001а).

Таким образом, флористическое богатство планктона р. Волги увеличивается. Этому способствует изменение гидрологического режима реки. Ценолитическое разнообразие фитопланктона Волги снижается как во времени, так и в пространстве — от верховий к устью. Доминирование сообществ, наоборот, увеличивается. Видовая насыщенность сообществ (число таксонов в пробах) также нарастает во времени, но снижается в направлении от Верхней к Нижней Волге.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. Л.: Наука, 1980. 142 с.
- Балонов И.М. Виды рода *Chrysosphaerella* Laut. из Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8. Вып.3. С. 80–82.
- Балонов И.М. Виды рода *Synura* Lemm. (Chrysophyta) Волги и ее бассейна (Волга–2) // Биология внутренних вод.: Информ. бюл. Л.: Наука, 1976а. № 29. С. 16–19.
- Балонов И.М. Род *Synura* Ehr. (Chrysophyta) // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976б. С. 61–81.
- Балонов И.М. Виды рода *Spiniferomonas* Takahashi (Chrysophyta) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод.: Информ. бюл. Л.: Наука, 1977. № 34. С. 11–14.
- Балонов И.М. Виды рода *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) в водоемах бассейна Волги // Биология и систематика низших организмов. Л.: Наука, 1978. С. 76–102.
- Балонов И.М. Новый для флоры СССР вид рода *Chrysosphaerella* Laut. (Chrysophyta) // Биология внутренних вод.: Информ. бюл. Л.: Наука, 1980 а. № 45. С. 28–31.
- Балонов И.М. О новом виде рода *Chrysosphaerella* (Chrysophyta) // Ботан. журн. 1980б. Т. 65. № 8. С. 1190–1192.
- Балонов И.М., Кузьмин Г.В. Виды рода *Synura* Ehr.(Chrysophyta) в водохранилищах Волжского каскада // Ботан. журн. 1974. Т. 59. № 11. С. 1675–1686.
- Балонов И.М., Кузьмин Г.В. Электронно–микроскопическое изучение видов рода *Mallomonas* Perty (Chrysophyta) из водохранилищ волжского каскада II. Series Planae Harris et Bradley // Ботан. журн. 1975. Т. 60. № 9. С. 1289–1296.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 352 с.
- Габышев В.А. Особенности распределения фитопланктона по руслу реки Лены на участке Табага–Кангаласы // Флора и растительность Якутии. М., 1999, С. 36–43.
- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей. С.–Пб.: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.
- Генкал С.И. Кузьмин Г.А. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978б. Т. 63. № 9. С. 1309–1312.
- Генкал С.И. Кузьмин Г.А. Новые таксоны рода *Stephanodiscus* Ehr. (Bacillariophyta) // Ботан. журн. 1978а. Т. 63. № 12. С. 1705–1709.
- Генкал С.И. Кузьмин Г.А. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов *Skeletonema* Grev. (Bacillariophyta) // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 4. С. 25–30.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Новые данные о *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) // Альгология. 1999. Т. 9. № 4. С. 58–69.
- Есырева В.И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького // Уч. Зап. Горьковс. гос. ун–та, 1935. Вып. 4. С. 83–117.
- Есырева В.И. Флора водорослей р. Волга от Рыбинска до Горького // Уч. Зап. Ботан. сада МГУ. 1945. Вып. 82. Кн. 5. С. 10–90.
- Киселев В.И. К вопросу о количественном и качественном составе фитопланктона водохранилища на Волге // Тр. Зоол. Ин–та АН СССР, 1941. Т. 8. Вып. 3. С. 567–584.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. С.–Пб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 50–113.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. С.–Пб.: Наука, 1994. С. 65–98.

- Корнева Л.Г. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самар науч. центр, 1999. С. 89–148.
- Корнева Л.Г. Флористическое и ценотическое разнообразие планктона волжских водохранилищ // Гидробиотика 2000: Тез докл. 5 Всерос. конф. по водным растениям. 2000а, Борок, С. 39–40.
- Корнева Л.Г. Динамика разнообразия сообществ фитопланктона при эвтрофировании и ацидификации пресных вод // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М., 2000 б. С. 152–156.
- Корнева Л.Г. Распространение некоторых диатомовых планктонных водорослей в водохранилищах Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: изд-во ЯГТУ, 2001а. С. 79–80.
- Корнева Л.Г. О распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. emend Genkal et Korneva (Bacillariophyta) в водохранилищах бассейна Волги // Альгология. 2001б. Т. 11. № 3. С. 334–341.
- Корнева Л.Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона Волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоемов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ. 2000. С. 3–103.
- Кузьмин Г.В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Ивановского водохранилища // Биология и систематика низших организмов. Л.: Наука, 1978. С. 51–75.
- Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с.
- Науменко Ю.В. Водоросли фитопланктона реки Оби. Препринт. Новосибирск, 1995. 55 с.
- Науменко Ю.В. Фитопланктон реки Оби // Автореф. дис. докт. биол. наук. Новосибирск, 1996. 33 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Охапкин А. Г., Микучик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти: Самар. науч. центр, 1997. 224 с.
- Папченков В.Г. Водохранилища и проблемы флористического разнообразия // Биотехнологические проблемы бассейна Верхней Волги, Ярославль: изд-во ЯрГУ, 1998. С. 49–52.
- Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и Днепро-вских Водохранилищ. Киев: Наукова Думка, 1981. 276 с.
- Тарасенко Л.В. Состояние фитопланктона Ивановского водохранилища в 70–е годы // Ин-т вод. проблем АН СССР. М., 1982. ДЕП. в ВИНТИ. 30.12.1982. № 6541–82. 42 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 325 с.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯрГУ, 2001. 427 с.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. 304 с.
- Эльдарова-Сергеева М.Х. Фитопланктон дельты р. Волги за 1909 г. // Тр. Астрахан. ихтиол. лаб. Астрахань, 1913. Т. 2. Вып. 7. 83 с.
- Щербак В.І. Структурно-функціональна характеристика дніпровського фітопланктону // Автореф. дис. докт. биол. наук. Київ, 2000. 32 с.
- Korneva L.G., Solovyova V.V. Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of Volga river // Int. Rev. Hydrobiol. 1998. V. 83. P. 163–166.

Г.Ф. Ляшенко, В.И. Лазарева, О.А. Ляшенко

ДИНАМИКА ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ
И ПЛАНКТОНА В МАЛЫХ ОЗЕРАХ
БАССЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Небольшие озера представляют сравнительно малоизученную группу водоемов. В то же время именно их экосистемы наиболее чутко и оперативно реагируют на изменения климата и степени антропогенного воздействия. Мониторинг сообществ небольших озер дает возможность выявить спектр изменений, происходящих в биоте всего речного бассейна. В работе приводятся результаты изучения высшей водной растительности, фито- и зоопланктона двух групп озер северо-запада и центральной части России, входящих в бассейн Верхней Волги.

Физико-географическая характеристика озер. К первой группе относятся озера, расположенные в западной части Вологодской области, одной из наиболее озерных на Европейском Севере. По данным Н.П. Антипова (1981), на территории этой области число озер площадью $> 0.01 \text{ км}^2$ достигает 4240, их общая площадь 2891 км^2 . В западной половине области находится 3905 озер с общей площадью 2862 км^2 . Из всего многообразия были обследованы только 11 озер бассейна р. Суда, впадающей в Рыбинское водохранилище, и ее притоков — рек Ножема, Колошма и Пяжелка, расположенных в подзоне южной тайги (Бабаевский р-н, Вологодская обл.). Исследованные водоемы находятся на восточном склоне Каспийско-Балтийского водораздела и относятся к Верхне-Судскому ландшафту моренных и озерно-ледниковых равнин (Антипов и др., 1981). Это ледниковые озера. Общие террасы у соседних водоемов свидетельствуют, что площади озер в начале послеледниковое время были гораздо больше. Впоследствии, в результате заболачивания произошло разделение на отдельные котловины, соединенные между собой небольшими протоками. У озер с котловинами аккумулятивно-просадочного типа (Нижнее, Лапозеро, Черное, Нажмозеро, Пяжозеро, Кодозеро) пологие берега, незначительные глубины, ровное дно, иногда осложненное неглубокими понижениями. Озера с котловинами ледниково-аккумулятивного типа (Кленозеро, Чернозеро, Саргозеро), занимающие межхолмные понижения, имеют большие глубины (табл. 1) и котлованное дно (Воробьев и др., 1981). Воды озер маломинерализованы, с суммой ионов $< 30 \text{ мг/л}$ (Воробьев и др., 1981). Большинство озер можно отнести к гумифицированным с содержанием растворенного органического вещества (РОВ) $15\text{--}34 \text{ мгС/л}$ (Lazareva, 1995), что соответствует цветности $100\text{--}200$ градусов Pt-Co шкалы.

Таблица 1. Гидрологические, гидрохимические и гидробиологические характеристики исследованных озер бассейна Верхней Волги

Озеро	Площадь, км ²	Длина, км	Ширина, км	Глубина, м		pH		Фитопланктон, тыс. кл./л, мг/л IX 2001 г.	Зоопланктон, тыс. экз./м ³ , г/м ³	
				макс.	средняя	2001 г.	1971 г.		VIII 1991 г.	IX 2001 г.
Черное	0.80*	1.3*	0.5*	1.5*	1*	6.5	–	1599, 0.60 (62)	189.6, 0.9	38.7, 0.3
Нажмозеро	4.10*	2.6*	1.6*	3.5*	2*	6.6	–	1900, 0.28 (38)	–	166.6, 0.9
Кленозеро	0.73	1.2	0.6	7.0	2.7	5.3	5.8	1139, 0.23 (21)	336.4, 0.5	28.6, 0.14
Чернозеро	0.47	1.2	0.5	9.0	4.5	4.9	5.8	588, 0.22 (29)	69.3, 1.4	28.1, 0.9
Саргозеро	0.05*	0.25*	0.2*	6.2*	2*	7.5	–	3547, 0.27 (43)	–	26.9, 0.3
Пяжозеро	11.74	4.5	2.6	4.5	1.3	5.0	6.0	1839, 0.17 (31)	207.5, 0.4	16.9, 0.2
Кодозеро	1.01	1.5	0.7	1.7	1.2	5.6	5.8	24651, 0.95 (21)	–	60.9, 1.2
Нижнее	0.41*	1.4*	0.5*	1.5*	1*	6.0	–	1671, 0.09 (33)	–	7.1, 0.02
Лапозеро	0.36	1.2	0.3	2.0	1.3	4.6	5.4	960, 0.21 (38)	–	6.3, 0.05
Чаймозеро	1.12	2.6	0.52	–	2.5	5.3**	–	–	112.6, 2.4	–
Шамшозеро	0.24	1	0.4	–	2	4.1**	–	–	47.2, 2.3	–
Рюмниково	1.53	1.7	0.8	7	2.5	6.1	–	104756, 1.31 (55)	–	94.8, 1.2
Чашницы	0.54	1.18	0.45	10	4.1	7.2	–	23455, 1.57 (60)	–	71.3, 1.1
Заозерье	0.32	0.7	0.6	10	4.0	7.4	–	126663, 0.98 (44)	–	68.0, 2.3
Вашутинское	3.10	2.9	1.2	6.5	3.5	6.9	–	63084, 1.74 (69)	–	179.6, 3.2

Примечание. В скобках — число таксонов, *морфометрические показатели приведены по собственным промерам, ** данные за 1991 г.

Три озера (Нажмозеро, Кленозеро, Пяжозеро) светловодные, РОВ 6–8 мг С/л и цветность <30 градусов. Воды озер в основном сульфатные, группы кальция (Са = 2.5–3.5 мг/л) (Нажмозеро, Черное) или группы кальция и натрия (Кленозеро, Чернозеро, Пяжозеро, Шамшозеро) с содержанием этих катионов 0.7–2.5 мг/л и 1.2–2.3 мг/л соответственно (данные по ионному составу вод относятся к 1991 г. и любезно предоставлены нам сотрудниками ИБВВ РАН В.Т. Комовым и И.К. Степановой). Гидрокарбонатные воды группы кальция (Са = 5–12.8 мг/л) характерны только для трех озер (Кодозеро, Саргозеро, Чаймозеро). Сульфатные озера этой группы закислены и характеризуются уровнем рН воды 4.6–6. Более высокие значения рН отмечены в гидрокарбонатных водоемах, особенно в Саргозере (рН 7.2–7.5), которое подпитывается грунтовыми водами. В начале 70-х годов величина рН в сульфатных озерах была не менее 5.4 (Воробьев и др., 1981), в тех же водоемах в 1991 г. уровень закисления составлял 4.7–5.0, что связывали с высокой кислотной антропогенной нагрузкой (Комов и др., 1997). Несмотря на уменьшение кислотной нагрузки, начавшееся со второй половины 90-х годов (Комов et al., 1997), к 2001 г. уровень рН вырос на 0.5–1 только в озерах Нажмозеро и Черное (рН 6–6.6). Все остальные сульфатные озера остались сильно закисленными (рН <5.3).

Вторая группа озер расположена в центральной части России, в бассейне р. Клязьминская Нерль (Ростовский р-н, Ярославская обл.). Из всего многообразия Ярославских озер (83) были обследованы четыре: Рюмниково, Чашницы, Заозерье и Вашутинское.

Оз. Рюмниково расположено в Рюмниковско–Осоевской котловине, в которой ранее находились еще три водоема, осушенных в связи с торфоразработками. В годы средней увлажненности оно бессточное, в многоводные годы часть воды поступает в болотный массив, примыкающий на юго-западе к водоему, или стекает на северо-востоке через сеть дренажных канав в р. Пулохма, приток р. Сара. В двух километрах от оз. Рюмниково расположено оз. Чашницы. Оно окружено со всех сторон холмами и в годы средней водности также бессточное. В годы высокой водности избыток воды стекает через ложбину в сторону р. Пошма и далее в р. Клязьминская Нерль. Оз. Заозерье почти бессточное. Только весной, сразу после таяния снега, и иногда в период длительных дождей из юго-западной части озера вытекает ручей, впадающий в р. Клязьминская Нерль. Водоем со всех сторон окружен жилыми и хозяйственными постройками. Сапропелевых отложений в озере не обнаружено. Из-за закрытия животноводческих ферм на берегах водоема значительно уменьшился сток биогенных элементов.

Оз. Вашутинское — проточное, вытекающая из него речка впадает в р. Клязьминская Нерль. Северный и восточный берег озера лесистый,

южный и северо-западный — торфянистый, заболоченный (Фортунатов, Московский, 1970). Воды озер маломинерализованы, сумма ионов только в оз. Вашутинское достигает 100 мг/л, в остальных варьирует в пределах 16–44 мг/л (Фортунатов, Московский, 1970). Для двух озер (Рюмниково, Чашницы) характерен сульфатный класс вод, группы кальция ($Ca = 2.4–4.4$ мг/л), для двух других — гидрокарбонатный группы кальция с содержанием катиона 17.2 мг/л (оз. Вашутинское) и группы кальция и магния ($Ca = 3–3.6$ мг/л, $Mg = 1.1–1.7$ мг/л) (оз. Заозерье). Для всех озер отмечено значительное увеличение минерализации воды в придонном горизонте, что свидетельствует о поступлении в их котловины грунтовых вод (Фортунатов, Московский, 1970). Большинство водоемов светловодные, цветность воды 30–40 градусов Рт–Со шкалы и лишь в оз. Чашницы она достигает 75 градусов. По величине pH воды только оз. Рюмниково относится к слабо закисленным (pH 6–6.1), остальные водоемы — нейтральные с pH 6.7–7.6. За прошедшие 40 лет (1962–2001 гг.) в исследованных озерах не обнаружено изменений уровня pH воды.

Материалы по составу высшей водной растительности, фито- и зоопланктону озер были получены в конце сентября 2001 г. Обследование водной растительности озер проводили маршрутным методом, по всему периметру водоема на небольших озерах или частично, когда не имелось возможности исследовать весь водоем. Акваторию обследовали с лодки, проводили сбор гербария; описание фитоценозов и глазомерное картирование растительности выполняли по методу В.М. Катанской (1981). Площадь зарослей указана в процентах от акватории водоема.

Пробы фитопланктона отбирали батометром интегрально через 1 м, в озерах с глубиной <1 м — с поверхности. Фитопланктон концентрировали фильтрацией с применением мембранных фильтров № 5, смывы с фильтров фиксировали уксусно-йодо-формалиновым фиксатором, водоросли учитывали в камере «Учинская» объемом 0.01 мл, биомассу фитопланктона определяли счетно-объемным методом (Методика изучения... , 1975).

Пробы зоопланктона отбирали тотально от дна до поверхности двумя сетями Джеди (малая модель) с диаметром входного отверстия 12 см и ситом № 47 (рачки, колониальные коловратки и *Asplancha*) и № 70 (остальные коловратки и науплиусы копепод). В 1991 г. мелких коловраток учитывали в отстойных пробах (0.5 л). Количественные сетные пробы собирали в пелагиали, их объем зависел от глубины озера и варьировал от 30 до 120 л. Для более полного учета обитающих в озерах планктонных видов использовали горизонтальные качественные ловы сетью от центра озера к берегу (облавливали до 500 л воды). Фиксированный 4%-ным формалином материал просматривали под микроскопом в камере Богорова согласно общепринятой гидробиологической методике (Ки-

селев, 1969). К доминантам относили виды, численность которых составляла 10% и более от общего количества ракообразных или коловраток.

Высшая водная растительность. Флористический состав обследованных озер вологодской группы в известных авторам литературных источниках не приводился. По отдельным озерам есть краткое упоминание о характере их зарастания (Воробьев и др., 1981), что позволяет проследить некоторые тенденции изменения высшей водной растительности этих водоемов. Все обнаруженные виды входят в состав конспекта флоры высших растений Вологодской обл. (Орлова, 1993).

Самая северная группа включает два озера — Черное и Нажмозеро, сообщающиеся небольшой протокой, заросшей манником плавающим и кубышкой желтой. Оз. Черное имеет топкие, заросшие сфагнумом, торфянистые берега. Вдоль уреза встречаются отдельные куртины осок. Плавающая растительность представлена фитоценозами кубышки желтой с вкраплением горца земноводного и манника плавающего. Общая площадь зарослей находится в пределах 5–10%. Видовой состав макрофитов представлен семью таксонами (табл. 2).

Нажмозеро по площади акватории превосходит оз. Черное (табл. 1), но значительно уступает ему по общей площади зарослей (3–5%). Преобладают заросли тростника обыкновенного и многочисленные куртины кубышки желтой, сосредоточенные вдоль северо-восточного побережья. По всему урезу тянется прерывистая полоса осочника шириной от 1 до 5 м. Юго-западная часть дна озера на глубинах до 1.5 м покрыта лобелиево-полуженишьевыми зарослями. Лобелия Дортманна — бореальный амфиатлантический вид, реликтовое растение, восточная граница распространения которого расположена в западной части Вологодской обл. (Орлова, 1993), поэтому заросли ее здесь отмечаются крайне редко. Всего в озере обнаружено восемь видов высших водных растений (табл. 2). В озере берет начало р. Ножема.

Следующая группа озер, расположенных в верховье бассейна р. Ножема, окружена болотами и таежными сопками. Озера сравнительно глубокие, слабо зарастают макрофитами. В начале 70-х годов в озерах преобладали осока и кубышка желтая (Воробьев и др., 1981). В Кленозере зарастанию подвержена в основном прибрежная зона. Вдоль юго-восточного берега тянется почти 300-метровая полоса тростника шириной 10–15 м. Небольшие разреженные куртины тростника, хвоща речного и осок встречаются вдоль южной, западной и северной сторон озера. Фитоценозы кубышки желтой сосредоточены в основном вдоль южного и западного побережий озера. На глубине 1 м, в зарослях водных мхов, встречается лобелия Дортманна. Общая площадь зарослей не превышает 3%. Обнаружено семь видов сосудистых растений, без учета водных мхов.

Таблица 2. Список флоры макрофитов исследованных озер бассейна Верхней Волги

Таксоны	Вологодские озера										Ярославские озера		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Nitella syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	+++	-
Musci	+	-	++	-	++	-	-	++	++*	++*	-	-	-
<i>Riccia fluitans</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Isontes lacustris</i> L.	+	+++	-	-	-	+++	+++	-	-	+++*	*	-	*
<i>I. echinospora</i> Durieu	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	*
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	-	+	++	+	-	++*	++	+++	++	+++*	+++*	++	++*
<i>Typha latifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	++*	++	-
<i>Sparganium angustifolium</i> Michx.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>S. emersum</i> Rehm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>S. gramineum</i> Georgi	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+++*	*	-	*
<i>S. minimum</i> Wallr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>Potamogeton berchtoldii</i> Fieb.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	*	-	-	*
<i>P. lucens</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>P. natans</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>P. perfoliatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	*	+
<i>Caulinia flexilis</i> Willd.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	*
<i>Alisma plantago-aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	*
<i>Elodea canadensis</i> Michx.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	*

Продолжение табл. 2.

Таксоны	Вологодские озера										Ярославские озера		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Agrostis canina</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>A. stolonifera</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	+	-	-
<i>Calamagrostis neglecta</i> (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Schreb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>Deschampsia caespitosa</i> (L.) Beauv.	-	-	-	-	++	-	+	-	-	-	*	-	*
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R. Br.	+	+	-	-	-	-	-	-	-	++	-	+++	-
<i>G. maxima</i> (C. Hartm.) Holmb.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex Steud	-	++	++	+	+	++	+	+	-	++	++	-	++
<i>Poa palustris</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scolochloa festuacea</i> (Willd.) Link	-	-	-	-	-	++	-	-	-	-	-	-	++
<i>Zizania aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>Z. latifolia</i> (Griseb.) Stapf.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++
<i>Carex acuta</i> L.	-	-	-	-	-	+	-	+	-	+	+	++	++
<i>C. caespitosa</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>C. elongata</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>C. hirta</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-
<i>C. pseudocyperus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. rostrata</i> Stokes	-	++	++	++	+	++	++	++	-	++	++	++	++
<i>C. vesicaria</i> L.	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Продолжение табл. 2.

Таксоны	Вологодские озера										Ярославские озера		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Eleocharis acicularis</i> (L.) Roem et Schult.	-	-	-	-	-	-	+	-	-	++	*	++	-
<i>E. palustris</i> (L.) Roem et Schult.	-	-	-	-	-	+	+	-	-	++	++	*	+
<i>Scirpus lacustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	++	++
<i>S. radicans</i> Schkuhr	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	-
<i>S. sylvaticus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-
<i>Calla palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	++	*	-
<i>Juncus articulatus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>J. effusus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-
<i>Persicaria amphibia</i> (L.) S. F. Gray	++	+	-	-	-	+	+++*	-	-	++	++	*	++
<i>Rumex aquaticus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-
<i>Nuphar lutea</i> (L.) Smith.	++	++	+++*	+++*	+++	+++	+++*	+	+++	+++	++	-	++
<i>N. pumila</i> (Timm) DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	+
<i>Nymphaea candida</i> Presl.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	+
<i>Ceratophyllum demersum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	+	*
<i>Batrachium trichophyllum</i> (Chaix) Bosch.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*
<i>Ranunculus reptans</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	*	-	*
<i>Comarum palustre</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-
<i>Elatine hydropiper</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	+	*
<i>E. callitricoides</i> (W. Hyl.) Kauffm.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>E. triandra</i> Schkuhr.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-
<i>Callitriche hermaphroditiica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*

Таксоны	Вологодские озера													Ярославские озера			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13				
<i>C. palustris</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Peplis portula</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*				
<i>Cicuta virosa</i> L.	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	*	—	—				
<i>Oenanthe aquatica</i> (L.) Poir.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—				
<i>Thyselinum palustre</i> (L.) Raf.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*				
<i>Lysimachia vulgaris</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Naumburgia thysiflora</i> (L.) Reichenb.	—	—	—	+	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	—	—	+	—	—	—	—	—	—	*	*	—	—				
<i>Lycopus europaeus</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Veronica scutellata</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Utricularia vulgaris</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—				
<i>Galium palustre</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>G. trifidum</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
<i>Lobelia dormanna</i> L.	+	++	+	—	—	++	++	—	—	—	—	—	—				
<i>Bidens cernua</i> L.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	*	—	—	—				
Всего	7	8	8	5	8	12	10	7	4	46	33	18	35				

Примечание. Озера: 1 — Черное, 2 — Нажмозеро, 3 — Кленозеро, 4 — Черное, 5 — Сарозеро, 6 — Пяжозеро, 7 — Кодозеро, 8 — Нижнее, 9 — Лапозеро, 10 — Рюминово, 11 — Чашницы, 12 — Заозерье, 13 — Вашутинское. «+» — вид присутствует, «++» — широко распространен, «+++» — доминирует, «*» — вид был обнаружен предыдущими исследователями, «-» — отсутствует.

В Чернозере воздушно-водная растительность представлена узкой (0.5–1 м) прерывистой полосой осочника по всему урезу и редкими куртинами тростника обыкновенного вдоль северо-западного берега. В северной и южной частях водоема преобладает плавающая растительность, представленная фитоценозами кубышки желтой. Общая площадь зарослей 5%. Обнаружено пять видов высших водных растений.

Берега Саргозера топкие, оно окружено осоко-торфянистыми сплавинами. По всему периметру произрастают сообщества кубышки желтой, наибольшая их концентрация отмечается в северной части озера. На северо-западе обнаружена сравнительно большая для размеров озера куртина тростника, у восточного берега — небольшие заросли тростника и манника наплывающего. Погруженная растительность представлена в основном водными мхами, реже рдестом. Общая площадь зарослей составляет 5–10%.

Пяжозеро и Кодозеро, расположенные в бассейне р. Пяжелка, связаны между собой протокой и образуют одну систему. Пяжозеро окружено лесом, а с северо-восточной стороны примыкает к верховому клюквенному болоту. Высшая водная растительность, за исключением небольших промежутков, располагается по всему периметру озера. Ширина ее зарослей, без учета погруженной растительности, варьирует от 10 до 100 м. Основу воздушно-водной растительности составляют фитоценозы тростянки, тростника, хвоща и осок. Плавающая растительность представлена зарослями кубышки желтой и горца земноводного. Погруженную растительность представляют реликтовые лобелиево-полушниковые заросли, покрывающие большую часть дна водоема. Известно, что с 1932 г. до начала 1970-х годов значительно (с 1 до 12%) возросла площадь высшей водной растительности за счет зарослей тростника и хвоща (Воробьев и др., 1981). По данным 2001 г. общая площадь зарослей без учета погруженной растительности составила только 5%.

Кодозеро мелководно, северный и юго-восточный берега покрыты лесом, а юго-западный, заболоченный, переходит в обширное болото. Среди высшей водной растительности доминирует плавающая, представленная сообществами горца земноводного и кубышки желтой. Воздушно-водная растительность сосредоточена вдоль берега и состоит из полосы осок, отдельных куртин тростника и хвоща речного. Погруженная растительность образована зарослями полушника озерного и лобелии Дортманна, покрывающими дно озера. По данным 1970-х годов отмечалось, что почти половину акватории озера занимали фитоценозы кубышки желтой, ежеголовника и горца земноводного (Воробьев и др., 1981). Общая площадь зарослей на момент обследования без учета погруженной растительности не превышала 10%.

Самую южную группу представляют два озера бассейна р. Ко-лошма: Нижнее и Лапозеро. Берега оз. Нижнее заболочены, покрыты сфагнумом, встречаются небольшие заросли двукисточника. Узкая прерывистая полоса осочника тянется по всему периметру озера. Наибольшая концентрация высшей водной растительности наблюдается в северо-восточной части озера, где сосредоточены заросли хвоща речного и тростника обыкновенного. На других участках побережья эти фитоценозы отмечаются значительно реже. Плавающие растения представлены отдельными экземплярами кубышки желтой, встречающейся в зарослях тростника. Общая площадь высшей водной растительности 1–2%.

Лапозеро окружено торфянисто-осоковыми сплавинами. Вдоль берега тянется прерывистая полоса осочника с хвощом речным. Треть озера и протока, вытекающая из него в северной части, покрыты зарослями кубышки желтой. Из погруженных растений доминируют водные мхи. В начале 70-х годов озеро интенсивно зарастало мхом и кубышкой, а общая площадь зарослей макрофитов доходила до 88% (Воробьев и др., 1981). В 2001 г. отмечено, что площадь зарослей сократилась вдвое и не превышает 40%.

Растительность озер ярославской группы изучена значительно подробнее; исследования на них проводились в 1902 г., а также в 60-е, 70-е и 80-е годы (Григорьев, 1903; Флеров, 1903; Фортунатов, Московский, 1970; Лисицына, 1979; Трусов и др., 1988; Кузьмичев и др., 1990).

Первые упоминания о ботанических исследованиях оз. Рюмниково относятся к 1902 г., тогда на нем был обнаружен 21 вид высших водных растений (Флеров, 1903). За прошедшие почти сто лет разнообразие макрофитов увеличилось до 46 видов за счет выявленных позднее и вновь появившихся растений (см. табл. 2). Всеми исследователями (Григорьев, 1903; Флеров, 1903; Лисицына, 1979; Трусов и др., 1988; Кузьмичев и др., 1990) упоминаются находки *Isonetes lacustris* — реликтового вида, встречающегося в ледниковых озерах и крайне редкого для Ярославской обл. Такие растения, как *Potamogeton lucens*, *Carex elongata*, *Scirpus sylvaticus*, *Calla palustris*, *Nuphar pumila*, *Lysimachia vulgaris*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Menyanthes trifoliata*, *Lycopus europaeus* и *Veronica scutellata* со времен А.Ф. Флерова (1903) больше не упоминались. В то же время все последующие исследователи дополняли флористический список. Так, авторами впервые для озера были обнаружены *Riccia fluitans*, *Elodea canadensis*, *Carex acuta*, *Elatine callitrichoides* и *Phragmites australis* (при этом фитоценозы тростника на озере были достаточно широко распространены). На момент обследования основную часть воздушно-водных растений составляли заросли осок, хвоща и тростника. Плавающая растительность была представлена сообществами кубышки желтой, ежеголовника злакового и, в небольшом количестве, горца земноводного. Основу погруженной растительности составляли заросли полушника озерного, лютика

стелющегося и рдеста пронзеннолистного. Общая площадь зарослей не превышала 5%.

Сведения о водной флоре оз. Чашницы впервые приводятся А.Ф. Флеровым (1903), обнаружившим в нем в июне 1902 г. 11 видов высших водных растений. В августе 1963 г. А.П. Белавская отметила в этом водоеме 21 вид водных и прибрежно-водных растений (Фортунов, Московский, 1970). В августе 1985 г. на озере были найдены 22 вида макрофитов (Трусов и др., 1988). В сентябре 2001 г. мы нашли 20 видов, в том числе впервые для этого водоема *Scirpus lacustris*. Всего, почти за сто лет, в озере обнаружено 33 вида макрофитов, из них всеми исследователями отмечались *Equisetum fluviatile*, *Sagittaria sagittifolia*, *Eleocharis palustris*, *Calla palustris*, *Persicaria amphibia* и *Nuphar lutea*. По имеющимся данным трудно судить, какое количество вновь обнаруженных видов было связано с реальным обогащением флоры озера, а какое — с различными сроками наблюдений. Высшая водная растительность озера, как и сто лет назад, приурочена в основном к прибрежной зоне. Воздушно-водная растительность представлена зарослями осок, хвоща речного, рогоза широколистного, тростника обыкновенного, стрелолиста стрелолистного и камыша озерного. Основу плавающей растительности составляют фитоценозы кувшинки чисто-белой, кубышки желтой и горца земноводного. Из погруженных растений в озере отмечена только элодея канадская. Общая площадь зарослей находится в пределах 5–10%.

В оз. Заозерье в результате антропогенного эвтрофирования естественные сообщества прибрежно-водной растительности озера были сильно нарушены. По наблюдениям В.В. Экзерцевой, в сентябре 1963 г. здесь отмечались отдельные заросли манника большого, а в юго-западной части образовалась хвощово-белокрыльниковая сплавина (Фортунов, Московский, 1970). В 1985 г. по всему периметру озера располагались мощные заросли манника большого, наблюдались также единичные куртины ситняга болотного и небольшие участки манниково-осоковых сплавин. Из плавающих растений встречались только единичные побеги горца земноводного. Пояс погруженных растений отсутствовал (Трусов и др., 1988). К 2001 г. по всему периметру озера сформировалась прибрежная полоса (шириной 10–15 м) манника большого и осоки с вкраплением рогоза широколистного и стрелолиста. Плавающая растительность по-прежнему слабо выражена — имеются лишь отдельные растения водокраса обыкновенного и горца земноводного. Погруженная растительность представлена в основном зарослями харовой водоросли нителлы, покрывающей сплошным ковром все дно водоема, включая 8–ми метровые глубины. Общая площадь зарослей воздушно-водных растений 5%, общее зарастание, с учетом погруженной растительности, 100%. Флористический список водоема включает 18 видов. В июне

1902 г. А.Ф. Флеровым (1903) были найдены *Potamogeton perfoliatus*, *Alisma plantago-aquatica*, *Sagittaria sagittifolia*, *Eleocharis acicularis*, *E. palustris*, *Persicaria amphibia*. Впоследствии в описаниях растительности озера не отмечался только *Potamogeton perfoliatus*. В 2001 г. было обнаружено 13 видов растений, из них 6 — впервые (см. табл. 2).

В оз. Вашутинское полоса воздушно-водной растительности шириной 10–50 м проходит по всему периметру озера, она сформирована чередующимися фитоценозами осоки острой и вздутой, хвоща речного, камыша озерного, тростника обыкновенного, тростянки овсяницевой, цицании широколистной. Плавающая растительность представлена в основном сообществами кубышки желтой, в меньшей степени — кувшинки чисто-белой и кубышки малой. На мелководье встречаются отдельные пятна горца земноводного и рдеста плавающего. К сожалению, в сентябре 2001 г. полностью озеро обследовать не удалось, в частности, не был выявлен пояс погруженной растительности. По сравнению с августом 1985 г. (Кузьмичев и др., 1990), площади зарослей макрофитов, особенно плавающей и погруженной растительности, заметно сократились, а ее таксономический состав остался прежним. Общая площадь зарослей в сентябре 2001 г. не превышала 5%. По гербарным материалам ИБВВ РАН, охватывающим почти 40-летний период, флора макрофитов озера насчитывает 35 видов. В последние годы отсутствуют находки редких для Ярославских озер *Isoltes lacustris* и *I. echinospora*.

Фитопланктон. Литературными данными о фитопланктоне изученных озер бассейна р. Суда авторы не располагают. По данным исследований, проведенным в конце сентября 2001 г., фитопланктон озер характеризовался невысокими показателями продуктивности (табл. 1), существенно различались по озерам как его таксономический состав, так и степень количественного развития водорослей разных систематических групп. Всего в озерах этой группы отмечено 122 таксона водорослей рангом ниже рода, принадлежащих к 9 отделам. Наибольшим таксономическим разнообразием отличались зеленые, синезеленые, золотистые водоросли (табл. 3).

Таблица 3. Таксономический состав фитопланктона озер бассейна р. Суда (I) и озер бассейна р. Клязьминская Нерль (II)

Отдел	I	II	Отдел	I	II
Cyanophyta	24	25	Dinophyta	3	2
Chrysophyta	12	6	Raphidophyta	1	—
Bacillariophyta	10	11	Euglenophyta	2	5
Xanthophyta	3	2	Chlorophyta	58	45
Cryptophyta	9	7	Vcero	122	103

Преобладающими количественно таксономическими группами фитопланктона были преимущественно зеленые, диатомовые, золотистые, криптофитовые водоросли, в большинстве озер отмечалось значительное количество мелких фитофлагеллят — сборной группы жгутиковых водорослей, не поддающихся идентификации при используемых методах исследования фитопланктона. Вероятно, большинство из них принадлежит к криптофитовым и золотистым водорослям. Можно отметить, что наибольшее количество мелких фитофлагеллят наблюдалось в пробах, где были многочисленны водоросли именно этих отделов.

Оз. Нижнее отличалось наименьшей из изученных озер биомассой фитопланктона (см. табл. 1), численно (83%) в нем преобладали синезеленые водоросли, по биомассе (23%) доминировали криптомонады (*Cryptomonas sp.*), такая же доля биомассы приходилась на мелкие фитофлагелляты. Фитопланктон Лапозера отличался доминированием золотистых водорослей, преимущественно *Dinobryon crenulatum* W. et G.S. West (48% общей биомассы), мелкие фитофлагелляты здесь также составляли значительную долю биомассы (16%). В Нажмозере биомассу фитопланктона формировали преимущественно зеленые водоросли порядков Chlorococcales и Desmidiaceae (59%) и мелкие фитофлагелляты (21%). В оз. Черное наблюдалось наибольшее для группы вологодских озер таксономическое разнообразие фитопланктона (табл. 1), более половины биомассы приходилось на долю рафидофитовой водоросли *Goniostomum semen* (Ehr.) Dies. Интенсивная вегетация этой водоросли в пределах Вологодской обл. была отмечена также в расположенном на территории Дарвинского заповедника олигоацидном оз. Кривое (Корнева, 1994). Криптофитовые и зеленые водоросли составляли 15–16% биомассы фитопланктона. В Кленозере фитопланктон формировали в основном зеленые водоросли (>60% биомассы) и криптомонады, >10% биомассы составляли также мелкие фитофлагелляты. В соседнем Черномозере при аналогичном удельном содержании мелких фитофлагеллят по биомассе доминировали диатомовые и золотистые водоросли (55 и 14%). Фитопланктон Саргозера также характеризовался значительным содержанием мелких фитофлагеллят (19% общей биомассы), по 20% биомассы приходилось на долю золотистых (родов *Mallomonas*, *Dinobryon*, *Synura*) и зеленых водорослей, среди которых наиболее многочисленной была *Kirchneriella contorta* (Schmidle) Bohl. (48% численности зеленых). В Кодозере планктонные водоросли представляли монодоминантный комплекс с полным преобладанием зеленой водоросли *Crucigeniella apiculata* (Lemm.) Kom., на долю которой приходилось 98% численности и 74% биомассы фитопланктона — наибольшей среди озер вологодской группы (см. табл. 1). Фитопланктон Пягозера отличался преобладанием диатомовой *Asterionella formosa* Hass. (40% общей биомассы), 28% биомассы приходилось на

долю зеленых, из них больше половины — на *Oocystis lacustris* Chod., более 10% биомассы фитопланктона составили также криптофитовые (*Cryptomonas* sp.) и мелкие фитофлагелляты.

Состав фитопланктона изученных озер бассейна р. Клязьминская Нерль известен по эпизодическим наблюдениям 1902 г. (Болохонцев, 1903а,б) и начала 1963 г. (Ильинский, 1970). Е.Н. Болохонцевым (Болохонцев, 1903а,б) был определен качественный состав фитопланктона трех из изученных авторами озер — Рюмниково, Чашницы и Заозерье, в июне 1902 г. в них было обнаружено соответственно 16, 21 и 13 таксонов водорослей рангом ниже рода. Во всех озерах было отмечено преобладание синезеленых водорослей *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. и представителей рода *Anabaena* (Болохонцев, 1903а,б). Сроки отбора проб в 1963 г. приходились на первую декаду августа (озера Рюмниково и Чашницы) и начало сентября (озера Заозерье и Вашутинское). В этих водоемах было обнаружено соответственно 7, 21, 21 и 25 таксонов водорослей, количественно преобладали синезеленые водоросли. В оз. Рюмниковское наблюдалось массовое развитие *Anabaena elliptica* Lemm. (до 10.7 мг/л на поверхности), в оз. Чашницы преимущественно развивались *Aphanizomenon flos-aquae* и *Gomphosphaeria lacustris* Chodat, биомасса фитопланктона от поверхности до дна изменялась от 2.12 до 0.54 мг/л. В оз. Заозерье преобладали *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Gomphosphaeria lacustris*, *Anabaena spiroides* Kleb, *Coelosphaerium dubium* Grun. (*Microcystis wesenbergii* Kom.), биомасса фитопланктона здесь была максимальной — 14.73 мг/л. В Вашутинском озере биомасса фитопланктона составила 5.62 мг/л, преобладали *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae* (Wood) Forti, *Anabaena hassalii* (Kütz) Wittr., *Coelosphaerium dubium* (Ильинский, 1970).

В сентябре 2001 г. в четырех озерах бассейна р. Клязьминская Нерль было отмечено 103 таксона водорослей рангом ниже рода из восьми отделов, наибольшее разнообразие отмечалось у зеленых, синезеленых, диатомовых водорослей (см. табл. 3). По биомассе преобладали синезеленые, диатомовые, криптофитовые, зеленые водоросли. Состав синезеленых четырех озер в целом был сходен — основу их численности определяли водоросли родов *Microcystis*, *Aphanothece*, *Oscillatoria*, *Woronichinia*. Комплекс диатомовых формировался преимущественно водорослями родов *Aulacosira*, *Fragilaria*, *Stephanodiscus*, *Asterionella*. Зеленые во всех озерах образовывали полидоминантный комплекс с преобладанием водорослей порядка Chlorococcales, преимущественно из родов *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Didymocystis*, *Monoraphidium*, *Kirchneriella*, *Tetraedron*. Криптофитовые в основном были представлены водорослями родов *Cryptomonas* и *Chroomonas*, золотистые — родов *Chrysococcus* и *Mallomonas*.

В оз. Вашутинское отмечалось наибольшее таксономическое разнообразие фитопланктона (см. табл. 1), основу его численности составляли синезеленые водоросли. По биомассе доминировали синезеленые (46%), а также диатомовые и зеленые водоросли (соответственно 20 и 18%). У синезеленых по биомассе преобладали *Microcystis wesenbergii* и *Oscillatoria limnetica* Lemm. Комплекс диатомовых формировался преимущественно представителями родов *Aulacosira* и *Fragilaria* (*A. granulata* (Ehr.) Sim., *A. islandica* (O. Möll) Sim., *F. berolinensis* (Lemm.) Lange-Bert. и *F. tenera* (W. Sm.) Lange-Bert.). Фитопланктон оз. Заозерье отличался полным численным преобладанием (>95%) *Aphanothece clathrata* f. *brevis* (Bachm.) Elenk., в биомассе фитопланктона доля этой мелкоклеточной хроококковой водоросли составила только ~10%. Из других синезеленых наиболее многочисленными были *Microcystis aeruginosa* и *M. incerta* Lemm. По биомассе преобладала *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk. (выражаем благодарность Р.Н. Беляковой за помощь в идентификации водоросли.) В целом на долю синезеленых приходилось >60% общей биомассы фитопланктона, а на долю зеленых и криптофитовых (*Cryptomonas* spp. и *Chroomonas acuta* Uterm.) водорослей — 15–16%. В фитопланктоне оз. Чашницы также преобладали синезеленые водоросли — >80% численности и биомассы составляла *Woronichinia naegeliana*. Состав криптофитовых был аналогичен таковому оз. Заозерское. В фитопланктоне оз. Рюмниково наиболее многочисленными (98%) были синезеленые (в основном *Aphanothece clathrata* f. *brevis* и *Microcystis incerta*), однако по биомассе преобладали диатомовые, почти целиком представленные только *Asterionella formosa* (26%) и зеленые водоросли (23%).

Зоопланктон. Первые и весьма скудные данные о зоопланктоне исследованных озер относятся к 1963-му (озера Ярославской обл.) и к 1971-му годам (озера Вологодской обл.) (Фортунов, Московский, 1970; Цихон-Луканина, Чиркова, 1970; Воробьев и др., 1981). Состав зоопланктона 10-ти малых озер Вологодской обл. в 1991 г. приведен в работе В.И. Лазаревой (Lazareva, 1995). Таким образом, за последние 10 лет зоопланктон озер этой группы был обследован дважды.

В составе зоопланктона озер бассейна р. Суда обнаружено 29 видов ракообразных и 18 видов коловраток (табл. 4). Анализ отношения числа видов — индикаторов эвтрофии к количеству таксонов — индикаторов олиготрофии (индекс «Е») (Мяэметс, 1980) показал, что по зоопланктону все озера можно отнести к олиготрофным или ультраолиготрофным ($E = 0.02-0.2$). Об этом же свидетельствовала низкая общая биомасса зоопланктона, в августе 1991 г. в период максимального развития ракообразных этот показатель в большинстве озер не превышал 1 г/м^3 (см. табл. 1).

Таблица 4. Список видов зоопланктона исследованных озер

Вид	Лап-озеро	Нижнее	Нажмозеро	Чер-ное	Клен-озеро	Черн-озеро	Пяж-озеро	Код-озеро	Сарг-озеро	Чайм-озеро	Шамп-озеро	Заозер-ское	Вашу-тинское	Чап-ницы	Рюм-никово
Ракообразные															
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin)	-	-	-	++	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddah	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Daphnia cristata</i> Sars	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. longiremis</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	++	+
<i>D. cucullata</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. longispina</i> O.F. Müller	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	++
<i>D. galeata</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>D. hyalina</i> (Leydig)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>C. dubia</i> (Richard)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+	-	++	-	++
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	+	+	+	-
<i>B. coregoni coregoni</i> Baird	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>B. coregoni kessleri</i> Uljanin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>B. longispina longispina</i> Leydig	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>B. longispina obtusirostris</i> (Sars)	-	++	+	+	+	+	++	+	+	+	+	-	-	-	+

Продолжение табл. 4.

Вид	Лап- озеро	Нижнее	Нажмозеро	Чер- ное	Клен- озеро	Черн- озеро	Пяж- озеро	Код- озеро	Сарт- озеро	Чайм- озеро	Шамп- озеро	Заозер- ское	Вашу- тинское	Чаш- нищы	Рюм- никово
<i>Polyphemus pediculus</i> Linnaeus	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig	-	-	+	-	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Leptodora kindtii</i> Focke	-	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine)	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. scutifer</i> Sars	-	-	-	+	+	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine)	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. capillatus</i> (Sars)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Diacyclops nanus</i> (Sars)	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg)	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Microcyclus varicans</i> (Sars)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus)	++	-	++	+	-	+	++	++	-	++	-	++	++	++	+
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>T. oithonoides</i> (Sars)	-	-	+	++	+	++	-	++	++	+	-	-	-	-	-
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)	-	-	+	++	+	++	++	++	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg)	-	-	-	-	++	-	-	-	++	+	++	++	++	++	++
Коловратки															
<i>Trichocerca capucina</i> Wierzb. & Zach.	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>T. lata</i> Jennings	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg	-	-	-	-	-	-	-	-	++	-	-	++	-	-	-
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	+	-	+	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-	-

Оокончание табл. 4.

Вид	Лап- озеро	Нижнее	Нажмозеро	Чер- ное	Клен- озеро	Черн- озеро	Пяж- озеро	Код- озеро	Сарт- озеро	Чайм- озеро	Шамп- озеро	Заозер- ское	Вашу- тинское	Чаш- нищи	Рюм- никово
<i>P. longiremis</i> Carlin	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>P. euryptera</i> Wierzejski	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. major</i> Bruckhardt	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. minor</i> Voigt	-	-	++	-	+	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander)	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Asplanchna girodi</i> Guerne	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>A. priodonta</i> Gosse	++	+	++	++	-	+	+	-	+	++	-	++	-	++	-
<i>A. herricki</i> Guerne	-	-	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Epiphanes senta</i> (O.F. Müller)	-	++	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euchlanis meneta</i> Myers	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>E. lyra</i> Hudson	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Keratella cochlearis cochlearis</i> Gosse	++	-	-	++	+	-	-	+	-	-	-	+	++	+	++
<i>K. cochlearis macrocantha</i> (Lauterborn)	-	-	-	-	-	++	-	++	++	-	-	-	-	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> Kellicott	-	-	+	++	+	++	++	++	++	-	-	-	-	+	++
<i>Conochilus unicornis</i> Rousset	-	-	++	++	-	-	-	++	++	-	-	++	-	+	++
<i>C. hippocrepis</i> Schrank	-	-	++	-	++	++	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Число видов	4	4	17	23	17	19	20	20	21	16	12	11	12	13	16

Примечание. +++ — доминантные виды 2001 г., ++ — то же 1991 г., + — обычные виды, — — вид отсутствует в пробах.

Общая численность зоопланктона была максимальной в августе 1991 г. при температуре 19–22° С. В большинстве озер она составляла 190–740 тыс. экз./м³ (табл. 1), до 87% численности приходилось на долю коловраток *Conochilus hippocrepis*, *Polyarthra vulgaris*, *Kellicottia longispina*. В озерах, где количество коловраток не превышало 20 тыс. экз./м³ (Чаймозеро, Черноезеро, Шамшозеро), численность зоопланктона варьировала от 47 до 113 тыс. экз./м³. В конце сентября при температуре воды 14–5 °С общее количество зоопланктона в большинстве озер было <50 тыс. экз./м³. В начале 70-х годов Верхне-Судские озера характеризовались как бедные зоопланктоном, хотя в отдельных водоемах (Черноезеро) его биомасса превышала 5 г/м³ (Воробьев и др., 1981). Данные авторов свидетельствуют о высокой численности планктона и типичной для олиготрофных озер Северо-Запада его летней биомассе. К сожалению, трудно судить об изменении обилия планктона за 30 лет, так как в старых работах отсутствуют конкретные сведения о его количественном развитии (Воробьев и др., 1981; Жаков, 1981).

По составу доминантных видов водоемы с гидрокарбонатным классом вод и относительно высоким содержанием двухвалентных катионов отличались от закисленных сульфатных озер с минимальной минерализацией воды (см. табл. 4). В сульфатных озерах в массе развивались виды, характерные для мягководных олиготрофных водоемов Севера и Северо-Запада России (*Holopedium gibberum*, *Bosmina longispina obtusirostris*, *Polyarthra minor*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus hippocrepis*), а также эврибионтные формы (*Diaphanosoma brachyurum*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Thermocyclops oithonoides*, *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Asplanchna priodonta*), часто встречающиеся в закисленных озерах (Lazareva, 1995). В гидрокарбонатных озерах наряду с перечисленными были многочисленны виды, обычные для высокопродуктивных водоемов Центрального региона России (*Daphnia cristata*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*).

Состав и соотношение обилия доминантов зоопланктона существенно варьируют в сезонном аспекте и по годам, поэтому по единичным наблюдениям трудно судить о направленных изменениях в сообществах зоопланктона исследованных озер. При обсуждении многолетней динамики зоопланктона принимали во внимание только значительную трансформацию доминантного комплекса, например: появление новых видов, исчезновение доминировавших ранее или, по крайней мере, снижение их численности в несколько раз. Эти изменения для пяти водоемов (Кленозеро, Черноезеро, Пяжозеро, Кодозеро, Лапозеро) можно проследить за 30-летний период (1971–2001 гг.), а для семи (Кленозеро, Черноезеро, Пяжозеро, Кодозеро, Нажмозеро, Черное, Саргозеро) — за 10-летний.

В начале 70-х годов только в двух озерах (Пяжозеро, Кодозеро) отмечали массовое развитие копепод, в остальных доминировали ветвистоусые рачки (Воробьев и др., 1981). Сведения о коловратках отсутствуют, поскольку для рыбохозяйственных целей доминантные виды выделяют по биомассе, а мелкие коловратки мало влияют на этот показатель. В начале 90-х годов массовыми были три вида копепод: *Thermocyclops oithonoides* (Кленозеро), *Mesocyclops leuckarti* (Пяжозеро, Кодозеро), *Eudiaptomus gracilis* (Чернозеро, Кодозеро). К 2001 г. к ним добавился *E. graciloides* (Кленозеро), а распространение *E. gracilis*, *Thermocyclops oithonoides* стало более широким. Веслоногие рачки формировали 50–80% общей численности ракообразных.

Среди ветвистоусых рачков следует отметить снижение численности и распространения в качестве доминирующих видов *Holopedium gibberum* и *Diaphanosoma brachyurum*, которые в начале 70-х годов были массовыми в большинстве исследованных озер (Воробьев и др., 1981; Жаков, 1981). В 1991 г. *Holopedium gibberum* не доминировал ни в одном из озер, в 2001 г. — только в двух (Кленозеро, Нажмозеро). *Diaphanosoma brachyurum* в 1991 г. входила в число доминантов в двух озерах (Чернозеро, Черное), а в 2001 г. — не доминировала ни в одном. С начала 90-х годов среди доминантов появились *Ceriodaphnia quadrangula* (Чернозеро), *Chydorus sphaericus* (Кодозеро), *Bosmina longirostris* (Саргозеро), *B. longispina obtusirostris* (Пяжозеро). Последний вид к 2001 г. составлял 26% общей численности ракообразных в Пяжозере.

В Верхне-Судских озерах широко распространены крупные планктонные хищники *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus* (см. табл. 4), что отмечено также в работе Л.А. Жакова (1981). С 90-х годов почти во всех озерах встречается еще один крупный хищный рачок — *Polyphemus pediculus*, в литорали Кленозера он доминирует в зоопланктоне.

Изменение состава массовых видов коловраток можно проследить только за последние 10 лет, в течение которых снизилась численность, а также в 2–4 раза встречаемость в качестве доминантов представителей родов *Polyarthra*, *Kellicottia*, *Keratella*. Численность коловраток рода *Conochilus* возросла, и к 2001 г. они доминировали в пяти водоемах, тогда как в 1991 г. — только в трех. Относительное обилие коловраток этого рода достигало 80–96% численности этой таксономической группы. При этом *C. hippocrepis* был почти повсеместно вытеснен *C. unicornis*. Аналогичное замещение наблюдается с начала 90-х годов и в Рыбинском водохранилище (Лазарева и др., 2001).

Первые сведения о зоопланктоне озер бассейна р. Клязьминская Нерль относятся к августу–сентябрю 1963 г., когда была отмечена его крайне низкая биомасса (0.008–0.016 г/м³), а также преобладание коловраток родов *Polyarthra*, *Filinia*, *Kellicottia* (Фортунов, Московский,

1970; Цихон–Луканина, Чиркова, 1970). Спустя почти 40 лет, в конце сентября 2001 г., в составе зоопланктона этих озер было найдено 17 видов рачков и 10 видов коловраток (см. табл. 4). Индекс «Е» варьировал от 0.3 до 1.8, что свидетельствовало о более высоком, по сравнению с Верхне–Судскими, трофическом статусе озер этой группы. Оз. Рюмниково по зоопланктону можно считать мезотрофным, остальные водоемы — эвтрофными.

В большинстве озер преобладающей группой зоопланктона были ракообразные (48–99% общей численности) (см. табл. 1), в основном веслоногие рачки *Mesocyclops leuckarti*, *Eudiaptomus graciloides*. Соответственно высокой была и общая биомасса зоопланктона (1.1–3.2 г/м³). Ветвистоусые были многочисленны только в оз. Вашутинское, где они составляли 60% общей численности зоопланктона. Сравнительно низкая численность коловраток и зоопланктона в целом (68–180 тыс.экз./м³) была связана с поздними сроками работ и низкой температурой воды (7–8°C). В то же время тот факт, что в сентябре 1963 г. в этих озерах было мало ракообразных (Фортунатов, Московский, 1970), а в сентябре 2001 г. они составляли основу планктона, указывает на бесспорное увеличение за прошедшие 40 лет численности этой группы зоопланктона, вследствие чего биомасса всего сообщества выросла в 50–150 раз. Помимо уже названных видов копепоид, к 2001 г. стали многочисленными и вошли в состав доминантов ветвистоусые рачки *Chydorus sphaericus* (Вашутинское, Рюмниково), *Daphnia cucullata* (Чашницы), *D. galeata* (Рюмниково) (см. табл. 4). Все они — типичные представители зоопланктона водоемов Центрального региона. Следует отметить, что во всех четырех озерах не обнаружены крупные планктонные хищники родов *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Polyphemus*.

Изменился и состав доминантных видов коловраток, из отмеченных в начале 60-х годов большую численность сохранила только *Keratella cochlearis* (Вашутинское, Рюмниково). В оз. Рюмниково, помимо этого вида, в число доминантов входили *Kellicottia longispina* и *Conochilus unicornis* (см. табл. 4). В озерах Заозерье и Чашницы многочисленны *Synchaeta pectinata*, *Asplanchna priodonta*.

Изменения в доминантных комплексах зоопланктона озер выражались прежде всего в увеличении количества рачков, что, несомненно, способствовало обогащению кормовой базы рыб. Однако к тому же результату могло привести снижение плотности рыб и, соответственно, уменьшение выедания ими ракообразных, которое в действительности имеет место в озерах Вашутинское и Чашницы и вызвано интенсивным выловом, а также ухудшением условий воспроизводства рыб из-за непродуманных мелиоративных работ на водосборе. Известно, что доминирование в планктоне ракообразных характерно для низкопродуктивных

озер, тогда как коловратки преобладают в высокопродуктивных, преимущественно загрязненных легкоусвояемым органическим веществом. В озерах Заозерье и Рюмниково увеличение доли в планктоне ракообразных (в основном диаптомид), скорее всего, связано со снижением уровня загрязнения вод из-за свертывания сельскохозяйственной деятельности на прилегающих к озерам землях.

Таким образом, литературные данные о составе фитопланктона изученных озер бассейна р. Суда отсутствуют, а о макрофитах — крайне фрагментарны, поэтому не представляется возможным судить об изменениях водной флоры этих водоемов. На озерах (Пяжозеро, Кодозеро, Лапозеро), где заросли макрофитов были частично исследованы в начале 70-х годов, можно лишь отметить заметное сокращение их площадей.

Значительно лучше исследована водная флора группы озер бассейна р. Клязьминская Нерль, однако и здесь наблюдения носят эпизодический характер, не позволяющий сделать определенные выводы о направленности сукцессионных изменений сообществ макрофитов и фитопланктона. Во всех озерах в сентябре 2001 г. были найдены ранее не отмеченные виды макрофитов, в частности, в оз. Чашницы — *Scirpus lacustris*, а в оз. Рюмниково — *Phragmites australis*, на момент исследования широко распространенный по всей акватории озера. В оз. Вашутинское в последние годы не обнаруживаются реликтовые полушники, а площадь зарослей высшей водной растительности существенно сократилась. Наиболее интересные изменения отмечены на оз. Заозерье, ранее подвергавшемся интенсивному антропогенному загрязнению. Так, предыдущими исследователями (Фортунов, Московский, 1970; Трусов и др., 1988; Кузьмичев и др., 1990) отмечалось отсутствие погруженной растительности и низкая прозрачность воды из-за большого количества фитопланктона (что отчасти подтверждают данные, приводимые в работе А.Л. Ильинского (1970)). В 2001 г. почти все дно озера было покрыто харовой водорослью рода *Nitella*, прозрачность воды значительно возросла, а биомасса фитопланктона снизилась (см. табл. 1). Вероятно, эти изменения в первую очередь связаны с существенным уменьшением уровня антропогенного загрязнения (полным прекращением стока с животноводческих ферм).

В целом об изменениях таксономического состава фитопланктона озер ярославской группы сложно судить по эпизодическим наблюдениям, проведенным на различных стадиях сезонной сукцессии. Можно отметить только, что в них сохраняется преобладание синезеленых водорослей, в то же время, вероятно, снизилась ценотическая значимость таких традиционных доминантов планктонных синезеленых, как *Aphanizomenon flos-aquae* и водоросли рода *Anabaena*. В озерах Рюмниково, Чашницы и Заозерье наблюдается повышение ценотической роли хроококковых

водорослей. Фитопланктон Вашутинского озера в 2001 г. представлял типичный для мелководных эвтрофных озер комплекс с численным преобладанием водорослей родов *Oscillatoria* и *Microcystis*, характерный, в частности, для расположенного в том же районе оз. Неро (Ляшенко, 1995).

В обеих исследованных группах озер, несмотря на их значительную удаленность друг от друга (почти 400 км) и принадлежность к различным лимно-фаунистическим регионам, наблюдаются сходные изменения структуры сообществ зоопланктона. За 30–40 лет значительно увеличилась численность и распространение веслоногих ракообразных родов *Thermocyclops*, *Mesocyclops*, *Eudiaptomus* и ветвистоусых родов *Chydorus*, *Daphnia*, *Bosmina*. В озерах бассейна р. Клязьминская Нерль это привело к росту общей биомассы зоопланктона в 50–150 раз. Подобная трансформация сообщества зоопланктона отмечена с начала 80-х годов и в Рыбинском водохранилище (Лазарева и др., 2001). С одной стороны, эти факты легко объясняются причинами локального характера (снижение пресса рыб, уровня загрязнения водоема, эволюция экосистемы и т.п.). С другой стороны, одинаковые тенденции в многолетней динамике зоопланктона разнотипных и удаленных друг от друга водоемов могут быть связаны с крупномасштабными изменениями, затрагивающими весь бассейн Верхней Волги. Сюда можно отнести климатические флуктуации, а также повсеместное свертывание сельскохозяйственной деятельности на водосборах в Нечерноземье и снижение из-за спада промышленного производства уровня фонового загрязнения атмосферы и водоемов.

Работа частично выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 01–04–49777.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипов Н.П. Озерные ландшафты Вологодской области // Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда: Вологод. гос. пед. ин-т, 1981. С. 5–15.
- Антипов Н.П., Жаков Л.А., Лебедев В.Г., Шевелев Н.Н. Озера ландшафтов холмисто-моренных равнин // Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда: Вологод. гос. пед. ин-т, 1981. С. 5–15.
- Болохонцев Е.Н. О фитопланктоне некоторых озер Ростовского уезда Ярославской губернии и двух озер Владимирской губернии // Тр. Саратов. об-ва естествоиспыт. и любителей природы. 1903а. Т. 4. Вып. 2. С. 253–269.
- Болохонцев Е.Н. Фитопланктон Ростовских озер // Землеведение. 1903б. Т. 10. Кн. 4. С. 47–54.
- Воробьев Г.А., Коробейникова Л.А., Ляпкина А.А. Озера ландшафтов моренных и озерно-ледниковых равнин // Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда: Вологод. гос. пед. ин-т, 1981. С. 83–139.
- Григорьев С. Озера Ростовского уезда // Землеведение. 1903. Т. 10. Кн. 2–3. С. 163–192.

- Жаков Л.А. Общая гидробиологическая и рыбохозяйственная оценка озер // Озерные ресурсы Вологодской области. Вологда: Вологод. гос. пед. ин-т, 1981. С. 27–39.
- Ильинский А.Л. О фитопланктоне озер Ярославской области // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Изд-во Ярослав. пед. ин-та, 1970. С. 273–303.
- Катанская В.М. Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Л.: Наука, 1981. 187 с.
- Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. 440 с.
- Комов В.Т., Лазарева В.И., Степанова И.К. Антропогенное закисление малых озер на севере Европейской России // Биология внутр. вод. 1997. № 3. С. 5–17.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших кислотных озерах // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб.: Наука, 1994. С. 65–98.
- Кузьмичев А.И., Экзерцев В.А., Лисицына Л.И. и др. Флора и растительность озер Ярославской области // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 50–94.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001. № 4. С. 46–57.
- Лисицына Л. И. Флора водоемов верхнего Поволжья // Флора и растительность водоемов бассейна Верхней Волги. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1979. С. 109–136.
- Ляшенко О.А. Структура и пигментные характеристики фитопланктона мелководного озера (на примере оз. Неро). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 19 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мяэметс А.Х. Зоопланктон // Антропогенные воздействия на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Орлова Н.И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения // Тр. С.-Петербург. об-ва естествоиспыт. 1993. Т. 77. Вып. 3. 262 с.
- Трусов Б.А., Лапиров А.Г., Ляшенко Г.Ф. О зарастании некоторых озер Ярославской области // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 78. С. 17–21.
- Флеров А.Ф. Ботанико-географические очерки. III. Ростовский край // Землеведение. 1903. Т. 10. Кн. 2–3. С. 193–218.
- Фортунатов М.А., Московский Б.Д. Озера Ярославской области. Кадастровое описание и краткие лимнологические характеристики // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. пед. ин-та, 1970. С. 3–177.
- Цихон-Луканина Е.Н., Чиркова З.Н. О зоопланктоне и зообентосе некоторых озер Ярославской области // Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. пед. ин-та, 1970. С. 319–325.
- Komov V.T., Lazareva V.I., Stepanova I.K. Spatial and temporal aspects in water chemistry of lakes in Darwin Reserve, Northwest Russia // Arch. Hydrobiol. 1997. V. 139. № 1. P. 129–144.
- Lazareva V.I. Response of zooplankton communities to acidification in lakes of Northern Russia // Rus. J. Aquat. Ecol. 1995. V. 4. № 1. P. 41–54.

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА
ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Динамика разнообразия растительного покрова водоемов неразрывно связана с процессами их зарастания и во многом (но не полностью) определяется ими. Волжские водохранилища, имеющие существенные различия по морфометрии, гидрорежиму и возрасту, — весьма удобные объекты для изучения данных процессов.

Анализ литературы по процессам зарастания водохранилищ равнинных территорий и собственный опыт исследования растительного покрова водных объектов этого типа позволяют заключить, что различные участки крупных водохранилищ по характеру процессов зарастания напоминают разные водные объекты. Так, В.А. Экзерцев (Экзерцев, Экзерцева, 1963; Экзерцев и др., 1971) считал, что по условиям среды отдельные участки побережья водохранилищ близки к озерам, болотам, пересыхающим водоемам или рекам.

С таким взглядом можно согласиться полностью лишь при условии, что речь идет об озерах и болотах поймы, а не водораздела, поскольку все типы мелководий водохранилищ (особенно водохранилищ с переменным уровнем наполнения) в той или иной мере подвержены влиянию аллохтонных веществ, привносимых водами основной и боковой приточности, особенно богатых взвесью в период половодья. Конечно, в вершины слепых заливов водохранилищ с постоянным уровнем наполнения аллохтонные вещества, которые несут водотоки, со временем поступать перестанут (Мельникова, 1967), и здесь будут иметь место типичные эндодинамические процессы. Но это наблюдается и в случае с пойменными водоемами, удаленными от основных потоков паводковых вод, поэтому зарастание крупного водохранилища имеет наибольшее сходство именно с пойменными водоемами, а его разные участки соответствуют разным водным объектам поймы: от русла и проток до стариц, испытывающих влияние паводковых вод от сильного до очень слабого (Папченко, 2001а).

Как отмечал А.А. Потапов (1959), характер и темпы зарастания водохранилищ во многом зависят от режима их водного уровня, что хорошо видно на примере водохранилищ р. Волги. Наиболее ярким представителем водохранилищ с переменным уровнем наполнения является самое крупное водохранилище Волжского каскада — Куйбышевское.

Резко переменный уровень наполнения Куйбышевского водохранилища в разные сезоны года и по годам накладывает глубокий отпечаток на формирование и развитие его растительного покрова и делает наиболее яркой разницу в характере зарастания разных его участков и разных типов мелководий.

Наблюдения за становлением растительного покрова этого водохранилища ведутся с первого года его создания, что позволяет детально рассмотреть динамику зарастания мелководий данного водоема. Весной 1957 г., когда уровень воды достиг проектной отметки, водоем обследовала А.П. Белавская. Было установлено (Белавская, 1958), что наиболее распространенными в этот год на водохранилище были разреженные (проективное покрытие 20–25%) чистые или в сочетании с ряской маленькой (*Lemna minor* L.), стрелолистом обыкновенным (*Sagittaria sagittifolia* L.), пузырчаткой обыкновенной (*Utricularia vulgaris* L.) и кубышкой желтой (*Nuphar lutea* (L.) Smith) группировки тростника южного (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), которые располагались на глубинах от 10–15 см до 4.5 м. Кроме этого, в виде отдельных пятен и куртин встречались манник большой (*Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb.), камыш озерный (*Scirpus lacustris* L.) и рогоз узколистый (*Typha angustifolia* L.), заходящие на глубину до 2–3 м. В числе наиболее распространенных растений были отмечены также ряска трехдольная (*Lemna trisulca* L.), многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrrhiza* (L.) Schleid.) и горец земноводный (*Persicaria amphibia* (L.) S. F. Gray). Всего встречено 29 водных и прибрежно-водных растений, образующих редкие куртины либо слабо сформированные сообщества 6–8 ассоциаций. Вместе с тем, на многих мелководьях обширные площади занимали группировки разнообразных луговых и сорно-полевых видов (*Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Echinochloa crusgalli* L., *Conyza canadensis* (L.) Cronq., *Euphorbia esula* L., *Setaria viridis* (L.) Beauv. и др.). В устьях рек значительные площади были покрыты стоящими в воде деревьями и кустарниками (виды рода *Salix* L., *Betula* L., *Populus tremula* L., *P. nigra* L.) (Белавская, 1958). В целом, если учитывать и эти, несвойственные водным местообитаниям виды затопленных береговых растений, флора водохранилища в первый год его существования была представлены примерно 70 видами сосудистых растений.

В 1958 г. свои исследования на Куйбышевском водохранилище начал В.А. Экзерцев. По его оценкам (Экзерцев, 1959) растительный покров водоема на второй год существования заметно изменился. Исчезли группировки мезофитов. Погибли оказавшиеся на большой глубине сообщества тростника, и его ведущая позиция перешла к интенсивно разрастающимся ценозам рогоза узколистого. На мелководьях стало обо-

значаться распределение группировок макрофитов в 3 зоны: первую из них, лежащую выше нормального подпорного горизонта и заливаемую лишь при весеннем подъеме уровня, заняли сообщества сорно-луговых и сорно-полевых видов с проективным покрытием 80–90%; вторую, с глубинами при НПУ до 1 м и обсыхающими к ноябрю — куртины рогоза узколистного с покрытием до 70–80%, а также сохранившиеся местами сообщества тростника южного и переносящие длительное затопление *Bidens tripartita* L., *B. cernua* L., *Echinochloa crusgalli*; третью зону, обводненную все лето и имеющую глубину при НПУ 1–2.5 м, занимали пятна рдеста блестящего (*Potamogeton lucens* L.) и рдеста плавающего (*P. natans* L.), чередующиеся с такими же пятнами горца земноводного, а также одиночные экземпляры сусака зонтичного (*Butomus umbellatus* L.). Но такое распределение было свойственно лишь верховьям заливов, образовавшихся по долинам рек. На мелководьях же нижних и средних участков водохранилища и в заливах без притоков, где имел место дефицит семян и вегетативных органов размножения водных и прибрежно-водных растений, вторая и третья зоны были фактически лишены растительности, тогда как первая была представлена все теми же группировками сорняков (Экзерцев, 1959). Из этого видно, что на второй год на большинстве участков водоема разнообразие растительного покрова резко (местами фактически до нуля) сократилось. Однако в целом по водоему, за счет флоры и растительных сообществ заливов, уровень разнообразия понизился ненамного и, главным образом, лишь за счет выпадения ряда мезофитов, успешно перенесших затопление только в первый год.

И.Д. Голубева, с 1957 по 1990 гг. изучавшая растительный покров Куйбышевского водохранилища, первый этап его зарастания (1957–1962 гг.) характеризует господством свободно плавающих растений: сальвинии плавающей (*Salvinia natans* (L.) All.), ряски маленькой и многокоренника обыкновенного (Голубева, 1973), что не совпадает с отмеченным для двух первых лет А.П. Белавской (1958) и В.А. Экзерцевым (1959, 1963а, б). Видимо, господство свободно плавающих растений стало наблюдаться уже позже — в 1959–1962 гг.

С 1962 по 1968 гг., согласно И.Д. Голубевой (1973), наблюдался второй этап становления растительного покрова водохранилища. В это время имело место буйное развитие воздушно-водных растений, прежде всего рогозов широколистного (*Typha latifolia* L.) и узколистного, которые быстро заняли всю мелководную зону; появились рдесты: пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus* L.), блестящий и гребенчатый (*P. pectinatus* L.). Закончился этап появлением на водохранилище типичных для пойменных озер растений: кувшинки чисто-белой (*Nymphaea candida* J. Presl.) (в 1967 г.) и телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides* L.) (в 1968 г.).

По В.А. Экзерцеву (1973), с 1961 г., и особенно с 1968 г., когда закончилось наполнение сначала Волгоградского, а затем Саратовского водохранилищ, режим уровня Куйбышевского водохранилища резко изменился. Уровень наполнения водоема стал значительно различаться по годам и иметь сильное (до 2–3 м) и быстрое падение горизонта воды летом, что привело к разрушению сформировавшегося к этому времени растительного покрова. К 1970 г. он стал пятнистым, значительно сократились площади зарастания, на большинстве прибрежий исчез пояс погруженной и плавающей растительности (Экзерцев, 1973), пропала кубышка желтая, согласно данным И.Д. Голубевой (Голубева, 1973; Голубева и др., 1990), почти в 50 раз сократил свои площади рогоз широколистный (к 1980 г. он выпал из состава травостоя на всех типах мелководий), в 22 раза меньше стали поля рясковых.

Имеющее место противоречие в описании И.Д. Голубевой (1973) и В.А. Экзерцева (1973) динамики растительного покрова мелководий в период с 1961 по 1970 гг. (с одной стороны — буйное развитие воздушно-водных растений, в том числе и рогоза широколистного, а с другой — разрушение сложившегося растительного покрова и многократное сокращение занимаемых тем же рогозом площадей, связано, видимо, с двумя разнонаправленными процессами. Изменение режима уровня воды, вызванное созданием Волгоградского водохранилища, очевидно, было не очень сильным, оно скорее активизировало процессы зарастания мелководий, чем приостановило их. Более значительным колебание уровня стало после 1968 г., что привело к резкому сокращению занимаемых макрофитами площадей, смене широколистного разнотравья (рогоза широколистного, частухи подорожниковой — *Alisma plantago-aquatica* L., стрелолиста обыкновенного) узколистным (хвощом приречным — *Equisetum fluviatile* L., осокой береговой — *Carex riparia* Curt., осокой острой — *C. acuta* L., камышом озерным, ситнягом болотным — *Eleocharis palustris* (L.) Roem et Schult. и т.д.). То, что за два года могут произойти такие значительные изменения в растительном покрове, подтверждают многолетние наблюдения на Мизиновском стационаре (Папченков, 2001а). Эти же наблюдения показали, что перемены в гидрологическом режиме лишь на первых порах угнетающе действуют на фитоценозы, сложившиеся в иных условиях. Затем начинаются перестройки растительного покрова и его активное функционирование в новых условиях, на месте исчезнувших сообществ появляются и довольно быстро разрастаются новые, более устойчивые к колебанию уровня воды, что и наблюдалось с 1971 г. по 1977 г. С 1978 г. — первого года в ряду последующих многоводных лет, начался новый цикл изменений растительного покрова Куйбышевского водохранилища, в начале которого также был

резкий спад разнообразия растительности (1979–1980 гг.), последующее его восстановление (1983 г.) и заметное повышение к 1985 г. (Папченков, 2001а).

Перемены, начавшиеся в конце 60-х годов XX века, согласно И.Д. Голубевой (1973), должны быть отнесены к третьему этапу развития растительного покрова водохранилища, который характеризуется увеличением площадей, занятых тростником, хвощем приречным, манником большим, камышом озерным и другими макрофитами.

Позже И.Д. Голубева несколько изменила датировки и характеристики выделенных ею этапов и отмечала, что первый из них (1958–1962 гг.) характеризовался интенсивным отмиранием прежней растительности, массовым развитием свободно плавающей и погруженной растительности, поселением новых видов; второй этап (1962–1978 гг.) — быстрым зарастанием мелководий и преобладанием пионерных сообществ; третий — возникновением устойчивых фитоценозов, часто зарослевого типа, способных переживать переменные условия среды (Голубева и др., 1990).

По классификации типов режимов уровня воды Г.Л. Мельниковой (1967), Куйбышевское водохранилище в 1957–1961 гг. относилось к I типу (понижение уровня наблюдалось в конце осени и зимой), в 1962–1967 гг. — ко II типу (понижение уровня в конце лета, осенью и зимой) и с 1968 г. оно относится к III типу (понижение уровня летом, осенью и зимой). Последний тип наиболее жесткий, при нем зарастание водоема идет особенно медленно.

Все вышеизложенное позволяет дать выделенным И.Д. Голубевой этапам зарастания мелководий Куйбышевского водохранилища следующую характеристику: 1-й этап (1957–1961 гг.) — начальные фазы заселения макрофитами возникших мелководий, отмирание проявившихся на большой глубине тростниковых, кубышковых, рдестовых фитоценозов затопленных водоемов долины, формирования в заливах по притокам группировок рогоза узколистного и интенсивное размножение в защищенных от волнения местах рясковых и сальвинии; 2-й этап (1962–1968 гг.) — активное формирование водных и прибрежно-водных фитоценозов: вызванное изменением гидрологического режима буйное развитие воздушно-водных растений с особенно активным распространением рогоза широколистного, заметное усиление роли погруженных гидрофитов, появление в закрытых заливах кувшинки и телореза; 3-й этап (с 1969 г.) — адаптация сформировавшегося растительного покрова к возникшему резко переменному уровню наполнения водохранилища и его последующие периодические колебания разнообразия и смены доминирующих сообществ как реакция на многолетние изменения приточно-

сти в водохранилище. В последнем этапе явно просматривается две фазы: маловодная — 1969–1977 гг. (в этот период наблюдалось снижение степени зарастания мелководий с исчезновением сообществ рогоза широколистного и обширных рясковых полей, адаптация фитоценозов к новому гидрологическому режиму и последующая активизация зарастания с увеличением разнообразия фитоценозов высокотравных и низкотравных гелофитов и погруженных гидрофитов) и многоводная фаза — 1978–1990 гг. (более поздние наблюдения отсутствуют) (снижение степени зарастания мелководий, значительное уменьшение продукции фитоценозов и исчезновение многих из них после очень высокого уровня воды в водохранилище в 1978–1979 гг., постепенное восстановление и обновление растительного покрова с дальнейшим превышением уровня его разнообразия и продуктивности в маловодную фазу).

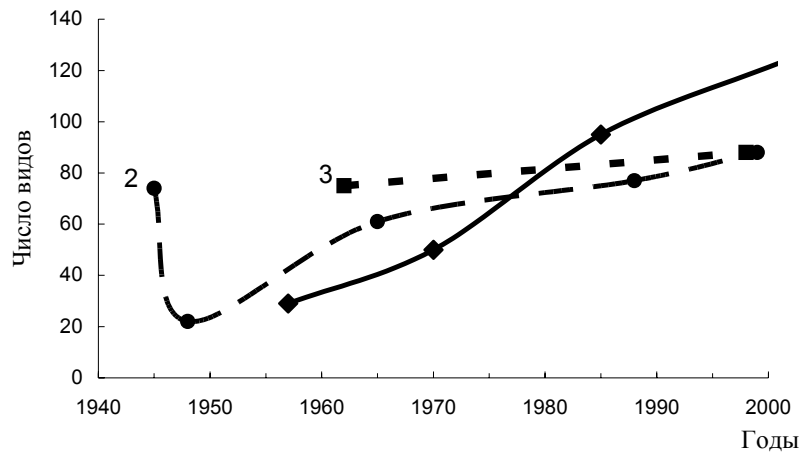
Таким образом, динамика разнообразия растительного покрова Куйбышевского водохранилища имеет волнообразный характер с отчетливой общей тенденцией к повышению. При этом наиболее значительные перепады имеет синтаксономическое разнообразие растительности, которое резко падает при переменах гидрологического режима и с наступлением разных периодов водности и постепенно восстанавливается и продолжает нарастать дальше за счет усложнения сообществ растений по мере увеличения разнообразия экониш на защищенных от волнения мелководьях. Наиболее высокие темпы нарастания разнообразия водных фитоценозов наблюдались на втором этапе развития растительного покрова и в середине отмеченной выше многоводной фазы третьего этапа, т. е. в 1962–1968 гг. и в 1982–1985 гг. Так, если в 1957 г. можно было выделить 6–8 ассоциаций, относящихся к 6–7 формациям, то в 1973 г. уже встречались сообщества 39 ассоциаций 20 формаций (Голубева, 1976), а в 1985 г. — 95 ассоциаций 43 формаций (Папченков, 2001а). После 1985 г. темпы прироста синтаксономического разнообразия заметно снизились и к 1990 г. почти угасли, что свидетельствует о динамическом равновесии мелководных экосистем водохранилища.

В целом степень зарастания Куйбышевского водохранилища, по данным на 1990 г., равна всего 1.4% (Папченков, 2001а). Но, как уже отмечалось, характер и темпы зарастания разных участков водохранилища неодинаковы. Наиболее интенсивно зарастают мелководья по заливам (по Мельниковой (1967) — это тип А), а также заостровные мелководья (тип Б); наиболее медленно — открытые мелководья (тип В). На Куйбышевском водохранилище растительный покров последних до сих пор не сформирован, на заостровных мелководьях он довольно молод и обычно представлен одновидовыми, хотя часто и довольно обширными по площади, зарослями макрофитов или разнообразным сочетанием их группи-

ровок. Тип А также неоднороден. Мелководья нижней и даже средней частей широких заливов, подверженных интенсивному ветро-волновому воздействию, зарастают крайне слабо и нередко больше соответствуют типу В. Основная часть более узких заливов относится к типу Б. Только в их вершинах, особенно в так называемых отшнурованных заливах, обособляющихся при низких уровнях воды от основной акватории, растительность выглядит вполне зрелой: фитоценозы имеют поясное расположение, они многовидовые, часто многоярусные, высокопродуктивные; здесь эндогенные процессы явно преобладают над экзогенными, хотя последние все еще играют значительную роль.

Флористическое разнообразие растительного покрова не подвержено таким резким колебаниям, как разнообразие синтаксономическое, поскольку даже при длительном обсыхании мелководий или высоком их затоплении, когда многие сообщества не развиваются, большинство видов растений, слагающих эти фитоценозы, так или иначе, сохраняются. Тем не менее, колебания все же имеют место и связаны как с выпадением растений, не выдерживающих сильных перепадов водного уровня (кубышка желтая, рогоз широколистный), так и с ритмами развития популяций ряда водных растений, которые то дают вспышку развития, то исчезают на несколько лет (*Potamogeton berchtoldii* Fieb., *P. pusillus* L., *P. acutifolius* Link, *P. obtusifolius* Mert. et Koch и некоторые др.). В целом же идет постоянное нарастание флористического разнообразия растительного покрова с перепадами темпов этого процесса. Причем, если стремительному нарастанию разнообразия типов сообществ способствуют многоводные годы и относительно стабильные уровни воды в вегетационный период, то разнообразие флористическое существенно повышается после маловодных лет и в годы с наиболее сильным колебанием летнего водного уровня, когда обнажаются обширные, свободные от растений мелководья, на которых могут успешно закрепиться постоянно возникающие гибриды и ранее чуждые региону растения-вселенцы. Если в первый год существования водохранилища на его обводненных мелководьях встречалось ~ 70 видов сосудистых растений, из которых 29 были водными и прибрежно-водными (Белавская, 1958), то в 1970 г. И.Д. Голубевой (1973, 1976) уже отмечен 121 вид макрофитов, 50 из которых слагали водные фитоценозы. В список видов 1973 и 1976 гг. не были включены деревья и кустарники. Между тем, последние, представленные разнообразными ивами и их гибридами, играли к этому времени на водохранилище существенную роль в зарастании многочисленных песчаных островов и прибрежий (Голубева, 1977; Экзерцев, 1983). С учетом ив число видовых таксонов пополнилось до 140, что в два раза больше, чем в 1957 г. Это двукратное увеличение явно не было равномерным, о чем

свидетельствуют данные И.Д. Голубевой (1977) по изменениям флоры гидрофильных растений на мелководьях Куйбышевского водохранилища в районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника, где в 1960 г. зафиксировано 47 видов, в 1965 г. — 50 и в 1970 г. — 65 видов. Л.И. Лисицыной (1985) для Куйбышевского водохранилища приведено 192 вида сосудистых растений (без учета ив, с которыми список флоры увеличится до 206 видов), при этом 95 видов относились к водным и прибрежно-водным растениям. По данным 1998 г., на водохранилище было известно уже 306 видов и гибридов сосудистых растений, а по данным 2001 г. — 327 видовых таксонов, 36 из которых гибридные (Папченко, 1998, 2001а). К водным и прибрежно-водным растениям в списке 2001 г. относилось 123 вида и 19 гибридов. Если, для лучшей сопоставимости, рассматривать лишь списки видов водной флоры, то получится следующий ряд их чисел: 29 (1957 г.) — 50 (1970 г.) — 95 (1985 г.) — 123 (2001 г.), т. е. на первом и втором этапах прирост разнообразия водной флоры Куйбышевского водохранилища шел со средней скоростью 1.6 вида в год, в маловодный период третьего этапа — со скоростью 3.0 вида в год, в многоводный период — 1.75 вида в год. С учетом гибридов и заходящих в воду береговых растений эти величины будут примерно в два раза выше. Динамика флористического разнообразия показана на рисунке.



Динамика флористического разнообразия растительного покрова волжских водохранилищ: 1 — Куйбышевского, 2 — Рыбинского, 3 — Иваньковского

Несколько иначе выглядит динамика разнообразия растительного покрова Рыбинского водохранилища, имеющего сходный гидрологический режим с Куйбышевским. Связано это, прежде всего, с существенными различиями в климатических условиях территорий, на которых данные водохранилища были созданы, и в характере ландшафтов, на месте которых формировались мелководья и которые окружали водохранилища после их появления. Если Куйбышевское водохранилище — это водоем лесостепи с засушливым климатом и открытыми берегами, и его мелководья большей частью возникали на месте пахотных земель, остепненных лугов и пастбищ, то мелководья Рыбинского водохранилища, которое находится в лесной зоне, имеющей избыточные увлажнения, образовались на месте затопленных лесов, лугов и болот различных типов; эти же лесоболотные ландшафты окружают данный водоем и сейчас. Немаловажное значение имели и различия в темпах заполнения водохранилищ: наполнение Куйбышевского водохранилища происходило с конца октября 1955 г. по май 1957 г. (Буторин, Выхристюк, 1983), а Рыбинского — с 1941 по 1947 гг. (Белавская, Кутова, 1966), поэтому в первом случае богатая растительность пойменных водоемов р. Волги фактически сразу оказалась на слишком большой глубине, чтобы оказать влияние на формирование растительного покрова водохранилища, во втором случае какая-то часть зачатков растений волжских стариц успевала перемещаться вслед за медленно повышающимся водным уровнем, а сохранению и пополнению их способствовали многочисленные внепойменные болота, которых достигала наступающая вода, а также многочисленные затопливаемые и подтапливаемые озера и реки низкого Молого-Шекснинского междуречья. В результате стартовый запас зачатков водных и прибрежно-водных растений на Рыбинском водохранилище был намного богаче, чем на Куйбышевском. Кроме того, на мелководьях Рыбинского водохранилища в большом количестве оказались не быстро исчезающие сорняки полей, а луговые, сыролуговые, болотные травы, пойменные деревья и кустарники, долгое время сохранявшиеся в условиях обводненных мелководий. Поэтому флористический список, составленный в первые годы существования этого водохранилища (по данным на 1945 г.) (Богачев, 1952), включал 428 видов растений, из которых водными и прибрежно-водными были 74 вида. Однако после резкого подъема уровня в 1946 и 1947 гг. началось интенсивное выпадение как наземных, так и водных растений. В результате в 1948 г. флора водных и прибрежно-водных макрофитов, судя по публикации А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой (1966), насчитывала всего 22 вида. С этого времени начинает формироваться новый флористический состав зарождающегося растительного покрова заполненного до проектной отметки Рыбинского во-

дохранилища и, по данным тех же авторов, в 1963 г. он уже был представлен 157 видами сосудистых растений, 28 из которых относились к гидрофитам и 33 – к гелофитам, прочие 96 видов — к гигрофитам и мезофитам, включая 15 видов древесных пород (Белавская, Кутова, 1966). Следующий список флоры Рыбинского водохранилища был составлен по материалам исследований 1984–1988 гг. (Лисицына, 1990). В него вошел 191 вид сосудистых растений, из которых 77 видов были водными и прибрежно-водными. За последнее десятилетие данный флористический список расширился до 246 видов и гибридов, 100 из которых представляли водную составляющую исследуемой флоры (Папченков, 2000). Если убрать из него ранее не учитываемые гибриды, то число видов будет соответственно равно 224 и 88. Приведенные материалы дают следующий цифровой ряд, отражающий изменения разнообразия водной флоры Рыбинского водохранилища: 74 (1945 г.) — 22 (1948 г.) — 61 (1965 г.) — 77 (1988 г.) — 88 (1999 г.) видов, при темпах этих изменений с 1945 по 1948 гг. — минус 17.3 вида в год, с 1948 по 1965 — плюс 2.5 вида в год, с 1965 по 1988 гг. — плюс 0.8 вида в год и с 1988 по 1999 гг. — плюс 1.0 вид в год. Таким образом, после перестройки флористического комплекса, возникшего на мелководьях водохранилища из переживших затопление растений и резкого снижения его видового состава, началось сначала интенсивное, а затем медленное, но пока неуклонное, нарастание флористического разнообразия (см. рисунок).

К сожалению, подобного ряда данных по изменению числа синтаксонов, представляющих растительность Рыбинского водохранилища, нет. В период с 1988 по 1993 гг. на водохранилище отмечено 89 ассоциаций 38 формаций (Ляшенко, 1995). Другие указания подобного рода отсутствуют. Но из работы А.П. Белавской и Т.Н. Кутовой (1966) видно, что динамика синтаксономического разнообразия на Рыбинском водохранилище имела такой же волнообразный характер, как и на Куйбышевском. А.П. Белавская и Т.Н. Кутова (1966) выделяют следующие этапы формирования флоры и растительности водохранилища: I. 1942–1946 гг. Постепенное наполнение водохранилища со скачком уровня в 1946 г., когда началась гибель затопленной наземной растительности и стали появляться первые представители формирующейся новой водной флоры, не образующие пока фитоценозов. II. 1947–1951 гг. В 1947 г. уровень воды намного превысил предыдущие уровни, большинство появившихся в предыдущий год группировок водных растений исчезло, и на их месте стали появляться новые. Наибольшее развитие получили свободно плавающие (*Hydrocharis morsus-ranae* L., *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Spirodela polyrrhiza*, *Ceratophyllum demersum* L., *Utricularia vulgaris*) и некоторые погруженные растения (*Potamogeton berchtoldii* Fieb.). На глубинах до

0.8 м стал развиваться рогоз широколистный. По урезу воды появились осоки. В последующие годы, существенно различающиеся по динамике летнего водного уровня, началось разрастание зарослей растений и обогащение их видового состава. III. 1952–1956 гг. Этот этап характеризуется чрезвычайно неустойчивым водным уровнем. С 1952 г. началась гибель рогоза и вскоре его заросли почти везде исчезли. Чередование высоких и низких уровней воды резко сократило площади свободно плавающих и укореняющихся погруженных растений, но способствовало развитию сообществ гелофитов (*Alisma plantago-aquatica*, *Butomus umbellatus*, *Eleocharis palustris*, *Sagittaria sagittifolia*, *Scirpus lacustris*), ряда гигрофитов и гигрогелофитов (*Agrostis stolonifera* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sium latifolium* L.) и некоторых гидрофитов (*Persicaria amphibia*, *Potamogeton heterophyllus* Schreb.). IV. 1957–1959 гг. Три высоководных года. Продолжали доминировать гелофиты, расширились площади зарослей осок (*Carex acuta*, *C. aquatilis* Wahlenb., *C. rostrata* Stokes, *C. vesicaria* L.) и представителей болотной флоры (*Comarum palustre* L., *Naumburgia thyrsiflora* (L.) Reichenb.), возросло обилие гидрофитов. V. 1960–1963 гг. Вновь началось чередование лет с высоким и низким уровнем. Последовали те же изменения, что и прежде в подобной ситуации (Белавская, Кутова, 1966).

За период с 1942 по 1963 гг. максимальное зарастание водохранилища (2%) было отмечено в 1956 г., после которого стало наблюдаться постепенное сокращение зарослей в связи с уменьшением закрытых местообитаний из-за размыва островов и исчезновения затопленных лесов (Белавская, Кутова, 1966). По материалам тех же авторов 1963 г., для Рыбинского водохранилища был характерен длительный процесс формирования прибрежно-водной растительности, который идет от гидрофильного к гелофильному типу фитоценозов, со слабым развитием при этом таких высокотравных растений как тростник, рогоз и камыш. Следующий цикл исследований растительного покрова на водохранилище был проведен лишь в 1987–1997 гг. (Ляшенко, 1995, 1999). Материалы аэрофотосъемки 1987 и 1989 гг. показали, что водохранилище к этому времени зарастало на 3.2% (Ляшенко, 1995), т. е. между 1963 и 1987 гг. не только прекратилось снижение степени зарастания водохранилища, но и начались процессы его более интенсивного зарастания. При этом наблюдалось господство воздушно-водных растений (94.8%) над погруженными (2.7%) и имеющими плавающие листья (2.5%), низкотравные гелофиты заменились на высокотравные и высокопродуктивные тростник южный, манник большой, камыш озерный и двукисточник тростниковый (Ляшенко, 1995). Ежегодные наблюдения 1987–1997 гг. показали непрерывное нарастание площадей тростника, двукисточника и

манника и увеличение их доли среди сообществ воздушно-водных растений (Ляшенко, 1999).

В 2001 г. обнаружено, что многие мелководья, покрытые двукисточником, манником и отчасти тростником, перестали быть частью акватории водохранилища даже в годы с высоким летним уровнем стояния воды и перешли в заболоченный берег. Заметно снизилась общая площадь зарастания акватории. Одновременно растительность стала занимать более глубоководные места, на которые продвинулись в первую очередь рдест пронзеннолистный, рдест разнолистный и камыш озерный; последний местами преобладал над тростником, т. е. в начале — середине 90-х годов прошлого века закончился один и начался другой виток в процессе зарастания водоема. На Рыбинском водохранилище, в отличие от Куйбышевского, не наступило состояние динамического равновесия, при котором развитие растительности происходит то в условиях обсыхающих, то почти постоянно обводненных мелководий и идет чередование наземного и водного сукцессионных рядов (Папченков, 2001а). Здесь динамика растительного покрова связана с пульсирующим характером зарастания мелководий, при котором наблюдается наступление берега на акваторию с последующим новым витком развития растительности на ранее неосвоенных мелководьях.

Гидрологами показано, что во второй половине 20-го столетия в бассейне Верхней Волги наблюдалось три фазы водности: многоводная (1951–1962 гг.), маловодная (1963–1976 гг.) и снова многоводная (1977–1995 гг.) (Литвинов, Рощупко, 2001). Эти данные позволяют уточнить временные рамки следующих трех этапов становления и развития флоры и растительности, которые, очевидно, следует рассматривать: **I.** 1941–1950 гг. Начальный этап формирования растительного покрова, на котором разнообразие флоры и несформированных в сообщества растительных группировок было крайне неустойчивым. **II.** 1951–1962 гг. Пришедшийся на многоводную фазу водности этап интенсивного освоения мелководий гидрофитами и низкотравными гелофитами; этап формирования сложных многовидовых фитоценозов и высокого флористического разнообразия. **III.** С 1963 г. Этап постепенного медленного повышения флористического и синтаксономического разнообразия растительного покрова в условиях слабого пульсирующего зарастания мелководий. В нем прослеживается три периода, связанные с фазами водности: 1) 1963–1976 гг., маловодный период, в который сначала идет снижение степени зарастания мелководий за счет залужения и закустаривания ранее слабообводненных осочников, сокращения площадей, занимаемых гидрофитами и низкотравными гелофитами из-за выпадения затопленного древостоя и размыва островов, а затем наступление на изменившиеся мелково-

дья двукисточника, манника, тростника; 2) 1977–1995 гг., многоводный период, в который происходило продвижение на прежде глубокие места камыша озерного, горца земноводного, рдестов, активное разрастание и повышение продуктивности сообществ манника и тростника (до 1990 г., первая фаза) и, наконец, накопление такого запаса неразложившихся органических материалов и неорганических взвесей в сообществах двукисточника и манника, что многие их площади перестали заливаться водой (1991–1995 гг., вторая фаза); 3) с 1995 г., маловодный период, новое наступление гидрофитов, камыша озерного и низкотравных гелофитов на прежде свободные мелководья.

Усложнение сообществ на третьем этапе в условиях Рыбинского водохранилища идет не по коротким фазам, как на Куйбышевском, а по длинным периодам, поэтому здесь, при более высоких темпах зарастания мелководий, наблюдается менее быстрое увеличение разнообразия типов сообществ.

Существенно отличаются по скорости и характеру зарастания водохранилища с постоянным или относительно постоянным уровнем наполнения по годам и стабильным водным горизонтом в летний период. Подобный гидрологический режим имеет Иваньковское водохранилище — самое старое из крупных волжских водохранилищ, созданное в 1937 г. (Литвинов и др., 2001). С первых лет существования на нем ведутся гидробиологические исследования, которыми охвачены все стадии формирования растительного покрова на образовавшихся мелководьях (Калинина, 1945; Потапов, 1954; Экзерцев, 1958, 1963а, 1966, 1971; Экзерцев, Трифонова, 1959; Экзерцев, Солнцева, 1962; Экзерцев, Экзерцева, 1962, 1963; Экзерцев, Лисицына, 1975; Экзерцев, Мишулина, 1976; Экзерцев и др., 1990; Папченков, 1998, 2000, 2001б).

Благодаря обилию зачатков растений из затопленных и подтопленных озер и болот, процессы зарастания мелководий Иваньковского водохранилища начались сразу же и развивались очень быстро. Согласно А.В. Калининой (1945), в первые два года на защищенных мелководьях в массе развивались нитчатые водоросли и такие гидрофиты как элодея канадская (*Elodea canadensis* Michx.), роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.) и ряски. Во второй и третий год активно распространялись частуха подорожниковая, стрелолист, омежник водный (*Oenanthe aquatica* (L.) Poir.) и рдесты. С первых же лет появились рогозы узколистый и широколистный, манник большой и тростник, которые быстро сформировали развитые сообщества. Особенно сильно прогрессировали площади манника большого, который постепенно вытеснил не только низкотравные гелофиты, но и рогозы. На 13-й год существования водохранилища в прибрежье уже отмечалось полное господство манника

(Потапов, 1954). На более глубоких местах большие площади занимали сообщества урути колосистой (*Myriophyllum spicatum* L.), рдестов и элодеи.

Первая карта растительности водохранилища, составленная В.А. Экзерцевым (1958), позволила установить, что на 20-й год существования водохранилища оно имело вполне сформированный растительный покров, занимающий 16.7% площади акватории водоема. Наиболее обширные площади были заняты сообществами с доминированием манника — 23%, осоки острой — 14.6%, рдеста пронзеннолистного — 9.6% и хвоща приречного — 9.5%. На значительной части мелководий встречались затопленные на небольшую глубину злаково-бобово-разнотравные луга (8.8% общей площади зарастания). Немалый вклад в общее зарастание давали заросли тростника южного — 8.1% и стрелолиста обыкновенного — 5.2%. Большие пространства занимали сообщества гидрофитов: урути колосистой — 6.6%, рдеста блестящего — 6.3%, горца земноводного — 4.0%, телореза алоэвидного — 1.5%, кувшинки чисто-белой — 1.4% и рдеста гребенчатого — 1.2%. Сообщества с доминированием других макрофитов имели менее заметные площади (Экзерцев, 1958). В целом на долю воздушно-водной растительности приходилось 60.8% заросших площадей, на долю сообществ погруженных растений — 24.9%, сообществ гидрофитов с плавающими листьями — 5.5%, и 8.8% заросших мелководий занимали затопленные луга (Экзерцев, Мишулина, 1976).

В течение 1957–1960 гг. в большинстве заливов и протоков водохранилища наблюдалась интенсивная смена сообществ погруженных корневищных и нимфейных растений зарослями телореза, одновременно активно распространяется хвощ приречный. Все это свидетельствовало о начале процессов заболачивания водоема (Экзерцев, 1963а).

В 1972–1974 гг. Институтом биологии внутренних вод АН СССР и институтом Гидропроект было проведено повторное картирование растительного покрова Иваньковского водохранилища, которое выявило существенные изменения в характере зарастания водоема, в составе ведущих доминантов сообществ макрофитов, в продукции водных и прибрежно-водных растений. Было показано, что степень зарастания водоема повысилась до 23.4%. На наиболее защищенных от волнобоя мелководьях стали явными процессы заболачивания: появились сплавины, площади которых в 1973–1974 гг. составляли 22.9% от площади зарастания водоема, часть мелководий (0.53 км², или 0.7%) перешла в заболоченный берег, покрытый деревьями и кустарниками (Экзерцев, Мишулина, 1976).

За прошедшие с 1957 г. 15 лет большие изменения претерпела воздушно-водная растительность. Хотя в целом площадь ее увеличилась с 33.1 до 37.5 км², долевое участие заметно снизилось (с 60.8% до 49.1%);

утратили свои ведущие позиции сообщества манника большого и осоки острой, доля которых понизилась соответственно до 1.9% и 2.1%, и их место заняла формация хвоща приречного (21.1%); несколько увеличил свою площадь тростник (8.3%); в большом количестве появились рогоз узколистный и рогоз широколистный (в сумме 3.8% площадей); разрослись куртины камыша озерного (0.6%); начал распространяться в местах интродукции водный рис широколистный (*Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf) (0.1%), появился аир обыкновенный (*Acorus calamus* L.). В то же время стали редкими прежде широко распространенные сообщества стрелолиста обыкновенного, почти исчезли ценозы сусака зонтичного, ситняга болотного и некоторых других низкотравных гелофитов. Значительно возросли площади, занятые гидрофитами с плавающими на воде листьями (с 5.5 до 11.0%). Особенно велики стали площади ценозов кувшинки чисто-белой (3.3%). В то же время резко сократились заросли погруженных растений, доля которых снизилась с 24.9% до 16.3%, но при этом почти на порядок возросли площади, занимаемые телорезом (9.3%) (Экзерцев, Мишулина, 1976).

Развитие процесса заболачивания мелководий Иваньковского водохранилища, начавшееся с конца 50-х годов и ставшее явно заметным к середине 70-х, в последующие 10–15 лет привело к тому, что многие площади глухих заливов и заостровных мелководий, занятые топями и сплавиными, стали зарастать ивняком и деревьями, переходя из состава акватории в береговые участки водохранилища. Сопоставление карто-схемы водохранилища, составленной по материалам картирования 1957 г., и изданной карты «Иваньковское водохранилище (Московское море)», отображающей состояние местности на 1990 г., показало, что это сокращение акватории имеет значительные масштабы. Так, в Перетрусовском заливе Иваньковского плеса, например, в этот период в среднем терялось по 0.67% площади акватории в год. Материалы картирования растительности 1995 и 1998 гг. показали, что с 1990 по 1998 гг. эти потери стали составлять здесь по 0.15% в год (Папченков, 2001б).

Полученные данные позволяют оценить темпы болотообразовательного процесса на мелководьях Иваньковского водохранилища в разные периоды развития его растительного покрова и со всей очевидностью показывают пульсирующий и скачкообразный характер этого процесса. По-видимому, на рассматриваемом участке водохранилища прошел пока лишь один цикл болотообразовательного процесса и наблюдается первая фаза второго цикла. Первый цикл продолжался ~ 35 лет. Начальная его фаза постепенного заболачивания мелководий с образованием отдельных сплавин заняла ~ 10 лет (с 1960 по 1970 гг.). В начале 70-х наблюдается массовое сплавинообразование. Оно знаменует начало вто-

рой фазы болотообразовательного процесса, которая длилась до конца 80-х годов, т. е. ~ 20 лет. Эта фаза состояла из двух подфаз: первой, очень быстрой, когда почти разом возникло много молодых сплавин, и второй, медленной, когда эти сплавины постепенно разрастались и заселялись ивами. Следующая, третья фаза — наиболее короткая. Ее продолжительность не более 3–5 лет. Она связана с периодом, когда ивняки разрослись до такой степени, что их корни прочно связали сплавины с дном и берегом водоема, и они перестали существовать. Таким образом, к середине 90-х годов прошедшего столетия завершился первый цикл в развитии растительного покрова заливов Иваньковского водохранилища и начался новый его цикл.

У нового цикла иная фитоценотическая база, нежели у первого. Как показывают материалы картирования растительности водохранилища, проведенного в 1995 и 1998 гг., в начале второго цикла почти в два раза меньшей была степень зарастания акватории. В 1998 г. площадь, занимаемая манником, основным сплавинообразователем на водохранилище (Экзерцев, Мишулина, 1976), была в 3.5 раза меньше, чем в 1957 г.; ведущим доминантом выступал уже тростник, оттеснивший манник на вторую позицию. Третьим среди гелофитов был рогоз узколистый, сообщества которого не отмечались на данном участке водохранилища в 1957 г. Обильными стали водный рис, явно активно расселяющийся последнее время, и камыш озерный, постепенно занимающий все более значительные площади мелководий. Хвощ приречный, основной компонент растительности болотных топей, утратил ведущие позиции; почти исчезли сообщества водных осок. Значительно меньшие площади занимали гидрофиты, среди которых достаточно обильными остались лишь рдест пронзеннолистный, рдест блестящий, кувшинка чисто-белая и телорез алоэвидный. Достаточно высокая представленность двух последних видов, а также наличие меньше сохранившейся урути колосистой, свидетельствует о том, что прежний болотообразовательный процесс лишь затих, но не прекратился и что продолжительность первой фазы нового цикла, возможно, будет короче, чем первого.

Таким образом, к концу 90-х годов XX века в растительности Иваньковского плеса господство перешло к тростнику южному, хотя манник продолжал играть значительную роль в зарастании мелководий, особенно в вершинах заливов. Высокую активность стал проявлять рогоз узколистый, заметно выросла роль камыша озерного и, местами, водного риса и тростянки; значение воздушно-водных растений в целом было заметно выше, чем истинно водных растений.

Весь рассмотренный период развития растительного покрова Иваньковского водохранилища можно разделить на следующие этапы:

I. 1937–1944 гг. Начальные стадии формирования сообществ с быстрым переходом от господства гидрофитов и низкотравных гелофитов к преобладанию высокотравных гелофитов. **II.** 1945–1959 гг. Этап формирования зрелого растительного покрова с выраженными растительными поясами, сложными развитыми сообществами при общем доминировании зарослей манника большого, с интенсивным нарастанием флористического и синтаксономического разнообразия. **III.** 1960–1995 гг. Первый цикл заболачивания мелководной водохранилища, проходящий в три фазы разной продолжительности. **IV.** С 1996 г. Второй цикл заболачивания.

При всем обилии и разнообразии проведенных гидробиотических исследований на этом водохранилище, сведений о синтаксономическом разнообразии, выраженных в цифрах, найти не удалось, а соответствующих данных по флоре оказалось очень мало. Первый флористический список был опубликован лишь в 1966 г. по материалам исследования 1957–1962 гг. В него вошло 220 видов сосудистых растений, в том числе 75 водных и прибрежно-водных и 14 видов древесных пород (Экзерцев, 1966), хотя в более ранней публикации для флоры водохранилища было указано 226 видов (Экзерцев, Экзерцева, 1963). Флористические исследования, проведенные через 10 лет, не выявили существенных изменений флоры: было отмечено 207 видов, в число которых не вошли деревья и кустарники (Экзерцев и др., 1990). Исследования 1995 и 1998 гг. позволили включить в список 222 видовых таксона, из которых 15 были представителями родов *Salix* L. и *Alnus* Mill. и 11 — гибридами (Папченков, 2000). Если не учитывать гибриды и древесные растения, то в последнем списке останется 196 видов. Налицо небольшое снижение флористического разнообразия. Связано оно главным образом с потерей мезофитов и гигрофитов при наступлении берега на акваторию. В то же время, разнообразие водных растений возросло с 30 до 45 видов, к которым добавилось еще 7 ранее не отмечаемых гибридов. Число прибрежно-водных растений сократилось с 45 до 43 видов (Экзерцев, 1966; Папченков, 2000). Водная составляющая флоры, таким образом, увеличилась с 1957 по 1998 гг. с 75 до 88 видов (см. рисунок), т. е. прирост разнообразия водной флоры шел в среднем со скоростью 0.32 вида в год.

Таким образом, приведенные материалы отчетливо показывают, что зарастание водохранилищ со стабильным гидрологическим режимом, формирование их растительного покрова и изменение его разнообразия происходят со значительно большей скоростью, нежели на водохранилищах с переменным уровнем наполнения. Так, на Ивановском водохранилище этап формирования устойчивых сообществ высокотравных гелофитов завершился уже на седьмой год существования водоема, и всего два десятилетия потребовалось для того, чтобы сукцессия зрелого и

очень разнообразного к этому времени растительного покрова подошла к заключительным болотным стадиям, для которых характерно не возрастание, а снижение разнообразия. На южном Куйбышевском водохранилище образование устойчивых гелофитных сообществ шло не семь, а почти 20 лет; насыщение синтаксономического (но не флористического) разнообразия стало ощущаться после 30 лет существования водоема, но оно связано не с сукцессионными процессами, а с установившимся динамическим равновесием в состоянии растительного покрова, при котором слабо сформированные фитоценозы то разрушаются, то восстанавливаются в условиях крайне неустойчивого водного режима. На северном Рыбинском водохранилище на достижение фазы доминирования устойчивых сообществ высокотравных гелофитов потребовалось целых 35 лет, но с их появлением стали развиваться процессы заболачивания, хотя, в отличие от Ивановского водохранилища, здесь образуются не сплавины, а осоковые, осоково-хвощевые и манниковые топи, которые через 15–20 лет переходят в заболоченный, сырлуговой или закустаренный берег; одновременно идет экспансия водных и прибрежно-водных растений на новые мелководные участки; увеличение синтаксономического, как и флористического, разнообразия при этом весьма незначительное, поэтому растительный покров Рыбинского водохранилища, как и Куйбышевского, на котором заболачивания нет до сих пор, еще очень долго будет находиться в «молодом», слабо развитом состоянии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белавская А.П. Береговая и водная растительность Куйбышевского водохранилища в первый год после затопления // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1958. № 2. С. 7–10.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Богачев В.К. Формирование водной растительности в Рыбинском водохранилище // Уч. зап. Ярослав. пед. ин-та. 1952. Вып. 14 (24). С. 3–106.
- Буторин Н.В., Выхристюк М.М. Гидрологический режим // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 13–46.
- Голубева И.Д. Формирование растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1973. 20 с.
- Голубева И.Д. Некоторые закономерности формирования растительности на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 32. С. 15–17.
- Голубева И.Д. Зарастание мелководий Куйбышевского водохранилища в районе Сараловского участка Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. заповедника. Казань, 1977. Вып. 3. С. 122–131.

- Голубева И.Д., Папченков В.Г., Шпак Т.Л. Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Казань, 1990. Ч. 1. 81 с. Ч. 2. 128 с.
- Калинина А.В. Первые стадии зарастания мелководий Московского моря // Сов. ботаника. 1945. Т. 13. № 4. С. 24–38.
- Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 14 с.
- Лисицына Л.И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 3–49.
- Литвинов А.С., Законнова А.В., Рошупко В.Ф. Общие сведения о водохранилищах // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 5–7.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Водный баланс, водообмен, уровень // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 7–11.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 24 с.
- Ляшенко Г.Ф. Динамика высшей водной растительности Рыбинского водохранилища // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 12. С. 106–111.
- Мельникова Г.Л. Исследование режима мелководий равнинных водохранилищ лесной зоны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 21 с.
- Папченков В.Г. Водохранилища и проблемы флористического разнообразия // Биотехноэкологические проблемы бассейна Верхней Волги. Ярославль, 1998. С. 49–52.
- Папченков В.Г. Список флоры сосудистых растений водоемов и водотоков бассейна Верхней и Средней Волги // Каталог водных организмов бассейна Волги. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод РАН, 2000. С. 134–165.
- Папченков В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001а. 214 с.
- Папченков В.Г. Растительный покров Ивановского и Горьковского водохранилищ // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001б. С. 151–157.
- Потапов А.А. Распределение водных растений в заливах Ивановского и Истринского водохранилищ в зависимости от состава воды и донных отложений // Строительство водохранилищ и проблема малярии. М.: Медгиз, 1954. С. 40–64.
- Потапов А.А. Зарастание водохранилищ при различном режиме уровня // Ботан. журн. 1959. Т. 44. № 9. С. 1271–1278.
- Экзерцев В.А. Продукция прибрежно-водной растительности Ивановского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, М., 1958. № 1. С. 19–21.
- Экзерцев В.А. Некоторые закономерности в распределении зарослей гигрофитов на мелководьях Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, М., 1959. №4. С. 14–16.
- Экзерцев В.А. Зарастание литорали волжских водохранилищ // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963а. С. 15–29.
- Экзерцев В.А. Формирование растительности зоны временного затопления Куйбышевского водохранилища // Матер. I науч.-тех. совещ. по изуч. Куйбыш. водохранилища. Куйбышев, 1963б. Вып. 3. С. 133–135.
- Экзерцев В.А. Флора Ивановского водохранилища // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 104–142.
- Экзерцев В.А. Растительность Ивановского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 75–95.

- Экзерцев В.А. О растительности Куйбышевского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 19. С. 18–21.
- Экзерцев В.А. Гидрофильная растительность // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. С. 111–119.
- Экзерцев В.А., Белавская А.П., Кутова Т.Н. Некоторые данные о растительности волжских водохранилищ // Матер. Первой конф. по изуч. водоемов бассейна Волги. «Волга-1». Куйбышев, 1971. С. 116–120.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И. Растительность Ивановского водохранилища и влияние на нее подогретых вод Конаковской ГРЭС // Экология водных организмов водохранилищ–охладителей. Л.: Наука, 1975. С. 198–210.
- Экзерцев В.А., Лисицына Л.И., Довбня И.В. Сукцессии гидрофильной растительности в литорали Ивановского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 120–132.
- Экзерцев В.А., Мишулина Г.С. О заболачивании мелководий Ивановского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 32. С. 21–25.
- Экзерцев В.А., Солнцева И.О. Экологические ряды ассоциаций верховий Шешинского плеса Ивановского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1962. № 13. С. 6–10.
- Экзерцев В.А., Трифонова Н.А. О связи некоторых растительных группировок с Ивановского водохранилища с элементами окружающей среды // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М., 1959. № 4. С. 17–20.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. Продукция макрофитов в заливах Ивановского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1962. № 12. С. 11–15.
- Экзерцев В.А., Экзерцева В.В. К изучению флоры Ивановского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 6–10.

ФАУНА КОНХОСТРАК (CRUSTACEA: CONCHOSTRACA)
БАССЕЙНА р. ВОЛГИ

Конхостраки или раковинные рачки — древняя группа пресноводных животных, известная с нижнего девона. Ее представители, как и другие листоногие раки (голые жаброноги и щитни), считаются наиболее примитивными по организации среди ракообразных. Конхостраки относятся к одной из наименее изученных групп водных беспозвоночных, что объясняется спорадичностью попадания рачков, их относительной редкостью, а также малой изученностью населяемых ими биотопов.

Временные и небольшие постоянные водоемы, в которых обитают конхостраки, наиболее уязвимы, по сравнению с другими водоемами, при антропогенном воздействии. В странах с высокой степенью освоения природных ландшафтов в последние десятилетия отмечено резкое сокращение ареалов этих животных, превращение их из сплошных в пятнистые. Иногда констатируется исчезновение отдельных видов из состава фауны (Hodl, Eder, 1996). Представители этой группы занесены в Красную книгу Германии (Herbst, 1982), некоторые виды включены в списки редких видов животных ряда стран Западной Европы, предложены меры по их охране (Hodl, 1994).

Конхостраки России и сопредельных территорий изучены недостаточно. До сих пор неясен видовой состав их фауны, нет информации об ареалах отдельных видов и их биотопическом распределении. Отсутствуют обобщенные сведения и о фауне рачков в водоемах бассейна р. Волги, что связано с единичными исследованиями конхострак, которые проводились, главным образом, в конце XIX— начале XX столетий (Линко, 1901; Смирнов, 1931, 1936; Sars, 1901; Daday, 1914; Smirnov, 1936), поэтому любая новая информация по указанным вопросам представляет интерес.

В статье приводятся сведения о местонахождениях, ареалах, биотопическом распределении и биологии конхострак волжского бассейна. Используются оригинальные материалы автора по этому региону и имеющиеся литературные сведения, начиная с середины 18-го столетия.

Фауна конхострак бассейна р. Волги представлена следующими видами.

Сем. Cyzicidae Stebbing, 1910

Под *Cyzicus* Audoin, 1834

***C. tetracerus* Krynicki, 1830**

Широко распространен в северной части Палеарктики. Местонахождения вида известны от Венгрии и Австрии до Уссурийского края. Южная граница ареала проходит по территориям Италии и Испании. Обычен в степных, лесостепных и лесных зонах Евразии. Чем дальше на север, тем реже встречается в водоемах. Самая северная находка вида — водоемы на юге п-ова Ямал в Азии (Добрынина, 2001).

Местонахождения в бассейне р. Волги. **Окрестности г. Волгограда:** временный водоем поймы р. Волги, 10.06.1978 г. (коллекция автора). **Саратовская обл.:** пойменные водоемы р. Волги (Мейснер, 1908); там же, июнь 1912 г. (Раушенбах, Бенинг, 1912); пойменный водоем в окрестностях г. Саратова, 22.04.1912 г. (Раушенбах, Бенинг, 1912). **Самарская обл.:** побережье оз. Елгуши около г. Сызрани, июнь 1921 г. (Бенинг, 1921б); пойменный водоем р. Волги у д. Ивановка, 14.06.1913 г.; временный водоем в устье р. Самары, 14.05.1921 г.; небольшой водоем около ручья Моховая на правом берегу р. Самары, 14.06, 20.06.1913 г.; пойменный водоем р. Большой Иргиз (Бенинг, 1926). **Татарстан:** пойменные водоемы р. Волги (коллекция автора). **Кировская обл.:** лесной водоем около р. Вятка в 2 км от пос. Мамлыж, 09.06.1991 (сборы автора); пойменный водоем р. Шошма, конец апреля 1901 г. (Зернов, 1901). **Рязанская обл.:** территория Окского гос. заповедника, небольшое лесное оз. Большие сады, 12.06.1985 г. (коллекция автора, сборы Н.В. Вехова), 08.06–10.06.1988 г. (сборы автора); левый берег р. Пра, лужа на лугу около урочища «Белый яр», 23.05.1985 г. (коллекция автора, сборы Н.В. Вехова). **Московская обл.:** временные водоемы в окрестностях г. Москвы (Криницкий, 1830; Grube, 1865; Dwigubsky, 1892); мелиоративная канава на высоком участке поймы р. Москвы около д. Исаково, 07.05.1990 г. (коллекция автора, сборы Н.В. Вехова). **Владимирская обл.:** пойменные водоемы р. Оки около г. Мурома (Бенинг, 1921а; Смирнов, 1928). **Г. Тверь:** пойма р. Волги, пруд в березовой роще, 29.06.1987 г. (коллекция автора, сборы Н.В. Вехова). **Окрестности г. Ярославля:** временные водоемы (Лепнева, 1916); лужи у Верхнего о-ва (Грезе, 1929); пруд в черте города, 05.06.1993 г. (коллекция автора, сборы Н.В. Вехова).

Род *Eocyclus* Daday, 1914

E. orientalis Daday, 1914

До 60-х годов XX столетия *E. orientalis* относился к очень редким и эндемичным видам Юго-Западной Азии, предпочитающим аридные и полуаридные ландшафты. Ареал распространения от 19° с. ш. до 42° 30' с. ш. и от 48° в. д. до 76° в. д. Были известны следующие его местонахождения: Иран, восточная часть провинции Хорасан; Китай, окрестности г. Кашгар; Узбекистан, окрестности г. Нукуса; Индия, окрестности г.

Бомбей; Азербайджан, низовье р. Куры и окрестности г. Сабирабад (Daday, 1914). За последние 30 лет зафиксировано появление *E. orientalis* в полупустынной и степной зонах Восточной Европы. В Западной Европе вид не обнаружен.

Местонахождения в бассейне р. Волги. **Астраханская обл.**: пруды и временные водоемы на территории Александровского осетрового рыбозавода, 02.06.1975 г., июнь 1979 г. (сборы автора). **Волгоградская обл.**: пруд рыбхоза «Ергенинский», 22.06.1976 г. (коллекция автора, сборы В.В. Смолина); окрестности г. Волгограда, временный водоем, 15.06.1972 г. (коллекция автора).

Род *Caenestheria* Daday, 1914

***Caenestheria* sp.**

Местонахождения в бассейне р. Волги. **Астраханская обл.**: пруды Икрянинского рыбозавода, 04.05.1978 г.; пруды Александровского осетрового рыбозавода, 06.05–17.05.1978 г.; пруды Бертюльского рыбозавода, 04.05.1978 г. (сборы автора); временные водоемы Астраханского гос. заповедника, июнь 1989 г. (коллекция автора, сборы Г.И. Маркевича).

Сем. Leptestheriidae Daday, 1923

Род *Leptestheria* Sars, 1898

***L. dahalacensis* (Ruppel, 1837)**

Массовый вид пустынных, полупустынных и степных водоемов Центральной Азии и Центральной и Южной Европы. До 60-х годов XX столетия считался редким в Восточной Европе. Были известны лишь несколько местонахождений вида на Кавказе (Zograf, 1907; Ter-poghossian, 1937) и одно в Саратовской обл. (Daday, 1923). За последние 40 лет зафиксировано появление *L. dahalacensis* в Восточной Европе в водоемах степной и лесостепной зон России, Украины и Молдавии, в Западной Европе — в водоемах Бельгии (Brendock et al., 1989), Югославии (Marincek, Petrov, 1991) и Франции (Nourisson, Thiery, 1988).

Местонахождения в бассейне р. Волги. **Астраханская обл.**: временный водоем около пос. Труд–Фронт, 30.05.1978 г. (сборы автора); пруды Александровского осетрового рыбозавода, 04.05.1978 г. (сборы автора); пойменный водоем около с. Обжорово, 15.06.1977 г. (сборы автора); временные водоемы на территории Астраханского гос. заповедника, 02.06.1984 г. (коллекция автора, сборы Г.И. Маркевича); пойменный водоем в нижней зоне дельты р. Волги, 25.05.1968 г. (коллекция автора); временный водоем в средней зоне дельты р. Волги, 05.06.1975 г. (коллекция автора). **Волгоградская обл.**: пруды Волгоградского рыбноводного завода (Мирошниченко, 1971); временный водоем в окрестностях г. Волгограда (коллекция автора). **Саратов-**

ская обл.: временный водоем в окрестностях г. Саратова (Daday, 1923). **Самарская обл.:** пруды рыбхоза «Сускан», 09.06.1981 г. (коллекция автора, сборы А.И. Козлова). **Рязанская обл.:** пруды рыбхоза «Пара», 23.06.1976 г. (коллекция автора, сборы Л.П. Теличко); там же, 19.06.1988 г. (коллекция автора, сборы Н.В. Вехова). **Московская обл.:** пос. Дмитрово, рыбоводные пруды, июнь 1981 г. (коллекция автора, сборы Л.П. Теличко).

Сем. Limnadiidae Burmeister, 1843

Род *Limnadia* Brongniart, 1820

***L. lenticularis* (Linnaeus, 1761)**

Голарктический вид, распространен по всей Западной Европе (Brtek, Thiery, 1995; Franzen, 1996). В Восточной Европе встречается очень редко и непостоянно, иногда пропадает на несколько лет.

В бассейне р. Волги известно только одно местонахождение вида:

Астраханская обл., дельта Волги, временные водоемы Астраханского гос. заповедника, 02.06–05.06.1984 г. (коллекция автора, сборы Г.И. Маркевича).

Сем. Lynceidae Stebbing, 1902

Род *Lynceus* Muller, 1776

***L. brachyurus* O. F. Muller, 1776**

Широко распространен в Голарктике. Южная граница ареала — степные районы, обычен в водоемах лесной зоны, отмечен по всему северу России, за исключением зоны полярных пустынь. Предпочитает водоемы, приуроченные к дельтам крупных рек. В тундровых водоемах, по сравнению с более южными, встречается значительно реже.

Местонахождения в бассейне р. Волги. **Окрестности г. Саратова:** водоемы на о. Зеленый (Мейснер, 1906); пойменный водоем р. Волги (Раушенбах, Бенинг, 1912; Бенинг, 1921a); пойменное озеро у левого берега средней части р. Сазанка (Бенинг, 1921b); временный пойменный водоем р. Волги, 22.06.1912 г. (Раушенбах, Бенинг, 1912). **Самарская обл.:** небольшой водоем в устье р. Самары, 14.06–20.06.1913 г. (Behning, 1912). **Татарстан:** временные водоемы в окрестностях г. Казани, июнь 1898 г. (Daday, 1901); лужи в пойме р. Свияга, 04.06.1976 г. (коллекция автора). **Кировская обл.:** водоемы бассейна рек Шошма и Вятка (Зернов, 1901); временный водоем по дороге Яранск — Тужа около пос. Мамлыж, 07.06.1991 г. (сборы автора); лесная лужа около р. Вятка, 09.06.1991 г. (сборы автора). **Рязанская обл.:** Окский гос. заповедник, лужа на лугу бассейна р. Пра близ урочища «Белый яр», 23.05.1986 г.; лесное оз. Толпега в 0.5 км от р. Пра, 30.05–6.06.1986 г.; временный водоем около оз. Толпега, 08.06.1986 г. (сборы автора). Временный водоем в окрестностях г. Рязани (Яшнов, 1929). **Московская обл.:** водоемы в окрестностях г. Москвы (Корчагин, 1887; Zograf, 1907; Dwigubsky, 1892).

Владимирская обл.: небольшое озеро поймы р. Оки около г. Муром, 13.06.1918 г.; пойменные и внепойменные лужи в окрестностях г. Мурома (Бенинг, 1921а); постоянный водоем на берегу Липинского залива р. Оки, 30.06.1918 г.; полыйный водоем р. Илемна, 09.05.1914 г.; мелкие постоянные водоемы на берегу р. Илемна, 15.05, 19.05.1920 г. (Бенинг, 1921а); лужа в пойме р. Клязьмы около г. Гороховец, 05.06.1977 г. (сборы автора); пойменный водоем р. Уводь около г. Ковров, 05.06.1977 г. (сборы автора). **Ивановская обл.:** ямы и каналы около берега р. Уводь; лужа в окрестностях г. Гаврилов Посад, 09.06.1977 г.; лесная лужа в 5 км от р. Нерль, 08.06.1977 г.; полыйный водоем р. Нерль, 08.06.1977 г.; лужа в окрестностях г. Шуя, 04.06.1977 г. (сборы автора). **Костромская обл.:** полыйные водоемы р. Волги в окрестностях г. Костромы (Дексбах, 1921). **Ярославская обл.:** окрестности г. Ярославля, временные водоемы (Лепнева, 1916, 1921); лужи у Верхнего о-ва, май–июнь 1924–1928 гг. (Грезе, 1929). Прибрежье Рыбинского водохранилища, май–июнь 1975–1978 гг.; Рыбинское водохранилище, водоем на о. Зеленый около пос. Борок, 24.06.1988 г.; лужа у д. Постыльцево, 25.05–01.06.1977 г.; лужи у деревень Заломы, Григорево, Сысоево, 30.05–22.06.1975 г.; временный водоем на границе Некоузского и Брейтовского р-нов, 30.05.1975 г.; небольшой пруд у д. Лацкое, 01.06.1977 г.; канава у д. Кононово по дороге Рыбинск — Углич, 14.06.1976 г.; временный водоем в окрестностях г. Углич, 14.06.1976 г. (сборы автора). **Тверская обл.:** прибрежье Угличского водохранилища около г. Калязин, 06.06.1976 г.; канава около д. Семиндеево по дороге Углич — Кашин, 12.06.1976 г.; лужа у д. Юркино по дороге Кашин — Бежецк, 12.06.1976 г.; пойменный водоем р. Кашинка около д. Кесова Гора, 12.06.1976 г.; водоем около р. Молога в окрестностях г. Бежецк, 12.06.1976 г.; небольшой пруд по дороге Бежецк — Максатиха, 11.06.1976 г.; временный водоем около д. Максатиха, 11.06.1976 г.; пойменный водоем р. Рени, 09.06.1976 г.; пруд у д. Иваново по дороге Красный Холм — Весьегонск, 08.06.1976 г.; лужа в окрестностях г. Весьегонск, 08.06.1976 г. (сборы автора). **Новгородская обл.:** пойменный водоем р. Молога около г. Пестово, 09.06.1976 г. (сборы автора). **Вологодская обл.:** пойменный водоем р. Молога около г. Устюжна, 09.06.1976 г. (сборы автора).

Таким образом, фауна конхострак бассейна р. Волги представлена шестью видами из четырех семейств, что составляет 30% фауны конхострак России и сопредельных территорий или 75% фауны Восточной Европы (Добрынина, 1995).

В полуаридной и степной зонах волжского бассейна (Астраханская, Волгоградская, Саратовская обл.) обитают все выявленные виды. Чаше других и в массовых количествах встречаются южные формы:

Leptestheria dahalacensis и *Eocycticus orientalis*. Редкая для Восточной Европы *Limnadia lenticularis*, а также *Caenestheria* sp. отмечены только в дельте р. Волги. Широко распространенные в Евразии *Cyzicus tetracerus* и *Lynceus brachyurus* присутствуют в степной зоне только в Саратовской обл., которую, очевидно, можно считать южной границей ареалов этих видов в рассматриваемом регионе.

Состав конхострак лесостепной (Самарская обл., Татарстан) и лесной (Кировская, Ивановская, Владимирская, Рязанская, Московская области) зон одинаков и представлен тремя видами: *Lynceus brachyurus*, *Cyzicus tetracerus*, *Leptestheria dahalacensis*. По встречаемости доминирующее положение, особенно в лесной зоне, занимает *Lynceus brachyurus*, обитая в самых разнообразных временных и небольших постоянных водоемах. Несколько реже встречается *Cyzicus tetracerus*, отдающий предпочтение полноводным и небольшим постоянным водоемам.

Leptestheria dahalacensis считалась редким видом в Восточной Европе в первой половине XX столетия. Расширение ареала этого вида началось с 60-х годов и было связано с разведением рыбы по всему югу России. Изначально *L. dahalacensis* появилась в рыбоводных прудах Краснодарского края, Ростовской и Волгоградской областей, куда она попала из рыбопитомников Кавказа и Закавказья. В последующие годы вид интенсивно интродуцировался в водоемы искусственного (рыбоводные пруды, рисовые поля) и естественного происхождения полуаридной и степной зон России (Dobrynina, 2000). В 70–80-е годы наблюдалось расширение ареала *L. dahalacensis* на север: пруды рыбхозов «Сускан» (Самарская обл.), «Пара» (Рязанская обл.), пос. Дмитрово (Московская обл.). В настоящее время местонахождение *L. dahalacensis* в Московской обл. (56° с. ш.) — самое северное из известных для вида. По сравнению с южными водоемами, интродукция *L. dahalacensis* в естественные водоемы лесной зоны не произошла. Аналогичным путем (вместе с рыбопосадочным материалом) распространялся на юге России и центрально-западноазиатский вид *Eocycticus orientalis*, отмечавшийся до 60-х годов только в Средней Азии и Закавказье (низовье р. Куры). За последующие десятилетия северная граница ареала *E. orientalis* расширилась с 42°30' с. ш. (бассейн р. Амударьи) до 48° с. ш. (Волгоградская обл.). В отличие от *Leptestheria dahalacensis*, вселение *Eocycticus orientalis* в более северные водоемы степной и лесостепной зон не зарегистрировано.

Фауна конхострак таежной зоны (Костромская, Тверская, Ярославская, Вологодская области) самая бедная и представлена двумя видами: *Lynceus brachyurus* и *Cyzicus tetracerus*. Как и в лесной зоне, по встречаемости доминирует *Lynceus brachyurus*, местонахождения *Cyzicus tetracerus* редкие и отмечены только в Ярославской и Тверской областях

Для конхострак, выявленных на исследованной территории, характерно сходное биотопическое распределение. Все виды живут, в основном, в эфемерных водоемах разного типа, несколько реже встречаются в мелких постоянных водоемах, глубиной не более 2 м и промерзающих зимой до дна, еще реже — в прибрежной зоне крупных постоянных водоемов.

В южных районах *Leptestheria dahalacensis*, *Eocycticus orientalis* и *Caenestheria* sp. часто обитают в мальковых прудах рыбхозов (Добрынина, Братчик, 1989б). Их численность в прудах бывает настолько высока, что условия выращивания молоди ценных промысловых рыб заметно ухудшаются (Алексеев, 1965; Аскеров, Сидоров, 1964; Мирошниченко, 1971). Науплии и рачки первых постларвальных стадий распределяются по всей толще воды в водоеме. По мере роста они опускаются в придонный слой, и к концу онтогенеза около 90% животных концентрируется у дна (Добрынина, Братчик, 1988). Из-за их активности в придонном слое взмучиваются мелкие фракции грунта, прозрачность воды существенно снижается, это препятствует развитию фитопланктона и рачков-фильтраторов, приводит к засорению жаберного аппарата рыб. Значительно уменьшается содержание кислорода в воде, иногда наблюдаются заморные явления, что негативно сказывается на выращивании молоди рыб.

Рачки моноцикличны. Весной после заполнения водоема водой из покоящихся перезимовавших яиц появляются личинки. В лесной зоне науплии *Lynceus brachyurus* и *Cyzicus tetracerus* начинают вылупляться уже при температуре воды 1–4 °С, когда водоемы еще частично покрыты льдом (Монаков, Добрынина, 1977). Пройдя сложное развитие, конхостраки становятся половозрелыми через 1.5–2 мес в зависимости от температурного режима в водоеме. У южных форм *Leptestheria dahalacensis* и *Eocycticus orientalis* выклев рачков из яиц начинается при температуре воды > 10 °С, наиболее оптимальный диапазон для вылупления и дальнейшего развития составляет 20–30 °С (Добрынина, Братчик, 1989 а), взрослыми рачки становятся примерно через 3 нед. После достижения половозрелости линьки и рост взрослых особей, за исключением *Lynceus brachyurus*, продолжают до конца жизни. Каждая самка откладывает несколько порций яиц, иногда до десяти. Плодовитость самок этой группы очень высокая по сравнению с таковой других ракообразных и может колебаться у одного вида от нескольких десятков до более 1 тыс. яиц в кладке (Добрынина, 1993).

Продолжительность жизни конхострак часто зависит от времени существования водоема. При оптимальных условиях она составляет от 1.5–2 мес в южных водоемах и до 3.5–4.5 мес в северных. Все остальное время года популяции представлены покоящимися яйцами, которые вы-

носят сильное высушивание и промораживание (Добрынина, 1993). Высокий репродуктивный потенциал конхострак позволяет популяции избежать катастрофы в засушливый последующий год или годы, когда не достигнувшие половозрелости рачки могут погибнуть. Наличие покоящихся яиц, для которых характерен длительный ангидробиоз, также помогает конхостракам выжить в экстремальных условиях, избавиться от конкурентов и хищников, не способных существовать в осушаемых биотопах, и расселиться через воздушную среду в другие водоемы.

Таким образом, в бассейне р. Волги обнаружено 6 видов конхострак: *Cyzicus tetracerus*, *Eocyclus orientalis*, *Caenestheria* sp. (сем. Cyziciidae), *Leptestheria dahalacensis* (сем. Leptestheriidae), *Limnadia lenticularis* (сем. Limnadiidae), *Lynceus brachyurus* (сем. Lynceidae). Степная зона исследованного региона представлена всеми выявленными видами. Чем дальше на север, тем беднее видовой состав конхострак, самая бедная — таежная зона, в ней отмечены только *Cyzicus tetracerus* и *Lynceus brachyurus*. За последние десятилетия зафиксировано вселение представителя аридной и полуаридной зон Азии *Eocyclus orientalis* в водоемы степной зоны бассейна р. Волги и представителя полуаридной и степной зон Евразии *Leptestheria dahalacensis* в водоемы лесной зоны.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев Н.К. Биоценотическое значение листоногих ракообразных в рыболовных прудах // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. № 1. С. 173–177.
- Аскеров М.К., Сидоров П.А. Биология листоногих раков в прудах осетровых рыбодоводных заводов и борьба с ними // Тр. Азерб. науч.-иссл. рыбодов. лаб. 1964. Т. 4. № 1. С. 83–97.
- Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне придаточных систем реки Волги. II. Материалы по гидрофауне реки Оки. 2. Заметка о ракообразных бассейна реки Оки у г. Муром // Раб. Окск. биол. ст. 1921а. Т. 1. № 2–3. С. 95–117.
- Бенинг А.Л. О гидрофауне «озера» Елгуши, Сызранского у., Симбирской губ. // Раб. Волж. биол. ст. 1921б. Т. 6. № 3. С. 193–195.
- Бенинг А.Л. Планктон реки Самара // Раб. Волж. биол. ст. 1926. Т. 9. № 1–2. С. 71–112.
- Грезе Б.С. К биологии мелких периодических водоемов // Рус. гидробиол. журн. 1929. Т. 8. Вып. 1–3. С. 38–49.
- Дексбах Н.К. Материалы по фауне Cladocera бассейна реки Волги // Раб. Волж. биол. ст. 1921. Т. 6. № 1. С. 1–11.
- Добрынина Т.И. Репродуктивные возможности ракообразных отр. Conchostraca // Пресноводные беспозвоночные: биология, систематика, эволюция. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 78–91.
- Добрынина Т.И. Подотряд Conchostraca. Ключ для определения семейств, родов, видов // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: Зоол. ин-т, 1995. С. 30–32.

- Добрынина Т.И. О нахождении редких и малоизвестных конхострак рода *Caenestheria* (Crustacea, Conchostraca) в водоемах Западной Сибири // Экология, био-разнообразие и систематика водных беспозвоночных. Борок, 2001. Ч. 2. С. 102–122. Деп. в ВИНТИ. 6.03.2001, № 665–В2001.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Распределение листоногих раков в водоеме в процессе онтогенеза // Экология и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1988. С. 54–76. Деп. в ВИНТИ. 2.10.1988, № 7151–В88.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Влияние температуры на эмбриональное разви-тие *Eosyzicus orientalis* Daday (Branchiopoda, Conchostraca) // Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л.: Наука, 1989а. С. 144–150.
- Добрынина Т.И., Братчик Р.Я. Листоногие раки (Conchostraca) рыбководных хозяйств СССР // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989б. № 83. С. 48–51.
- Зернов С.А. Заметки о животном планктоне рек Шошмы и Вятки Мамлыжско-го уезда Вятской губернии // Изв. Имп. об-ва любит. естеств., антропол. и этногр. 1901. Т. 3. № 2. С. 1–12.
- Корчагин А.Н. Фауна московских окрестностей. I. Ракообразные // Изв. Имп. об-ва любит. естеств., антропол. и этногр. 1887. Т. 52. № 2. С. 1–32.
- Криницкий И. О лимнадиях // Указатель открытий по физике, химии, естест-венной истории и технологии, издаваемый Николаем Щегловым. 1830. Т. 7. Ч. 2. С. 197–198.
- Лепнева С.Г. Очерки из жизни пресных вод. Ярославль, 1916. 173 с.
- Лепнева С.Г. Euphylloroda в окрестностях Ярославля // Тр. Ярослав. естест-венно-историч. об-ва. 1921. Т. 3. Вып. 1. С. 122–123.
- Линко А.К. Материалы по фауне Phyllopoda Европейской России // Тр. С.–Петербург. об-ва естествоиспыт. 1901. Т. 31. С. 65–80.
- Мейснер В.И. Отчет о деятельности Волжской биологической станции за 1905 год // Раб. Волж. биол. ст. 1906. Т. 3. № 1. С. 1–53.
- Мейснер В.И. Отчет о деятельности Волжской биологической станции за 1907 год // Раб. Волж. биол. ст. 1908. Т. 3. № 4. С. 1–104.
- Мирошниченко М.П. Листоногие раки в прудах Волгоградского рыбозавода // Тр. Волгогр. отд. НИИ оз. и реч. рыб. х-ва. 1971. Т. 5. С. 210–225.
- Монаков А.В., Добрынина Т.И. Постэмбриональное развитие *Lynceus brachyurus* (Conchostraca) // Зоол. журн. 1977. Т. 56. № 12. С. 1877–1880.
- Раушенбах В.А., Бенинг А.Л. Заметка о зимнем планктоне реки Волги под Са-ратовом // Раб. Волж. биол. ст. 1912. Т. 4. № 1. С. 1–56.
- Смирнов С.С. К фауне Phyllopoda окрестностей г. Муром // Раб. Окск. биол. ст. 1928. Т. 5. № 2–3. С. 117–124.
- Смирнов С.С. Научные результаты Дальневосточной гидрофаунистической экспедиции Зоологического музея в 1927 г. III. (Crustacea, Phyllopoda, Conchostraca) // Ежегодник Зоол. музея АН СССР. СПб., 1931. Т. 31. Вып. 3–4. С. 441–447.
- Смирнов С.С. Phyllopoda Арктики // Тр. Аркт. ин-та. 1936. Т. 51. С. 1–93.
- Яшнов В.А. Euphylloroda Мещерской низменности, Рязанской губернии // Тр. Косин. биол. ст. 1929. Вып. 9. С. 25–28.
- Behning A. Studien über die vergleichende Morphologie sowie über temporale und Lokolviation der Phyllopode-Extremitäten // Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrographie. Biol. Suppl. 1912. Bd 4. H. 1. S. 1–70.

- Brendock L., Goddeeris B., Martens K. *Leptestheria dahalacensis* (Ruppel, 1837), a conchostracan new for the Belgium fauna // Bull. Inst. Sci. Natur. Belg. Biol. 1989. V. 59. P. 59–62.
- Brtek J., Thiery A. The geographic distribution of the european branchiopods (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) // Hydrobiol. 1995. V. 298. ' 1–3. P. 263–280.
- Daday E. Mikroskopische süsswasserthiere aus Deutsch-Neu-Guinea // Term. rajz. Fuz. 1901. Bd 24. S. 1–15.
- Daday E. Monographie systematique des Phyllopodes Conchostraces // Ann. Sci. natur. Zool. et Biol. anim. 1914. Ser. 9. T. 20. S. 39–330.
- Daday E. Monographie systematique des Phyllopodes Conchostraces // Annls. Sci. nat. Zool. 1923. Ser. 10. T. 6. S. 255–386.
- Dobrytnina T. Distribution patterns of *Leptestheria dahalacensis* (Crustacea, Conchostraca) in the European part of Russia // Aslo. Copenhagen: Amer. Soc. Limnol., Oceanogr., 2000. SS21–p01.
- Dwigubsky I. Primitiae Faunae Mosquensis 1802 // Опыт каталога представителей московской фауны. М., 1892. Изд. 2–е. 123 с.
- Franzen A. Branchiopod crustaceans in the temporary waters of Fennoscandia // Mem. Soc. fauna et flora fenn. 1996. V. 72. ' 2. P. 37–46.
- Grube E. Über die Gattungen *Estheria* und *Limnadia* und einen neuen *Apus* // Arch. fur. Naturg. 1865. Bd 31. S. 203–283.
- Herbst H.-V. Deutsche existenzbedrohte Branchiopoda und Copepoda (Crustacea) // Arch. Hydrobiol. 1982. Bd 95. S. 107–114.
- Hodl W. Seltene Urzeitkebse an der March // Aguarien–Terrarien. 1994. Bd 47. H. 4. S. 244–250.
- Hodl W., Eder E. Rediscovery of *Leptestheria dahalacensis* and *Eoleptestheria ticinensis* (Crustacea: Branchiopoda: Spinicaudata): An overview on presence and conservation of clam shrimps in Austria // Hydrobiol. 1996. V. 318. ' 3. P. 203–206.
- Marincek M., Petrov B. A review of the Conchostraca (Crustacea) of Jugoslavia // Hydrobiol. 1991. V. 212. ' 3. P. 273–282.
- Nourisson M., Thiery A. Crustaces Branchiopodes (Anostraces, Notostraces, Conchostraces) // Bull. mens. linn. Lion. 1988. V. 57. ' 3–4. P. 75–135.
- Sars G. On the Crustacean Fauna of Central Asia. Part 1. Amphypoda and Phyllopoda // Ежегодник Зоол. музея Акад. наук. СПб., 1901. Т. 6. С. 1–35.
- Smimov S. Zweiter Beitrag zur Phyllopoden-fauna Transkaukasiens // Zool. Anz. 1936. Bd 113. H. 11/12. S. 311–320.
- Ter-poghossian A. Zur Euphyllipoden und Cladoceren Fauna von Armenien // Arch. Hydrobiol. 1937. Bd 31. S. 133–140.
- Zograf N. Phyllopodenstudien // Z. Wiss. Zool. 1907. Bd 86. S. 1–48.

И.К. Ривьер

**ПЕЛАГИЧЕСКИЕ CLADOCERA РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА:
ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ ОЧЕРК**

К пелагическим ветвистоусым, населяющим открытые участки Рыбинского водохранилища, относятся лимнофилы, принадлежащие к семи семействам. Кроме этих типичных озерных пелагических видов, в экологическую группу ветвистоусых, обитателей открытых пространств, включен *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785) (Chydoridae), как непременно присутствующий в пелагиали, особенно в период развития синезеленых водорослей.

В открытой акватории Рыбинского водохранилища, а это Главный плес и прилегающие к нему нижние участки речных плесов, к ветвистоусым обитателям пелагиали относятся следующие виды.

Отр. Cladocera (Milne-Edwards, 1840) Calman, 1909

Сем. Leptodoridae Lilljeb., 1861

Род *Leptodora* Lilljeb., 1861

1. *L. kindti* (Focke, 1844)

Сем. Sididae (Baird, 1850) Sars, 1865

Род *Limnosida* Sars, 1865

2. *L. frontosa* Sars, 1862

Род *Diaphanosoma* Fischer, 1850

3. *D. brachiurum* (Lievin, 1848) emend. Negrea, 1983

Сем. Holopedidae Sars, 1863

Род *Holopedium* Zaddach, 1855

4. *H. gibberum* Zaddach, 1855

Сем. Daphniidae (Straus, 1820) Sars, 1865

Род *Daphnia* O.F. Müller, 1785

Подрод *Daphnia* (O.F. Müller, 1785) emend Johnson, 1952

5. *D. (D.) longispina* O.F. Müller, 1785

6. *D. (D.) galeata* Sars, 1864, emend Richard, 1896, Brooks, 1957

7. *D. (D.) hyalina* Leydig, 1860

8. *D. (D.) cucullata* Sars, 1862

9. *D. (D.) cristata* Sars, 1862
10. *D. (D.) longiremis* Sars, 1862

Сем. Bosminidae (Baird, 1845) Sars, 1865

Род *Bosmina* Baird, 1845

Подрод *Bosmina* Baird, 1845

11. *B. (B.) longirostris* (O.F. Müller, 1785)
Подрод *Eubosmina* Seligo, 1900
12. *B. (E.) longispina* Leydig, 1860
13. *B. (E.) coregoni* Baird, 1857
14. *B. (E.) crassicornis* P.E. Müller, 1785
15. *B. obtusirostris* Sars, 1862

Сем. Chydoridae Stebbing, 1902

Род *Chydorus* Leach, 1816

16. *C. sphaericus* (O.F. Müller, 1785) emend. Frey, 1980

Сем. Cercopagidae Morduckhai-Boltovskoi, 1968

Род *Bythotrephes* Leydig, 1860

17. *B. longimanus* Leydig, 1860

Обитающие в Рыбинском водохранилище ветвистоусые принадлежат к нескольким фаунистическим регионам (Hrbacek et al., 1978). *Limnospina* распространена от тундровых озер до водоемов Средневолжского региона. *Holopedium* имеет меньший ареал. Наиболее широко встречается *Diaphanosoma brachyurum*, заселяющая различные озера Европейской России. Виды дафний с северным распределением (*Daphnia cristata* и *D. longiremis*) имеют значительные различия в величине ареала: *D. cristata* распространена от озер Карелии, Онежского и Ладожского до Средней Волги, тогда как *D. longiremis* в них не обнаружена; южная граница ее распределения — Верхняя Волга, включая Горьковское водохранилище. *D. longispina*, *D. hyalina* и *D. cucullata* отмечены в водоемах Европейской России, в том числе в Прикаспийском, Черноморско-Азовском и Кавказском регионах (Пидгайко, 1984). Распространение *D. galeata* неизвестно, что связано со сложностью определения этого вида и трудностью отличия его от *D. hyalina* и *D. longispina*, особенно в весенний период, когда цикломорфоз у рачков не выражен.

Среди босмин только *Bosmina (Bosmina) longirostris* заселяет самые различные водоемы Европейской России, остальные четыре вида имеют северное распространение, включающее Центральный и Средневолжский регионы.

Chydorus sphaericus, относящийся к эвритопным видам, встречается в самых различных водоемах Европейской России (Смирнов, 1971). *Bythotrephes* — вид северного расселения, однако имеет очень широкий ареал. Он встречается от тундры, где населяет небольшие озера, до водохранилищ Средней Волги, откуда выносятся, проникая в Волгоградское и Цимлянское водохранилища; отмечен в Балтийском море. Отдельные своеобразные популяции битотрефа населяют высокогорные озера Закавказья (Бенинг, 1941).

Leptodora kindti — широко распространенный вид в различных озерных водоемах Европейской России: не указан только для Карпатского региона (Пидгайко, 1984).

Таким образом, большинство видов пелагических ветвистоусых Рыбинского водохранилища имеют северное распределение, и только у четырех видов (*Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* и *Chydorus sphaericus*) значительно более обширные области расселения, простирающиеся до Нижней Волги и Прикаспийского региона.

Виды кладоцер-пелагионтов Рыбинского водохранилища различаются не только ареалами, но и жизненными циклами. Так, в комплекс, функционирующий в подледный период, входят виды северного происхождения (*Daphnia cristata*, *D. longiremis*), а также виды-эврибионты (*Bosmina longirostris* и *Daphnia longispina*), имеющие наиболее широкий ареал (Ривьер, 1986). Большинство остальных видов — летние формы, приуроченные к открытой пелагиали, часть которых размножается в период максимальных температур. Это стенолимнофилы: *Limnospila*, *Daphnia cucullata*, *Bythotrephes*, *Bosmina longispina*, *B. crassicornis*, *B. coregoni*. Большинство видов характерны для α - β -мезосапробной зоны.

Ветвистоусые-пелагионты Рыбинского водохранилища по типу питания распадаются на две группы. Первую, самую многочисленную, составляют фильтраторы, потребители фито-бактериопланктона и детритных частиц, извлекающие пищу из толщи воды: *Diaphanosoma brachyurum*, *Limnospila frontosa*, *Holopedium gibberum*, пять видов дафний, пять видов босмин. *Chydorus*, сидя на пищевом субстрате, сначала соскребает пищевые частицы, а затем, прогоняя их через фильтрационную камеру, отфильтровывает (Смирнов, 1971).

Имеются данные (Крючкова, 1989) о размерах ячеек на фильтрационных конечностях этих ракообразных. Относительно маленькие ячейки у *Daphnia cucullata* и *Chydorus sphaericus* (0.23–0.45 мкм), самые крупные у *Holopedium gibberum* (1.2–3.7), минимальный размер ячейки у *Diaphanosoma brachyurum* (0.16–0.64 мкм). Однако размер потребляемых пищевых частиц лежит в основном в пределах от 10 до 30 мкм (Моныхов, 1998). В водоеме одновременно присутствуют водоросли различ-

ных видов, интенсивно развивающиеся и отмирающие, образующие детритные частицы, покрытые бактериями. Все перечисленное служит пищей ракообразным фильтраторам, образующим первый трофический уровень.

Leptodora и *Bythotrephes* представляют собой хищное звено в рассматриваемой группе и относятся ко второму трофическому уровню.

Накопление знаний по экологии и биологии видов началось одновременно с изучением всего зоопланктона Рыбинского водохранилища с 1946 г. и продолжается до сих пор. Некоторые виды, например *B. longimanus*, изучены особенно подробно (Мордухай-Болтовская, 1957–1960, 1968; Зозуля, 1975–1977, 1978а, б; Ривьер, 1969, 1971, 1977), *Leptodora* (Ривьер, 1971; Кузичкин, 1974, 1975а, б). Другие стали изучаться недавно. Получены первые сведения о динамике и особенностях размножения *Limnospira frontosa* и *Diaphanosoma brachyurum* (Соколова, 2001). Представители рода *Bosmina* изучены как с точки зрения морфологии и систематики, так и экологии и биологии (Семенова, 1968, 1971; Ривьер, 1989). По экологии и биологии остальных видов имеются лишь небольшие отрывочные сведения в общих работах по зоопланктону Рыбинского водохранилища. Особенно нуждаются в специальных исследованиях виды рода *Daphnia* (*D. longispina*, *D. hyalina*, *D. galeata*), известные и традиционные для Рыбинского водохранилища. Летом хорошо различается *D. galeata*. Весной все дафнии могут быть отнесены к одному, двум видам. Трудность их идентификации не позволяет получить данные по биологии, динамике, расселению.

Работа предпринята с целью анализа и обобщения имеющихся сведений по морфологии, экологии и биологии *Cladocera* — пелагиобионтов, а также для привлечения внимания исследователей к неизученным или малоизученным вопросам морфологии, систематики и биологии отдельных видов.

Сем. Leptodoridae Lilljeb., 1861

Leptodora kindti (Focke, 1844)

Leptodora впервые отмечена в 1946 и 1948 гг. при исследованиях зоопланктона Рыбинского водохранилища в Шекснинском и Моложском плесах (Киселева, 1954). Н.М. Воронина (1959) приводит количественные показатели встречаемости и биомассы *Leptodora* в северных плесах в 1952 и 1953 гг. По ее данным видно, что летом роль этого рачка значительно возрастала. Осенью биомасса и значение лептодоры было невелико.

Летом отмечались перемещения *Leptodora* в толще воды. В наибольшем количестве у поверхности *Leptodora* встречены в 23–24 ч,

к утру они уходили вглубь (Мордухай-Болтовская, 1955). В сентябре, при снижении температуры до 11–7 °С, лептодора исчезала из проб (табл. 1).

Таблица 1. Встречаемость и биомасса *Leptodora kindti* в Шекснинском и Моложском отрогах Рыбинского водохранилища в 1952 и 1953 гг.

Период	Моложский плес			Шекснинский плес		
	Встречае- мость, %	Биомасса		Встречае- мость, %	Биомасса	
		г/м ³	% от общей		г/м ³	% от общей
12 V–11 VII 1953 г.	7.4	0.001	2.3	4.2	0.001	0.1
25 VII–18 VIII 1952 г.	71.4	0.06	4.1	41.5	0.03	2.5

Обычно лептодора появляется в Рыбинском водохранилище во второй половине мая, исчезает в конце октября. Максимальной численности (1100–2100 экз./м³) достигает в середине лета (Кузичкин, 1975а, б; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). В конце августа количество партеногенетических самок сокращается, появляются самцы и гамогенетические самки. Количество яиц изменяется в течение сезона от 23 до 7. Наибольшей плодовитостью отличаются самки в конце весны, начале лета. Новорожденный рачок имеет размеры 1.2 мм; весной самки созревают при длине ~5 мм, следующие летние поколения достигают половозрелости при 3.5–4 мм (Ривьер, 1971; Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987). Благодаря относительно большой плодовитости и длительному периоду развития яиц в выводковой сумке (~5 сут при температуре 14–17 °С) (Мордухай-Болтовская, 1959) в популяции всегда присутствует большое количество неполовозрелой молодежи (табл. 2). Такая структура сохраняется в течение июля-начала августа (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1987).

Таблица 2. Соотношение половозрелых и неполовозрелых особей в популяции *Leptodora kindti* в Рыбинском водохранилище

Показатели	Июль			Август
	I декада	II декада	III декада	I декада
Неполовозрелая молодежь, %	84.3	91.3	94.7	90.6
Самки с яйцами и эмбрионами, %	14.7	8.7	5.3	9.4

В августе 1967 г. изучались вертикальные суточные перемещения взрослой лептодоры и новорожденных рачков. При температуре воды в

период исследований 19–20°C только 28% самок имели в выводковых сумках развивающуюся молодь; 72% рачков популяции представляли собой подрастающую молодь в возрасте до 6–10 сут, когда в выводковую сумку поступали первые зародыши. Четкие вертикальные миграции наблюдались только у взрослых половозрелых самок. Отрождение молоди происходило ночью в поверхностном горизонте. Новорожденные рачки держались в основном в поверхностном слое при тихой погоде (Ривьер, 1971).

Leptodora, как крупный рачок, активно потребляется молодью рыб. В июле в пищевом комке сеголетков леща прибрежных вод доля *Leptodora* составляла до 13.3% (Житенева, 1959), тогда как в июле-августе в планктоне ее доля в биомассе составляла 2.5–4.1%.

Limnosida frontosa Sars, 1862

По наблюдениям. Н.М. Ворониной (1959), *L. frontosa* — обычная форма в Моложском и Шекснинском плесах весной. Летом встречаемость и биомасса в Моложском плесе была выше в несколько раз, чем в Шекснинском (табл. 3).

Таблица 3. Встречаемость и биомасса *Limnosida frontosa* в Шекснинском и Моложском отрогах Рыбинского водохранилища в 1952 и 1953 гг.

Период	Моложский плес			Шекснинский плес		
	Встречаемость, %	Биомасса		Встречаемость, %	Биомасса	
		г/м ³	% от общей		г/м ³	% от общей
12 V–11 VII 1953 г.	11.1	0.001	2.3	45.8	0.002	2.6
25 VII–18 VIII 1952 г.	71.4	0.2	13.4	41.5	0.021	1.9

L. frontosa, как крупный, легко определяемый вид, приводится во всех монографиях, где рассматривается зоопланктон Рыбинского водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972; Волга ..., 1978). Однако сведения по его численности, экологии и биологии отсутствуют. Как вид северного происхождения включен в состав «северных вселенцев», распространившихся вплоть до Нижней Волги (Дзюбан, Ривьер, 1976; Волга ..., 1978).

С 1998 г. началось изучение экологии и биологии *L. frontosa* в Рыбинском водохранилище. Были получены новые, ранее неизвестные сведения об этом виде.

Результаты наблюдений с 1956 по 2000 гг. на стандартных станциях показали, что средняя сезонная численность *L. frontosa* изменялась от

1 до 700 экз./м³, биомасса до 0.4 г/м³; максимальная численность 7 тыс. экз./м³, наибольшая биомасса 0.9 г/м³.

Появляется рачок в мае — июне при прогреве Рыбинского водохранилища до 12–13 °С; исчезает в сентябре — начале октября при температуре 10–12 °С. Наибольшая численность наблюдается обычно в августе, но в отдельные годы, — в июне или сентябре; в среднем до 6% численности *Cladocera*.

Максимальное количество яиц — 7; среднее в 1999 г. — 2–3, в 2000 г. — 3–5 (Соколова, 2001). В эти же годы были прослежены различия в структуре популяций в зависимости от прогрева водохранилища. Так, в июне более прохладного 2000 г. популяция *L. frontosa* на 70–80% состояла из взрослых особей первого поколения, вышедших из зимних яиц, а в 1999 г. в это же время шло интенсивное размножение и преобладала новорожденная молодежь — 67–72% (Соколова, 2001).

В экспериментальных условиях (по данным Е.А. Соколовой) у самок *L. frontosa* было по два–три помета. Индивидуальная плодовитость невысокая — до четырех яиц. Рачки давали потомство на шестые сутки после рождения. Новорожденные имели длину 0.7 мм, тогда как максимальный размер взрослой самки всего 1.5 мм (Соколова, 2001). Таким образом, небольшая плодовитость этого вида, видимо, связана с крупными размерами новорожденных рачков. Продолжительность жизни первого поколения от 3 до 23 сут, второго — 5–19, третьего — около 8. Овогенез и эмбриональный периоды колебались от 1 до 3 сут.

Род *Diaphanosoma* Fischer, 1850
Diaphanosoma brachyurum (Lievin, 1848)

В работах по зоопланктону Рыбинского водохранилища Е.И. Киселева (1954) и Н.М. Воронина (1959) *D. brachyurum* не упоминали. В работе по зоопланктону Волжского плеса (Монаков, 1958) приведены данные И.В. Комаровой о нахождении *Diaphanosoma* в районе ст. Коприно.

В Рыбинском водохранилище *D. brachyurum* не входит в доминирующий комплекс, роль вида несколько возрастает только в Саратовском водохранилище и южнее (Волга ..., 1978).

Биология и экология вида в Рыбинском водохранилище почти не изучена. Первые полевые и экспериментальные данные по биологии *D. brachyurum* получены В.И. Лазаревой в 2000–2001 гг. Выход из покоящихся яиц наблюдался к 26 апреля — 7 мая при температуре 12–15 °С. Первое поколение самок отличалось большими размерами (1.5 мм) и максимальной плодовитостью (12–18 яиц). В июле — начале августа

отмечался пик численности, при этом плодовитость снижалась до одного-трех яиц, а длина тела самки до 0.7–1.2 мм. Продолжительность жизни самок первой генерации >20 сут, следующие поколения жили <14–5 сут. Самки первой генерации давали четыре-семь пометов и в конце июня перестали откладывать партеногенетические яйца. Они были готовыми к оплодотворению и образованию зимних яиц. Самцы появлялись в конце июня, созревали для копуляции на четвертые-пятые сутки при размере 0.6 мм. Количество самцов в популяции было невелико — <5%. Одновременно с половым способом размножения сохраняется и партеногенез. Количество латентных яиц у одной самки одно-два, чаще два.

Сем. Holopedidae Sars, 1863
Holopedium gibberum Zaddach, 1855

Весной 1953 г. (12V–11VI) *Holopedium* был отмечен как в Моложском, так и в Шекснинском плесах, хотя и тогда его роль в зоопланктоне была невелика (Воронина, 1959) (табл. 4).

Таблица 4. Встречаемость и биомасса *D. longispina* в Шекснинском и Моложском плесах Рыбинского водохранилища в 1952 и 1953 гг.

Моложский плес			Шекснинский плес		
Встречаемость, %	Биомасса		Встречаемость, %	Биомасса	
	г/м ³	% от общей		г/м ³	% от общей
3.7	0.001	1.3	8.3	0.002	2.2

В июне 1963 г. *Holopedium* встречался повсеместно, за исключением Моложского плеса (Монаков, Семенова, 1966). В дальнейшем *H. gibberum* отмечался только в шекснинских водах (Рыбинское водохранилище, 1972).

H. gibberum встречался в озерах Дарвинского заповедника при pH<4.0 (Лазарева, 1992). Рачки выносились из озер, в частности, со стоком р. Искра из оз. Искрицкое, но распространялись только до станций Средний Двор и Измайлово, где изредка попадались единичные экземпляры. Эвтрофирование и загрязнение Шекснинского плеса стоками г. Череповца, формирование эвтрофной зоны у о. Каргач создало «непроходимый барьер» для олиготрофного *H. gibberum*, попадающего в плес со стоком р. Суда.

Сем. Daphniidae (Straus, 1820) Sars, 1865
Род *Daphnia* O.F. Müller, 1785

В 1946 и 1948 гг. в зоопланктоне Рыбинского водохранилища доминирующими формами были *D. cristata* Sars, *D. hyalina* Leid., *Hyalodaphnia cucullata* Sars. Виды *Daphnia* сохранялись в планктоне до сентября (температура 15–18 °С) (Киселева, 1954).

В июле 1948 г. Н.М. Воронина (1959) отмечала массовое развитие *D. longispina hyalina* в поверхностном слое (55 тыс.экз./м³). Этот вид весной встречен в Моложском плесе в 25.6% проб, в Шекснинском — в 37.5%. По данным автора, *D. longispina* играла заметную роль в зоопланктоне Моложского и Шекснинского плесов (табл. 5).

Таблица 5. Количественные характеристики различных видов *Daphnia* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в июле 2001 г.

Период	Моложский плес			Шекснинский плес		
	Встречаемость, %	Биомасса		Встречаемость, %	Биомасса	
		г/м ³	% от общей		г/м ³	% от общей
12 V–11 VII 1953 г.	25.6	0.002	4.5	37.5	0.002	3.2
25 VII–18 VIII 1952 г.	71.4	0.62	40.8	75	0.42	39.4

В работе Э.Д. Мордухай-Болтовской (1955) среди доминирующих видов приводится *Daphnia hyalina*, средняя биомасса которого значительно колебалась в течение сезона: в конце мая — начале июня она была равна 0.001 г/м³, в конце июня — 0.135 г/м³, в июле — 0.685 г/м³, в августе — 0.136 г/м³, в сентябре — 0.057 г/м³, в октябре — 0.046 г/м³.

В январе и феврале встречались единичные особи *D. hyalina*. Этот вид продолжал изредка обнаруживаться в пробах до конца мая, в июне его численность возрастала и достигала максимума в конце месяца (>4 тыс. экз./м³); максимум биомассы прослежен несколько позже — в конце июля. Наблюдения за вертикальным распределением показали, что в период максимальной биомассы основная часть рачков сосредоточена в придонных слоях (7.2 тыс. экз./м³); у поверхности их значительно меньше (0.6 тыс. экз./м³). Самые плотные придонные скопления дафнии образуют в 2 и 18 ч. Однако их всегда меньше у поверхности, чем у дна.

В результатах исследований условий массового развития ветвистоусых рачков Е.Ф. Мануйловой (1955) приведена численность *D. longispina hyalina* летом 1953 г. (<6 тыс. экз./м³). Зимой 1954 г. при сборах зоопланктона в некоторых участках Главного плеса отмечались скопления дафний до 9 тыс. экз./м³.

Обобщая материал, собранный в Волжском плесе в 1947–1954 гг., А.В. Монаков (1958) привел *D. longispina* как доминирующую форму.

Однако в устьевом участке плеса большую роль играла также *D. cucullata* (биомасса до 0.4 г/м^3), которая становилась малочисленной по направлению к Главному плесу.

D. longispina в Волжском плесе, как правило, достигала максимума численности в течение июля и образовывала один пик. Изредка наблюдалось второе повышение количества к осени. По мнению А.В. Монакова (1958), нарушение закономерности динамики численности дафний в Волжском плесе, по сравнению с открытыми участками водохранилища, связано со сложным характером течений, колебаниями уровня и сменой водных масс в устьевом участке плеса. *D. longispina* отнесена к круглогодичным формам, способным давать подъем биомассы в отдельных участках в зимнее время (Монаков, 1958).

Наличие в Рыбинском водохранилище близких, трудно различимых видов рода *Daphnia* (*D. longispina*, *D. hyalina* и *D. galeata*) вызвало интерес к их морфологии и систематическому положению (Мануйлова, 1958). Исследования производились в лабораторных условиях. Кроме того, был собран обширный материал по всему Рыбинскому водохранилищу. Самки дафний, имеющие хорошо выраженный шлем, были взяты из водоема и помещены в аквариумы, что вызвало редукцию шлема в первом же поколении. Затемнение аквариумов способствовало увеличению диаметра глаза. Развитие киля на брюшной стороне головы сильно варьировало и зависело от размеров глаза. Е.Ф. Мануйловой (1958) был сделан вывод, что ни один из признаков (наличие шлема и киля на голове, а также диаметр глаза) не может считаться видовым, в связи с чем нет основания выделять *D. longispina* и *D. hyalina* в самостоятельные виды. В дальнейших исследованиях на многие годы было принято, что в Рыбинском водохранилище доминирует один вид — *D. longispina*.

При изучении питания *D. longispina* в природе обнаружено, что в рационе рачка большое место занимает детрит и бактерии. Выяснено, что обилие пищи, особенно детрита и бактерий, влияет на изменение пропорций тела, индекса: длина тела/высота головы. При хороших условиях питания голова становится больше, и индекс у летних форм составляет 1.8–2.16. У особей, вышедших из зимних яиц, индекс — ~2.8. У зимних форм голова очень низкая и индекс максимален (4.15–5.3) (Ривьер, 1986).

Экспериментальными исследованиями Е.Ф. Мануйловой (1958) получены многие параметры жизненного цикла *D. longispina*. Установлено, что при температуре ~5 °С развитие от рождения до половозрелости длилось ~30 сут, при 10–14 °С — 9–10 сут, при 16 °С и выше — ~5 сут. Наблюдения в природе показали, что быстрое нарастание численности происходит при прогреве воды >16–18 °С. При этом в водоеме отмечается массовое развитие фито-бактериопланктона.

Самое большое количество яиц (24) в естественных условиях отмечено весной, летом оно колеблется от 2 до 12. Плодовитость снижается по мере нарастания численности рачков. При совместном содержании *D. longispina* с другими близкими видами (*D. cucullata*, *Ceriodaphnia quadrangula*) удалось проследить, что первый вид более устойчив к различным факторам эксперимента и вытесняет прочие. Как и все виды Daphniidae, *D. longispina* может неоднократно отрождать молодь, затем формировать эфиппий и вновь переходить к партеногенетическому размножению. Наблюдения в районе Центрального мыса летом 1954 г. показали, что в период образования эфиппиев численность дафний резко сокращалась. Затем при увеличении пищевых ресурсов в популяциях вновь появлялась молодь. После сбрасывания эфиппиума эмбрионы появлялись у самки на 16-е сутки (Мануйлова, 1958). В этой же работе Е.Ф. Мануйловой высказано предположение, что из части эфиппиумов, отложенных в июле, происходит вылупление молодых рачков, и увеличение численности *D. longispina* в конце лета связано с размножением нового поколения, появляющегося при обилии детрита и бактерий.

В конце 1950-х годов впервые были получены данные по количественным характеристикам питания ветвистоусых. Питание *D. longispina* из Рыбинского водохранилища изучалось изотопным методом А.В. Монаковым и Ю.И. Сорокиным (1961). Ими показано, что оптимальные условия питания дафний создаются при биомассе протоккокковых водорослей $1.6\text{--}1.7 \text{ г/м}^3$ и при численности бактерий 1.9 млн.кл./мл. Эти количественные показатели биомассы фитопланктона и численности бактерий близки к среднесезонным и среднемноголетним величинам. Так, средняя численность бактерий (1979–1983 гг.) в Рыбинском водохранилище равнялась 1.79 млн.кл./мл (Романенко, 1985); среднемноголетняя (1971–1981 гг.) биомасса водорослей — $2.34 \pm 0.53 \text{ г/м}^3$ (Корнева, 1993).

В дальнейшем зоопланктон Рыбинского водохранилища изучали на шести стандартных станциях (Луферова, Монаков, 1966). Среди доминирующих видов отмечалась *D. longispina*. Учитывая наблюдения Е.Ф. Мануйловой (1955) за зимними скоплениями *D. longispina*, Л.А. Луферова и А.В. Монаков (1966) относили этот вид к эвритермным, способным размножаться в течение года. Однако дафнии появлялись позже босмин, в конце июня-июле, при прогреве воды до $15\text{--}20^\circ\text{C}$. Максимум численности дафний в 1957, 1961 и 1963 гг. наблюдался в самые различные сроки: в начале и середине июля, середине июня и середине августа. В 1957 г. кривая динамики биомассы имела двухвершинный ход. Приведенные материалы по сезонной динамике группы *D. longispina* могут иметь лишь ориентировочный характер.

Изучение питания дафний в эксперименте и природе показало, что рачки предпочитают мелкие, одиночные водоросли. Колониальные (*Melosira*, *Anabaena*) потреблялись лишь в случае, если колония состояла не более чем из 2–3 кл. Большую роль в питании играли мелкие детритные частицы и бактерии. Показано, что рост тела и головы, а соответственно, и отношение длины тела к высоте головы зависят от условий питания рачков, увеличиваются при низкой численности бактерий. Кроме роста, с трофическими условиями связана плодовитость и динамика численности в течение сезона. В центре Рыбинского водохранилища, по наблюдениям в 1954 г., повышение плодовитости происходило в мае и июле — в периоды увеличения численности бактерий. Подъемы общего количества рачков — повышение их биомассы следовали за повышением плодовитости, т.е. были результатом интенсивного размножения рачков.

Эвритермность *Daphnia longispina* и обилие пищи сыграли определяющую роль при образовании скоплений в феврале-марте в бывшем русле р. Мологи в Главном плесе. Здесь на глубине 10 м были обнаружены скопления дафний до 12 тыс. экз./м³, связанные с повышенной численностью хемосинтезирующих бактерий (Мануйлова, 1958).

Максимальная продолжительность жизни *D. longispina* в лабораторных условиях составляла ~40 сут; за этот период самка произвела около 100 потомков при средней плодовитости ~8 яиц и промежутками между пометами 2–5 сут (Мануйлова, 1958).

Большая продолжительность жизни, высокая плодовитость, быстрая реакция на смену температурных и пищевых условий, способность переходить от одного типа размножения к другому, возможность размножаться при обилии пищи зимой, а также способность эфиппиев давать молодь в этом же году доказывают большую экологическую пластичность *D. longispina*. Этот вид широко распространен в различных по экологическим условиям районах водохранилища и доминирует среди планктонных *Cladocera*.

Наблюдения самых последних лет убедительно свидетельствуют, что в одних и тех же районах одновременно с *D. longispina* присутствует другая форма, имеющая хорошо выраженный шлем — признак, но которому она может быть отнесена к *D. galeata*. Этот вид в 2001 г. был наиболее многочислен в пелагиали Главного плеса (станции Измайлово, Средний Двор), тогда как типичной *D. longispina* было больше в Волжском плесе (ст. Молога).

Распределение *D. cucullata* и *D. cristata* было обычным для этих видов: первый был приурочен к Волжскому плесу, второй — к центральному (наименее прогреваемым) участкам Главного (табл. 6).

Таблица 6. Численность (над чертой, тыс. экз./м³) и биомасса (под чертой, г/м³) *Daphnia* в Главном плесе Рыбинского водохранилища в июле 2001 г.

Станция	<i>D. cucullata</i>	<i>D. galeata</i>	<i>D. longispina</i>	<i>D. cristata</i>
Коприно	<u>0.7</u> 0.05	<u>0.2</u> 0.06	<u>0.4</u> 0.05	0
Молога	<u>0.06</u> 0.003	<u>0.6</u> 0.2	<u>0.8</u> 0.01	0
Наволоки	0	<u>0.5</u> 0.2	<u>0.2</u> 0.02	<u>0.04</u> 0.002
Измайлово	0	<u>1.9</u> 0.62	<u>0.4</u> 0.02	<u>0.2</u> 0.01
Средний Двор	0	<u>1.0</u> 0.34	0	0

В июле 2001 г. на ст. Наволок (центр Главного плеса) была рассмотрена структура популяции самого массового здесь вида дафний — *D. galeata* (см. табл. 6). В популяции присутствовала молодь (44%), самки с яйцами и зародышами (56%). Плодовитость *D. galeata* была очень высока (11–21 эмбрион), в среднем 14. Наблюдалась слабая зависимость числа эмбрионов от размера самки. При длине тела 1.3–1.9 мм число эмбрионов колебалось от 11 до 14. Максимальное число эмбрионов (20–21) имели отдельные, редкие в популяции, самки, размер которых 2.1–2.2 мм.

Таким образом, вопрос о количестве близких к *D. longispina* видов нельзя считать решенным. Подробное изучение дафний летом 2001 г. показало, что близкие виды хорошо различаются наличием шлема и имеют особенности в распределении в открытой части.

Более достоверные данные могут быть приведены по экологии видов *D. cucullata*, *D. cristata* и *D. longiremis*, хорошо различающихся морфологически и экологически. Первый вид — летняя форма, доминирует в Волжском плесе. Два других вида — северные вселенцы, дают максимум численности ранней весной, либо в отдельные годы при обилии пищи в подледных скоплениях.

В 1971–1978 гг. подробно изучено соотношение среднесезонной численности *D. cucullata* и группы *D. longispina*, что отражало экологическую ситуацию в водоеме. Эти годы распадались на два различных по погодным условиям периода. В 1971–1974 гг. преобладала жаркая, штилевая погода со среднелетней (июнь–август) температурой 19.3 °С; во второй, многоводный период, отмечалось повышение количества осадков, значительное волновое перемешивание и снижение среднелетней

температуры воды до 17.3°C. Среднесезонная численность *D. cucullata* (тыс. экз./м³) была значительно выше, чем *D. longispina*: (табл. 7).

Таблица 7. Среднесезонная численность *D. cucullata* и *D. longispina*, в тыс. экз./м³

Год	<i>D. cucullata</i>	<i>D. longispina</i>
1972	1.30	1.04
1973	1.90	0.71
1974	2.80	0.94
1975	3.10	0.91
1976	1.39	0.06
1977	1.18	0.14
1978	1.08	1.53

В наиболее жаркие годы (1971–1973) *D. cucullata* распространилась по всему водохранилищу (Ривьер и др., 1982). Однако обычно этот вид более многочислен в Волжском плесе, откуда он при благоприятных условиях расселялся в южные районы Главного. По направлению от ст. Коприно (Волжский плес) до ст. Молога (южная граница Главного) численность *D. cucullata* обычно постепенно снижалась (табл. 8).

Таблица 8. Численность и биомасса *D. cucullata* на разных станциях Рыбинского водохранилища

Станция	Численность, % от общей	Биомасса, г/м ³
Коприно	53.5	1.80
Промежуточные*		
1	37.7	0.93
2	32.7	0.73
3	31.6	0.60
Молога	17.2	0.48

Примечание: * — Расстояние между промежуточными станциями 5 км.

Среди зимних видов дафний наиболее многочисленна *D. longispina*. В подледных скоплениях в Рыбинском водохранилище она имеет наиболее низкую закругленную голову (Ривьер, 1992).

С конца октября в планктоне Рыбинского водохранилища среди дафний остается *D. longispina*, появляются *D. cristata* и *D. longiremis*. Наибольшие скопления дафний образуются в придонных слоях русловых

участков р. Молога, что наблюдалось и в 1960-е годы. Численность дафний в зимнее время значительно меняется по годам (табл. 9).

Таблица 9. Численность *Daphnia* (экз./м³) в русле р. Молога (средняя величина для столба воды с декабря-января по апрель)

Вид	Годы							Средняя
	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	
<i>D. cristata</i>	8010	20	1010	70	40	30	380	0.23
<i>D. longispina</i>	30	0	670	0	30	20	140	0.18
<i>D. longiremis</i>	10	10	0	0	10	0	10	> 10

В конце марта 1981 г., когда дафнии достигали максимального развития, численность *D. cristata* составляла 2.9 тыс. экз./м³, а *D. longispina* — 2.6 тыс. экз./м³. В этот период дафнии были сосредоточены в оксиклине на глубине 8–10 м, где *D. cristata* в узком слое достигала >20 тыс. экз./м³, а *D. longispina* — 15 тыс. экз./м³. В таких же придонных скоплениях в 1980 и 1985 гг. эти виды дафний имели численность всего 4–5 и 2 тыс. экз./м³ (Ривьер, 1992).

Популяции дафний зимой отличаются малым количеством молоди в связи с продолжительным эмбриональным периодом из-за низких температур, низкой плодовитостью из-за недостатка пищи. Часто в одной выводковой камере находятся яйца на разных стадиях развития. Это связано с низкими температурами и медленным развитием эмбриона, тогда как трофоплазматический период (накопление желтка в яйце, находящемся в яичнике) идет быстрее. Некоторые репродуктивные характеристики дафний в Рыбинском водохранилище зимой представлены в табл. 10.

Таблица 10. Размеры взрослых особей, плодовитость и доля молоди в популяциях *Daphnia* зимой в Рыбинском водохранилище

Вид	Размер половозрелых особей, мм			Плодовитость, шт.		Неполовозрелая молодь, %
	Средний	Максимальный	Минимальный	Средняя	Максимальная	
<i>D. cristata</i>	1.0	1.25	0.9	2	5	9
<i>D. longispina</i>	1.28	1.55	1.25	2	7	7

В зимний период для рачков характерны большой размер, большая выводковая камера и малое число зародышей, что связано с ограниченными трофическими ресурсами зимнего водоема.

Сем. Bosminidae (Baird, 1845) Sars, 1865
Род *Bosmina* Baird, 1845
Подрод *Bosmina* Baird, 1845

Одно из первых обследований зоопланктона водохранилища было произведено в 1946 и 1948 гг. Доминирующими формами в Главном плесе среди босмин оказались *B. coregoni* и *B. coregoni longispina* (Киселева, 1954). Представители босмин появились в планктоне весной и сохранялись до осени.

Н.М. Ворониной (1959) летом 1952 г. и весной 1953 г. был обследован зоопланктон северных плесов водохранилища — Шекснинского и Моложского. Отмечены *B. coregoni* и *B. longirostris*, осенью они доминировали среди фильтраторов; в Моложском плесе они составляли 84.6%, в Шекснинском — 86.8%. Большую роль играла *B. c. longispina* (63.4–75% от общей биомассы всего зоопланктона). Количественные показатели приведены суммарно для двух первых видов босмин — *B. coregoni* и *B. longirostris* (табл. 11).

Таблица 11. Суммарные встречаемость и биомасса *Bosmina coregoni* и *B. longirostris* в Шекснинском и Моложском отрогах Рыбинского водохранилища в 1952 и 1953 гг.

Период	Моложский плес			Шекснинский плес		
	Встречаемость, %	Биомасса		Встречаемость, %	Биомасса	
		г/м ³	% от общей		г/м ³	% от общей
12 V–11 VII 1953 г.	70.3	0.0001	0.2	62.5	0.002	17.0
25 VII–18 VIII 1952 г.	57	0.1	6.4	41.5	0.42	4.7

Осенью 1953 г. в низовьях Моложского плеса биомасса *B. coregoni longispina* достигала 0.9 г/м³, выше устья р. Себла она снижалась до 0.03 г/м³, здесь было больше *B. longirostris* и *B. coregoni coregoni*. В открытых участках Шекснинского плеса суммарная биомасса босмин составляла 0.5 г/м³. Выше по плесу в речном участке р. Шексна плотность босмин была ниже (0.14 г/м³). По данным сезонных наблюдений 1952 г. (Мордухай-Болтовская, 1955), в Волжском плесе *B. longirostris* встречалась единичными экземплярами в январе и феврале. *B. coregoni* появилась в конце мая, образовав первый максимум в конце июня, а второй, более низкий — в середине октября.

На границе Волжского и Главного плесов в период максимума доминировала *B. coregoni longispina*. При изучении вертикального распре-

деления (нижний район Волжского плеса, у о. Шумаровский) при температуре 20° С у поверхности и 18.8 °С у дна эта босмина была сосредоточена в придонном слое (4.2 тыс. экз./м³), у поверхности босмин было на порядок меньше (0.6 тыс. экз./м³) (Мордухай-Болтовская, 1955).

Обобщая материалы, собранные в 1947–1954 гг. в Волжском плесе, А.В. Монаков (1958) среди доминирующих видов босмин различал *B. coregoni longispina* и *B. c. coregoni*. Первый вид более многочислен в открытых частях водохранилища, второй — характерен для устьевого участка Волжского плеса. На разрезе Борок — Коприно была рассмотрена сезонная динамика босмин, имеющая, как правило, два периода интенсивного развития рачков: раннелетний (конец мая, июнь) и осенний (сентябрь – октябрь).

В течение июля – ноября 1954 г. изучалось питание сеголетков леща. Показано, что в октябре представители рода *Bosmina* занимали до 13.2% от массы пищевого комка (Житенева, 1959).

Подводя итоги изучения зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1952–1963 гг., Л.А. Луферова и А.В. Монаков (1966) к числу доминирующих видов отнесли *B. coregoni*. Авторы приводят осредненные данные по шести пелагическим стандартным станциям, на которых велись наблюдения за динамикой численности. Первые особи босмин появлялись сразу после вскрытия водоема. Наибольшее развитие рачков наблюдалось в июне, а уже в первой половине июля их количество резко снижалось, что совпадало с максимальным прогревом водоема. Второй, более низкий, подъем биомассы наблюдался в конце августа — начале сентября. В годы с меньшим летним прогревом воды численность босмин была больше, что характеризует *B. coregoni* как stenotherмный вид, избегающий высоких температур. За период с 1952 по 1964 гг. средняя биомасса *B. coregoni* (0.120 г/м³) составила 60% от биомассы всех *Cladocera* (0.2 г/м³) (Семенова, 1968).

Считалось, что род *Bosmina* в Рыбинском водохранилище представлен двумя видами: *B. c. longirostris* и *B. c. coregoni*. Последний встречается в нескольких вариантах: *B. c. longispina*, *B. c. coregoni*, *B. c. gibbera*, *B. coregoni crassicornis*, *B. c. liljeborg*. *B. longirostris* и группа *B. coregoni* отличаются по своей экологии; если первый преимущественно литоральный вид, то вся группа вариантов второго — пелагические формы (Семенова, 1968).

Впервые была рассмотрена сезонная динамика *B. c. longispina* — самого массового вида среди группы *B. coregoni*, образующего до 75–95% биомассы всех босмин (Семенова, 1968). *B. c. longispina* образует первый максимум численности в конце июня – июле, затем наблюдается спад количества рачков, продолжающийся с конца июля до начала ок-

тября, когда опять усиливается размножение босмин и образуется второй максимум их численности, но более низкий, чем раннелетний. Развитие босмин весной интенсифицируется при возрастании температуры $>10^{\circ}\text{C}$. Максимальная биомасса *B. c. longispina* в отдельные годы составляла $0.3\text{--}1.57\text{ г/м}^3$; средняя биомасса в июне с 1952 по 1964 гг. была 0.242 г/м^3 . В период максимального прогрева водохранилища она снижалась до $0.025\text{--}0.061\text{ г/м}^3$ (Семенова, 1968).

В работе Л.М. Семеновой (1968) впервые за период исследований *B. longispina* Рыбинского водохранилища приводятся данные по экологии и биологии вида, полученные при экспериментальном культивировании рачков. Судя по ее данным, общая продолжительность жизни, время до поступления первых яиц в выводковую камеру и инкубационный период тесно связаны с температурой. Продолжительность жизни максимальна (40 сут) при $15\text{--}16^{\circ}\text{C}$. Она снижается до 30 сут после увеличения температуры всего на 6°C и до 15 сут после ее возрастания до 24°C . При снижении температуры до 10°C жизнь рачка длится ~ 35 сут. При 10°C первая порция яиц поступает в выводковую сумку на 15-е сутки, инкубационный период при такой температуре 6 сут. Наиболее быстрое образование первого помета и наиболее короткий инкубационный период наблюдаются при значительном диапазоне температур — от 16°C до 24°C (Семенова, 1968).

Подробное изучение строения коготка постабдомена и расположения латеральных пор позволило разделить босмин Рыбинского водохранилища на два подрода: *Bosmina* и *Eubosmina* (Ривьер, 1989; Korinek, 1971). Относящийся к первому подроду один вид *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris* имеет латеральную пору на листовидной пластинке панциря, расположенной непосредственно над основанием плавательной антенны. Коготок постабдомена вооружен двумя типами зубчиков по краям. От конца коготка до его середины располагается ряд мелких зубчиков, расстояние между которыми увеличивается кпереди; за ними следуют 7–8 прямых зубцов шиповидной формы, уменьшающихся к основанию когтя (рис. 1).

Подотряд *Eubosmina* имеет иное расположение латеральной поры и вооружение когтя постабдомена (см. рис. 1).

Наиболее многочисленный представитель пелагических *Eubosmina* Рыбинского водохранилища *Bosmina* (*Eubosmina*) *longispina* имеет иное расположение латеральной пары и другую форму зубчиков на когте постабдомена, чем *B. (Bosmina) longirostris*. Латеральная пора размещена на прямоугольной панцирной пластинке, далеко отодвинутой от основания антенны. Коготь постабдомена вооружен 8–10 крупными короткими заостренными шипами, уменьшающимися к основанию когтя. От самого

крупного шипа до вершины когтя размещен ряд мелких однообразных, плотно сидящих зубчиков (см. рис. 1).

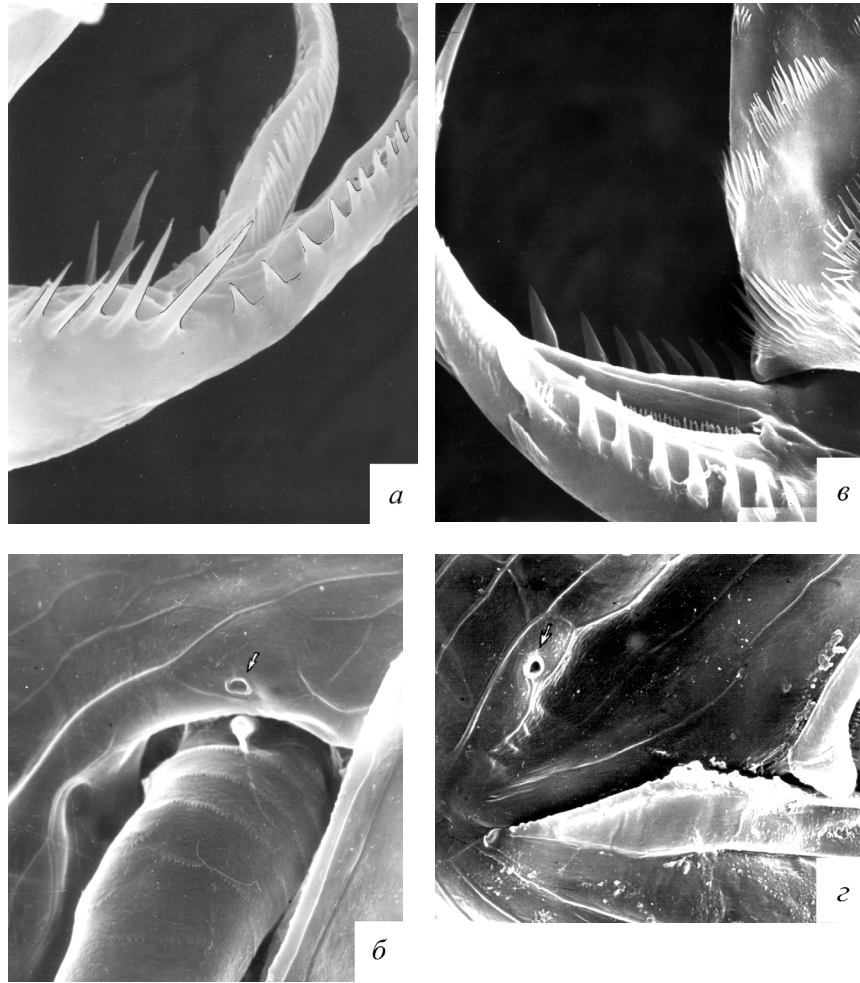


Рис. 1. Строение когтя постабдомена и расположение латеральной поры у *Bosmina (Bosmina) longirostris* (а, б) и *B. (Eubosmina) longispina* (в, г): стрелкой указана пора; увеличение в 1000–2000 раз

B. (Eubosmina) coregoni имеет такое же, как у *B. (Eubosmina) longispina* расположение латеральной пары, но несколько отличное воо-

ружение когтя постабдомена (рис. 1, в). Крупных заостренных шипов здесь всего пять–шесть; от самого крупного к концу когтя располагается «расческа» из многочисленных мелких, плотно сидящих зубчиков.

B. (Eubosmina) obtusirostris имеет длинные слабо изогнутые каудальные когти, вооруженные восемью небольшими, почти равными по длине, зубчиками: с обеих сторон каждого когтя до его конца расположены «расчески» из мелких, плотно сидящих зубчиков (рис. 2).

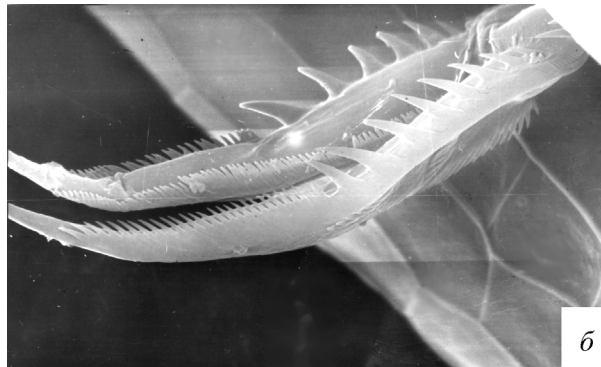


Рис. 2. Строение когтя постабдомена *Bosmina (Eubosmina) coregoni* (а) и *B. (Eubosmina) obtusirostris* (б): увеличение, как на рис. 1

Таким образом, два подрода босмин хорошо различаются строением когтя постабдомена и расположением головных пор. Кроме того, они отличаются формой тела, наличием и величиной мукро, высотой и формой раковины. *B. (Bosmina) longirostris* из Волжского плеса имеет сужающуюся каудально закругленную с брюшной и спинной сторон раковину с небольшим мукро (рис. 3, а). *B. (Eubosmina) longispina* имеет, наоборот, расширяющуюся каудальную раковину со спрямленным брюшным краем и большим мукро, как бы продолжающим линию нижней стороны тела (рис. 3, б).

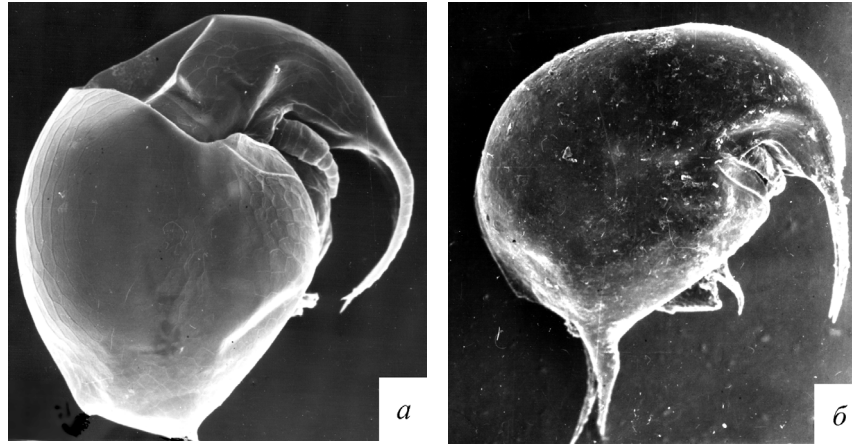


Рис. 3. Форма тела *Bosmina (Bosmina) longirostris* (а) и *B. (Eubosmina) longispina* (б): а — увеличение в 200 раз, б — в 100 раз

Два подрода босмин хорошо различаются экологически. *B. (B.) longirostris* — литоральный, эвритопный и эвритермный вид. Весной развитие рачков начинается в зарастающем побережье, затем при штилевой безветренной погоде массы рачков могут распространяться в открытое побережье. *B. (B.) longirostris* развивается в зимних скоплениях, вблизи оксиклина; численность рачков может достигать до 1–2 тыс. экз./м³ (1980, 1985 гг.) и 6 тыс. экз./м³ (1981 г.)

Четыре других вида босмин, относящиеся к подроду *Eubosmina* — пелагиобионты, заселяют Главный плес и нижние участки речных. Эти виды никогда не встречаются подо льдом в зимних зоопланктонных сообществах. В последние годы доминирующее положение среди этих босмин заняла *Bosmina (Eubosmina) longispina*, численность которой продолжает возрастать (Ривьер, 1993).

Сем. Chydoridae Stebbing, 1902
Род *Chydorus* Leach, 1816
Chydorus sphaericus (O.F. Müller, 1785) emend. Frey, 1980

В 1946 и 1948 гг. были начаты регулярные исследования зоопланктона Рыбинского водохранилища. К доминирующим формам ветвистых отнесен *C. sphaericus* (Киселева, 1954).

Исследования зоопланктона (Воронина, 1959) позволили получить количественные данные, определить роль этого рачка в сообществе. Так, в Моложском и Шекснинском плесах доля *C. sphaericus* значительно возрастала от весны к лету (табл. 12).

Таблица 12. Встречаемость и биомасса *Chydorus sphaericus* в Шекснинском и Моложском отрогах Рыбинского водохранилища в 1952 и 1953 гг.

Период	Моложский плес			Шекснинский плес		
	Встречаемость, %	Биомасса		Встречаемость, %	Биомасса	
		г/м ³	% от общей		г/м ³	% от общей
12 V–11 VII 1953 г.	11.1	0.002	0.5	45.8	0.012	17.0
25 VII–18 VIII 1952 г.	42.8	0.123	8.1	75	0.08	7.6

Из приведенных данных видно, что летом встречаемость *Chydorus* достигала 75%, хотя доля рачка в биомассе не превышала в среднем 9% из-за его наибольших размеров. В августе 1952 г. исследования зоопланктона производились по всему водоему (89 станций), кроме того были проведены сборы зоопланктона с января 1952 г. по май 1953 г., исследованиями были охвачены все отроги, хидорус встречался с конца мая по октябрь. Средняя биомасса *Chydorus* по всему водохранилищу не превышала 0.1 г/м³: в конце мая — начале июня она была равна 0.001 г/м³, в конце июля — 0.041 г/м³, в июле — 0.079 г/м³, в августе — 0.035 г/м³, в сентябре — 0.043 г/м³, в октябре — 0.012 г/м³. Однако в августе в некоторых точках хидорус достигал численности до 50 тыс. экз./м³; средние величины были так же высоки 9.6 тыс. экз./м³.

Е.Ф. Мануйлова (1955) отмечала, что при цветении воды и снижении численности дафний и босмин *Chydorus* развивался наиболее интенсивно. В годы с повышенными температурами воды и развитии крупных колоний *Microcystis* численность *Chydorus* была особенно велика. Такие условия сложились для хидоруса в 1972–1974 гг., в дальнейшем при похолодании количество рачков значительно уменьшилось. Средние за сезон по всему водоему показатели приведены ниже (табл. 13).

Таблица 13. Средние за сезон количественные показатели *Chydorus sphaericus* в разные годы

Показатели	Годы							
	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Численность, тыс. экз./м ³	3.01	4.45	6.92	2.31	1.00	0.13	1.38	0.53
Биомасса, г/м ³	0.025	0.037	0.006	0.039	0.012	0.001	0.007	0.0035

Динамика численности *Chydorus* характеризуется появлением в начале мая, медленным размножением в мае – июне, а затем, в период летней стагнации, значительным возрастанием численности одновременно с массовым развитием крупных колоний сине-зеленых водорослей (Ривьер и др., 1982).

Интенсивное развитие сине-зеленых в Рыбинском водохранилище наблюдается в верховьях речных плесов (Корнева, 1993); здесь плотность *C. sphaericus* максимальна. В Главном же плесе численность рачка в середине лета <10 тыс. экз./м³ (рис. 4) (Ривьер, 1993).

Сем. Cercopagidae Morduckhai-Boltovskoi, 1968

Род *Bythotrephes* Leydig, 1860

Bythotrephes longimanus Leydig, 1860

По данным Н.В. Ворониной (1959), битотреф встречался в период с 25 VII по 19 VIII 1952 г. в Моложском и Шекснинском плесах: в Моложском почти в половине проб (43%), в Шекснинском в четверти (25%). Биомасса была невелика: 0.006 и 0.012 г/м³ соответственно. Ранее, в 1946 и 1948 гг. (Киселева, 1954), отмечалось, что роль битотрефа в Моложском и Шекснинском плесах значительнее, чем в Волжском. В последнем битотреф в сентябре при снижении температуры до 11–7 °С встречался единичными экземплярами (Мордухай-Болтовская, 1955). Э.Д. Мордухай-Болтовской (1955) принадлежат первые наблюдения за вертикальными суточными миграциями битотрефа, вблизи о. Шумаровского скопления рачка наблюдались в поверхностном слое в 23–24 ч.

Изучая зоопланктон Волжского плеса в 1947–1954 гг., А.В. Монаков (1958) упоминает, что *Bythotrephes* достигает высокой численности и значительной биомассы в июле – августе. Э.Д. Мордухай-Болтовской с 1952 по 1958 гг. изучалась изменчивость *Bythotrephes* в Рыбинском водохранилище. Рачки различались по наличию петли на хвостовом придатке. При наличии петли они были отнесены к форме *B. cederstroemii*, при отсутствии и прямом хвостовом придатке — к *B. longimanus*. Район сбора не был указан.

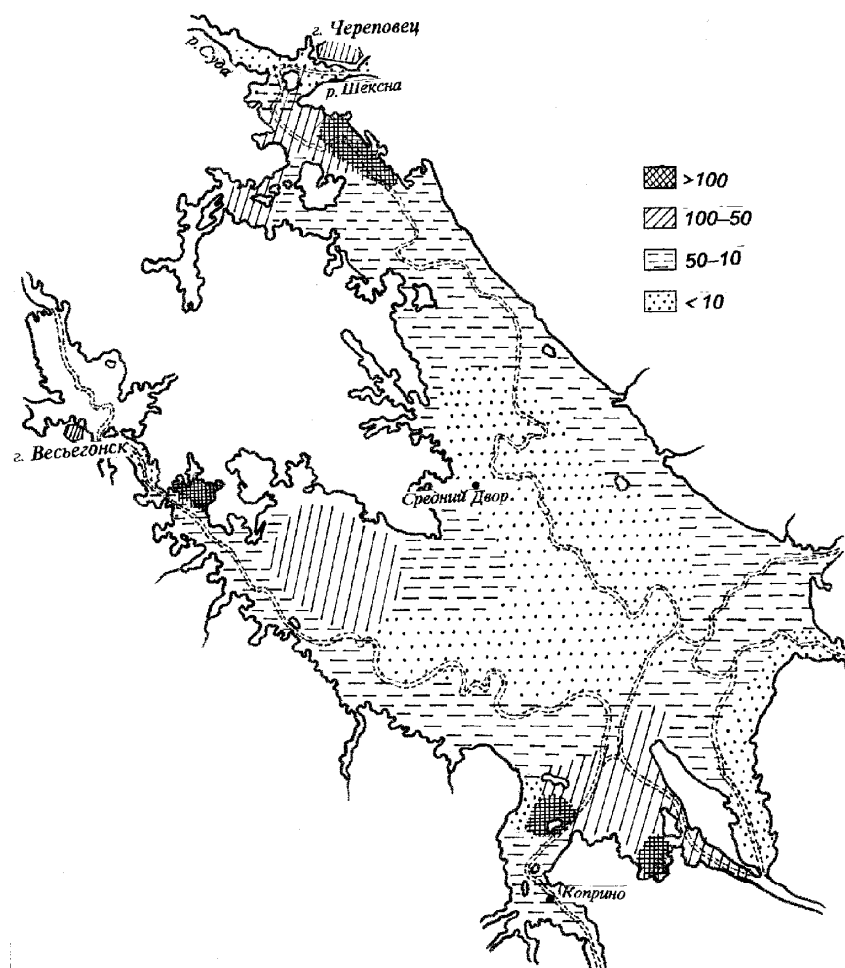


Рис. 4. Горизонтальное распределение *Chydorus sphaericus* (тыс. экз./м³) летом (июль – август 1989 г.) в Рыбинском водохранилище

Оказалось, что в начале лета, в июне, преобладают формы с прямым хвостом, их в среднем за все годы наблюдений было 63%, *B. cederstroemii* — 37%, в июле это соотношение изменилось — 14% и 86%, в августе — 26% («*longimanus*») и 76% («*cederstroemii*») и в сентябре — 33% и 66% соответственно (Мордухай-Болтовская, 1959). В лаборатор-

ных экспериментах ею было показано, что самки обеих форм, пойманные в природе со зрелыми эмбрионами, отрождают рачков как с прямым хвостом, так и с изгибом на хвостовом придатке. Получить потомство от самок, созревших в эксперименте, не удалось, поэтому влияние температуры на форму хвостового придатка в лабораторных условиях не было прослежено. *Bythotrephes* плохо переносит содержание в аквариуме и не размножается.

В Рыбинском водохранилище битотреф населяет центральные открытые участки водоема, где прозрачность достигает 170 см, а количество взвешенного вещества минимально (не более 10 мг/л) (рис. 5). Битотреф образует скопления в наиболее чистых центральных акваториях, в основном по руслу р. Шексна: в нижних участках Шекснинского плеса, между Центральным мысом и Бабинскими островами и над акваторией слияния рек Шексна, Согожа и Глухая Шексна. Над руслом р. Молога в пределах Главного плеса скоплений битотрефа не обнаружено. Однако самую высокую плотность (>300 экз./м³) рачки имели в Весьегонском расширении (рис. 5).

Наблюдая за сезонной динамикой *Bythotrephes* в Рыбинском водохранилище на шести стандартных станциях, можно отметить, что наиболее высокие пики численности регистрируются в Главном плесе (ст. Наволок и Измайлово). На прибрежной станции Средний Двор численность битотрефа в отдельные годы невелика и относительно стабильна. Наибольшие колебания от года к году испытывает численность популяций *Bythotrephes* в Волжском плесе (ст. Коприно и Молога) и ст. Брейтово. В этих участках значительно усилена гидродинамическая деятельность, вызванная работой ГЭС и шлюзов, изменяются объемы стоков рек в зависимости от уровня и выпадения осадков (рис. 6).

Однако, согласно многолетним наблюдениям по всему водохранилищу, фактором, определяющим численность популяций, выступает погодный: при жаркой штилевой погоде без усиленной ветровой деятельности (1988, 1990 гг.) количество *Bythotrephes* по всему водоему было в 4–6 раз выше, чем в холодные годы (1987 г.) (рис. 7).

Значительная изменчивость битотрефа в Рыбинском водохранилище прослеживалась и ранее (Мордухай-Болтовская, 1959; Зозуля, Мордухай-Болтовской, 1977).

Исследования 2001 г. показали, что индивидуальная изменчивость рачка в Рыбинском водохранилище чрезвычайно высока и неодинаково выражена в различных его акваториях. Формы, близкие к «*cederstroemii*», имеют изгиб на хвостовом придатке, сверху и снизу изгиба располагаются две зоны крючкообразных шипиков. У форм, которые можно отнести к «*longimanus*», изгиба и шипиков нет, хвостовая игла прямая. Однако в

водоеме в значительных количествах обитают переходные формы, имеющие прямой хвост с уменьшенными двумя-одной зонами крючкообразных шипиков (рис. 8).

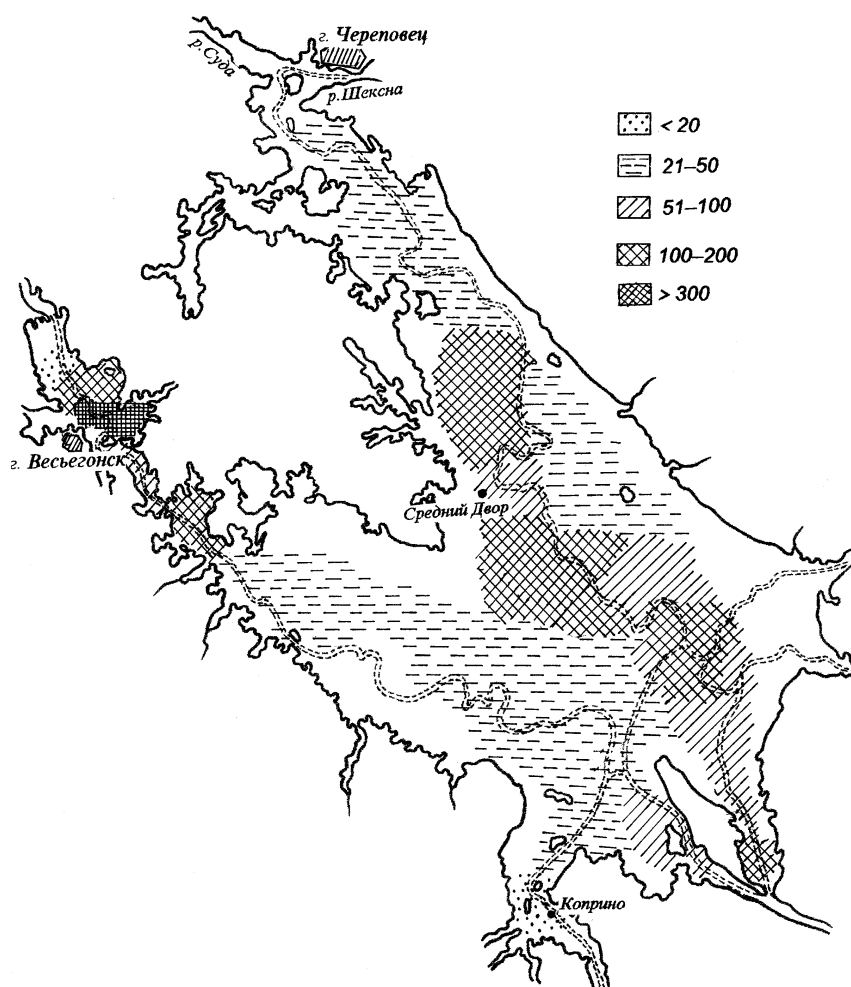


Рис. 5. Горизонтальное распределение *Bythotrephes* (экз./м³) летом (июль — август 1989 г.) в Рыбинском водохранилище

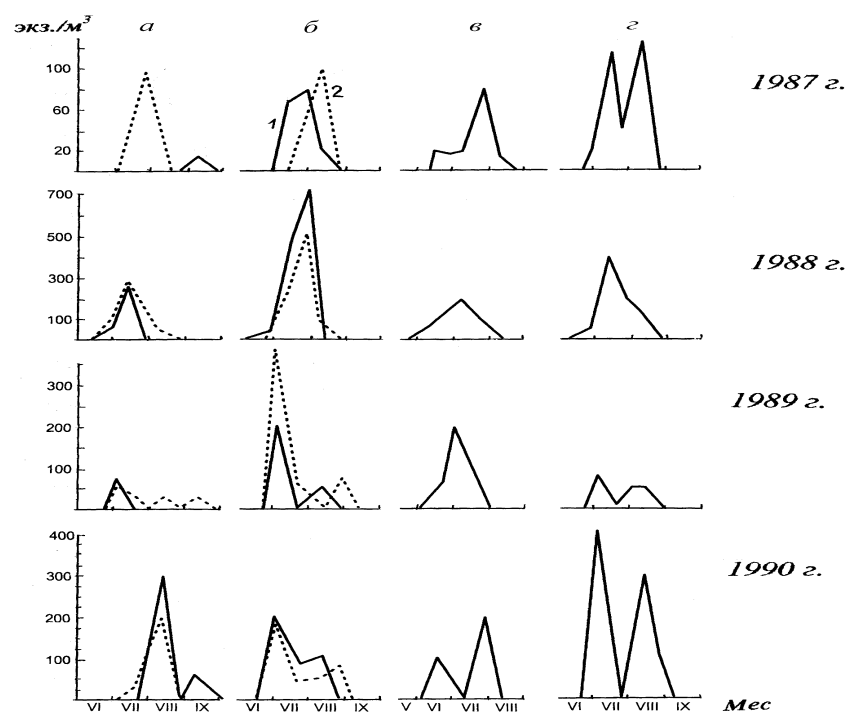


Рис. 6. Сезонная динамика численности *Bythotrephes* в Рыбинском водохранилище: а — Волжский плес: Коприно (1), Молога (2); б — Главный плес: Наволок (1), Измайлово (2); в — Средний Двор; г — Брейтово

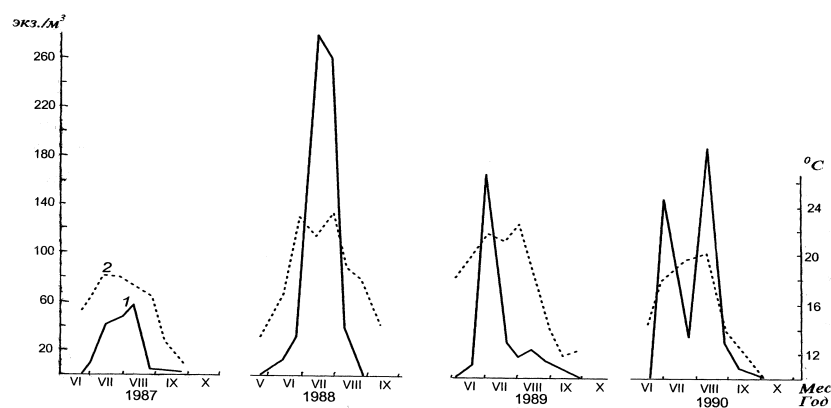


Рис. 7. Численность *Bythotrephes* (1) и температура воды (2) в Рыбинском водохранилище, средние величины по шести стандартным станциям за сезон

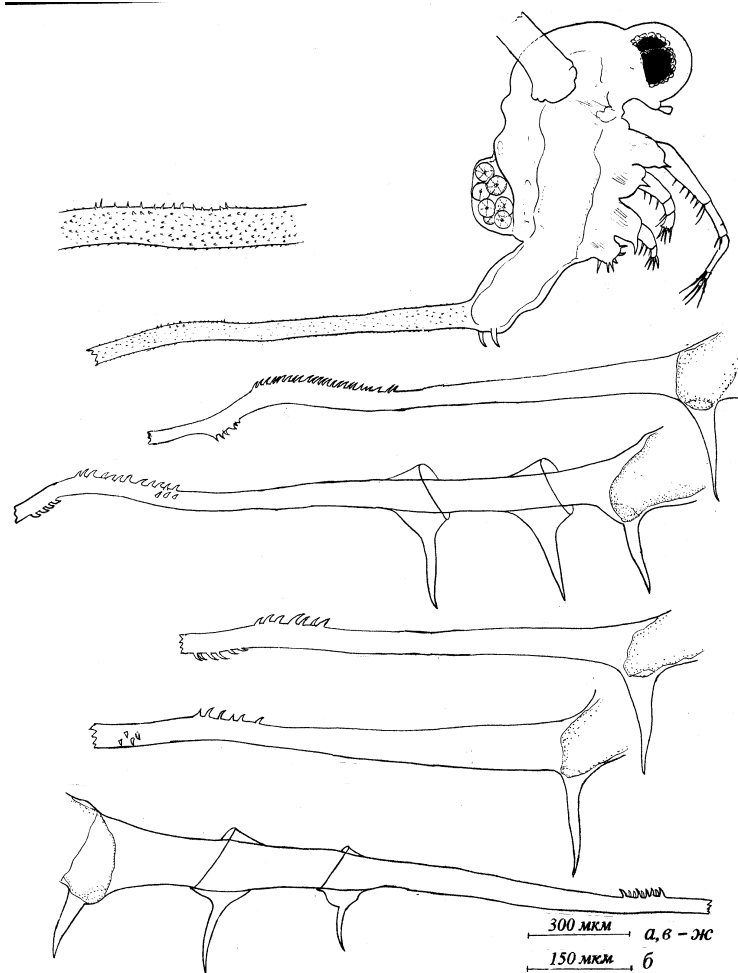


Рис. 8. Изменчивость хвостового придатка у *Bythotrephes* в Рыбинском водохранилище: а, б — новорожденный рачок и изгиб с зубчиками на его хвостовом придатке, в, г — хвостовой придаток с изгибом и зубчиками у *Bythotrephes* (фенотип «*cederstroemii*»), д, ж — хвостовой придаток с зубчиками — переходные формы

В центральных участках Главного плеса обитают все три морфы: преобладает «*cederstroemii*» — 45%, доля «*longimanus*» — 35% и пере-

ходные формы — 20%. В течение сезона соотношение форм изменяется, но тенденции все же остаются: к Главному плесу приурочены формы с длинным хвостом, изгибом на нем и наличием двух зон шипиков; в районе ст. Коприно преобладает фенотип «*longimanus*» (рис. 9).

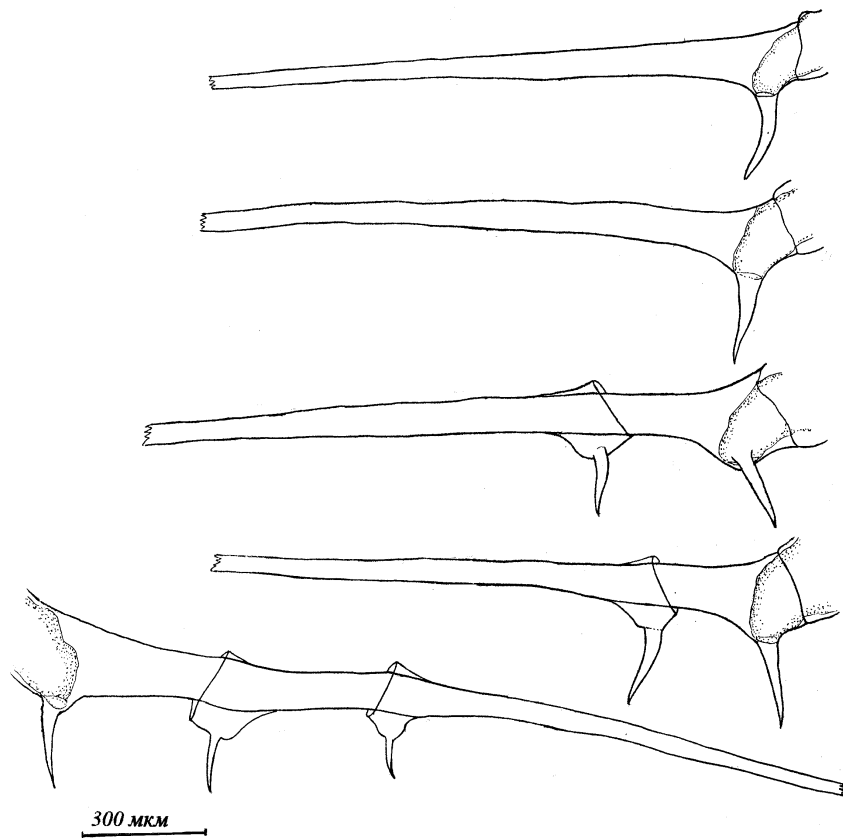


Рис. 9. Хвостовые придатки *Bythotrephes* из Рыбинского водохранилища: а–д — рачки разного возраста (фенотип «*longimanus*»)

С июля зимние яйца, образующиеся у самок, опускаются на дно и, видимо, переотлагаются совместно с иловыми частицами во впадины дна в результате грунтообразующих процессов.

Вылупление рачка в природных условиях наблюдать не удалось; в эксперименте они вылупляются, но живут всего несколько суток, не созре-

вают и не размножаются. В результате невозможности длительного содержания *Bythotrephes* в аквариуме, остаются неизвестными общая продолжительность жизни, количество пометов, динамика плодовитости и т.д.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бенинг А.Л. Кладоцеры Кавказа. Тбилиси, 1941. 482 с.
Волга и ее жизнь. М.: Наука, 1978. 348 с.
Воронина Н.М. Горизонтальное распределение планктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. М., 1959. Т. 9. С. 249–279.
Дзюбан Н.А., Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Волги // Вторая конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Волга–2. Борок, 1974. С. 31–35.
Дзюбан Н.А., Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 89–103.
Житенева Т.С. О питании леща в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 259–273.
Зозуля С.С. Некоторые аспекты поведения *Bythotrephes longimanus* Leydig // Матер. II Всесоюз. симп. по поведению водных беспозвоночных. Борок, 1975. С. 30–32.
Зозуля С.С. Об образовании агрегаций у *Bythotrephes longimanus* Leydig // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 30. С. 52–55.
Зозуля С.С. Особенности первой генерации *Bythotrephes*, развившейся из латентных яиц // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 33. С. 34–38.
Зозуля С.С. Некоторые аспекты пищевого поведения *Bythotrephes longimanus* Leydig // Изучение поведения беспозвоночных в естественных условиях. Борок, 1978а. С. 14–15.
Зозуля С.С. О движении *Bythotrephes longimanus* Leydig // Гидробиол. журн. 1978б. Т. 14. № 2. С. 14–17.
Зозуля С.С., Мордухай-Болтовской Ф.Д. О сезонной изменчивости *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera) // Докл. АН СССР. 1977. Т. 232. № 2. С. 493–495.
Киселева Е.И. Планктон Рыбинского водохранилища // Тр. пробл. и тематич. совещ. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1954. Вып. 2. С. 22–32.
Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 50–114.
Крючкова Н.М. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука, 1989. 124 с.
Кузичкин А.П. Сезонная динамика численности и распределение популяции *Leptodora kindti* (Focke) в Ивановском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 22. С. 26–29.
Кузичкин А.П. Влияние температур на сезонную динамику численности и плодовитости *Leptodora kindtii* (Focke) (Cladocera) в районе подогретых вод Конаковской ГРЭС // Гидробиол. журн. 1975а. Т. 2. Вып. 2. С. 71–75.
Кузичкин А.П. Некоторые особенности строения и поведения *Leptodora kindti* (Focke) (Cladocera) // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. М., 1975б. С. 86–87.

- Лазарева В.И. Особенности экологии ветвистоусых ракообразных в кислых озерах юга Вологодской области // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 100–115.
- Луферова Л.А., Монаков А.В. Зоопланктон Рыбинского водохранилища в 1956–1963 гг. // Планктон и бентос внутр. водоемов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 40–56.
- Мануйлова Е.Ф. Об условиях массового развития ветвистоусых рачков // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1955. Вып. 2. С. 89–108.
- Мануйлова Е.Ф. Биология *Daphnia longispina* в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 236–250.
- Монаков А.В. Зоопланктон Волжского устьевых участка Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок. М.; Л., 1958. Вып. 3. С. 214–226.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ, 1998. С. 120–149.
- Монаков А.В., Семенова Л.М. Вертикальное распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище по данным синхронных съемок // Планктон и бентос внутр. водоемов. М.; Л.: Наука, 1966. С. 56–66.
- Монаков А.В., Сорокин Ю.И. Количественные данные о питании дафний // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Вып. 4–7. С. 251–262.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1955. Вып. 2. С. 108–125.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. О партеногенетическом размножении *Leptodora kindti* (Focke) и *Bythotrephes longimanus* Leydig // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112. № 6. С. 1133–1135.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Предварительные данные по питанию хищных клadoцер *Leptodora kindti* (Focke) и *Bythotrephes longimanus* Leydig // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 4. С. 1043–1045.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. О влиянии температуры на партеногенетическое размножение *Bythotrephes* // Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1959. № 5. С. 21–23.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. О питании хищных клadoцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // Бюл. Ин-та биол. водохр. М.; Л., 1960. № 6. С. 21–22.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Суточные вертикальные миграции хищных клadoцер *Leptodora kindti* (Focke) и *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea, Cladocera) // Тр. Калинингр. технол. ин-та рыб. промысл. и хоз-ва. 1968. Вып. 20. С. 145–147.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Хищные ветвистоусые. Л.: Наука, 1987. 180 с.
- Пидгайко М.Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М.: Наука, 1984. 206 с.
- Ривьер И.К. Размножение церкопагид (Cladocera, Polyphemidae) Каспийского моря // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л.: Наука, 1969. С. 119–128.
- Ривьер И.К. Материалы по размножению хищных Cladocera (*Leptodora kindti* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище // Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 105–112.
- Ривьер И.К. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука, 1986. 160 с.
- Ривьер И.К. Сравнительная морфология некоторых представителей сем. Bosminidae // Зоол. журн. 1989. Т. 58. Вып. 6. С. 141–146.

Ривьер И.К. Экология ветвистоусых ракообразных в зимних водоемах // Современные проблемы изучения ветвистоусых ракообразных. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. С. 65–82.

Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 205–233.

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.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 290 с.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. М.: Наука, 1972. 362 с.

Семенова Л.М. Некоторые данные по биологии *Bosmina coregoni* Baird в Рыбинском водохранилище // Биология и трофические связи пресноводных беспозвоночных и рыб. Л.: Наука, 1968. С. 21–27.

Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира // Фауна СССР. Ракообразные. Л.: Наука, 1971. Т. 1. Вып. 2. 531 с.

Соколова Е.А. Структура популяции *Limnospira frontosa* Sars в Рыбинском водохранилище // Амер.-рос. симп. по инвазионным видам: Тез. докл. Борок, 2001. С. 212.

Hrbacek I., Korinek V., Frey D. Cladocera // Limnofauna Europaea. Stuttgart; N.Y.; Amsterdam: Gustav Fischer Verlag Swets & Zeitlinger B.V., 1978. P. 189–195.

Korinek V. Comparative study of pores in the genus *Bosmina* Baird (Crustacea, Cladocera) // Vestnik ceskosl Spolec. Zool. 1971. V. 35. № 4. P. 275–296.

Г.Х. Щербина

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ БИОЦЕНОЗОВ ДОННЫХ
МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ
ВОДОХРАНИЛИЩ

До зарегулирования р. Волги ее бентос состоял из типичных для равнинной реки макробеспозвоночных, состав, распределение и обилие которых во многом зависели от населяемого ими грунта. На Верхней Волге, до образования водохранилищ, речное дно было покрыто каменистыми крупнопесчаными грунтами, поросшими водяным мхом, зарослями элодеи и роголистника. На песках встречались единичные особи хирономид, моллюсков, наидид и нематод, дающие в сумме очень низкие величины биомассы. Во многих пробах макробеспозвоночные совершенно отсутствовали. Несколько богаче была фауна заросших камней, где основную роль играли мшанки, наидиды, личинки поденок, хирономид и ручейников. С севера в бассейн Верхней Волги вселялись некоторые северные формы, такие как ручейник *Hydropsyche instabilis* Curtis, моллюск *Ancylus fluviatilis* Müller, поденки из родов *Heptagenia*, *Ecdyonuru* и некоторые другие виды. Из Каспия в верховья р. Волги проникли типичные южные виды, такие как моллюск *Dreissena polymorpha* (Pall.), узкопалый речной рак *Astacus leptodactylus* Esch., мизиды *Paramysis ullskyi* Czern. (Волга и..., 1978).

Сооружение водохранилищ вызвало чрезвычайно сильные изменения в бентосе р. Волги. Главной причиной было значительное падение скоростей течения на месте образовавшихся водоемов и последовавшее за этим заиливание русла реки, что привело к образованию пелофильных биоценозов. Доминировавшие ранее псаммо- и литофильные биоценозы остались только на тех участках, где сохранилось, хотя и в ослабленном виде, речное течение.

Структура сообществ донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ исследовалась, как правило, с момента образования водоемов. Результаты отображены в многочисленных статьях и частично обобщены в монографиях: «Рыбинское водохранилище и его жизнь» (1972), «Волга и ее жизнь» (1978), «Иваньковское водохранилище и его жизнь» (1978). Хотя Горьковское водохранилище относится к Средней Волге (Волга и ее жизнь, 1978), структура его макрозообентоса значительно отличается от таковой двух других средневолжских водохранилищ — Куйбышевского и Чебоксарского. По формированию видового

состава и современному состоянию структуры ценозов донных макро-беспозвоночных Горьковское водохранилище сходно с верхневолжскими (Щербина, 2000; Щербина и др., 2001), что и послужило поводом рассматривать их совместно. Ранее была дана подробная рыбохозяйственная и сапробиологическая характеристика макрозообентоса Рыбинского и Горьковского водохранилищ (Щербина, 2000) и проведен сравнительный анализ многолетних изменений структуры сообществ макробеспозвоночных четырех водохранилищ (Щербина и др., 2001).

Цель данной работы — провести сравнительный анализ структуры и функционирования биоценозов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ в разные годы существования водоемов, начиная с момента их образования и до 2001 г., установить черты сходства и различия в формировании видового состава и доминирующих комплексов макрозообентоса.

При проведении сравнительного анализа о состоянии структуры макрозообентоса водохранилищ Верхней Волги были использованы первичные материалы (карточки), хранящиеся в архиве лаборатории экологии водных беспозвоночных. Материал собран и обработан сотрудниками лаборатории: Т.Л. Поддубной, В.И. Митропольским, А.И. Бакановым, В.И. Бисеровым. Начиная с 1985 г. по 2001 г., автор принимал участие во всех сборах макрозообентоса на верхневолжских водохранилищах, материалы которых и представлены в сообщении. Годовую динамику макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища исследовали в период с мая 1985 по май 1986 гг. на 10 станциях, расположенных на глубине от 0.5 до 5 м с интервалом глубин 0.5 м. Современное состояние макрозообентоса мелководной и глубоководной зоны Рыбинского (1986 и 1990 гг.) и Горьковского (1992 и 1995 гг.) водохранилищ оценивали по сборам проб на полуразрезах, охватывающих все зоны и биоценозы, три раза в год — весной, летом и осенью. Схемы расположения полуразрезом опубликованы ранее (Щербина, 1998; Перова, Щербина, 2001). Пробы макрозообентоса на плотных грунтах прибрежной зоны (по 5 выемок на каждой станции) отбирали трубчатым дночерпателем Мордухай-Болтовского (площадь сечения $1/260 \text{ м}^2$); на илах и в глубоководной зоне — дночерпателями «ДАК-250» и «ДАК-100» с площадью сечения $1/40$ и $1/100 \text{ м}^2$ соответственно, по 2–4 выемки на каждой станции. При изучении годовой динамики и продукционных исследованиях, отбор проб осуществляли 2–4 раза в месяц в течение вегетационного периода и 1 раз в месяц в остальное время. При многолетних наблюдениях за состоянием донных сообществ глубоководной зоны Рыбинского и Горьковского водохранилищ пробы отбирали осенью на стандартной сетке станций, до 1969 г. — ежегодно, в последующий пе-

риод — 1 раз в два года. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеей 200–210 мкм, а при многолетних осенних сборах — с ячейей 400–500 мкм. В подавляющем большинстве случаев организмы из остатков грунта выбирали живыми, моллюсков фиксировали в 70%-ном спирте, а остальных беспозвоночных — в 8%-ном формалине.

Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по общепринятой методике (Методика изучения ..., 1975) с некоторыми дополнениями, изложенными нами ранее (Щербина, 1993, 1998).

Иваньковское водохранилище. Одно из первых в нашей стране водохранилищ комплексного назначения и старейшее в волжском каскаде. Оно образовано в 1937 г. и имеет важное значение как водоем питьевого водоснабжения г. Москвы. Это одно из наиболее изученных водохранилищ: гидробиологические исследования ведутся с первого года его существования.

Становление бентоса после заполнения водохранилища проходило по обычному для большинства волжских водохранилищ типу (Мордухай-Болтовской, 1961). В первые два года существования биомасса бентоса была высокой — 14.3 г/м², с преобладанием личинок мотыля *Chironomus f. l. plumosus* L., характерного для первых лет существования крупных волжских водохранилищ. Хирономиды доминировали везде, составляя в среднем ~76% от всего зообентоса по биомассе (Иваньковское водохранилище..., 1978). В дальнейшем биомасса макрозообентоса резко снизилась и ее основу в 50-х годах составляли моллюски из сем. Pisidiidae. По мере эвтрофирования и заиления водохранилища численность и биомасса Pisidiidae резко падала. В конце 1960-х годов, когда 45% площади дна водоема было занято илистыми и илисто-песчаными грунтами, основу макрозообентоса составил тубифицидно-хирономидный комплекс (Поддубная, 1974). В начале 1990-х годов продуктивность глубоководной зоны Иваньковского водохранилища резко возросла в основном за счет роста биомассы олигохет, полихет и хирономид (рис. 1). Причем, если биомасса хирономид, по сравнению с 1969 г., возросла в 2 раза, то олигохет — в 5 раз. Увеличилась до уровня середины 50-х годов и биомасса моллюсков из сем. Pisidiidae. Существенное изменение видовой структуры макрозообентоса и увеличение его продуктивности в начале 1990-х годов связано с проникновением и массовым расселением в водоеме двух понто-каспийских вселенцев — моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) и полихеты *Hypania invalida* Grube и байкальского бокоплава — *Gmelinoides fasciatus* Stebb. Последний вид расселился по малым рекам и прибрежным зарослям макрофитов. Два других вида заселили весь Волжский плес водохранилища.

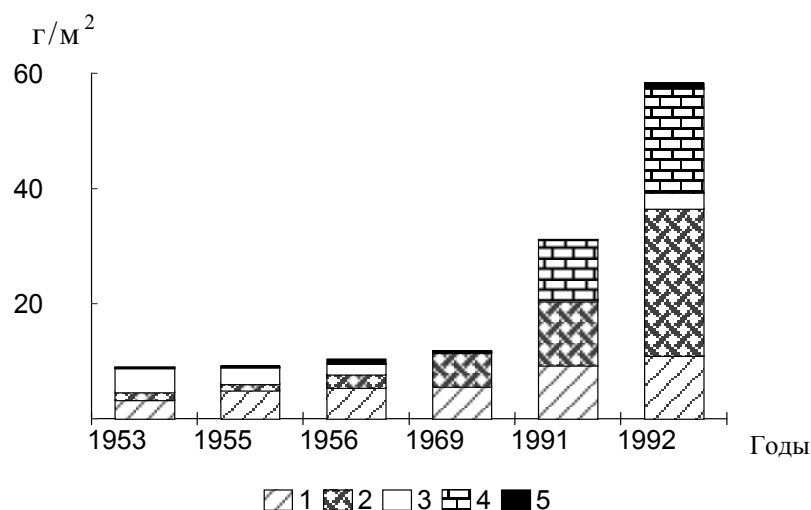


Рис. 1. Многолетняя динамика биомассы макрозообентоса глубоководной зоны Иваньковского водохранилища: 1 — хирономиды, 2 — олигохеты, 3 — моллюски, 4 — полихеты, 5 — прочие

Dreissena polymorpha впервые обнаружена в Иваньковском водохранилище в начале 1950-х годов, т.е. на 15-й год существования водоема (Иваньковское водохранилище..., 1978). В дальнейшем она встречалась в небольших количествах в Иваньковском и Шошинском плесах водохранилища. Массовые поселения дрейссены и образование ее биоценозов в Волжском плесе водохранилища зарегистрированы в начале 90-х годов, когда на илисто-песчаных грунтах биомасса этого моллюска на отдельных станциях составляла 6–8 кг/м². По устным сообщениям В.Н. Столбуновой, в 1994–1996 гг. в Иваньковском водохранилище численность велигеров в планктоне достигала 1.5 млн. экз./м³.

Каспийская полихета *Hypania invalida* в бассейне Верхней Волги впервые обнаружена в небольшом заливе Иваньковского водохранилища в 1989 г. (Щербина и др., 1997), откуда она распространилась на русловые участки Волжского плеса, достигая на отдельных станциях биомассы 95 г/м² (Щербина, 2001).

Бентос наиболее богат в прибрежной зоне, только здесь встречаются представители сем. Naididae и Lumbriculidae, но видовой состав бентоса в этой зоне непостоянен и колебания его биомассы в течение сезона наиболее значительны (Поддубная, 1974; Иваньковское водохранили-

ще..., 1978). При изучении структуры макробеспозвоночных зарослей рдестов летом 1991 г. установлено, что на участках, подверженных антропогенному воздействию, видовой состав менее разнообразен (6–10 видов), чем на чистых участках — 14–15 видов. На последних среди макробеспозвоночных доминировали личинки β -мезосапробных хирономид — *Chironomus muratensis* Ruser at al., *Cladotanytarsus mancus* (Walk.), *Tanytarsus* ex gr. *gregarius* (K.), в то время как в зарослях рдестов загрязненных участков преобладали полисапробные виды — *Chironomus dorsalis* (Mg.), *Tubifex tubifex* (Müller), *Isochaetides michaelsoni* (Lastochkin).

Влияние теплых вод Конаковской ГРЭС на экосистему водохранилища изучалось в течение длительного времени различными группами исследователей. Установлено, что более негативно это влияние сказывается на развитии бентофауны в годы с повышенной температурой воздуха, чем в более прохладные годы (Иваньковское водохранилище..., 1978). У животных увеличивается скорость роста, ускоряется темп их развития. У популяций хирономид вместо двух генераций появляются три, что приводит к увеличению Р/В-коэффициентов в 1.5 раза и более. В зоне подогрева исчезают мелкие моллюски сем. *Pisidiidae*, которые вытесняются более мощным фильтратором — дрейссеной. О влиянии теплых вод на возрастную структуру популяции *Chironomus plumosus* русловых участков Иваньковского водохранилища можно судить по пробам макрозообентоса, собранным в начале июня 1991 г. Выше сброса теплых вод, в районе пос. Безбородово и г. Конаково, численность личинок III возраста в пробах составляла соответственно 61 и 41%. Ниже сброса, в районе ст. Корчева, популяция состояла только из личинок IV возраста, а в районе с. Липня — 63% приходилось на личинок IV возраста и 27% — на куколок. Таким образом, скорость развития популяции ниже сброса теплых вод существенно возрастает, т.к. полный цикл развития популяции мотыля тесно связан с суммой эффективных градусо-дней (Мотыль *Chironomus*..., 1983).

Угличское водохранилище имеет наименьшую площадь среди водохранилищ Волжского каскада. На его берегах нет крупных городов, водоем менее изучен в гидробиологическом отношении. Подробная характеристика макрозообентоса в водохранилище изложена ранее (Щербина и др., 2001). Сборы макрозообентоса в 2000 г. показали, что основу численности моллюсков рода *Dreissena* (81–89%) в средней части водохранилища составляет *D. bugensis* (Andr.), биомасса которой в районе устьев рек Медведицы и Нерль 10–12 кг/м² (Орлова, Щербина, 2001). В зарослях прибрежной зоны относительно многочисленна популяция байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus*. В целом Угличское водохранилище по видовому составу макрозообентоса почти не отличается от

такового Иваньковского водохранилища (Фенюк, 1959). Основные группы донной фауны — хирономиды, олигохеты и моллюски.

Рыбинское водохранилище существенно отличалось от других верхневолжских водохранилищ длительным (~7 лет) периодом заполнения до проектного уровня (Рыбинское водохранилище..., 1972). По-видимому, этим объясняется отсутствие в нем ярко выраженной мотылевой стадии, характерной для многих равнинных водохранилищ. Вспышка обилия донных животных на ранних этапах заполнения обусловлена поступлением в воду большого количества биогенных веществ от разложения затопленной растительности. В последующий период биомасса макрозообентоса резко снизилась. В середине 50-х годов шло интенсивное разрушение затопленных биотопов и образование новых, вследствие чего биомасса макрозообентоса в центре водохранилища была на два порядка ниже, чем на станциях Молога и Брейтово — самых продуктивных участках в этот период (табл. 1). Предпринятая в 1953–1955 гг. попытка мониторинга макрозообентоса на шести стандартных станциях из-за бесперспективности была прекращена и возобновлена лишь в 1994–1996 гг.

Таблица 1. Биомасса основных групп макрозообентоса на стандартных станциях Рыбинского водохранилища в 1955 г. (над чертой) и 1994 г. (под чертой)

Станция	Биомасса, г/м ²								Общая, %
	Хирономиды		Олигохеты		Моллюски		Прочие		
	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	
Коприно	<u>0.75</u>	<u>34</u>	<u>0.90</u>	<u>41</u>	<u>0.54</u>	<u>25</u>	0	0	<u>2.19</u>
	16.55	66	6.46	26	1.94	8			24.98
Молога	<u>3.47</u>	<u>56</u>	<u>2.61</u>	<u>42</u>	<u>0.07</u>	<u>1</u>	0	0	<u>6.15</u>
	4.05	12	24.48	74	8.48	26			33.01
Наволоч	<u>0.00</u>	<u>6</u>	<u>0.04</u>	<u>80</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.01</u>	<u>14</u>	<u>0.05</u>
	0.02	0	1.15	9	0.60	5	10.97	86	12.74
Измайлово	<u>0.04</u>	<u>14</u>	<u>0.20</u>	<u>68</u>	<u>0.05</u>	<u>17</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.29</u>
	0.13	2	4.72	88	0.07	1	0.45	9	5.37
Брейтово	<u>3.53</u>	<u>68</u>	<u>1.59</u>	<u>31</u>	<u>0.05</u>	<u>1</u>	0	0	<u>5.17</u>
	13.66	72	3.78	20	1.47	8			18.91

На 1970-е годы приходился наиболее интенсивный рост биомассы макрозообентоса в глубоководной зоне водохранилища. На почвах, песках, переходных илах, серых и песчаных серых илах биомасса возросла в 2–5 раз и только на торфянистых илах ее значение осталось фактически неизменным (Баканов, Митропольский, 1982). Повышение обилия донных организмов обусловлено как естественной сукцессией экосистемы водоема, так и увеличением его трофности в результате усиления

вающегося антропогенного воздействия. Интенсивный рост биомассы макрозообентоса в 1970-е годы был вызван, по-видимому, также вселением в Рыбинское водохранилище дрейссены, которая впервые здесь обнаружена в 1954 г., т.е. на 15-й год существования водоема. В 1968 г. *Dreissena polymorpha* зарегистрирована во всех плесах водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). Располагаясь первоначально на затопленных субстратах, дрейссена впоследствии заселила плотные грунты, формируя на них разновозрастные друзы, которые и образовали один из самых продуктивных в пресных водоемах биоценоз. Наибольшая площадь биоценозов дрейссены в Рыбинском водохранилище зарегистрирована на склоне речных плесов. В 1997 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища впервые отмечен второй вид рода *Dreissena* – *D. bugensis* (Orlova et al., 2000), который в 2000–2001 гг. стал доминирующим в данном плесе (Орлова, Щербина, 2001). На слабо заиленных песках центральной части Главного плеса биоценозы *D. polymorpha* располагаются, как правило, небольшими пятнами. За период с 1955 по 1994 гг., благодаря наличию в Главном плесе биоценозов дрейссены, произошло максимальное увеличение продуктивности макрозообентоса (см. табл. 1).

В 1994 г., как и в 1955 г., самой продуктивной осталась ст. Молога. На станциях Брейтово, Молога, Коприно и Измайлово биомасса макрозообентоса за 40 лет возросла в 3–13 раз, а на ст. Наволок — в 255 раз. Причем доля трех основных групп (хирономид, олигохет и моллюсков) на последней станции была весьма незначительна, доминировали ракообразные и пиявки, составившие в сумме 86% общей биомассы. Такому существенному росту продуктивности способствовало образование на слабо заиленных песках и почвах биоценозов *D. polymorpha*, биомасса которой достигала 2.5–3.0 кг/м². Фильтрационная деятельность дрейссены способствовала созданию благоприятных трофических условий для ракообразных. Основу группы составлял байкальский вселенец *Gmelinoides fasciatus*, для которого здесь отмечена максимальная для глубоководной зоны Рыбинского водохранилища биомасса — ~25 г/м². Аналогичное резкое повышение продуктивности макрозообентоса и изменение его трофической структуры ранее отмечено при вселении дрейссены в оз. Лукомльское (Ляхнович и др., 1983; Каратаев, Бурлакова, 1992).

К концу 1970-х гг. формирование биотопов в водохранилище в основном было завершено. В этот период на долю песков различной степени заиленности, серых и песчанистых серых илов приходилось 82% от общей площади дна водоема, а доля затопленных почв снизилась с 55% в 1955 г. до 5% — в 1978 г. (Законнов, 1981). В 1980-е годы средневзве-

шенная биомасса оставалась на одном уровне и только в 1990 г. произошло ее увеличение в 1.5 раза, по сравнению с 1980 г. (Перова, Щербина, 1998). Причем, биомасса наиболее продуктивного в 1980-х годах Шекснинского плеса в 1990 г. достоверно не изменилась, а на остальных трех плесах она возросла в 2–4 раза. Значительное снижение в составе макрозообентоса Шекснинского плеса доли моллюсков из сем. Pisidiidae и увеличение биомассы олигохет свидетельствуют о продолжающемся воздействии на этот участок водохранилища Череповецкого промышленного комплекса. Существенное увеличение продуктивности макрозообентоса Главного плеса было вызвано ростом трофического статуса водоема и повышением продуктивности Приплотинного участка водохранилища. При продвижении по руслу Шексны от ст. Всехсвятское до плотины Рыбинской ГЭС увеличивается не только видовое разнообразие макрозообентоса, но и значительно возрастает его продуктивность (табл. 2).

Таблица 2. Структура донных сообществ некоторых станций Главного плеса Рыбинского водохранилища весной 1993 г.

Станция	S	Олигохеты		Хирономиды		Моллюски		Прочие		Общая	
		Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Всехсвятское	3	2300	7.8	0	0	0	0	0	0	2300	7.8
		100	100							100	100
Милюшино	6	1000	4.4	150	9.4	200	11.0	0	0	1350	24.8
		74	18	11	38	15	44			100	100
Волково	21	46600	37.3	2400	95.8	350	6.4	50	3.6	49400	143.1
		94	26	5	67	1	4	0	3	100	100
Водозабор ГЭС	19	55600	64.2	2050	104.7	950	27.3	550	3.6	59150	199.8
		94	32	3	52	2	14	1	2	100	100

Примечание. Ч — численность, экз./м², Б — биомасса, г/м², S — число обнаруженных видов; над чертой — абсолютное значение численности и биомассы, под чертой — % от общей численности и биомассы.

Чрезвычайно высокая биомасса макрозообентоса зарегистрирована в районе водозабора ГЭС — ~200 г/м², > 50% которой (103 г/м²) составили личинки и куколки *Chironomus plumosus*. Следует отметить, что такое обилие мотыля не было отмечено ранее ни на одном из приплотинных участков Волжских водохранилищ. Здесь, кроме мотыля, большую роль играли олигохеты и моллюски, суммарная биомасса которых соизмерима с биомассой мотыля, а численность значительно выше (см. табл. 2).

Обилие качественного и количественного состава макрозообентоса у водозабора ГЭС, на наименее удаленной от плотины станции, имеющей максимальную глубину (21.5 м), связано с хорошими трофическими условиями, вызванными осаждением автохтонного органического вещества, служащего пищей для глотателей и фильтраторов + собирателей, составляющих здесь 93% численности и 92% биомассы всего макрозообентоса. Ранее был сделан вывод, что в целом для грунтового комплекса Рыбинского водохранилища (особенно приплотинного участка Главного плеса) характерен процесс очищения от органического вещества, так как водная масса этого плеса непосредственно поступает в сбросной поток. Учитывая отсутствие аккумулятивного эффекта грунтового комплекса по отношению к органическому веществу, был высказан прогноз, о том что «... продукция и биомасса бентоса Рыбинского водохранилища с течением времени будут уменьшаться и, в конечном счете, большая часть дна водоема превратится в «пустыню»» (Рыбинское водохранилище..., 1972, с. 82). Как показали проведенные в 1993 г. исследования приплотинного участка Главного плеса Рыбинского водохранилища, этот прогноз не оправдался. Основная причина — замедленный водообмен водохранилища, в котором сменяемость среднего годового объема происходит за 6.4 мес (Литвинов, Законнова, 2000).

Структура макрозообентоса мелководной зоны, в отличие от глубоководной, претерпела более значительные преобразования, так как при понижении уровня большая ее часть обнажается на длительное время. В Рыбинском водохранилище колебания уровня в течение года составляют в среднем 3.5 м, а в отдельные годы достигают >5 м (Бакастов, 1976).

Наименее значительные изменения структуры донных сообществ произошли в защищенном побережье. Хотя его доля в водохранилище составляет ~1.3% от площади водоема (Белавская, Кутова, 1966), этот тип мелководий играет важную роль как место нереста многих видов рыб и нагула их молоди. В зависимости от типа растительных ассоциаций видовой состав и обилие бентосных организмов очень сильно варьировали, но чаще доминировали характерные для зоны зарослей личинки хирономид, поденок, ручейников, гелеид, а также массовые виды моллюсков из родов *Valvata*, *Bithynia* и др., которые могут выживать при длительном безводном периоде (Митропольский, 1978а). Следует отметить, что за последние 30 лет в фауне защищенного побережья Рыбинского водохранилища и в ее обилии существенных изменений не произошло (Щербина, 2000).

Открытое мелководье, на долю которого приходится ~50% площади дна водохранилища, претерпело наиболее значительные изменения в структуре макрозообентоса. Почти вся эта зона представлена песчаными

отмелями, которые подвержены действию прибойной волны и фактически лишены зарослей. В начале 1950-х годов в составе макрозообентоса открытого мелководья были обнаружены единичные особи хирономид, олигохет и пиявок, дающие очень низкую биомассу — 0.1–0.2 г/м² (Мордухай-Болтовской, 1974). В 1971–1972 гг. фауна стала значительно разнообразнее (она включала 21 вид хирономид, 19 — олигохет и 9 — моллюсков) и обильнее (биомасса 3.45 г/м²) (Семерной, Митропольский, 1978). В середине 1980-х годов средняя биомасса возросла до 7.81 г/м², а в составе фауны было обнаружено 129 видов и форм, из них хирономиды были представлены 53, олигохеты — 36 и моллюски — 21 таксонами (Щербина, 1993). Если в начале 1970-х годов хирономиды составляли 24, олигохеты — 36 и моллюски — 38% общей биомассы макрозообентоса, то в 1986 г. — 52, 31 и 17% соответственно. В середине 1980-х годов появились типичные псаммофильные виды — *Lipiniella araenicola* Shilova, *Stictochironomus crassiforceps* (K.), *Chironomus muratensis* Ruser et al., которые отсутствовали здесь в начале 1950-х годов.

В открытом мелководье Рыбинского водохранилища выделено две зоны: прибрежная зона (ПЗ), с глубинами до 3 м и зона возможного осушения (ЗВО) — от 3 до 4.5–5 м (Щербина, 1993). Эти зоны четко различаются по числу обнаруженных видов, коэффициентам видового сходства и видового разнообразия, количественной и видовой структуре основных групп макрозообентоса, индексам доминирования, выделенным биоценозам и некоторым другим экологическим характеристикам. Необходимостью выделения ЗВО послужило то обстоятельство, что один раз в 3–4 года эта зона вообще не осушается, а если осушение и происходит, то оно наблюдается в марте – апреле, когда промораживание грунта фактически исключено. Кратковременное обсыхание не может существенно повлиять на обитающих здесь донных беспозвоночных. В этой зоне развивается один псаммопелофильный биоценоз: *Tubifex newaensis* (Mich.) + *Chironomus* f.l. *plumosus* + *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède. В открытом побережье выделено два псаммофильных биоценоза: в верхнем горизонте прибрежной зоны — *Lipiniella araenicola* + *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*, в нижнем — *Chironomus muratensis* + *Stictochironomus crassiforceps* + *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*.

Наиболее неблагоприятные условия обитания для донных макробеспозвоночных наблюдаются в верхнем горизонте ПЗ, что подтверждается чрезвычайно низкими индексами видового разнообразия, высоким значениями индекса плотности и максимальной долей двух доминирующих здесь видов — *Lipiniella araenicola* и *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*, составлявших 70–80% численности и 80–90% биомассы всего макрозообентоса. «Неурожай» любого из них может привести к существенному

снижению количественных показателей макрозообентоса данной зоны. Во всех плесах водохранилища в ПЗ число обнаруженных видов в 2–2.5 раза меньше, чем в ЗВО. В трех речных плесах количественные показатели макрозообентоса и индекс видового разнообразия Шеннона–Уивера в ПЗ были значительно ниже, чем в ЗВО и только в Главном плесе численность и биомасса донных макробеспозвоночных в обеих зонах достоверно не различались. В ПЗ основу биомассы составляли личинки хирономид *Lipiniella araenicola*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Chironomus muratensis* и олигохета *Tubifex newaensis*, в ЗВО преобладали два последних вида, на долю которых приходилось на плесах 60–71% от общей биомассы (Щербина, 1998).

При изучении годовой динамики макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса было установлено, что минимальная биомасса наблюдалась на глубине 1.5 м, где она была в 3–4 раза меньше, чем на глубинах 1.0 и 2.0 м (Щербина, 1993, 2000). По-видимому, это связано с максимальной разрушительной деятельностью ветровых волн, основная потеря энергии которых происходит на глубине чуть <2 м (Курдин, 1976), что приводит к размыву дна и транспортировке образующихся здесь наносов и негативно сказывается на развитии донных беспозвоночных.

Сезонная динамика. Как показали проведенные исследования, средняя за сезон биомасса макрозообентоса на всех плесах прибрежной зоны и в зоне возможного осушения Волжского и Главного плесов Рыбинского водохранилища в 1986 и 1990 гг. достоверно не различались (табл. 3).

Только в зоне возможного осушения Моложского и Шекснинского плесов средняя за сезон биомасса в 1990 г. была в 2 раза меньше, чем в 1986 г. Следует также отметить, что в Главном и Моложском плесах средняя за сезон биомасса в прибрежной зоне существенно не отличается от таковой в зоне возможного осушения. На остальных двух плесах средняя биомасса в ЗВО в 3–4 раза больше, чем в ПЗ. Весной и летом 1990 г. биомасса макрозообентоса в прибрежной зоне была значительно выше, чем в 1986 г. Осенью наблюдалась обратная картина, особенно это ярко проявлялось в зоне возможного осушения, где биомасса макрозообентоса на различных плесах в 1986 г. в 1.5–3 раза превышала таковую в 1990 г. (см. табл. 3).

Значительный рост биомассы макрозообентоса в прибрежной зоне от весны к осени (рис. 2) вызван относительно ранней летней сработкой уровня воды в Рыбинском водохранилище в 1986 г. Так, если весной на каждом полуразрезе было по три станции, летом – по две, то осенью неосушенной осталась только станция, расположенная на глубине 2 м.

Таблица 3. Сезонная динамика биомассы составных частей макрозообентоса открытого мелководья Рыбинского водохранилища в 1986 г. (над чертой) и 1990 г. (под чертой)

Группа животных	Биомасса, г/м ²							
	Весна		Лето		Осень		Средняя за сезон	
	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО	ПЗ	ЗВО
Волжский плес								
Хирономиды	<u>2.47</u>	<u>1.10</u>	<u>1.35</u>	<u>2.86</u>	<u>4.58</u>	<u>13.81</u>	<u>2.80</u>	<u>5.92</u>
	2.32	2.41	4.36	3.53	3.96	8.13	3.55	4.69
Олигохеты	<u>0.13</u>	<u>1.59</u>	<u>0.02</u>	<u>3.11</u>	<u>0</u>	<u>6.29</u>	<u>0.05</u>	<u>3.66</u>
	0.12	0.98	0.07	5.95	0.01	4.56	0.07	3.83
Моллюски	<u>0.83</u>	<u>1.15</u>	<u>0</u>	<u>1.04</u>	<u>0.36</u>	<u>5.63</u>	<u>0.40</u>	<u>2.61</u>
	0	1.36	0	1.91	0	2.97	0	2.08
Прочие	<u>0</u>	<u>0.02</u>	<u>0.01</u>	<u>0.07</u>	<u>0</u>	<u>0.02</u>	<u>0</u>	<u>0.04</u>
	0.01	0.01	0.04	0.08	0	3.68	0.02	1.26
Всего	<u>3.43</u>	<u>3.86</u>	<u>1.38</u>	<u>7.08</u>	<u>4.94</u>	<u>25.75</u>	<u>3.25</u>	<u>12.23</u>
	2.45	4.76	4.47	11.47	3.97	19.34	3.64	11.86
Моложский плес								
Хирономиды	<u>3.56</u>	<u>3.23</u>	<u>1.71</u>	<u>4.74</u>	<u>4.20</u>	<u>7.44</u>	<u>3.16</u>	<u>5.14</u>
	3.79	6.03	1.95	1.33	3.83	1.54	3.19	2.97
Олигохеты	<u>1.21</u>	<u>1.92</u>	<u>1.34</u>	<u>4.54</u>	<u>7.72</u>	<u>2.82</u>	<u>3.42</u>	<u>3.09</u>
	3.83	0.58	5.76	2.53	6.78	2.40	5.46	1.84
Моллюски	<u>0.64</u>	<u>0.85</u>	<u>0.09</u>	<u>3.22</u>	<u>0.35</u>	<u>1.89</u>	<u>0.36</u>	<u>1.99</u>
	0.70	0.29	0.47	1.31	0.69	0.23	0.62	0.61
Прочие	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.02</u>	<u>0.05</u>	<u>0.02</u>	<u>0.04</u>	<u>0.01</u>	<u>0.03</u>
	0.01	0.01	0.02	0.06	0.01	0.01	0.01	0.03
Всего	<u>5.41</u>	<u>6.00</u>	<u>3.14</u>	<u>12.55</u>	<u>12.29</u>	<u>12.19</u>	<u>6.95</u>	<u>10.25</u>
	8.34	6.94	8.20	5.23	11.3	4.18	9.28	5.45
Шекснинский плес								
Хирономиды	<u>0.28</u>	<u>6.46</u>	<u>1.85</u>	<u>5.16</u>	<u>3.54</u>	<u>14.47</u>	<u>1.89</u>	<u>8.70</u>
	1.13	1.14	1.27	0.65	3.53	0.48	1.98	0.76
Олигохеты	<u>0.11</u>	<u>2.75</u>	<u>0.10</u>	<u>7.20</u>	<u>1.41</u>	<u>8.24</u>	<u>0.54</u>	<u>6.06</u>
	3.29	6.88	3.23	3.94	3.57	6.76	3.36	5.86
Моллюски	<u>0</u>	<u>2.33</u>	<u>1.01</u>	<u>4.12</u>	<u>1.70</u>	<u>3.84</u>	<u>0.90</u>	<u>3.43</u>
	0.52	1.84	0.67	1.25	0.67	4.08	0.62	2.39
Прочие	<u>0.02</u>	<u>0.12</u>	<u>0</u>	<u>0.03</u>	<u>0.06</u>	<u>1.00</u>	<u>0.03</u>	<u>0.38</u>
	0.10	0.26	0	0.03	0.07	0.96	0.04	0.42
Всего	<u>0.41</u>	<u>11.66</u>	<u>2.96</u>	<u>16.51</u>	<u>6.71</u>	<u>27.55</u>	<u>3.36</u>	<u>18.57</u>
	5.04	10.12	5.17	5.87	7.84	12.28	2.00	9.43
Главный плес								
Хирономиды	<u>2.39</u>	<u>0.41</u>	<u>0.21</u>	<u>0.39</u>	<u>7.13</u>	<u>4.91</u>	<u>3.24</u>	<u>1.90</u>
	1.05	0.93	0.47	0.71	0.79	0.57	0.77	0.74
Олигохеты	<u>0.01</u>	<u>0.47</u>	<u>0.03</u>	<u>1.43</u>	<u>1.36</u>	<u>1.79</u>	<u>0.47</u>	<u>1.23</u>
	1.39	1.49	0.38	0.99	0.37	2.88	0.71	1.79
Моллюски	<u>0.05</u>	<u>0.50</u>	<u>0.02</u>	<u>0.88</u>	<u>0.21</u>	<u>1.19</u>	<u>0.09</u>	<u>0.86</u>
	1.71	2.69	0.67	0.78	0.14	2.88	0.84	2.12
Прочие	<u>0</u>	<u>0.01</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0.20</u>	<u>0</u>	<u>0</u>
	0.43	0.01	0.47	0	0	0.29	0.30	0
Всего	<u>2.45</u>	<u>1.39</u>	<u>0.31</u>	<u>2.70</u>	<u>8.70</u>	<u>8.09</u>	<u>3.80</u>	<u>3.99</u>
	4.58	5.12	1.99	2.48	1.30	6.62	2.62	4.65

Ранее установлено, что при сработке уровня подавляющее большинство видов хирономид (исключение составляли только личинки *Lipiniella araeicola*) мигрировали с осушной территории вместе с отступающей водой, а оставшиеся на обсохшем песке личинки *Cladotanytarsus* ex gr. *tancus*, *Stictochironomus crassiforceps*, *Cryptochironomus obreptans* (Walk.) уже через 2 нед после осушения фактически все погибали (Щербина, 1993).

В многоводном 1990 г. все три станции прибрежной зоны в течение всего вегетационного периода не осушались, что и сказалось на сезонной динамике макрозообентоса, в которой имело место незначительное повышение биомассы от весны к осени (рис. 2), связанное с размножением и ростом нового поколения хирономид и олигохет. Сходные результаты по миграции личинок хирономид при сработке уровня были получены на Можайском водохранилище в 1994–1995 гг. и при проведении экспериментальных исследований (Борисов, 1996).

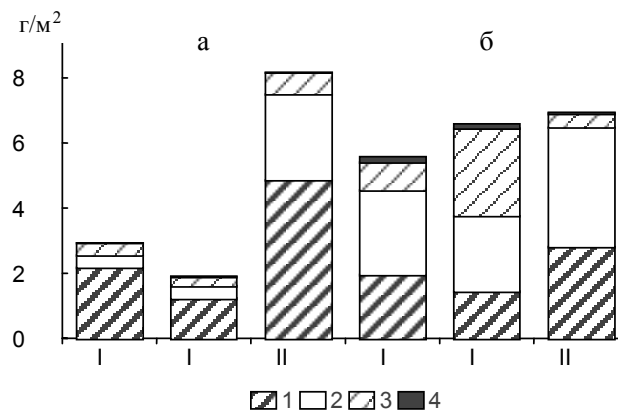


Рис. 2. Сезонная динамика структуры биомассы макрозообентоса прибрежной зоны открытого мелководья Рыбинского водохранилища в 1986 (а) и 1990 (б) г.г.: I — весна, II — лето, III — осень; 1 — хирономиды, 2 — олигохеты, 3 — моллюски, 4 — ракообразные

Сравнительный анализ сезонной динамики макрозообентоса различных зон Рыбинского водохранилища показал ее сходный характер на всех четырех плесах водоема. В течение всего вегетационного периода минимальная средневзвешенная по всему водохранилищу биомасса отмечена в прибрежной зоне, несколько выше она в зоне возможного осушения и максимальная в глубоководной зоне (ГЗ) (табл. 4).

Таблица 4. Сезонная динамика средневзвешенной биомассы составных частей макрозообентоса в различных зонах Рыбинского водохранилища в 1990 г.

Группа животных	Биомасса, г/м ²								
	Весна			Лето			Осень		
	ПЗ	ЗВО	ГЗ	ПЗ	ЗВО	ГЗ	ПЗ	ЗВО	ГЗ
Хирономиды	2.07	2.63	10.88	2.01	1.56	9.47	3.03	2.68	14.93
Олигохеты	2.16	2.48	3.46	2.36	3.35	2.71	2.68	4.15	4.44
Моллюски	0.73	1.55	4.46	0.45	1.31	2.12	0.37	2.54	4.95
Прочие	0.01	0.05	0.01	0.13	0.04	0.01	0.02	1.24	0.12
Всего	4.97	6.71	18.81	4.95	6.26	14.31	6.10	10.61	23.99

В прибрежной зоне и в зоне возможного осушения основу биомассы составляли личинки хирономид и олигохеты, а в глубоководной зоне биомасса последних в среднем в 3 раза меньше, чем у личинок хирономид. Около 95% всей биомассы хирономид приходилось на личинок и куколок *Chironomus plumosus*. Сезонная динамика численности донных макробеспозвоночных несколько отличалась от динамики биомассы. Максимальная численность личинок хирономид и олигохет во всех зонах наблюдалась в июне–июле, когда появлялось новое поколения хирономид и молодь олигохет. Затем численность макробеспозвоночных падала вследствие их выедания хищными беспозвоночными и рыбами-бентофагами. Минимум численности приходился, как правило, на весну, т.е. предшествовал вылету хирономид и размножению олигохет.

Горьковское водохранилище. Наблюдения над донной фауной были начаты с момента его сооружения в 1955 г. и регулярно продолжались до 1995 г. Еще до затопления водохранилища в его расширенной (озерной) части было установлено три створа с 24 постоянными станциями (Мордухай-Болтовской, 1961). Кроме того, наблюдения проводились и в речной части водохранилища в районе городов Кинешма и Кострома. По сравнению с другими верхневолжскими водохранилищами, в Горьковском была наиболее детально изучена видовая структура макрозообентоса в первые годы образования водоема (1956–1959 гг.). Сразу после зарегулирования видовое разнообразие донного населения было достаточно велико — 135 видов и форм. Такое богатство донной фауны в начальный период существования водоема было связано с наличием большого числа биотопов, образовавшихся в результате затопления поймы и пойменных водоемов. На затопленной суше встречались различные земельные угодья: луга, пашни, огороды, болота, кустарники, вырубленный лес. На стадии разрушения реофильных и фитофильных биоценозов происходило заселение бывшей суши обитателями русла, а также зарослей и почвы. Разложение остатков наземной растительности привело к изобилию питательных веществ для

изобилию питательных веществ для гетеротопных организмов (Мордухай-Болтовской, 1961).

Следующая стадия развития водоема характеризовалась массовым вселением хирономид, представленных в основном мотылем. В результате распространения по всей площади затопленной суши крупных личинок *Chironomus f. l. plumosus* биомасса макрозообентоса в первый год была довольно высока — $\sim 10 \text{ г/м}^2$ (Митропольский, Бисеров, 1982). В последующий период произошло значительное уменьшение (до 36) числа видов (Митропольский, 1978б) и одновременное снижение (до 3–4 г/м^2) величин средней биомассы (Стругач, 1979; Митропольский, Бисеров, 1982). С начала 1960-х годов, когда завершился процесс формирования донной фауны водохранилища, и до конца 1970-х годов макрозообентос оставался бедным по биомассе и однообразным по видовому составу, что, по мнению Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1972), было связано с недостатком питательных веществ в грунтах. В первой половине 1980-х годов началось возрастание величин средневзвешенной биомассы в озерной части водохранилища (Бисеров, 1988). В конце 1980-х годов произошел наиболее существенный рост биомассы (до 23 г/м^2) в основном за счет массового развития мотыля (Перова, 1998). В 1987–1989 гг. резко снизилась встречаемость моллюсков-сфебрид, что, вероятно, было связано со значительным антропогенным загрязнением и ростом трофического статуса водоема. Известно, что подавляющее большинство представителей сем. Pisidiidae (Sphaeriidae) предпочитают мезотрофные водоемы и их обилие значительно падает при эвтрофировании, что было показано на примере оз. Эструм (Дания) (Holopainen, Jonasson, 1989).

В первой половине 1990-х годов наблюдалось значительное увеличение видового разнообразия макрозообентоса на стандартных станциях: 1989 г. — 31 вид, 1993 г. — 58, 1995 г. — 71 вид. Особенно заметно возросло число видов моллюсков и личинок насекомых. За весь период исследований в составе макрозообентоса Горьковского водохранилища зарегистрировано 234 вида и формы, относящихся к 12 систематическим группам. Наиболее широко представлены хирономиды — 87 видов и форм, моллюски — 59 видов и олигохеты — 42 вида. На долю этих трех групп приходится >80% от общего числа видов. Остальные 46 видов относились к другим систематическим группам. Подавляющее большинство макробеспозвоночных (~70%) встречались редко и в небольших количествах. Следует отметить, что в последнем опубликованном каталоге хирономид бассейна Верхней Волги (Шилова, 2000) для фауны Горьковского водохранилища указано 30 видов. При анализе многолетних изменений видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища установлено, что за период с 1956 по 1995 гг. в водоеме от-

мечено 60 видов и 27 форм хирономид (Перова, Щербина, 2002). Увеличению видового разнообразия макрозообентоса Горьковского водохранилища способствовали и акклиматизационные мероприятия, проведенные с целью обогащения кормовой базы рыб. В период с 1962 по 1965 гг. в водохранилище было интродуцировано 2 вида байкальских соровых гаммарид — *Micruropus possolskii* и *Gmelinoides fasciatus* (Иоффе, 1968). Последний вид в дальнейшем успешно расселился по всем водоемам Верхней Волги, а в 1994 г. *G. fasciatus* отмечен в оз. Белом (Щербина и др., 1997). В 2000 г. *G. fasciatus* впервые обнаружен в прибрежных зарослях макрофитов Иваньковского и Угличского водохранилищ.

На берегах Горьковского водохранилища расположены крупные промышленные центры: Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма, однако влияние их сточных вод на зообентос фактически не исследовалось. Весной и летом 1992–1993 гг. было изучено влияние городов Рыбинска, Ярославля и Костромы на структуру донных макробеспозвоночных речных участков водохранилища. В районе г. Рыбинска макрозообентос состоял из единичных особей хирономид и олигохет, дающих в сумме очень низкие биомассы — 0.03–2.51 г/м², его основу составляли реофильные формы *Propappus volki* (Michaelson), *Tubifex newaensis*, *Kloosia pusilla* (L.) (син. *Cryptochironomus vytshegdae* Zvereva), *Polypedilum* sp. (син. *Paratendipes «contectus» № 3»* Lipina) и некоторые эврибионты — *Polypedilum bicrenatum* K., *Cladotanytarsus mancus*. В районе городов Ярославля и Костромы биомасса макрозообентоса возрастала до 4 и 23.3 г/м² соответственно, и ее основу (67–91%) составляли олигохеты *Tubifex newaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*. Расчет величины сапробности по методу Патле и Букка показал, что в районах, расположенных ниже промышленных городов, сапробность резко возрастает, а по мере удаления от них — имеет тенденцию к снижению (Щербина, 2000).

Речная часть Горьковского водохранилища наиболее детально изучена в 1992 г. в районе г. Костромы на 11 полуразрезах, расположенных выше и ниже города (Перова, Щербина, 2001). Существенных различий в количественных показателях по сезонам не обнаружено. Видовое разнообразие весной и осенью было выше (~100 видов), чем в летний период (85 видов), что объясняется вылетом хирономид — наиболее широко представленной в видовом отношении группы донных сообществ. Из 120 обнаруженных в 1992 г. видов, 42 приходилось на хирономид и по 30 видов — на олигохет и моллюсков. Наименьшее видовое разнообразие отмечено на русле (65), а наибольшее — в прибрежье (87 видов). Во всех зонах речного участка доминируют представители олигохет — *Tubifex newaensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. claparedeanus* Ratzel, *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrázek.

В отличие от Ивановского и Рыбинского водохранилищ, в Горьковском уже на первый год его существования дрейссена стала массовой (Мордухай-Болтовской, 1961). В последующий период ее численность несколько снизилась, что было связано со значительным загрязнением водоема. В первой половине 1990-х годов частота встречаемости и обилие моллюска *Dreissena polymorpha* в водохранилище, особенно в его речной части, возросли. В 2000 г. здесь впервые обнаружены немногочисленные особи *D. bugensis* в возрасте от 2+ до 4+. Фильтрационная деятельность обеих видов дрейссены способствует улучшению качества воды и обогащению грунта органическими веществами, что создает благоприятные условия для развития донной фауны. В биоценозах дрейссены максимальной численности и биомассы достигали пиявка *Erpobdella octoculata* (L.), ракообразные *Asellus aquaticus* (L.) и *Gmelinoides fasciatus* и полихета *Hypania invalida*, которые не встречались на станциях, где друзы дрейссены отсутствовали. Впервые *H. invalida* обнаружена в Горьковском водохранилище в 1992 г. (Щербина и др., 1997). В этот период здесь отмечена ее рекордная для волжского бассейна биомасса (125 г/м^2), которая зарегистрирована в речном участке водохранилища в биоценозе дрейссены на глубине 13 м (Щербина, 2001). Исследования, проведенные в русловой зоне речного участка Горьковского водохранилища весной и летом 1992 г., показали, что численность и биомасса донных макробеспозвоночных тесно связана с интенсивностью фильтрационной деятельности дрейссены. В мае биомасса макрозообентоса в биоценозе дрейссены была в 1.8 раза выше, чем на станциях, где дрейссена отсутствовала, а в июле аналогичное превышение составило 11.5 раз. На станциях, расположенных на склоне, весеннее превышение биомассы макрозообентоса составило 2.4, а летнее — 3.4 раза (табл. 5).

Таблица 5. Средние численность (Ч, экз./м²) и биомасса (Б, г/м²) макрозообентоса в различных зонах речного участка Горьковского водохранилища весной и летом 1992 г.

Русло				Склон			
Весна		Лето		Весна		Лето	
Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
<u>3483</u>	<u>21.91</u>	<u>8190</u>	<u>43.93</u>	<u>13462</u>	<u>46.45</u>	<u>7703</u>	<u>38.56</u>
3571	12.00	2058	3.81	9220	19.38	5250	11.45

Примечание. Над чертой – численность и биомасса макрозообентоса в биоценозах дрейссены, под чертой – то же на станциях, где друзы дрейссены отсутствовали.

В мелководной зоне озерной части Горьковского водохранилища биомасса макрозообентоса в 1989 г. (7.4 г/м^2) была в 3 раза меньше, чем в

глубоководной (22.9 г/м²). Основу биомассы мелководья составляли три вида хирономид (*Chironomus muratensis*, *Lipiniella araeicola*, *Stictochironomus crassiforceps*) и два вида олигохет (*Tubifex nawaensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*).

Формирование видового состава. На примере становления бентоса Горьковского и Куйбышевского водохранилищ была разработана схема процесса формирования бентоса в крупных равнинных водохранилищах. В большинстве таких водохранилищ, после их заполнения, наблюдается вспышка обилия крупных хирономид рода *Chironomus*, что и послужило поводом назвать этот период «стадией временного биоценоза мотыля» (Мордухай-Болтовской, 1961).

Подавляющее большинство обнаруженных в составе макрозообентоса верхневолжских водохранилищ видов принадлежат к сем. Chironomidae – гетеротопным беспозвоночным, большую часть жизни проводящим в водной среде. Из гомотопных беспозвоночных наиболее широко представлены две группы – олигохеты и моллюски. В наиболее изученных верхневолжских водохранилищах на долю трех указанных групп приходится от 71 до 85% от общего числа зарегистрированных видов (табл. 6).

Таблица 6. Число видов разных групп макрозообентоса верхневолжских водохранилищ

Водохранилища	Хирономиды	Олигохеты	Моллюски	Прочие	Всего
Иваньковское	101	54	46	55	256
Рыбинское	216	76	48	136	476
Горьковское	87	42	59	46	234

Значительное видовое богатство Рыбинского водохранилища связано в первую очередь с хорошей изученностью данного водоема. Подавляющее большинство видов здесь обнаружено в периодически осушаемом закрытом и полужакрытом побережье, где наряду с фитофильными беспозвоночными, хорошо переносящими длительные периоды осушения и промораживания (Луферов, 1965; Семерной, 1971, 1974; Митропольский, 1978а), обитают массовые короткоцикловые гетеротопные хирономиды, мокрецы, поденки и др., успевающие за столь короткий период открытой воды завершить полный цикл своего развития.

В Горьковском и Иваньковском водохранилищах макрозообентос собирали значительно реже и на меньшем числе станций, расположенных, как правило, в глубоководной зоне водохранилищ, где фауна существенно беднее, чем в закрытом побережье, заросшем макрофитами.

Сразу после заполнения водохранилищ и начавшегося заилиения происходило разрушение реофильных биоценозов, а пелофильные эле-

менты из слабопроточных участков русла и затонов начинали расселяться по заиленному руслу и постепенно выходить за его пределы на затопленную сушу. Дальнейшее формирование доминирующих видов и комплексов в различных зонах проходило по-разному.

В глубоководной зоне (глубина 4.5 м и более) на раннем этапе третьей стадии основу макрозообентоса по биомассе составляли моллюски из сем. Pisidiidae. Особенно это было ярко выражено в Ивановском и Горьковском водохранилищах (Фенюк, 1959; Митропольский, Бисеров, 1982), где на долю этих моллюсков приходилось ~50% всей биомассы. Начиная с середины 1960-х годов, доминирующие виды и комплексы в глубоководной зоне сформировались, и дальнейшие изменения были связаны с возрастанием роли отдельных видов по мере повышения трофического статуса водоемов и увеличения толщины иловых отложений. Более 90% численности и биомассы макрозообентоса глубоководной зоны в верхневолжских водохранилищах образуют пять видов тубифицид (*Tubifex newaensis*, *T. tubifex*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis* (Mich.), *P. moldaviensis*) три вида хирономид (*Chironomus plumosus*, *Procladius choreus* (Mg.), *Cryptochironomus obreptans*) и моллюск *Dreissena polymorpha*. В верховьях всех плесов водохранилищ, где наблюдается небольшое течение и заиление на песках не столь значительно, по биомассе и численности превалировали представители пелопсаммореофильного комплекса — *Tubifex newaensis*, *Potamothrix moldaviensis*, *Chironomus muratensis*, *Cryptochironomus obreptans*. По мере замедления течения и увеличения толщины иловых отложений среди доминирующих видов появились представители пелофильного комплекса — *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *Tubifex tubifex*, *Chironomus plumosus*, *Procladius choreus*.

В мелководной зоне формирование доминирующих видов и комплексов шло значительно дольше и сложнее, чем в глубоководной. В первые годы наполнения водохранилищ интенсивно разрушались затопленные ландшафты и разлагалась наземная растительность. В этот период доминировали гетеротопные беспозвоночные — личинки из родов *Glyptotendipes* и *Chironomus*. Дальнейшие изменения в различных типах мелководий происходили по-разному. В закрытом и отчасти полужакрытом прибрежье вследствие его быстрого заиления и развития зарослей макрофитов сформировалась фауна, способная выдерживать длительные безводные периоды и промораживание. Здесь среди зарослей развивался богатый фитофильный биоценоз, характерный для временных водоемов, состоящий из легочных брюхоногих моллюсков, хирономид, стрекоз, ручейников, поденок и т.д. Непосредственно в грунтах преобладали моллюски из родов *Valvata* и *Euglesa*, способные выдерживать длительные периоды осушения (Митропольский, 1978а), а также хирономиды из ро-

дов *Polypedilum*, *Chironomus*, *Psectrocladius*, *Procladius*, *Cladotanytarsus* и некоторые другие группы насекомых, имеющие короткий жизненный цикл или устойчивые к высыханию различные стадии развития. Как показал сравнительный анализ, доминирующие виды и комплексы остались неизменными, а преобладание какого-либо вида тесно связано с его многолетними циклами (Щербина, 2000; Щербина и др., 2001).

Наиболее длительный процесс формирования донных сообществ наблюдался в открытом мелководье, где интенсивно шло разрушение затопленных биотопов и образование новых. Почти все открытое мелководье верхневолжских водохранилищ представлено песчаными отмелями; здесь наиболее сильно действие прибойной волны и фактически отсутствуют заросли. В верхнем горизонте прибрежной зоны Рыбинского и озерной части Горьковского водохранилищ до 90% численности и биомассы макрозообентоса составляют личинки *Lipiniella araeicola*, ранее отсутствовавшие здесь, и *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*. В нижнем горизонте по численности преобладают хирономиды *Polypedilum bicrenatum*, *Cladotanytarsus* ex gr. *mancus*, *Stictochironomus crassiforceps*, а по биомассе – хирономида *Chironomus muratensis* и олигохета *Tubifex newaensis*. В зоне возможного осушения и на склоне речных участков плесов по биомассе, кроме двух последних видов, большую роль играют *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix moldaviensis*. По численности, кроме указанных олигохет, доминируют мелкие представители хирономид из родов *Polypedilum* и *Cladotanytarsus*.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-48542).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И., Митропольский В.И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941–1978 гг. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 211–228.
- Бакастов С.С. Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий Верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. С. 13–22.
- Белавская А.П., Кутова Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 162–189.
- Бисеров В.И. Зообентос Горьковского водохранилища в первой половине 80-х годов // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 77. С. 25–28.
- Борисов Р.Р. Влияние сработки уровня в водохранилищах на обитающих в прибрежье личинок хирономид // Экология, эволюция и систематика хирономид. Тольятти: Борок: Ин-т биол. внутр. вод РАН, Ин-т экол. волж. бассейна РАН, 1996. С. 128–131.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.

- Законнов В.В. Распределение донных отложений в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1981. № 51. С. 68–72.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Изменение трофической структуры макрозообентоса эвтрофного озера после вселения в него дрейссены // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1992. № 93. С. 67–71.
- Курдин В.П. Особенности формирования и распределения донных отложений мелководий Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1976. С. 23–41.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологическая характеристика водохранилищ // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Ярославль: Изд-во ЯрГТУ, 2000. С. 5–25.
- Луферов В.П. О нагоне прибрежья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М.; Л.: Наука, 1965. С. 151–154.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему эвтрофного озера // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60. С. 25–28.
- Методика изучения биогеоценозов внутр. водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Митропольский В.И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высыхания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978а. С. 46–58.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971–1973 гг. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1978б. № 38. С. 38–43.
- Митропольский В.И., Бисеров В.И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 145–153.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, 1961. Вып. 4(7). С. 49–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состояние бентоса озерной части Горьковского водохранилища в 1963–1969 гг. // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1972. № 16. С. 16–19.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Рыбинское водохранилище. Вологда: Северо-Западное кн. изд-во, 1974. С. 158–195.
- Мотыль *Chironomus plumosus* L. (Diptera, Chironomidae). М.: Наука, 1983. 309 с.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазий, дальнейшие перспективы распространения // Амер.-рос. симп. по инвазионным видам: Тез. докл. Борок, 27–31 августа 2001. Борок: Изд-во ЯрГТУ, 2001. С. 152–154.
- Перова С.Н. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод. 1998. № 3. С. 29–33.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.

- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса различных участков Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод. 2001. № 2. С. 93–100.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутр. вод. 2002. № 4 (в печати).
- Поддубная Т.Л. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища на 32-й год ее существования // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1974. С. 143–153.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Семерной В.П. Зимовка водных олигохет в промерзающем грунте // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 9. С. 29–32.
- Семерной В.П. Динамика олигохетного населения в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища в зависимости от уровня воды // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1974. № 21. С. 36–40.
- Семерной В.П., Митропольский В.И. Зообентос прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне верхневолжских водохранилищ. Рыбинск: Ин-т биол. внутр. вод АН СССР, 1978. С. 74–103.
- Стругач М.Б. Бентос Горьковского водохранилища (материалы 1972–1974 гг.) // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1979. Вып. 142. С. 91–98.
- Фенюк В.Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 139–160.
- 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.: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.
- Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры донных макробеспозвоночных открытого мелководья Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 1998. № 3. С. 19–28.
- Щербина Г.Х. Макрозообентос // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 2000. С. 216–231.
- Щербина Г.Х. Аутоакклиматизация Каспийской полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) в бассейне Верхней Волги // Зоол. журн. 2001. № 3. С. 278–284.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов А.И. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхневолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Зоопланктон, зообентос. Тольятти: Ин-т экол. волж. бассейна, Гидробиол. о-во РАН, 1997. С. 108–114.
- Щербина Г.Х., Перова С.Н., Баканов А.И. Структура и функционирование биологических сообществ: Макрозообентос // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 141–150.
- Holopainen I.J., Jonasson P.M. Bathymetric distribution and abundance of *Pisidium* (*Bivalvia*, *Sphaeriidae*) in Lake Estrom, Denmark, from 1954 to 1988 // *Oikos*. 1989. V. 55. № 3. P. 324–334.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region. ASLO'2000 Meeting, Book of Abstracts, 2000. SS. 21–09.

ИНДЕКСЫ ДЛЯ ОЦЕНКИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
СООБЩЕСТВА И МЕТОДЫ АНАЛИЗА ЕГО ДИНАМИКИ

Мониторинг биоразнообразия относится к одной из ключевых проблем в рамках программы России по сохранению биологического разнообразия (Соколов и др., 1994; Соколов, Решетников, 1997; Алимов и др., 1997; Павлов, Лущекина, 2000). Он базируется на анализе информации, полученной при инвентаризации флоры и фауны, и синтезе новых знаний об изменениях в биоте. Указанное направление вызвало необходимость разработки эффективных и стандартных методов оценки состояния разнообразия и анализа его динамики (Соколов, Решетников, 1997; Петросян, 2000).

В данной работе проведен сравнительный анализ различных индексов, используемых для оценки биологического разнообразия, и описаны методы анализа его динамики.

Индексы, используемые для оценки биологического разнообразия. При сильных воздействиях изменения в сообществе видны по списку видов (*species richness*). Появление новых при инвазии или исчезновение некоторых индикаторных видов позволяет делать определенные суждения о характере сукцессии экосистемы. Однако часто необходимо на более ранних стадиях выявлять изменения в сообществе. При небольших воздействиях происходят изменения в соотношениях численности различных видов. Доминант может стать субдоминантом или самым обычным видом. Детальный анализ этих изменений нельзя сделать без перехода на количественный уровень. Существует два подхода к количественной оценке таких изменений.

Первый подход к оценке величины структурных перестроек в сообществе основан на функции распределения видов по обилию. Параметры этих распределений могут служить в качестве меры, характеризующей видовую структуру сообщества. Однако при таком подходе возникает неоднозначность аппроксимации. Кроме того, интерпретация параметров используемых статистических распределений условна, имеет смысл лишь в рамках избранной модели и часто затруднена их экологическая трактовка (Левич, 1980).

Второй путь количественной оценки структурных перестроек состоит в вычислении индексов, зависящих только от видовой структуры. Эти индексы носят название индексов разнообразия (*species diversity*).

Предложено >20 индексов, которые отвечают двум основным свойствам функции разнообразия (Песенко, 1982): разнообразие сообще-

ства тем выше, чем больше в нем видов; разнообразие сообщества тем выше, чем более выровнены по обилию составляющие его виды.

В подобной ситуации перед исследователями встает задача выбора необходимого показателя. Часто она решается исходя из авторитета предшественника, использовавшего ту или иную формулу. Иногда берется ряд индексов, и анализ проводится отдельно по каждому из них. Но такой подход часто не проясняет решаемую проблему, а получаемые фрагменты мозаики плохо складываются в общую картину, тем более что разные индексы могут давать самые разные, в том числе и противоречивые результаты. Назрела необходимость в серьезном переосмыслении используемых индексов и в поиске оптимальных.

Критический анализ, проведенный разными авторами (Routledge, 1979; Животовский, 1980; Песенко, 1982), позволил ограничить список индексов, но не решил в корне проблему. У исследователя все же остается выбор между показателями Симпсона, индексом межвидовых встреч, Шеннона, Шелдона и показателем Животовского.

Таблица 1. Формулы основных показателей биологического разнообразия следующие (Песенко, 1982)

Индекс	Используемая формула
Вероятность межвидовых встреч	$PIE = 1 - \sum (p_i)^2$
Модифицированный Симпсона	$S = [\sum (p_i)^2]^{-1}$
Животовского	$S_g = \left[\sum \sqrt{p_i} \right]^2$
Шеннона	$H = -\sum (p_i) \times \text{Log} (p_i)$
Шелдона	$SH = \exp (H)$

Анализ динамики перечисленных основных показателей разнообразия, проведенный для рыбной части сообщества Иваньковского водохранилища, показал, что характер изменения различных показателей сходен, но степень выраженности этих изменений разная. Однако по индексу Животовского с 1978 по 1980 гг. наблюдается противоположный характер изменений разнообразия по сравнению с остальными индексами (Терещенко и др., 1994).

Математический анализ используемых формул позволяет отбросить некорректные индексы, указать какие из них линейно зависимые и выделить зоны относительно большей или меньшей чувствительности индексов к изменениям соотношения входящих в сообщество видов. Однако он не может указать оптимальный индекс или решить вопрос, часто дискутируемый среди экологов: важен или нет учет редких видов для

оценки биологического разнообразия? Очевидно, необходимо предложить дополнительные требования, которые соответствуют существованию анализируемого биологического явления.

Одним из фундаментальных свойств сообщества можно считать иерархичность его структуры как в систематическом, так и в экологическом плане. И в общем разнообразии сообщества эти иерархические уровни должны быть представлены. При этом необходимо выполнение условия аддитивности информации о разнообразии сообщества при более грубом разбиении по группам и о разнообразии структуры каждой группы. Но это и есть третье условие, которое выдвигал К. Шеннон (1963) при выводе своей формулы. Первые два условия совпадают с требованиями, которым должен отвечать индекс биологического разнообразия (Routledge, 1979; Животовский, 1980; Песенко, 1982). Более того, доказана теорема (Шеннон, 1963) о существовании единственной функции H , удовлетворяющей трем перечисленным выше свойствам.

При выборе показателя актуальна его биологическая интерпретация (Терещенко, 1994). Индекс Шеннона связан с одним из важных свойств живых систем. Он характеризует реальную действительность с точки зрения хаоса и упорядоченности. Биологический смысл данного показателя заключается в оценке неопределенности структуры сообщества, т.е. неопределенности встречи (поймки) особей конкретного вида.

Индекс Шеннона обладает рядом свойств, которые подтверждают, что он может служить разумной мерой биологического разнообразия. Принцип аддитивности позволяет сравнивать структурную организацию различных иерархических уровней сообщества, оценивать их вклад в такие фундаментальные свойства, как продуктивность, устойчивость и т.д. Более того, это единственный индекс, который позволяет корректно оценивать разнообразие сообщества в том случае, когда некоторые группы организмов представлены не видами, а таксонами более высокого ранга. Однако оценка разнообразия будет в этом случае несколько заниженной.

Эта формула весьма предпочтительна и с позиции теории погрешности измерений. Индекс Шеннона слабо зависит от присутствия или отсутствия редких видов в пробе. В реальных работах необходимо оценивать не разнообразие коллекции, а измерять его для конкретного водоема. Тогда становится очевидным ответ на вопрос о значении редких видов для оценки биологического разнообразия. При его измерении для реального водоема необходимо минимизировать погрешность этого измерения. Следовательно, редкие виды, играющие небольшую роль в функционировании сообщества, должны вносить небольшой вклад и в его разнообразие.

Изменения в структуре сообщества многогранны и могут затрагивать как изменение числа видов, так и перераспределение их обилия. Для описания различных сторон этих изменений было предложено использо-

вать комплекс показателей, основанных на функции Шеннона (Сметанин и др., 1983) и на семействе степенных функций Хилла (Песенко, Семкин, 1989). Есть основания считать, что первый комплекс логически более обоснован, а индексы имеют четкую биологическую интерпретацию.

Первый из индексов, основанных на функции Шеннона, называется «сложность». Количественно сложность выражается через логарифм числа видов, из которых состоит сообщество, т.е. видового богатства (*species richness*).

$$H_m = \log n \quad (1)$$

В качестве меры сложности сообщества можно использовать и количество видов. Основная причина использования логарифма состоит в том, что количество попарных связей между видами пропорционально именно логарифму количества видов. А связи как раз и характеризуют природу сообщества.

Второй индекс, учитывающий вклад разных видов и их число — биологическое разнообразие, оцененное по формуле К. Шеннона. При одинаковой доле всех видов он становится максимальным и численно равен сложности сообщества (H_m). В другом предельном случае, когда сообщество фактически одновидовое, а остальные виды представлены единичными особями, значение индекса приближается к нулю.

При равной доле всех видов в сообществе оно структурно дезорганизовано и его неопределенность максимальна и равна сложности. Можно предположить, что в таком сообществе связи между видами крайне слабы, поскольку наличие тесных связей между видами приводит к доминированию более конкурентоспособных и к подавлению остальных. Если некоторые виды в сообществе становятся доминантами, то закон равных вероятностей нарушается, а неопределенность структуры сообщества уменьшается. Уменьшение неопределенности можно связать с увеличением организации сообщества или появлением информации в структуре в результате взаимодействия видов со средой и между собой. Таким образом, организация сообщества (O) есть реализованная в его структуре неопределенность (Антомонов, 1969, 1977).

$$O = H_m - H \quad (2)$$

Показатели разнообразия и абсолютная организация зависят как от числа видов в сообществе, так и от доли разных видов. Иногда необходимо использовать относительный показатель, зависящий в основном от вклада различных видов. На основе энтропии было предложено использовать два относительных показателя: R — индекс доминирования или

«относительная организация» (Антомонов, 1969, 1977) и I — выравнивание (Pielou, 1977)

$$R = 1 - H/H_m \quad (3)$$

$$I = H/H_m \quad (4)$$

Значение этих индексов лежит в пределах от 0 до 1. Для детерминированных систем, состоящих из одного вида (супердоминанта), а остальные представлены единичными особями, индекс R приближается к 1, а I — к 0. А для полностью дезорганизованных при равном вкладе всех видов индекс R равен 0, а I — 1.

Таким образом, предложен комплекс показателей, основанных на функции Шеннона, который позволяет не только проводить мониторинг биоразнообразия, но и получить дополнительную информацию о процессах, происходящих при изменениях в сообществе. Например, если идет увеличение суммарной численности всех видов при постоянном показателе относительной организации, то это свидетельствует о равномерности увеличения численности по всем видам. Такая ситуация возникает при освоении свободных экологических ниш, когда конкуренция не сдерживает рост численности части видов. При этом из-за ослабления конкуренции возможно даже уменьшение организованности и рост выравнивания. А рост суммарной численности всех видов при росте индекса «относительная организация» означает увеличение доминирования, т.е., очевидно, увеличение общей численности особей в сообществе идет в основном за счет улучшения условий жизни и воспроизводства доминантов.

Методы анализа динамики биологического разнообразия. Мониторинг биологического разнообразия предполагает выявление, анализ и прогнозирование возможных изменений в биоте на фоне естественных процессов и под влиянием антропогенных факторов (Соколов, Решетников, 1997; Алимов и др., 1997). Эта информация необходима для принятия обоснованных решений на любом уровне управления, направленных на смягчение последствий этих изменений. Данная работа тесно связана с результатами исследования в рамках направления «Инвентаризация и классификация биоразнообразия» (Павлов, Луцкекина, 2000).

Определенные выводы об изменении биологического разнообразия флоры и фауны можно сделать, используя стандартные статистические методы: анализ средних и регрессионный анализ. Но прежде чем подвергать статистической обработке исходные данные, исследователь должен быть убежден в том, что имеет дело с биологически однородным материалом — правило прочих равных условий (Терещенко, Решетников, 2000), т.е. должно быть устранено влияние на исходные данные различия в биологическом разнообразии, связанного со сбором проб в разных биотопах и т.п. (α -, β - и γ -разнообразие).

Содержательную информацию для целей мониторинга можно получить и при использовании индексов сходства в качественной и количественной форме, расстояния в многомерном пространстве как меры различия и показателей своеобразия или оригинальности (Песенко, 1982). Однако все они, за исключением регрессионного анализа, направлены лишь на констатацию различий в биоте в настоящее время по сравнению с предыдущими периодами.

В последние годы автором разрабатывается новый подход к оценке состояния и мониторинга пресноводных экосистем — метод фазового портрета (Verbitsky, Tereshchenko, 1996; Попова и др., 1997; Терещенко, Вербицкий, 1997). Этот методический подход предполагает выявление устойчивых и неустойчивых зон функционирования сообщества и позволяет предсказать и наглядно представить его динамику в норме и под прессом нарушающих воздействий. Получить такую информацию другими существующими методами не представляется возможным.

Для анализа изменений в структуре сообщества используются данные по относительному обилию видов в пробе, так как происходят не только изменения в списке видов, но и перераспределение биомассы отдельных видов. При описании перестроек в сообществе животных структурным фазовым портретом системы служит кривая, описывающая ее поведение в координатах H и dH/dt , где H — индекс Шеннона. На основе анализа природных и экспериментальных сообществ выявлено пять элементов фазовых портретов, связанных с различными экологическими ситуациями (Verbitsky, Tereshchenko, 1996; Попова и др., 1997; Терещенко, Вербицкий, 1997). При нахождении сообщества вдали от устойчивого равновесного состояния фазовые портреты имеют вид куполообразной кривой, характеризующей движение системы от состояния, соответствующего меньшему разнообразию, к состоянию с большим разнообразием (например, формирование рыбного населения при заполнении многих водохранилищ), или вогнутой дуги от исходного состояния к другому, имеющему меньшее разнообразие (например, при чрезмерном вылове). Вблизи равновесного состояния динамика сообщества на фазовом портрете имеет вид кольцевой траектории с небольшой амплитудой, либо закручивающейся или раскручивающейся спирали.

Динамика разнообразия рыбного населения Куйбышевского водохранилища показана на рисунке с применением этого метода. Изменения в структуре рыбного населения Куйбышевского водохранилища, произошедшие за время его существования, связаны как с естественными процессами формирования экосистемы водоема, так и его загрязнением и эвтрофированием. В начале становления водохранилища наибольшей численности достигают виды, принадлежащие к бореально-равнинному фаунистическому комплексу. Постепенно эта группа уступает место ви-

дам понтического пресноводного комплекса. Кроме того, заметную роль играют рыбы пресноводного амфибореального фаунистического комплекса. В последнее время в водохранилище активно проникают рыбы понтического морского фаунистического комплекса.

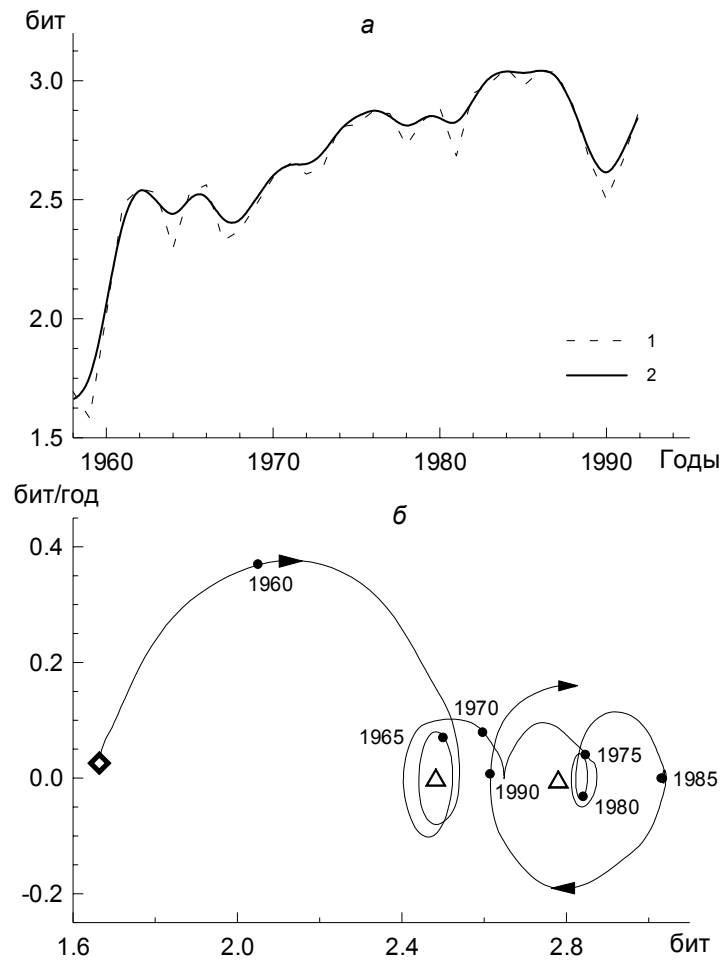


Рис. 1. Динамика разнообразия (а) и структурный фазовый портрет (б) рыбного населения Куйбышевского водохранилища: 1 — исходные данные; 2 — сглаженные данные; 1960....1985 — год нахождения системы в состоянии, обозначенном на кривой точкой; стрелки — направление перемещения системы, треугольник — устойчивое состояние, ромб — начальное состояние

В процессе формирования ихтиофауны водохранилищ достаточно четко выделяются три этапа (Дрягин, 1961; Гордеев, 1971, 1974; Кузнецов, 1991, 1997; Поддубный, 1963 и др.). Первый этап формирования ихтиофауны водохранилища (1956–1959 гг.) характеризовался резким повышением уловов рыб и их разнообразия (см. рис. 1, а). Кратко изменения в экосистеме Куйбышевского водохранилища на первом этапе можно характеризовать следующим образом (Кузнецов, 1991; 1997): смена реофильного состава гидробионтов на лимнофильный; вспышка продуктивности по цепи (фито-, зоопланктон и бентос); высокая эффективность размножения рыб, улучшение их роста и других биологических показателей, вспышка численности хищников. На втором этапе его формирования (1959–1965 гг.) происходит снижение продуктивности некоторых звеньев по сравнению с первым, снижение эффективности размножения и ухудшение роста рыб, удлинение времени полового созревания, снижение индивидуальной плодовитости, разбалансированность экосистемы и асинхронность развития отдельных ее компонентов.

Третий этап (1965–1980 гг.) характеризуется стабилизацией уловов на более низком уровне. Доминируют лещ, плотва, густера и судак. В ихтиофауне заканчивается формирование нового видового состава, уменьшается вариабельность соотношения численности отдельных видов. Уровень воспроизводства рыб находится в относительном динамическом равновесии. По сравнению с предыдущим периодом улучшается рост рыб, сокращается время полового созревания, приближаясь к такому в речных условиях, повышается индивидуальная плодовитость. Отмечена стабилизация индекса биологического разнообразия (см. рис. 1, а). Кратко изменения в Куйбышевском водохранилище на третьем этапе формирования можно характеризовать следующим образом (Кузнецов, 1991, 1997). Отдельные компоненты экосистемы находятся в динамическом равновесии, началось эвтрофирование водоема, но он еще характеризуется как β -мезосапробный, произошла стабилизация уровня продуктивности всех звеньев на новом качественном уровне, улучшились биологические показатели рыб (рост, созревание, плодовитость).

Однако с усилением антропогенного воздействия на водохранилища происходит нарушение стабилизации их экосистем. Аккумуляционный эффект водохранилищ приводит к резкому возрастанию эвтрофирования, загрязнению воды и донных отложений и в конечном итоге к дестабилизации экосистемы. Признаки «дестабилизации экосистемы» при увеличении антропогенной нагрузки в Куйбышевском водохранилище заметны с середины 1980-х годов (Кузнецов, 1991, 1997). Ухудшилось качество воды: увеличилось содержание биогенов, пестицидов и солей тяжелых металлов. Отмечаются заболевания и нарушения в гаметогенезе

у рыб, ухудшение их роста. Наблюдаются изменения в соотношении и динамике численности различных видов рыб.

На фазовом портрете структуры уловов рыб Куйбышевского водохранилища (см. рис. 1, б) отмеченные выше перестройки находят свое отражение. На первом и втором этапах формирования ихтиофауны траектория системы на фазовом портрете — куполообразная кривая, характерная для формирующихся систем с ростом скорости изменения разнообразия на первом и падением — на втором. На третьем этапе фазовый портрет — циклическая траектория вокруг зоны устойчивого состояния, соответствующего разнообразию уловов рыб 2.4–2.5 бит. Ранее началом «дестабилизации» при увеличении антропогенной нагрузки в Куйбышевском водохранилище считали середину 1980-х годов (Кузнецов, 1991, 1997). Однако анализ фазового портрета указывает на то, что с начала 1970-х годов уже наметилась тенденция выхода рыбного населения из устойчивого состояния.

С 1970 по 1980 г. происходит переход рыбного населения в состояние, соответствующее большему разнообразию и меньшему уровню доминирования уловов, чем прежде. Возможно, это влияние комплекса антропогенных и климатических факторов, прежде всего сработки уровня. Так, 1973 г. из-за данного фактора был крайне неблагоприятный для икрометания (Кузнецов, 1997). Низкая численность личинок леща была отмечена и в 1971 г. Очевидно, влияние различных факторов привело к изменениям в соотношении видов, которые не так явно видны по данным статистики, но проявились в интегральном показателе и при применении более чувствительного инструмента, такого как метод фазового портрета. С 1980 г. траектория системы на фазовом портрете соответствует раскручивающейся спирали, что свидетельствует об увеличении антропогенного воздействия на водоем (Терещенко, Вербицкий, 1997). В эти годы увеличилась гибель рыб от разных форм загрязнения, растет число заболеваний и нарушений в развитии рыб, что в целом вызывает снижение уровня воспроизводства и ухудшение качественного состава популяций. Отмечается нарушение сбалансированного соотношения численности отдельных видов (Кузнецов, 1991).

Таким образом, метод фазового портрета позволяет проследить основные тренды и тенденции к изменению в структуре сообществ. Поскольку структура сообщества тесно связана с его функционированием (Алимов, 1989), то в динамике структуры можно видеть интегральный ответ экосистемы на весь комплекс воздействий среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеиздат, 1989. 152 с.

- Алимов А.Ф., Левченко В. Ф., Старобогатов Я.И. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 16–25.
- Антомонов Ю.Г. Системы, сложность, динамика. Киев: Наук. думка, 1969. 124 с.
- Антомонов Ю.Г. Моделирование биологических систем. Киев: Наук. думка, 1977. 248 с.
- Гордеев Н.А. Этапы формирования ихтиофауны Рыбинского водохранилища // Волга-1: Тез. докл. Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1971. С. 244–254.
- Гордеев Н.А. Закономерности формирования ихтиофауны волжских водохранилищ // Волга-2: Тез. докл. Борок, 1974. С. 65–69.
- Дрягин П.А. Формирование рыбных запасов в водохранилищах СССР // Водохранилища СССР и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1961. С. 382–395.
- Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Кузнецов В.А. Процесс формирования экосистемы Куйбышевского водохранилища // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов: Тр. IV конф. Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1991. Т. 1. С. 23–29.
- Кузнецов В.А. Изменения экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе его формирования // Вод. ресурсы. 1997. Т. 24. № 2. С. 228–233.
- Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 182 с.
- Павлов Д.С., Лушечкина А.А. Международная программа «Диверситас» и участие России в ее осуществлении // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 232–237.
- Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.
- Песенко Ю.А., Семкин Б.И. Измерение видового разнообразия сообществ и ширины экологических ниш видов: индуктивный плюралистический подход // Экосистемные исследования: историко-методол. аспекты. Владивосток: ДВЦ АН СССР, 1989. С. 133–159.
- Петросян В.Г. Принципы и методы оценки разнообразия биологических систем на разных уровнях иерархии с применением BIOSYSTEM 96 // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 244–256.
- Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 269–277.
- Поддубный А.Г. О продолжительности периода формирования стад рыб в волжских водохранилищах // Биологические аспекты изучения водохранилищ М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 178–183.
- Сметанин М.М., Стрельников А.С., Терещенко В.Г. О применении теории информации для анализа динамики уловов рыб в формирующихся экосистемах // Вопр. ихтиологии. 1983. Т. 23. Вып. 4. С. 531–537.
- Соколов В.Е., Решетников Ю.С. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 8–15.
- Соколов В.Е., Чернов Ю.И., Решетников Ю.С. Национальная программа России по сохранению биологического разнообразия // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 4–12.
- Терещенко В.Г. Принципы выбора оптимального количественного показателя в биологических исследованиях // Биологическое разнообразие, охрана и воспроизводство лососевидных рыб. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 147–149.

- Терещенко В.Г., Вербицкий В.Б. Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутр. вод. 1997. № 1. С. 23–31.
- Терещенко В.Г., Решетников Ю.С. О значении работ по оценке погрешности результатов в экологических исследованиях // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Любичевские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. С. 198–208.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 86–98.
- Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике: М.: Инostr. лит-ра, 1963. 830 с.
- Pielou E.C. Mathematical Ecology. N.Y.: John Wiley & Sons, 1977. 385 p.
- Routledge R.D. Diversity Indices: Which Ones are Admissible? // J. Theor. Biol. 1979. V. 76. № 4. P. 503–515.
- Verbitskii V.B., Tereshchenko V.G. Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions // Hydrobiologia. 1996. V. 322. P. 277–282.

В.Г. Терещенко**ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ
РЫБНОГО НАСЕЛЕНИЯ ОЗЕР ПРИ РАЗЛИЧНЫХ
АНТРОПОГЕННЫХ ВОЗДЕЙСТВИЯХ**

Мониторинг биоразнообразия относится к одной из ключевых проблем в рамках программы России по сохранению биологического разнообразия (Соколов и др., 1994; Алимов и др., 1997; Соколов, Решетников, 1997; Павлов, Лушекина, 2000). Он предполагает выявление, анализ и прогнозирование возможных изменений в биоте на фоне естественных процессов и под влиянием антропогенных факторов (Алимов и др., 1997; Соколов, Решетников, 1997; Павлов и др., 2000). Нарушения в разнообразии видов неизбежно приводят к нарушениям в структуре сообществ, а часто и к разрушениям целых экосистем, что в конечном итоге может приводить к экологическим катастрофам. Поэтому информация о динамике разнообразия должна служить основой при всех манипуляциях. Все возможные изменения должны быть поняты до принятия решения по воздействию, чтобы не повредить и сохранить природные экосистемы (Решетников, 1994, 2000).

Роль отдельных природных факторов в формировании экосистем различных водоемов неодинакова. Различна также и величина антропогенного воздействия на них. Все это влияет на развитие рыбного населения: его видовой состав, колебания численности отдельных видов и т.д. Для понимания механизмов реагирования рыбного населения проанализирована динамика разнообразия уловов рыбы ряда хорошо изученных (модельных) озер при различного рода нарушающих воздействиях.

Исследование процессов перестройки в рыбной части сообщества требует наличия достаточно длительного ряда наблюдений при действии одного приоритетного фактора. Это резко ограничивает число озер и воздействий, данные по которым могут быть использованы для подобного анализа. Имеющаяся информация позволила более подробно рассмотреть влияние эвтрофирования озер Сямозеро, Воже, Ладожское и Белое и техногенного загрязнения оз. Имандра на динамику структуры рыбного населения. Для понимания природы адаптаций ихтиофауны к хроническому тепловому загрязнению проведен анализ изменений в видовой структуре молоди рыб трех эвтрофных озер (Польша). Факторы, определяющие видовую структуру рыбного населения крупного мелководного озера, изучены на примере озер Убинское и Галичское. Изменения в

рыбном населении при интродукции новых видов рыб рассмотрены на примере оз. Балхаш, в котором произошла коренная перестройка всей рыбной части сообщества, и оз. Врево, которое использовалось как сиговый питомник.

Материалом для анализа послужила информация по статистике уловов рыб озер Балхаш, Белое, Воже, Врево, Галичское, Ладожское, Имандра, Сязозеро, Убинское за длительный период их существования (Коровина, Уломский, 1933; Строев, 1947; Лузанская, Савина, 1956; Лузанская, 1965, 1970; Каженбаев, Ньюжиров, 1968; Сорокин, 1972; Негоновская, 1975; Шимановская и др., 1977; Петров, 1979; Федорова, 1987; Митрофанов и др., 1992; Озеро Убинское, 1994; Сазонова, 1994). Данные по структуре уловов молоди рыб в озерах Гославское, Лихенское, Слесинское (Польша) были любезно предоставлены Х. Вильконьской, за что автор выражает ей искреннюю признательность.

Известно, что разнообразие сообщества связано с таким фундаментальным свойством, как устойчивость (Одум, 1975; Свирежев, Логофет, 1978; Бигон и др., 1989), хотя эта связь имеет сложный характер (Риклефс, 1979; Уиттекер, 1980). Важно, что основной вклад в оценку разнообразия дают массовые виды. При этом соотношение по массе лучше отражает их роль в трансформации вещества и энергии в водоеме.

В силу специфики экономических условий в 1940–1990 гг. на водоемах России и сопредельных стран был хорошо налажен рыбный промысел. Вылавливались и учитывались основные виды рыб, составляющие основу рыбного населения по ихтиомассе и по значению в экосистеме. По числу видов уловы позволяли учитывать до половины обитающих в водоемах рыб.

Для анализа взят суммарный вылов за год, что позволяет нивелировать колебания видового состава уловов, полученных в разные сезоны, на различных биотопах и с применением различных орудий лова (Терещенко, Терещенко, 1987). Проведенная работа по оценке вклада малочисленных неучитываемых видов в оценку разнообразия рыбного населения показала, что потеря информации о малочисленных видах, составляющих до половины списка обитающих в водоеме, приводит к относительной погрешности индекса разнообразия не более 15%. Это позволяет использовать данные рыбопромысловой статистики для анализа динамики разнообразия рыбного населения озер. Для количественной характеристики разнообразия уловов рыб использовали индекс, определяемый по формуле К. Шеннона (Шеннон, 1963; Pielou, 1966, 1977) и называемый «энтропия»:

$$H = - \sum p(i) \cdot \log p(i), \quad (1)$$

где H — разнообразие структуры уловов рыб, бит, $p(i)$ — доля i -го вида по массе.

Из большого числа индексов разнообразия он наиболее оптимален, поскольку отвечает условию аддитивности информации о разнообразии различных иерархических уровней организации сообщества (Терещенко и др., 1994).

Приведенная выше формула предпочтительна и с позиции теории погрешности измерений, так как энтропия слабо зависит от присутствия или отсутствия редких видов в пробе. На практике необходимо оценивать разнообразие не коллекции, а конкретного водоема. При измерении разнообразия реального водоема необходимо минимизировать погрешность этого измерения. Следовательно, редкие виды, играющие небольшую роль в сообществе, должны вносить небольшой вклад и в оценку его разнообразия. В данной работе основное внимание уделяется изучению *динамики* биологического разнообразия рыбного населения.

Для анализа структурных перестроек в рыбной части сообщества применен подход к оценке состояния и к мониторингу пресноводных экосистем — метод фазового портрета. Предлагаемый методический подход предполагает выявление устойчивых и неустойчивых зон функционирования системы и позволяет прогнозировать и наглядно представить ее динамику в норме и под прессом нарушающих воздействий. Получить такую информацию другими существующими методами не представляется возможным.

Суть метода заключается в следующем. Для визуализации изменений в структуре рыбного населения строим его «фазовый портрет», т.е. рассматриваем динамику системы в координатах: H и dH/dt , где H — разнообразие уловов рыб (Verbitsky, Tereshchenko 1996; Терещенко, Вербицкий, 1997). Для исключения влияния случайных изменений предварительно проводим сглаживание динамики индекса разнообразия: весь интервал времени наблюдения разбиваем на 500 отрезков и параболическим окном проводим аппроксимацию и интерполяцию. Анализ основан на поиске стационарных или равновесных точек (зон), имеющих нулевую скорость разнообразия. Индикаторы возмущающего воздействия — переход сообщества в другое устойчивое состояние и нарушение плавности кривой фазового портрета. При сильном воздействии на водоем происходит элиминация части особей, и отклик на фазовом портрете соответствует по времени действию фактора. При менее сильных воздействиях ответная реакция проявляется через смертность молоди. Тогда на фазовом портрете отклонения происходят со сдвигом по времени, равным времени вступления молоди в промысел.

На основе анализа природных и экспериментальных сообществ выявлено пять элементов фазовых портретов, связанных с различными экологическими ситуациями (Verbitsky, Tereshchenko, 1996; Попова и др.,

1997; Терещенко, Вербицкий, 1997). При нахождении сообщества вдали от устойчивого равновесного состояния фазовые портреты имеют вид куполообразной кривой, характеризующей движение системы от состояния, соответствующего меньшему разнообразию, к состоянию с большим разнообразием (например, формирование рыбного населения при заполнении многих водохранилищ), или вогнутой дуги от исходного состояния к другому, имеющему меньшее разнообразие (например, при перелове). Вблизи равновесного состояния динамика сообщества на фазовом портрете имеет вид кольцевой траектории с небольшой амплитудой, либо закручивающейся или раскручивающейся спирали.

Эвтрофирование водоема. Известно, что эвтрофирование водоема приводит к закономерным изменениям во всех звеньях его экосистемы в результате обогащения воды биогенными элементами. При этом увеличивается продуктивность и биомасса начальных звеньев трофической цепи. В рыбном населении происходит замена длинноцикловых крупных форм на мелкие и короткоцикловые, увеличение численности планктофагов, смена лососевых видов на сиговые и далее на корюшковые, окуневые и карповые (Colby et al., 1972; Hartman, 1972; Hartman, Numann, 1977; Решетников и др., 1982; Решетников, 1994, 2000). Во всех модельных озерах (Сямозеро, Воже, Ладожское и Белое) отмечены указанные выше изменения. Новые условия существования рыб привели к преимущественному развитию определенных видов и к перестройкам в надвидовой структуре — к изменению роли фаунистических комплексов и экологических групп по питанию и по отношению к нерестовому субстрату. Показано, что при усилении воздействия рыбное население переходит в состояние с иными значениями структурных и функциональных характеристик. При этом происходит уменьшение разнообразия уловов рыб. Масштабы изменений находятся в обратной зависимости от величины озер, что видно при сравнительном анализе их структурных фазовых портретов (рис. 1).

Оз. Сямозеро. В качестве примера эвтрофируемого озера может быть рассмотрено оз. Сямозеро. С 1950-х годов естественный процесс его эвтрофирования резко ускорился за счет «культурного эвтрофирования». К 1970-м годам изменились гидрохимические показатели воды озера, возросли уловы окуневых, карповых видов рыб и случайно занесенной в конце 1960-х годов корюшки. Корюшка в 1970-е годы вытеснила ряпушку, доминировавшую в уловах в 1950–1960-х годах. В водоеме коренным образом изменилась и система пищевых отношений. Если в 1950-е годы было два примерно равных потока энергии — бентосный и планктонный, то в 1970-х годах преобладал планктонный поток (Решетников и др., 1982). Произошли изменения в доминирующем комплексе. Если раньше доминировали ряпушка и судак, то в процессе эвтрофирования их сменили корюшка и окунь.

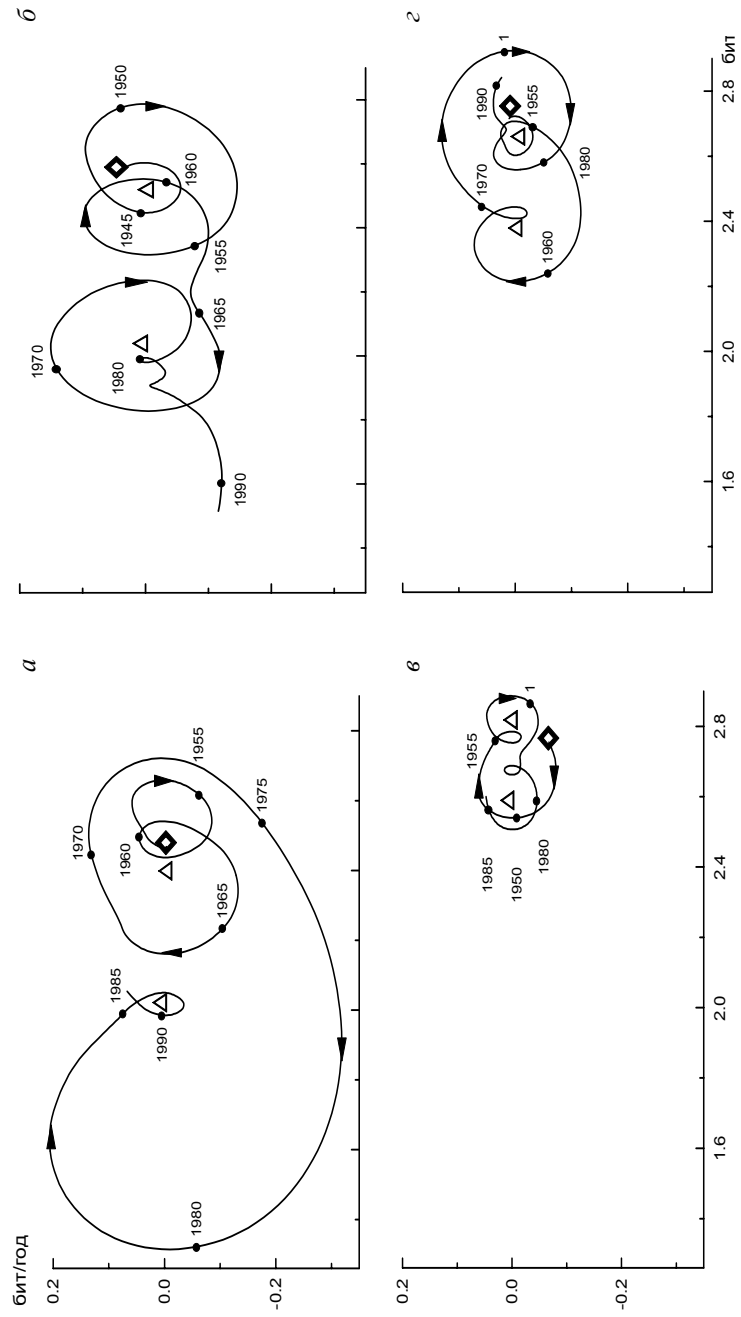


Рис. 1. Фазовые портреты рыбной части сообщества озер Сязеро (а), Воже (б), Ладожское (в) и Белое (г) за 1940–1990 гг.: 1950...1990 — время нахождения системы в состоянии, обозначенном на кривой точкой; стрелки — направление движения системы, ромб — начальное состояние, треугольник — устойчивое состояние

Отмеченные выше перестройки проявились и на фазовом портрете структуры уловов рыб (см. рис. 1, *a*). В 1950–1960-х годах система находилась в устойчивом состоянии, соответствующем уровню разнообразия уловов рыб в 2.6 бит. С начала 1960-х годов траектория системы на фазовом портрете приняла вид раскручивающейся спирали, что свидетельствует о дестабилизации рыбной части сообщества водоема. С 1970 по 1975 гг. при относительно стабильном общем вылове в уловах возросло обилие видов амфибореального и бореально-равнинного фаунистических комплексов при уменьшении уловов рыб арктического пресноводного. Дальнейшая разбалансировка рыбной части сообщества увеличилась вследствие вспышки численности вселенца корюшки. К концу 1970-х годов уловы корюшки уже достигали, а порой и превышали общий вылов всех рыб на водоеме до 1970-х годов. В 1980 г. наблюдалось совпадение пиков доминирования и уловов рыб, что свидетельствует о дальнейших структурных перестройках в рыбном населении, обусловленных вселением корюшки.

С 1975 г. раскручивающаяся спираль на фазовом портрете перешла в дугу. В функционировании рыбного населения отмечена критическая точка — точка начала перехода системы из одного устойчивого состояния в другое (Попова и др., 1997).

К концу 1980-х годов после перерегулирования система перешла в новое состояние с разнообразием в 2.0 бит и большим уровнем доминирования (см. рис. 1, *a*). Однако, судя по фазовому портрету, рыбное население озера еще не стабилизировалось.

Оз. Воже — интересный модельный объект, так как имеет слабую косвенную антропогенную нагрузку. Вместе с тем, в последние два десятилетия наблюдается ускоренный процесс его эвтрофирования (Зуянова, 1994; Болотова и др., 1996). Оз. Воже интенсивно заиливается и зарастает. Увеличивается цветность воды, ухудшается газовый режим, образуются заморные зоны, наблюдается периодическое цветение воды (Болотова и др., 1996).

Эвтрофирование оз. Воже привело к перестройке структуры рыбного населения, определяемой изменением ее подструктур разного ранга. Во-первых, это касается доли рыб разных фаунистических комплексов. При общем доминировании в уловах видов рыб пресноводного бореального комплекса происходило снижение его доли на фоне увеличения значення видов понтического пресноводного и угнетения видов арктического пресноводного комплексов. В пределах самих комплексов отмечена смена доминирующих видов (Болотова и др., 1996). Характерными чертами перестройки внутренней структуры всех комплексов, наряду со спецификой их отклика на изменение условий среды, были следующие.

Получали развитие менее требовательные к условиям обитания виды с коротким циклом развития, формировался внутривидовой диморфизм у наиболее многочисленных видов, усиливалась роль хищничества. Изменение трофической структуры происходило через смену характера питания более пластичных видов и реализацию эврифагии. Поток энергии по пищевым сетям при этом перераспределялся в сторону планктонного пути и хищничества (Болотова, 1999).

В начале 1940-х годов рыбное население озера находилось в устойчивом состоянии (см. рис. 1, б), соответствовавшем разнообразию уловов $H = 2.6$ бит. В 1950-е годы интенсификация промысла и массовая гибель ерша привели к изменениям в структуре рыбного населения. В этот период наблюдалась высокая скорость изменения разнообразия.

Переход системы в течение 1960-х годов на более низкий уровень разнообразия отражает усиление влияния промысла на рыбную часть сообщества (Болотова и др., 1996). В 1970-е годы высокая скорость изменения разнообразия уловов рыб в значительной мере отражает такие явления, как массовая гибель снетка, восстановление численности ерша и изменение размерно-возрастной структуры популяций рыб под влиянием селективного промысла на фоне начавшегося эвтрофирования озера. При увеличении темпов эвтрофирования проходила быстрая перестройка структуры сообщества озера (Зуянова, 1994). В 1980-х гг. система вышла из стабильного состояния, и в дальнейшем рыбная часть сообщества находится в стадии перестройки структуры в сторону уменьшения разнообразия уловов.

В **Ладожском озере** первая резкая вспышка развития фитопланктона, типичная для процесса антропогенного эвтрофирования, отмечена в 1970 г. К концу 1970-х годов сообщества первых трофических уровней уже претерпели значительную структурную и функциональную перестройку (Антропогенное эвтрофирование..., 1982).

Основными объектами промысла в Ладожском озере в 1950-х годах были лосось, форель, сига, рипус, ряпушка, корюшка, судак, лещ, язь и плотва (Лузанская, Савина, 1956). В начале 1950-х годов интенсивный вылов сига, ряпушки, корюшки и судака привел к подрыву запасов сиговых рыб и судака. Однако снятие с промысла некоторых орудий лова (тралы), введение лимитирования уловов и установление запрета на лов в период нереста позволили в относительно короткий срок резко увеличить их запасы и уловы (Кудерский, 1985). В 1980-х годах ухудшились условия воспроизводства сигов, прежде всего сига-лудог, нерестилища которого расположены в наиболее подверженных процессу эвтрофирования Волховской и Шлиссельбургской губах (Федорова, 1987). В результате произошло снижение уловов сигов. В это же время четко прослеживалась тенденция к

росту запасов и уловов судака, окуня и плотвы (Федорова, 1983). Уловы ряпушки были стабильными, а корюшки — возрастали. Значительное нарушение воспроизводства популяции рипуса, связанное с эвтрофированием озера, и одновременно существенная промысловая нагрузка обусловили резкое снижение с 1976 г. его численности и уловов.

В период с 1946 по 1986 гг. рыбное население озера в целом довольно стабильно (см. рис. 1, в). Низка и скорость изменения разнообразия уловов рыб. Это подтверждает ранее сделанный вывод о том, что в структуре рыбного населения более крупного водоема в меньшей степени заметны результаты процесса эвтрофирования (Решетников и др., 1982).

С 1946 по 1960 гг. после военного запуска промысла шел процесс стабилизации рыбного населения. В 1961–1963 гг. произошли изменения в рыбной части сообщества, что видно на фазовом портрете уловов рыб (см. рис. 1, в). Видимо, это связано с подрывом и последующим восстановлением к началу 1960-х годов запасов сига и судака (Лузанская, 1965). К середине 1970-х годов система перешла в новое устойчивое состояние, соответствующее разнообразию уловов 2.6 бит.

Оз. Белое до начала интенсивного антропогенного воздействия (до 1970-х годов) характеризовалось как мезотрофный водоем (Баранов, 1961). Процесс создания автохтонного органического вещества задерживался невысоким содержанием биогенов и большой мутностью озера за счет неорганических взвесей. Зарегулирование в 1963–1964 гг. стока из оз. Белое привело к усилению накопления биогенных веществ в воде и в грунтах, что способствовало увеличению продуктивности озера (Негоновская, 1975). Дальнейший рост антропогенной нагрузки на водоем ускорил его эвтрофирование. В период с 1972 по 1997 гг. содержание минерального фосфора и азота в воде озера возросло в несколько раз (Болотова, 1999).

Однако величина изменений структурных характеристик рыбного населения озера невелика (Болотова, 1999). Это свидетельствует о том, что рыбное население может противостоять сильным воздействиям и сохранять свою структуру, если его основу составляют короткоцикловые виды (снеток), находящиеся под высоким и постоянным прессом крупных хищников.

С 1939 по 1955 гг. рыбное население находилось в устойчивом состоянии, соответствующем разнообразию уловов рыб 2.6 бит (см. рис. 1, з). Скорость изменения разнообразия уловов была минимальна, что указывает на сбалансированность системы. Кормовая база (как планктон, так и бентос) использовалась полностью и, судя по уловам рыб, в рыбной части сообщества отмечалась пищевая конкуренция. Так, увеличение запасов леща влекло за собой уменьшение запасов ерша; в таких же отношениях находились снеток и чехонь (Морозова, 1955).

Заметные сдвиги в структуре рыбного населения приходились на 1955–1966 гг., чему соответствует высокая скорость изменения разнообразия. Этот период характеризовался значительным падением общих уловов. Начались перестройки в структуре уловов (смена соотношения видов разных фаунистических комплексов, изменение индексов разнообразия и доминирования). К концу 1960-х годов система вновь пришла в устойчивое состояние с индексом разнообразия в 2.4 бит (см. рис. 1, з).

В 1963–1965 гг. после строительства Шекснинского водохранилища уровень озера поднялся на 2 м, что сказалось на условиях воспроизводства рыб. С 1970 г. эти изменения в жизни рыб видны и в структуре уловов. Высокая скорость изменения разнообразия уловов рыб в значительной мере отражает именно это явление. Как и во всех равнинных водохранилищах на первом этапе формирования ихтиофауны росли общие уловы, увеличивалась доля видов бореального равнинного фаунистического комплекса и фитофилов. При этом отмечался рост разнообразия уловов рыб до 3 бит. К началу 1980-х годов после закономерной перестройки рыбное население перешло в стационарное состояние, характерное для него в 1940–1950 гг.

Техногенное загрязнение. Оз. Имандра — крупный заполярный водоем, который можно рассматривать как пример сильной промышленной нагрузки и загрязнения. Приоритетный фактор воздействия — тяжелые металлы (Ni, Cu, Pb, Hg, Mo). Сопутствующее загрязнение — обогащение органическими и биогенными веществами (Моисеенко, 1997). При токсическом загрязнении происходит формирование обедненных сообществ из эврибионтных видов. Из северных видов для зоны высокой токсичности типичен сиг, а хищные рыбы — кумжа и голец — выпадают из состава ихтиофауны; в субтоксичных зонах в литорали встречаются окунь и щука, а в профундали — налим (Моисеенко, Яковлев, 1990; Лукин, Кашулин, 1991).

В 1970-е годы из промысла фактически исчезли крупные кумжа, озерный лосось и сиги, составлявшие до 1960-х годов основу уловов (Решетников, 1980). В последнее время произошло уменьшение индивидуальной массы особи, преобладание г-стратегов, доминирование сиговых, окуневых и карповых, упрощение структуры рыбной части сообщества (Моисеенко, 1997).

До 1960 г. рыбное население водоема находилось в устойчивом состоянии при разнообразии уловов в 2.1 бит (рис. 2, а) и доминировании 0.4. Сильное воздействие на экосистему началось в 1965 г. и к началу 1970-х годов система перешла в новое состояние, соответствующее уровню разнообразия 1.6 бит при доминировании 0.5.

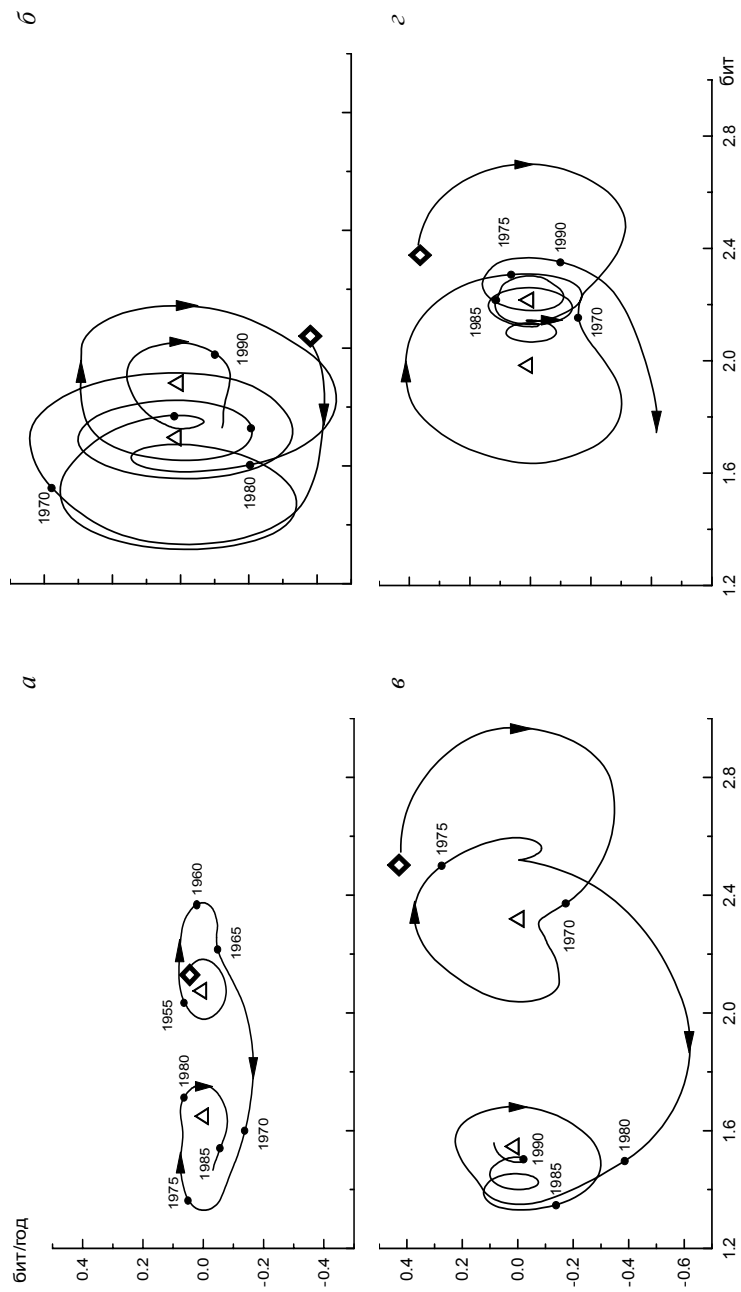


Рис. 2. Фазовые портреты рыбной части сообщества оз. Имандра: (а) за 1950 – 1987 гг. и озера Гославское (б), Лихенское (в) и Слесинское (г) за 1967–1990 гг.: обозначения, как на рис. 1

Оз. Имандра — интересный объект для оценки степени антропогенного воздействия на рыбную часть сообщества, при котором оно выходит из устойчивого состояния. Палеоэкологическая реконструкция антропогенных изменений в озере показывает, что с 1950 по 1980 гг. в озере отмечался линейный рост токсической нагрузки (Моисеенко, 1997). Исходя из анализа структурных перестроек (см. рис. 2, а), можно заключить, что наступление критической точки в функционировании рыбного населения озера (точки начала перехода системы в состояние с иными структурными и функциональными характеристиками) соответствует концу 1960-х годов. При этом, концентрация никеля в донных отложениях равнялась 5 мг/г. Хотя вопрос об оценке величины токсической нагрузки на водоем более сложный, и приведенную выше оценку можно рассматривать только в первом и самом грубом приближении, данный пример показывает принципиальную возможность оценки нагрузки на водоем, при которой в функционировании рыбного населения наступает критическая точка.

Тепловое загрязнение. Для понимания природы адаптаций ихтиофауны к хроническому тепловому загрязнению проведен анализ изменений в видовой структуре молоди рыб трех эвтрофных озер-охладителей тепловых станций Конинской системы (Польша). По средним и максимальным глубинам озера могут быть ранжированы следующим образом: Гославское < Лихенское < Слесинское. По величине тепловой нагрузки выстраивается следующий ряд: Слесинское < Гославское < Лихенское.

Перестройки в рыбной части сообщества обусловлены прежде всего нарушениями в процессе пополнения обитающих в водоеме популяций. Поэтому анализ многолетней динамики структуры молоди рыб может дать информацию для понимания природы адаптаций этих надпопуляционных систем к происходящим изменениям температурных условий среды.

При тепловой нагрузке на озера выявлена тенденция к уменьшению численности холодолюбивых и увеличению теплолюбивых видов. Происходило выпадение из уловов молоди щуки, язя, карася, ерша и повышение значения голавля (особенно в оз. Гославское) и трехиглой колюшки в оз. Слесинское (Wilkonska, Zuromska, 1983; Wilkonska, 1988, 1989, 1994).

Наименьшее значение относительно холодолюбивых видов, относящихся к бореальному равнинному комплексу, отмечено в оз. Гославское, а наибольшее — в оз. Слесинское. В озерах Гославское и Лихенское наблюдались существенные колебания доли рыб бореального равнинного комплекса при максимуме в начале 1970-х и середине 1980-х го-

дов. Возможно, это связано с естественными многолетними изменениями температур, обуславливающими чередование периодов относительного похолодания и потепления. В оз. Слесинское происходило уменьшение в уловах доли представителей бореального равнинного комплекса за счет увеличения численности видов понтического пресноводного комплекса — уклейки, красноперки и леща.

В результате анализа динамики соотношения рыб различных экологических групп, выделенных по характеру нереста, установлено, что при тепловом загрязнении наблюдается уменьшение численности единовременно нерестующих рыб и увеличение относительного обилия рыб с порционным типом нереста. Это позволило высказать предположение, что возможная причина перестроек в структуре ихтиофауны — несовпадение в сроках развития молоди и смены зимнего комплекса зоопланктона на летний. Асинхронность в сроках развития молоди рыб и формирования кормовой базы приводило к тому, что появившаяся молодь рыб с ранневесенним нерестом не находила необходимой на ранних стадиях ее развития пищи. Анализ питания молоди рыб подтвердил данное предположение (Вильконьска и др., 2000).

Анализ фазовых портретов структуры уловов молоди рыб (см. рис. 2, б, 2, з) показал, что в озерах Гославское и Слесинское система колебалась у одного и того же уровня равновесия. Однако вариации индекса разнообразия уловов рыб в оз. Гославское существенно больше, чем в оз. Слесинское. В оз. Лихенское, которое наиболее подвержено тепловому загрязнению, уровень разнообразия уменьшился с 2.6 до 1.6 бит (см. рис. 2, в). При этом показатель доминирования уловов молоди рыб перешел с уровня 0.4 на уровень 0.6, что свидетельствует о преобладании в озере к концу 1970-х годов небольшого числа наиболее приспособленных видов рыб.

Таким образом, тепловое воздействие на оз. Лихенское вывело его рыбное население из устойчивого равновесия и перевело на другой уровень функционирования, которому соответствуют иные структурные характеристики. Хотя данный вывод получен из анализа динамики структуры молоди рыб, эти изменения связаны с изменениями в структуре всего рыбного населения озера.

Изменение уровня воды крупного мелководного озера. На примере озер Убинское и Галичское сделан вывод о том, что для рыбного населения крупного мелководного озера динамика уровня воды озера — основной фактор, определяющий его видовую структуру.

Оз. Убинское подвержено 30–40-летним колебаниям уровня воды, связанным с изменением климата (Шнитников, 1969). На рассматриваемом отрезке времени можно выделить периоды относительного много-

водья (1942–1962 гг.) и относительного маловодья озера (1930–1940 гг. и с 1965 г. до настоящего времени). Установлено, что в зависимости от обводненности оз. Убинское в функционировании его рыбного населения существуют два относительно стабильных состояния, отличающихся друг от друга структурными и функциональными характеристиками.

В многоводный период при подъеме уровня воды рыбное население находилось в стационарном состоянии, обозначенном на фазовом портрете (рис. 3, *а*). В уловах доминировали ерш, окунь, плотва, щука. Хищники (щука и крупный окунь) составляли до 20% улова и стабилизировали рыбное население. Данному состоянию соответствовал режим беззаморного существования видов рыб. При этом возрастала роль длиннокцикловых рыб (щука, язь, лещ, крупный окунь) и ерша, поскольку устойчивые к дефициту кислорода короткоцикловые виды теряли свое преимущество. Как следствие, особенностями этого периода существования ихтиофауны становились большая величина и относительно малые межгодовые колебания видового разнообразия.

При понижении уровня воды роль этих видов в уловах уменьшалась. Ослабление пресса щуки привело к резкому повышению выживаемости плотвы, ерша, окуня и их измельчанию. Отмечался переход рыбного населения в состояние с более низким разнообразием уловов, в которых доминировала плотва (>50%). Снижение уровня озера привело, прежде всего, к ухудшению условий зимовки. Зимой 1967 г. на озере наблюдался замор рыбы. С 1981 по 1985 гг. зимние заморы разной степени интенсивности происходили ежегодно (Озеро Убинское, 1994).

В оз. **Галичское** водный уровень подвержен большим колебаниям. При низком уровне отмечается ухудшение газового режима и зимний замор рыбы. В этом водоеме замор — дополнительный механизм формирования и поддержания структуры рыбного населения.

С 1946 по 1960 гг. при периодически наступающих заморах рыбное население находилось в устойчивом состоянии. Колебания индекса разнообразия уловов рыбы были невелики. Динамика системы на фазовом портрете (рис. 3, *б*) в эти годы представляет собой циклическую траекторию, что указывает на устойчивое состояние рыбного населения, соответствующее разнообразию уловов рыб 1.8–1.9 бит. Отмечались небольшие колебания индекса доминирования относительно уровня 0.4. Состав уловов изменялся незначительно. Основное место занимали мелкие плотва, окунь и ерш (Коровина, Уломский, 1933; Строев, 1947; Лузанская, Савина, 1956).

В 1960–1970-е годы в результате осушения приозерной котловины существенно понизился уровень воды, ухудшился кислородный режим озера, и зимние заморы стали ежегодными.

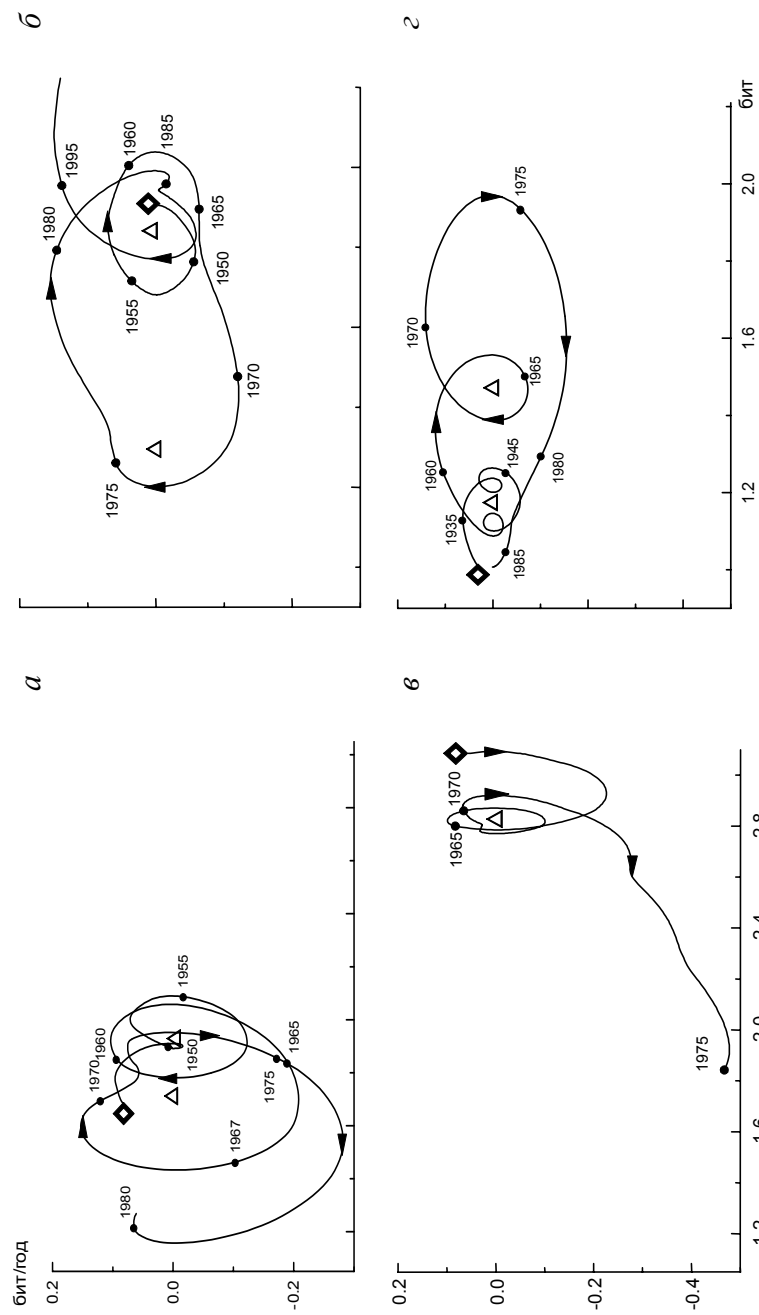


Рис. 3. Фазовые портреты рыбной части сообщества озера: Убинское (а), Галичское (б), Врево (в) и Балхаш (г); обозначения, как на рис. 1

В 1977 г. уровень был самым низким за предшествующие 15 лет (Петров, 1979). Изменение условий обитания с середины 1960-х годов вывело рыбное население из устойчивого состояния, и оно к середине 1970-х годов перешло в стационарное состояние, соответствующее меньшему уровню индекса разнообразия. Траектория системы на фазовом портрете опять приобретает вид закручивающейся спирали. В 1970-е годы в уловах ерш становится супердоминантом, а мелкий окунь и плотва доминантами.

В 1978–1979 гг. в связи с расчисткой устьевых участков впадающих рек улучшился кислородный режим, а уровень озера повысился более чем на 0.5 м (Петров, 1979). Судя по динамике информационных показателей, к концу 1980-х годов рыбное население озера пришло в устойчивое состояние, соответствующее разнообразию уловов рыб 1.9 бит при уровне доминирования 0.4. Однако освободившуюся в результате последнего самого сильного замора экологическую нишу занял лещ. Если в 1970-х годах основу улова составляли ерш (68%), плотва (12%), лещ (8%) и окунь (7.5%), то к концу 1980-х годов основой улова были лещ (53%), плотва (21%) и ерш (11%). Это привело к изменению соотношения в уловах видов различных фаунистических комплексов. Если ранее более 80% улова составляли виды бореального равнинного фаунистического комплекса, то к 1980-м годам их доля снизилась до 40%.

Поскольку количество экологических ниш за 50-летний период не изменилось, возврат разнообразия уловов рыб к уровню, соответствующему периоду с 1940 по 1960 гг., но при ином составе доминантов, свидетельствует об ограниченной экологической емкости экосистемы и о влиянии свойств водоема на разнообразие рыбного населения.

Вселение новых видов рыб. Оз. Врево может быть рассмотрено как пример вынужденного функционирования его рыбного населения в результате интродукции рыб. Водоем использовался как сиговый питомник (Бурмакин, 1963). После вселения сеголетков и годовиков пеляди в 1955–1969 гг., этот вид к середине 1960-х годов составлял в общих уловах до 30% (Тихомирова, 1978). Однако после прекращения рыбоводных работ вылов пеляди резко уменьшился.

Траектория движения системы на фазовом портрете (см. рис. 3, в) отражает описанные выше явления. После начала вселения пеляди рыбное население озера приходит к началу 1960-х годов в квазиравновесное состояние, соответствующее разнообразию уловов рыб 2.8 бит. В данном стационарном состоянии система находилась только до начала 1970-х годов. Рыбоводные работы отклонили рыбное население озера далеко от равновесного состояния, свойственного ему в нормальных условиях, поэтому после прекращения зарыбления озера его рыбное население переходит в исходное состояние с меньшим уровнем разнообразия.

Оз. Балхаш — яркий пример коренной перестройки всей рыбной части сообщества озера, произошедшей за короткий промежуток времени в результате интродукции хищника (судака), к которому прежний комплекс рыб не был адаптирован. Относительная бедность кормовой базы водоема для бентофагов и сложившиеся связи рыб (отсутствие свободных экологических ниш) — основная причина того, что попытки акклиматизировать многие виды рыб в озере не увенчались успехом.

Серьезные нарушения в структуре рыбного населения озера возникли только после акклиматизации судака в 1957–1958 гг. Быстрый рост численности нового для ихтиофауны водоема хищника и отсутствие соответствующих защитных реакций у аборигенных видов рыб-жертв привело к тому, что уже через 12 лет после вселения судаком были полностью подорваны популяции балхашского окуня и балхашской маринки, их место занял лещ, находившийся ранее в подавленном состоянии, а затем и вселенная плотва (Стрельников, 1993; Терещенко, Стрельников, 1995). Значительная доля аборигенного хищника в рационе вселенца (окуня) на первых этапах уменьшила его численность. Произошло нарушение равновесия, приведшее к переходу рыбного населения на качественно другой уровень, определяемый взаимоотношениями акклиматизированных видов. Возросла флуктуация численности отдельных видов рыб, что отразилось на индексах разнообразия и доминирования уловов рыб. При перестройках отмечались также процессы перерегулирования, вызванные еще не сформировавшимися отрицательными обратными связями в рыбной части сообщества, что привело к гибели части хищника-вселенца из-за голодания.

До вселения судака в структуре уловов рыб наблюдались небольшие колебания около устойчивого состояния с разнообразием 1.2 бит и индексом доминирования 0.3 (см. рис. 3, з). Амплитуда колебаний индекса разнообразия не превышала 0.1 бит. В целом, рыбная часть сообщества оз. Балхаш до вселения судака находилась в стабильном состоянии.

В 1960–1970 гг. шел рост индекса разнообразия, достигшего в 1974 г. 2 бит. Увеличивалась и амплитуда колебаний численности популяций, росла скорость структурных перестроек в рыбном населении. Если в 1940–1950-х годах она не превышала 0.1 бит/год, то теперь достигла 0.2 бит/год. И, судя по фазовому портрету системы, процесс перестройки в рыбной части сообщества продолжался до конца 1980-х годов.

Характерно, что несмотря на увеличение видового богатства после интродукции новых видов рыб, разнообразие уловов к концу 1980-х годов соответствует уровню, характерному периоду до начала акклиматизационных работ (см. рис. 3, з). Это так же, как и пример с оз. Галичское, свидетельствует об ограниченной экологической емкости экосистемы озера и о зависимости разнообразия рыбного населения от свойств водоема.

Вероятно, большую роль играет и временной фактор — скорость роста и созревания вселенца, поскольку вселение судака в северные водоемы не привело к таким существенным структурным перестройкам в рыбной части сообщества. Отсюда вытекает актуальность разработки методов анализа инерционных свойств рыбной части сообщества, т.е. необходимость исследования времени реакции на различные воздействия.

Таким образом, проведенные исследования поведения рыбного населения озер при различных нарушающих воздействиях на водоем позволили дополнить систему знаний о закономерностях функционирования рыбного населения. Было показано, что реакция рыбного населения на возрастающее воздействие отличается от простой функциональной связи: воздействие — отклик. При слабых нагрузках в рыбном населении происходят лишь небольшие (непрерывные) изменения его устойчивого состояния, а при их усилении в функционировании рыбной части сообщества наблюдается критическая точка, когда система не может противостоять этому воздействию и переходит в состояние с иными структурными и функциональными характеристиками, т.е. устойчивое состояние рыбного населения имеет непрерывно-дискретную природу.

При вселении новых видов рыб может происходить нарушение равновесия, приводящее к переходу рыбного населения на качественно другой уровень, определяемый взаимоотношениями акклиматизированных видов. Старые связи между рыбами разрушаются, образуются новые.

Возврат разнообразия уловов рыб озер Галичское и Балхаш после существенной перестройки состава рыбного населения к прежнему уровню свидетельствует об ограниченной экологической емкости экосистемы и о влиянии свойств водоема на разнообразие рыбного населения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Биоразнообразие, его охрана и мониторинг // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 16–25.
- Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л.: Наука, 1982. 304 с.
- Баранов И.В. Лимнологические типы озер СССР. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1961. 276 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.
- Болотова Н.Л. Изменения экосистем мелководных северных озер в антропогенных условиях: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Ин-т озераведения, 1999. 51 с.
- Болотова Н.Л., Зуянова О.В., Зуянов Е.А., Терещенко В.Г. Изменение рыбной части сообщества и уловов при эвтрофировании крупного северного озера // Вопр. ихтиологии. 1996. Т. 36. Вып. 4. С. 470–480.
- Бурмакин Е.В. Акклиматизация пресноводных рыб в СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1963. Т. 53. 317 с.

Вильконьска Х., Терещенко В.Г., Стрельникова А.П. Динамика видовой структуры молоди рыб в Конинских озерах, подверженных многолетнему сбросу теплых вод (Польша) // Третья Верещагинская байкальская конф.: Тез. докл. Иркутск: ИГУ, 2000. С.178–182.

Зуянова О.В. Изменения в структуре рыбной части сообщества озера Воже: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 1994. 18 с.

Каженбаев С.К., Ньюжиров А.М. Рыбная промышленность Казахстана. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 174 с.

Коровина В.М., Уломский С.Н. Озеро Галичское // Рыбное хозяйство ИПО и его перспективы. М.; Иваново: ОГИЗ, 1933. С. 32–34.

Кудерский Л.А. Состояние рыбных запасов больших озер СССР // Проблемы исследования больших озер. Л.: Наука, 1985. С. 28–38.

Лузанская Д.И. Рыбохозяйственное использование внутренних водоемов СССР. М.: Пищ. пром-сть, 1965. 600 с.

Лузанская Д.И. Промышленное рыболовство в озерах, реках и водохранилищах СССР // Вопросы экономики государственного и колхозного рыболовства Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1970. С. 3–137.

Лузанская Д.И., Савина Н.О. Рыбохозяйственный водный фонд и уловы рыбы во внутренних водоемах СССР. М.;Л.: Изд-во ВНИОРХ, 1956. 514 с.

Лукин А.А., Кашулин Н.А. Состояние ихтиофауны водоемов в приграничной зоне СССР и Норвегии (по результатам 1990 г.). Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра, 1991. 51 с.

Митрофанов В.П., Дукравец Г.М., Сидорова А.Ф. и др. Рыбы Казахстана. Алма-Ата: Гылым, 1992. Т. 5. 464 с.

Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы субарктики. Апатиты: Изд-во Кольск. науч. центра, 1997. 261 с.

Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. М.: Наука, 1990. 220 с.

Морозова П.Н. Рыбы Белого озера и их промысловое использование // Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда: Изд-во ВНИОРХ, 1955. С. 20–53.

Негоновская И.Т. Череповецкое водохранилище // Водохранилища Волжско-Камского каскада и их рыбохозяйственное значение. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1975. С. 69–86.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 650 с.

Озеро Убинское (биологическая продуктивность и перспективы рыбохозяйственного использования). СПб.: Изд-во ГосНИОРХ, 1994. 142 с.

Павлов Д.С., Луцкеина А.А. Международная программа «Диверситас» и участие России в ее осуществлении // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 232–237.

Павлов Д.С., Степанова Н.Г., Шатуновский М.И. Подпрограмма «Биологическое разнообразие» Федеральной целевой научно-технической программы и вклад академика В.Е. Соколова в ее создание и развитие // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 238–243.

Петров В.В. Интенсификация рыболовства на озерах Галичском и Чухломском и уточнение рекомендаций по подавлению численности нежелательных рыб. Отчет ГосНИОРХ. 1979. 52 с.

Попова О.А., Решетников Ю.С., Терещенко В.Г. Новые подходы к мониторингу биоразнообразия водных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 269–277.

- Решетников Ю.С. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука, 1980. 301 с.
- Решетников Ю.С. Биологическое разнообразие и изменение экосистем // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 77–85.
- Решетников Ю.С. Состояние биологического разнообразия и функционирование водных экосистем // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. М.: ИПЭЭ РАН, 2000. С. 264–270.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.
- Сазонова Е.А. Состояние рыбного промысла на озере Галичском (Костромская обл.) // Тр. ГосНИОРХ. 1994. Вып. 238. С. 3–10.
- Свирижев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 352 с.
- Соколов В.Е., Решетников Ю.С. Мониторинг биоразнообразия в России // Мониторинг биоразнообразия. М.: ИПЭЭ РАН, 1997. С. 8–15.
- Соколов В.Е., Чернов Ю.И., Решетников Ю.С. Национальная программа России по сохранению биологического разнообразия // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 4–12.
- Сорокин С.М. Рыбохозяйственное использование озер // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: Изд-во ГосНИОРХ, 1972. С. 10–23.
- Стрельников А.С. Влияние акклиматизантов на пространственное распределение местных рыб // Экологические факторы пространственного распределения и перемещения гидробионтов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 280–296.
- Строев К.Ф. Рыбная слобода // Уч. зап. МГПИ. М.: МГПИ, 1947. Т. 9. С. 63–74.
- Терещенко В.Г., Вербицкий В.Б. Метод фазовых портретов для анализа динамики структуры сообществ гидробионтов // Биология внутр. вод. 1997. № 1. С. 23–31.
- Терещенко В.Г., Стрельников А.С. Анализ перестроек в рыбной части сообщества озера Балхаш в результате интродукции новых видов рыб // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 1. С. 71–77.
- Терещенко Л.И., Терещенко В.Г. О точности информационных характеристик видовой структуры ихтиоценоза // Вопр. ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 6. С. 919–923.
- Терещенко В.Г., Терещенко Л.И., Сметанин М.М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообщества // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 86–98.
- Тихомирова Л.П. Рыбохозяйственная характеристика оз. Врево // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 128. С. 27–40.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Федорова Г.В. Влияние антропогенного эвтрофирования южной части Ладожского озера на популяции судака, плотвы и окуня // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ, 1983. Вып. 206. С. 5–22.
- Федорова Г.В. Уловы рыб в Ладожском озере и причины их колебаний // Рыбные запасы и промысел в водоемах Северо-Запада. Л.: ГосНИОРХ, 1987. Вып. 266. С. 3–10.
- Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Инostr. лит-ра, 1963. 830 с.
- Шимановская Л.Н., Чистобаева Р.Я., Танасийчук Л.Н., Новикова Г.А. Рыбохозяйственное освоение внутренних водоемов СССР в 1971–1975 гг. // Состояние рыбного хозяйства внутренних водоемов и методы прогнозирования рыбных запасов. Л.: ГосНИОРХ, 1977. С. 3–62.

- Шнитников А.В. Внутривековая изменчивость компонентов общей увлажненности. Л.: Гидрометеиздат, 1969. 244 с.
- Colby P.J., Spangler G.S., Harley D.A. et al. Effect of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes // J. Fish. Res. Board Canada. 1972. V. 29. № 6. P. 975–983.
- Hartman W.L. Lake Erie: Effect of exploitation, environmental changes and new species on the fishery resources // J. Fish. Res. Board Canada. 1972. V. 29. № 6. P. 899–912.
- Hartman W.L., Numann W. Percids of Lake Constance, a lake undergoing eutrophication // J. Fish. Res. Board Canada. 1977. V. 34. № 10. P. 1670–1677.
- Pielou E.C. Shannon's Formula as a Measure of Specific Diversity: Its Use and Misuse // The American Naturalist. 1966. V. 100. № 914. P. 463–465.
- Pielou E.C. Mathematical Ecology. N.Y.: J. Wiley & Sons, 1977. 385 p.
- Verbitsky V.B., Tereshchenko V.G. Structural phase diagrams of animal communities in assessment freshwater ecosystem conditions. Hydrobiologia. 1996. № 322. P. 277–282.
- Wilkonska H. The effect of the heated-water discharge in the Konin Lakes (Poland) on their ichthyofauna // Ekol. Pol. 1988. T. 36. № 1–2. P. 145–163.
- Wilkonska H. Influence of multi-year heating on the fry population of the Konin Lakes // Roczn. Nauk Roln. 1989. № 102–2. P. 83–95.
- Wilkonska H. Changes in efficiency of natural reproduction survival of fish larvae in heated Konin Lakes // Arch. Ryb. Pol. 1994. V. 2(2). P. 311–320.
- Wilkonska H., Zuromska H. Zmiany składu gatunkowego narybku w podgrzewanych jeziorach Koninских – Changes in the species composition of fry in heated Konin Lakes // Roczn. Nauk Roln. 1983. № 100–2. P. 149–165.

Содержание

Предисловие редактора	3
<i>Девяткин В.Г., Митропольская И.В.</i> Встречаемость видов водорослей как показатель биологического разнообразия альгоценозов	5
<i>Корнева Л.Г.</i> Изменение разнообразия флоры и сообществ планктона водохранилищ р. Волги	22
<i>Ляшенко Г.Ф., Лазарева В.И., Ляшенко О.А.</i> Динамика высшей водной растительности и планктона в малых озерах бассейна Верхней Волги	34
<i>Папченков В.Г.</i> Динамика разнообразия растительного покрова волжских водохранилищ.....	59
<i>Добрынина Т.И.</i> Фауна конхострак (Crustacea: Conchostraca) бассейна р. Волги.....	79
<i>Ривьер И.К.</i> Пелагические Cladocera Рыбинского водохранилища: эколого-фаунистический очерк.....	89
<i>Щербина Г.Х.</i> Структура и функционирование биоценозов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ	121
<i>Терещенко В.Г.</i> Индексы для оценки биологического разнообразия сообщества и методы анализа его динамики	143
<i>Терещенко В.Г.</i> Динамика биологического разнообразия рыбного населения озер при различных антропогенных воздействиях	154